

БОТАНИКА

УДК 581.524.2: 502.4 (470.23-25+470.23)

doi: 10.17223/19988591/54/2

И.Б. Кучеров

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Об инвазиях орнитохорных кустарников на особо охраняемых природных территориях Санкт-Петербурга и Ленинградской области

Работа выполнена в рамках государственного задания БИН РАН
по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и
Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации».

Рассмотрены факты недавних инвазий орнитохорных кустарников на особо охраняемых природных территориях Санкт-Петербурга и Ленинградской области – *Lonicera nigra* в пределах памятника природы «Комаровский берег» и *Amelanchier spicata* в заказнике «Лисинский», а также распределение этих видов по типам лесных сообществ, в которые они внедрились. Использованы данные геоботанических описаний, на основе которых рассчитана активность аборигенных и адвентивных видов растений. *Lonicera nigra*, не отмеченная ранее в качестве инвазионного вида, предположительно распространяется орнитохорно – зарянками, дроздами и славками, а также с помощью барохории и вторичной гидрохории, что подтверждается тяготением наиболее старых кустов к приручейным ельникам и соснякам литориновой террасы Финского залива. Активное вторичное расселение вида птицами наблюдается в ельниках кисличных вдали от ручьев, где сформировался не свойственный этим типам леса ярус низкого подлеска. *Amelanchier spicata*, входящая в число наиболее опасных инвазионных видов в России, распространяется дроздами в первую очередь вдоль дорог и внедряется в ельники кисличные и хвощовые сфагновые на южнотаежных водоразделах, часто в качестве заполнителя «окон». По данным корреляционного анализа, ни один из обсуждаемых инвазионных видов пока не оказывает значимого влияния на проективное покрытие какого-либо из аборигенных видов растений на обследованных территориях.

Ключевые слова: *Lonicera nigra*; *Amelanchier spicata*; инвазионные виды; орнитохория; природные заказники; памятники природы; заказник «Лисинский»; Карельский перешеек

Для цитирования: Кучеров И.Б. Об инвазиях орнитохорных кустарников на особо охраняемых природных территориях Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 54. С. 21–44. doi: 10.17223/19988591/54/2

Введение

В Европейской России внедрение инвазионных видов растений в природные сообщества становится все более заметным не только в средней полосе или в южных широтах, но и на таежном Севере, чему немало способствуют набирающие силу изменения климата. Особенно наглядными эти процессы становятся при проведении исследований на особо охраняемых природных территориях (ООПТ). В настоящей статье обсуждается недавнее внедрение двух видов орнитохорных кустарников – *Lonicera nigra* L. и *Amelanchier spicata* (Lam.) C.Koch – в лесные сообщества ряда ООПТ на территории г. Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Первый из названных видов, *Lonicera nigra*, видимо, никогда не приводился ранее в качестве инвазионного, тогда как второй входит в первую сотню самых опасных инвазионных видов России [1].

Материалы и методики исследования

Данные о встречаемости и ценотических позициях аборигенных и адвентивных, в том числе инвазионных орнитохорных древесно-кустарниковых видов сосудистых растений, получены в ходе геоботанических обследований ООПТ. На юго-западе Карельского перешейка в Курортном р-не Санкт-Петербурга обследованы памятник природы «Комаровский берег», заказники «Озеро Щучье» и «Гладышевский» [2], а также прилегающий к последнему участок берега Финского залива близ п. Серово. В сопредельном Выборгском р-не Ленинградской области обследован заказник «Линдуловская роща» [3], а в Тосненском р-не в центральной части области – заказник «Лисинский» [3] (рис. 1).

Памятник природы «Комаровский берег» расположен вдоль северо-восточного берега Финского залива на склоне литоринового уступа и ниже последнего; на его территории преобладают леса южнотаежного облика с участием неморальных видов деревьев и трав. Заказник «Гладышевский» охватывает участки как литориновой, так и вышележащих береговых террас. Оставшиеся два заказника на Карельском перешейке расположены на песчаной террасированной равнине с водно-ледниковыми формами рельефа. С точки зрения набора доминирующих растительных сообществ и их видового состава, это не южная, а средняя тайга. Однако в пределах заказника «Линдуловская роща» в долине р. Рошинки выражен анклав южной тайги, развитой на тяжелых почвах, способствующих продвижению южнотаежных сообществ к северу. Расположенный южнее заказник «Лисинский» имеет типичные южнотаежные сообщества с преобладанием ельников кисличной группы ассоциаций на водораздельных покровных суглинках поверх ленточных глин.

Геоботанические описания выполнены в естественных границах участков растительных сообществ с описанием растительности по ярусам в процентной шкале проективных покрытий [4].

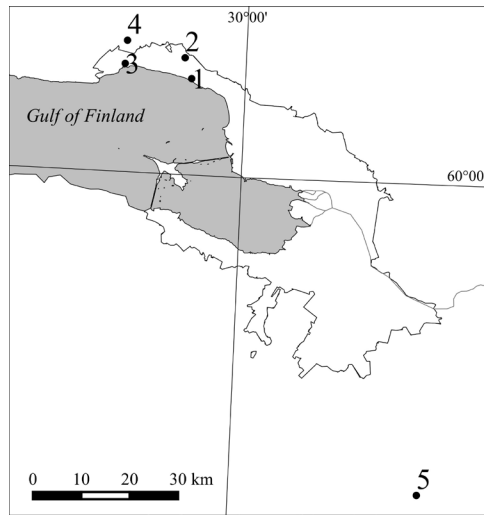


Рис. 1. Местоположение обследованных особо охраняемых природных территорий Санкт-Петербурга (1–3) и Ленинградской обл. (4, 5): 1 – памятник природы «Комаровский берег»; заказники: 2 – «Озеро Щучье»; 3 – «Гладышевский»; 4 – «Линдуловская роща»; 5 – «Лисинский»

[Fig. 1. Location of specially protected natural reservations studied in Saint-Petersburg (1–3) and Leningrad Region (4, 5): 1 - Komarovskiy Bereg [Komarovo Coast] Nature Sanctuary (60°10'50"N 29°46'00"E); Partial Nature Reserves: 2 Ozero Shchuchye [Pike Lake] (60°12'40"N 29°47'00"E), 3 - Gladyshevskiy (60°11'41"N 29°32'27"E), 4 - Lindulovskaya Roshcha [Lindulovka Larch Grove] (60°14'12"N 29°32'12"E), 5 - Lisinskiy [Lisino]

При разграничении ярусов для древесно-кустарниковых видов приняты следующие градации: a_1 и a_2 – господствующий и подчиненный (ниже a_1 , но выше 10 м) ярусы древостоя, b_1 , b_2 , b_3 – высокий (3–10 м), средневысотный (1–3 м) и низкий (< 1 м) подрост и подлесок, с – ювенильные особи в травяно-кустарничковом ярусе. Синтаксоны лесной растительности, первоначально выделенные доминантно-детерминантным методом [4], укрупнены до типов леса (групп ассоциаций) в понимании В.Н. Сукачева [5] с последующими уточнениями [4]. Единая нумерация типов лесных сообществ и ее расшифровка даны в примечаниях к таблицам.

Для каждой из ООПТ на основе данных о встречаемости и покрытии видов сосудистых растений рассчитана средняя активность последних по типам сообществ и в целом по ООПТ:

$$A = 10 \times \frac{\sqrt{F \times C_{\Sigma}}}{N} \%,$$

где A – расчетная активность вида; F – число описаний, в которых он отмечен; C_{Σ} – сумма проективных покрытий вида (%) во всех учетных описаниях общим числом N [6, 7]. Расчеты активности проведены в информационной ботанической системе IBIS 7.2 [8].

Для оценки влияния инвазионных видов на проективное покрытие всех прочих видов в сообществах использован коэффициент корреляции Пирсона r [9]; расчеты проведены с помощью программного пакета StatSoft STATISTICA 7.0.

Выводы о видовом составе и численности тех или иных видов птиц ООПТ сделаны с учетом примерной частоты регистраций их голосов («Комаровский берег») либо визуальных встреч во время выполнения описаний, а также по данным литературы [10–12].

Для удобства восприятия текста авторы таксонов по возможности указаны в таблицах; там же даны пояснения по вопросам объема видов, понимаемых в широком смысле.

Результаты исследования и обсуждение

Результаты инвентаризации флоры по данным геоботанических описаний выявляют существенную роль орнитохорных древесно-кустарниковых видов при формировании растительного покрова каждой из ООПТ (табл. 1). Если среди аборигенных орнитохорных видов наиболее значимы позиции *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и *Frangula alnus*, то среди адвентивных это *Lonicera nigra* в пределах памятника природы «Комаровский берег», *Amelanchier spicata* в заказнике «Лисинский» и *Rosa rugosa* вдоль побережья Финского залива в заказнике «Гладышевский». Последний вид, однако, произрастает лишь узкой полосой по верхней границе песчаного пляжа, измеряемой несколькими метрами в ширину. Инвазия этого вида на Балтике предположительно датируется послевоенным временем [2, 3], однако оценить масштабы его влияния на аборигенные виды растений приморской полосы сложно без специальных исследований их популяций.

Таблица 1 [Table 1]

Ценоотические параметры орнитохорных древесно-кустарниковых видов во флоре ООПТ Санкт-Петербурга и Ленинградской области (по данным геоботанических описаний)

[Coenotic parameters of bird-dispersed trees and shrubs in the flora of specially protected natural reservations studied in Saint-Petersburg and Leningrad Region (data based upon relevé sets)]

Названия растений [Species names]	Заказники и памятники природы [Partial nature reserves and nature sanctuaries]				
	1	2	3	4	5
Аборигенные виды [Aboriginal species]					
<i>Daphne mezereum</i> L.				2 ¹	47 ⁺
<i>Frangula alnus</i> Mill.	66 ⁴	43 ²	34 ²	38 ¹	126 ¹
<i>Juniperus communis</i> L.	7 ¹	24 ¹	13 ¹	2 ¹	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.			5 ¹	4 ¹	60 ²
<i>Padus avium</i> Mill.	53 ¹⁹	1 ⁺	47 ¹⁹	26 ⁵	91 ¹²
<i>Ribes alpinum</i> L.	8 ¹		12 ³		28 ¹
<i>R. nigrum</i> L.	6 ¹		5 ⁸	2 ³	31 ³
<i>R. spicatum</i> Robson	10 ¹		12 ²		2 ¹

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Названия растений [Species names]	Заказники и памятники природы [Partial nature reserves and nature sanctuaries]				
	1	2	3	4	5
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.					15 ⁺
<i>R. majalis</i> Herrm.			6 ⁺		11 ⁺
<i>Rubus nessensis</i> W.Hall	3 ²		3 ⁺		
<i>Sorbus aucuparia</i> L. s.l. (incl. <i>S. gorodkovii</i> Pojark. на Карельском перешейке)	84 ⁶	72 ³	66 ¹⁰	76 ⁵	201 ⁹
<i>Viburnum opulus</i> L.	12 ¹	1 ⁺	8 ¹	10 ¹	34 ¹
Адвентивные виды [Adventive species]					
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch	17 ¹		12 ²	1 ¹	86 ¹
<i>Aronia mitschurinii</i> A. Skvorts. et Maitull.		1 ⁺		3 ⁺	
<i>Cotoneaster lucidus</i> Schlecht.			1 ³		
<i>Euonymus europaea</i> L.	1 ⁺				
<i>Lonicera involucrata</i> (Richardson) Banks	1 ⁺				
<i>L. nigra</i> L.	63 ⁵	1 ⁺			
<i>Malus domestica</i> Borkh.	3 ¹	2 ⁺	3 ⁺	2 ¹	9 ¹
<i>Padellus mahaleb</i> (L.) Vass.		1 ⁺			
<i>Padus virginiana</i> (L.) Mill.	2 ⁺				
<i>Rosa rugosa</i> Thunb.			17 ¹³		
<i>Sambucus racemosa</i> L.	18 ¹		4 ⁺		2 ⁺
<i>Swida alba</i> (L.) Opiz					9 ²
<i>S. sericea</i> (L.) Holub	7 ⁴		2 ⁵		
<i>Symphoricarpus rivularis</i> Suksdorf		1 ⁺			
Общее число описаний [Total number of relevés]	91	106	155	96	342
Год обследования [Year of study]	2016	2015	2016	2017–2018	2017
Площадь ООПТ, км ² [Reserve area, km ²]	1,80	11,57	7,65	10,03	282,60
Широта [Latitude], °N	60,2	60,2	60,2	60,2	59,4
Долгота [Longitude], °E	29,8	29,8	29,5	29,5	30,7

Примечание. Нумерация заказников и памятников природы: см. рис. 1. Для видов приводятся число регистраций в геоботанических описаниях и (в надстрочном регистре) среднее ненулевое [8] проективное покрытие (%). Покрытие менее 0,5% отмечено знаком «+». В выборку описаний из заказника «Гладышевский» не попали *Daphne mezereum* и *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., отмеченные для его территории в литературе [2].

[Notes. For enumeration of partial nature reserves and sanctuaries: see Fig. 1. Numbers of relevés where species are encountered and the corresponding average non-zero [8] cover values (% in superscripts) are given for species. Cover values less than 0.5% are given as “+”. *Daphne mezereum* and *Mahonia aquifolium*, found in the Gladyshevskiy Partial Reserve according to published sources [2], are not shown in the Table].

Lonicera nigra

Жимолость черная – умеренно теплолюбивый субокеанический аэро-ксильный кустарник, теневыносливый мезотрофный мезофит с широкой амплитудой по градиенту кислотности почвы [13] с аборигенным центральноевропейским (преимущественно альпийско-карпатским) бореономорально-монтанным ареалом [14], изредка использующийся в озеленении

г. Санкт-Петербурга [15]. Первое упоминание о натурализации *L. nigra* на юге Карельского перешейка в литературе сделано Н.Н. Цвелевым [16]. Однако Г.Ю. Конечная [личн. сообщ.] указывает, что обильные заросли этого вида на территории памятника природы «Комаровский берег» демонстрировали студентам биолого-почвенного факультета Ленинградского (Санкт-Петербургского) университета во время летней практики на протяжении последних 50 лет. В первую декаду XXI в. *L. nigra* приводят как достопримечательность этой ООПТ с указанием на массовость вида под пологом ельников кисличных [2, 10].

Источником проникновения вида в пределы ООПТ предположительно считается «Вилла Рено» – одна из пригородных дач, в конце XIX – начале XX в. располагавшихся по верхней кромке литоринового уступа вдоль северо-восточной границы нынешней ООПТ. Возле дачи в те годы существовал садовый питомник [10]. Распространение диаспор *L. nigra* на нижележащий участок литориновой террасы могло произойти благодаря как птицам, так и барохории, очень вероятной с учетом выраженного уклона местности в сторону залива.

Натурализация вида в финский период истории Карельского перешейка менее вероятна. Развалины двух финских фундаментов находятся в западной части ООПТ [10], тогда как наибольшая концентрация вида отмечена в восточной ее части, непосредственно ниже по склону от «Виллы Рено». Здесь найден и ряд других адвентивных видов кустарников, в том числе *Swida sericea*, активно расселяющаяся вегетативным путем в осушенных черноольшаниках, и *Euonymus europaea* (см. табл. 1).

Аналогично многим другим инвазионным видам, начавшим расселяться в конце прошлого – начале нынешнего века [17], *Lonicera nigra* могла получить импульс к расселению в 70–80-е гг. XX в. одновременно с началом изменений климата. В пользу этого свидетельствует тот факт, что вид активно внедряется в леса южнотаежных типов на литориновой террасе и в нижней части склона уступа, но почти не распространяется вглубь перешейка, т.е. в среднетаежных условиях, лежащих за пределами амплитуды его климатической толерантности. На территории заказника «Озеро Щучье» в 4 км к северо-западу от «Комаровского берега» отмечен лишь один старый куст *L. nigra*, растущий у дороги в ельнике (см. табл. 1); самосева вокруг него не отмечено, несмотря на регулярно вызревающие плоды.

На территории «Комаровского берега» выделяются минимум три яруса *L. nigra*, различных по высоте и (хотя бы отчасти) возрасту. О последнем можно визуальнo судить по плодоношению и по лентовидному отслоению коры на стволиках старых кустов [18]. Наиболее высокие проективные покрытия *L. nigra* отмечены в ельниках кислично-крупнопапоротниковых (с доминированием *Oxalis acetosella*, *Dryopteris expansa* s.l. и *Athyrium filix-femina*) вдоль ручьев и мелиоративных канав и при основании склона литоринового уступа. В них покрытие вида (суммарно во всех подъярусах подлеска) достигает в

среднем 10%, а на отдельных участках при основании уступа – до 30–50%. Постоянство вида при этом составляет 60–70%. В ельниках данного синтаксона также чаще всего выражен средневисотный подлесок из плодоносящей *Lonicera nigra*, в составе которого отдельные кусты могут достигать 1,5–1,6 м. Как правило, вместе с *L. nigra* произрастают и другие орнитохорные виды деревьев и кустарников, в том числе *Ribes* spp., *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и *Frangula alnus*, а также *Rubus idaeus* (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Распределение орнитохорных видов деревьев и кустарников
по типам лесных сообществ памятника природы «Комаровский берег»**
[Distribution of bird-dispersed trees and shrubs along different forest
community types in Komarovo Coast Nature Sanctuary]

Виды [Species]	Ярус [Layer]	Основные типы лесных сообществ [Main forest community types]										В целом [Total]
		1.1	1.2	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	6.1	6.2	
<i>Amelanchier spicata</i>	a ₂										15 ¹	1 ¹
	b ₁	10 ²	7 ¹		20 ¹			13 ¹		10 ¹		7 ¹
	b ₂	10 ¹	7 ⁺		10 ¹		34 ⁺					7 ¹
	b ₃	10 ⁺	7 ⁺				34 ¹		1 ⁺	10 ⁺		9 ¹
	c	10 ⁺										1 ⁺
<i>Frangula alnus</i>	b ₁		13 ¹	20 ¹	10 ³			25 ²	4 ⁸	10 ²		12 ⁴
	b ₂	50 ²	38 ²	80 ¹	70 ²	40 ⁴	56 ²	38 ⁴	4 ⁷	10 ¹	57 ³	45 ³
	b ₃	40 ¹	50 ¹	80 ¹	70 ¹	60 ¹	45 ²	88 ³	4 ⁴	20 ¹	72 ³	53 ²
	c	30 ⁺	38 ¹	20 ⁺	40 ⁺	40 ¹	34 ⁺	50 ¹	4 ¹	20 ¹	57 ¹	37 ¹
<i>Lonicera nigra</i>	b ₂	30 ³	63 ⁸	80 ²	10 ²		34 ¹⁷	13 ²		30 ³	15 ¹	30 ⁶
	b ₃	90 ³	70 ²	60 ³	60 ⁺	40 ¹	67 ²	50 ⁵	1 ¹	60 ⁴	43 ¹	57 ²
	c	40 ⁺	19 ⁺			20 ⁺	11 ⁺				15 ⁺	11 ⁺
<i>Padus avium</i>	a ₂		19 ⁴				11 ⁵	50 ²⁰		40 ⁸	29 ⁴	15 ¹⁰
	b ₁		50 ⁹		10 ²		22 ¹⁷	50 ¹⁶		90 ¹⁶	72 ¹¹	32 ¹³
	b ₂	10 ³	75 ⁶		10 ³		56 ³	75 ⁸		80 ¹⁶	86 ¹⁵	44 ⁹
	b ₃	20 ⁴	69 ³	20 ⁺		20 ⁺	45 ²	88 ¹	1 ¹	80 ¹⁰	100 ⁴	47 ⁴
	c	10 ⁺	38 ²				11 ⁺	13 ¹	1 ⁺	70 ²	29 ¹	21 ²
<i>Ribes alpinum</i>	b ₂		7 ³									1 ³
	b ₃	20 ¹	7 ⁺				22 ¹	13 ¹				7 ¹
	c	10 ⁺										1 ⁺
<i>R. nigrum</i>	b ₂										15 ¹	1 ¹
	b ₃		7 ⁺							20 ⁺	15 ¹	6 ¹
<i>R. spicatum</i>	b ₃	10 ⁺	25 ¹				22 ⁺	13 ⁺		10 ¹	15 ⁺	11 ¹
<i>Sambucus racemosa</i>	b ₂	10 ⁺	19 ⁺		10 ¹		11 ⁺					9 ¹
	b ₃	40 ¹	13 ¹		10 ⁺		22 ⁺	13 ⁺		10 ⁺		12 ¹
	c	10 ⁺	7 ⁺					25 ⁺				4 ⁺
<i>Sorbus aucuparia</i>	a ₂	50 ³	44 ³		20 ¹	20 ²	44 ⁸	88 ¹¹		80 ³	29 ¹⁹	40 ⁶
	b ₁	10 ³	38 ⁴	60 ¹	20 ¹	40 ¹	67 ⁹	50 ⁴	3 ⁷	60 ¹	72 ⁴	42 ⁴
	b ₂	30 ²	50 ¹	60 ³	40 ²	60 ¹	45 ²		1 ³	30 ²	72 ²	37 ²
	b ₃	90 ²	63 ¹	60 ¹	100 ²	80 ¹	67 ¹			50 ¹	29 ²	6 ¹
	c	90 ¹	44 ¹	80 ⁺	90 ¹	60 ⁺	45 ⁺	25 ⁺	3 ⁺	40 ⁺	72 ¹	42 ¹
<i>Swida sericea</i>	b ₂		7 ¹⁰						1 ³	30 ³	15 ¹	7 ⁴
	b ₃		7 ²						1 ¹	20 ¹		4 ¹

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Виды [Species]	Ярус [Layer]	Основные типы лесных сообществ [Main forest community types]										В целом [Total]
		1.1	1.2	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	6.1	6.2	
<i>Viburnum opulus</i>	b ₃ с		13 ¹				22 ⁺ 11 ⁺	25 ¹ 13 ⁺		40 ¹	29 ⁺	13 ¹ 2 ⁺
Число описаний [Number of relevés]		10	16	5	10	5	9	8	4	10	7	91

Примечание. Ярусы: a₂ – подчиненный ярус древостоя, b₁, b₂, b₃ – высокий, средневысотный и низкий подрост и подлесок, с – ювенильные особи в травяно-кустарничковом ярусе. Типы сообществ: 1 – ельники: 1.1 – кислично-черничные, ландышевые и орляковые, 1.2 – крупнопоротниковые приручейные, 1.4 – хвощовые сфагновые, 1.5 – черничные сфагновые и сфагново-зеленомошные; 2 – сосняки: 2.1 – брусничные и черничные зеленомошные, 2.2 – кислично-черничные, ландышевые и орляковые, 2.3 – черноольховые крупнопоротниковые приручейные, 2.4 – хвощовые сфагновые; 6 – черноольшаники: 6.1 – кисличные осушенные, 6.2 – таволговые приручейные. Типы 2.4 и 6.2 рассмотрены совместно с однотипными березняками (из *Betula pubescens*) с целью укрупнения выборки. При расчетах для столбца «В целом» учтены и иные типы сообществ помимо перечисленных. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее ненулевое проективное покрытие (%). Для типов сообществ с числом описаний менее 5 постоянство выражено как абсолютное число регистраций. Постоянство либо покрытие менее 0,5% отмечены знаком «+».

[Notes. Layers: a₂ - Subordinate tree layer, b₁, b₂, b₃ - High (3–10 m), intermediate, and low (< 1 m) regrowth and shrubs, respectively, c - Juvenile specimens in the field layer. Community types: 1 - Norway spruce forests: 1.1 - Sorrel-bilberry, May lily, and bracken, 1.2 - Tall-fern riverine, 1.4 - Horsetail-peatmoss, 1.5 - Bilberry-peatmoss and peatmoss-feathermoss; 2 - Scots pine forests: 2.1 - Foxberry- and bilberry-feathermoss, 2.2 - Sorrel-bilberry, May lily, and bracken, 2.3 - Tall-fern riverine with black alder, 2.4 - Horsetail-peatmoss; 6 - Black alder forest swamps: 6.1 - Sorrel drained, 6.2 - Honeysweet riverine. Types 2.4 and 6.2 are treated together with the respective types of mountain birch forests with the aim of poll enlargement. Other community types found in the area, besides mentioned, are taken into account when calculating the “total” values in the last column. Constancy (%) and (in superscripts) the corresponding average non-zero cover (%) are given for species. Species occurrence is given as a number of relevés where the species is encountered for community types with relevé numbers less than 5. Constancy or cover values less than 0.5% are given as “+”].

Наибольшая (до 90%) встречаемость низких (<1 м) молодых кустов жимолости отмечена в ельниках кисличной группы ассоциаций (кислично-черничных, ландышевых и орляковых) вдали от водотоков (рис. 2); здесь же наиболее часто встречаются и ювенильные особи вида. Судя по видовому составу приземных ярусов, кисличники вдали от водотоков достаточно близки к приручейным кисличникам по условиям увлажнения и богатства почв, отличаясь по влажности приземного слоя воздуха. В сосняках кислично-черничных и приручейных крупнопоротниковых, а также в осушенных черноольшаниках кисличных встречаемость *Lonicera nigra* несколько ниже, чем в аналогичных ельниках. Еще сильнее снижены встречаемость и покрытие вида в мезотрофных ельниках хвощовых и особенно черничных сфагновых (со *Sphagnum girgensohnii* Russ.); здесь почти всегда представлены только низкие, нередко угнетенные кусты. В то же время в приручейных черноольшаниках и березняках (из *Betula pubescens*) снижено покрытие жимолости, но не ее встречаемость близка к таковой в приручейных сосняках. Наконец, в сосняках черничных зеленомошных вид встречается редко и в малом обилии, а в сосняках и березняках хвощовых сфагновых практически отсутствует (см. табл. 2).



Рис. 2. Инвазия *Lonicera nigra* в ельнике кисличном при основании литоринового уступа берега Финского залива, памятник природы «Комаровский берег» (фото И.Б. Кучерова)
[Fig. 2. Invasion of *Lonicera nigra* in a sorrel spruce forest at the bottom of the Littorine bench of the Gulf of Finland shore, Komarovo Coast Nature Sanctuary (Photo by Ilya Kucherov)]

Таблица 3 [Table 3]

Средняя расчетная активность (%) доминирующих видов сосудистых растений в лесных сообществах памятника природы «Комаровский берег»
[Average activeness (%) of dominant vascular plants in different forest communities of Komarovo Coast Nature Sanctuary]

Виды [Species]	Основные типы сообществ [Main forest community types]										В це- лом [Total]
	1.1	1.2	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	3.3	6.1	6.2	
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	87	78	93	85	44	62	54	51	40	37	64
<i>Oxalis acetosella</i> L.	49	65	47	21	11	33	63	15	56	44	45
<i>Pinus sylvestris</i> L.	31	23	17	19	77	69	55	45	8	20	34
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	40	19	33	48	48	30	33	43	6	19	28
<i>Padus avium</i> Mill.	5	33	1	3	1	21	46	2	62	50	26
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fr.-Jenk. et Jermy	13	48	48	6		7	16	6	37	19	25
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	23	19	2	2	6	28	3	64	61	24
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	20	20	18	17	13	35	33	24	19	30	22
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	7	14	18	10	12	5	26	62	24	48	20
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	3	29	10			3	39	8	32	33	18
<i>Lonicera nigra</i> L.	18	25	17	5	3	23	10	2	15	4	15
<i>Frangula alnus</i> Mill.	10	12	13	13	11	11	20	43	5	19	14
<i>Maianthemum bifolium</i> F.W. Schmidt	15	18	10	22	14	13	14	12	13	8	14
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	13	18	4	9	3	8	16	12	13	16	12

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Виды [Species]	Основные типы сообществ [Main forest community types]										В це- лом [Total]
	1.1	1.2	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	3.3	6.1	6.2	
<i>Betula pendula</i> Roth	17	13		5	18	22	8	10	7	7	11
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	4	14	2	2		5	11	11	17	22	11
<i>Rubus idaeus</i> L.	5	10		1		9	12	1	27	23	11
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	4	7	10	2		3	8	44	11	15	10
<i>Trientalis europaea</i> L.	8	9	9	9	13	11	8	8	8	9	9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	7	3	7	11	29	12	5	16	1	4	8
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch (ранг [rank] 53)	3	1		3		5	2	1	1	1	2
<i>Swida sericea</i> (L.) Holub (ранг [rank] 56)		2						5	7	1	2

Примечание. Виды ранжированы по средней расчетной активности и перечисляются в порядке убывания рангов для флоры в целом. Прочие обозначения, как в табл. 2.

[Note. Species are ranked according to their average activeness and listed in the descending order of their ranks in the total sanctuary flora. For other notes, see Table 2].

К наиболее эффективным распространителям семян *Lonicera*, как и многих других эндоорнитохорных таксонов деревьев и кустарников, относятся певчие птицы из семейств Turdidae и Sylviidae, заглатывающие сочные плоды целиком и переваривающие лишь их мякоть, но не сами семена [19–21]. Из числа видов птиц, обычных на территории «Комаровского берега» [10], питание плодами жимолостей документировано в литературе [12, 19, 22, 23] для зарянки (*Erithacus rubecula* (L.)), белобровика (*Turdus iliacus* L.), черного (*T. merula* L.) и певчего (*T. philomelos* Brehm) дроздов, славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla* (L.)) и садовой славки (*S. borin* (Bodd.)). Тяготение *Lonicera nigra* к приручейным ельникам можно объяснить особенностями экологии как ее самой, произрастающей в аналогичных сообществах и в пределах аборигенного ареала [24], так и птиц, как минимум *Sylvia atricapilla*, *S. borin* и (отчасти) *Erithacus rubecula*. Эти птицы используют долины ручьев и просеки вдоль мелиоративных канав как миграционные «коридоры» в сомкнутом лесном массиве [12, 25]. Немалую роль играет и регулярная сеть самих канав, способствующая переносу опавших плодов дождевыми (а также перезимовавших семян – талыми) водами в направлении от уступа к заливу. Вместе с этим сквозь ельники крупнопоротниковые при основании склона уступа, изобилующие не только жимолостью, но также черемухой и высокой рябиной, наверняка проходят маршруты августовских и сентябрьских кочевков дроздов. Распространение *Lonicera nigra* в ельниках и сосняках кислично-черничных вдали от ручьев должно иметь преимущественно вторичный характер, что подтверждается и меньшей высотой кустов, т.е. их меньшим возрастом, поскольку экологические условия в кисличниках вдоль ручьев и вдали от них в целом достаточно близки. Известно, что основная масса семян эндоорнитохорных растений эффективно разносится на расстояния 50–300 м

от источника, и лишь единичные семена распространяются в радиусе до нескольких километров [19, 20, 21, 25]. Н.Н. Панасенко [26, 27] приводит для дроздов близкие цифры – 150–500 м.

Если в ельниках крупнопоротниковых, особенно приручейных, вхождение жимолости в состав подлеска не изменяет их привычного облика и структуры, то в ельниках кислично-черничных она формирует не типичный для них ярус подлеска.

При сопоставлении расчетной активности *L. nigra* с таковой иных видов флоры «Комаровского берега» (табл. 3) жимолость выходит на 11-е место из 184 возможных в общем ранжированном списке, уступая *Picea abies* и другим основным лесообразователям, а также *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, но опережая столь активные виды, как *Frangula alnus*, *Rubus idaeus*, *Dryopteris carthusiana* и *Athyrium filix-femina*. При этом в ценофлорах ельников и сосняков кислично-черничных, а также ельников крупнопоротниковых ранг активности *Lonicera nigra* достигает 6, т.е. это один из самых активных видов в составе соответствующих ценофлор в границах ООПТ.

При этом, однако, выраженного влияния *L. nigra* на какие-либо иные виды растений проследить не удалось – ни визуально, ни при анализе корреляций между проективными покрытиями видов в выборке из 83 описаний (всех синтаксонов, хотя бы в одном из описаний которых отмечена *L. nigra*). Лишь для одного вида (*Frangula alnus*) зафиксирована статистически значимая (при доверительной вероятности $p=0,95$), но пренебрежимо слабая (с силой влияния фактора $r^2<0,05$) и скорее случайная негативная зависимость его покрытия от такового *L. nigra*. Еще для 9 видов отмечены столь же слабые ($r^2<0,11$) позитивные статистически значимая зависимости. Их можно либо объяснить сходством требований этих видов к влажности и богатству почвы (*Oxalis acetosella*, *Convallaria majalis*, *Carex digitata* L., *Solidago virgaurea* L., *Sciuro-hypnum curtum* (Lindb.) Ignatov et Huttunen, *S. reflexum* (Starke) Ignatov et Huttunen – мезотрофные мезофиты, как и *L. nigra*), либо считать косвенно отражающими маршруты перемещения птиц сквозь лесной полог (орнитохорные *Ribes alpinum* и *Swida sericea*). Корреляция между покрытием *Lonicera nigra* и подроста *Acer platanoides* L. (вдоль побережья залива чаще адвентивного, чем аборигенного, при этом анемо-, а не орнитохорного), возможно, обусловлена сходным влиянием потепления климата на эти виды. Стоит повториться, что все упомянутые связи очень слабы и по общепринятым меркам [9] вообще не заслуживают упоминания.

Несмотря на сказанное выше, следует обратить внимание на отсутствие аборигенной *Lonicera xylosteum* в характерных для нее сообществах в пределах «Комаровского берега», хоть и редко, но регулярно встречающейся в лесах двух других обследованных южнотаежных ООПТ Карельского перешейка (см. табл. 1). *L. xylosteum* – намного более экологически требовательный вид, нежели *L. nigra*, с не столь широкими амплитудами по градиентам богатства

и кислотности почвы, но в то же время и с большей потребностью в летнем тепле [13]. Нельзя исключить, что в недавнем прошлом *L. nigra* вытеснила *L. xylosteum*. Однако для подтверждения этого нужны как минимум наблюдения в экспериментальных смешанных посадках. Необходим также мониторинг на территории памятника природы возможного влияния *L. nigra* на другие аборигенные виды растений.

За пределами «Комаровского берега» и заказника «Озеро Щучье» *L. nigra* отмечена в сопредельном Выборгском районе Ленинградской обл. Известен локальный очаг натурализации вида в сосняке орляковом по краю верхового болота около бывшего пионерлагеря в заказнике «Болото Озерное» (средняя тайга) [Г.Ю. Конечная, личн. сообщ.]. Также сделаны единичные находки в районе оз. Нахимовское и близ п. Приветнинское [сборы в фондах LE]. Н.Н. Цвелев [16] приводит вид и для Центрального ботанико-географического района области (Принева́ская равнина, бассейны рек Тосны, Мги и Тигоды, болотно-лесная равнина между южным побережьем Финского залива и уступом глинта), однако подтверждающих это сборов в фондах LE не найдено. Далее на юг и юго-запад находки вида отсутствуют вплоть до северо-восточной границы первичного ареала на Украине.

Amelanchier spicata

Первичный ареал этого вида окончательно не выявлен. Он либо завезен в XVIII в. в Европу с востока Северной Америки, где он широко распространен [28, 29], либо возник в XIX в. уже на территории Европы в результате гибридизации завезенных туда североамериканских видов, предположительно *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. и *A. humilis* Wiegand. Последнюю гипотезу подтверждают данные молекулярно-генетических исследований [30]. На территории Восточной Европы *A. spicata* проявляет себя как полизональный, широко распространившийся из орнаментальной и плодовой культуры вид, тепло- и светолюбивый олигомезотрофный мезофит с очень широкой амплитудой по градиенту кислотности почвы, способный успешно произрастать также на переувлажненных почвах [31].

Amelanchier spicata внесена в «Черные книги» Средней России [32] и ряда ее областей [33, 34], а также Сибири [35]. В Европейской России она активно расселяется начиная от подзоны южной тайги [1, 36] на юг до степного Причерноморья [27, 37]. Этот геоксильный кустарник нередко трансформирует населенные им сосняки, формируя не свойственный им густой монодоминантный подлесок. Последнее отмечено как минимум в Тверской [33, 36], Брянской [27] и Воронежской [1] областях. В ряде случаев доминирование ирги приводит к флористическому обеднению сообществ: подтверждены случаи элиминации *Vaccinium myrtillus* [38], *Linnaea borealis*, *Goodyera repens* и других бореальных видов [1, 27] и даже формирование мертвопокровных сосняков [1, 39]. В Брянской области вид активно внедряется как в сосновые, так и в широколиственные леса и производные от

последних осинники [27]. В средней тайге *Amelanchier spicata* теряет свою агрессивность, в Карелии не натурализуясь севернее г. Петрозаводска [1], что подтверждается, в частности, в заповеднике «Кивач», где по состоянию на 2000 г. из дендрария на усадьбе заповедника единично дичала *A. alnifolia*, но не *A. spicata* [40].

На юге Сибири вид активно внедряется в нарушенные сообщества в ряде районов Омской и на юге Томской области. Однако здесь он пока еще не представляет такой угрозы, как в центральном и южном районах Европейской России. Отдельные случаи натурализации в пригородных лесах отмечены на восток вплоть до юго-западной части Иркутской области [35].

Активная инвазия *A. spicata* в южной тайге заказника «Лисинский» предположительно началась не ранее 1990-х гг., видимо, опять-таки в связи с изменениями климата. Будучи студентом Лесотехнической академии, автор проходил полевые практики в Лисинском лесхозе в 1985–1987 гг. За все три года в ходе неоднократного посещения тех же кварталов, что и позднее в 2017 г., *A. spicata* не отмечена ни разу. Не помнят ее и преподаватели, проводившие практику в те годы.

Источником инвазии могли послужить плодоносящие кусты ирги на территории п. Лисино-Корпус. При обследовании 2017 г. наиболее выраженное внедрение ирги в леса (прежде всего, еловые) отмечено на протяжении 3–4 км к северу от поселка вдоль дороги на Зверинец (бывшие охотничьи угодья Александра II). Однако отдельные растения отмечались и вдоль дорог, ведущих в другие стороны от поселка в радиусе до 8–10 км, а также в глубине лесных массивов.

Наблюдаемое распределение *Amelanchier spicata* по типам лесных сообществ несколько различается в разных ярусах подлеска. Высокие, плодоносящие кусты ирги (высотой до 5–7 м, с покрытием иногда до 3–5%) чаще всего отмечались в ельниках кисличных, а также хвощовых сфагновых вдоль дороги на Зверинец, столь же часто, но в меньшем обилии – в сосняках кисличных и кислично-черничных. Намного реже высокая ирга встречалась в сосняках хвощовых сфагновых и в осинниках кисличных и ландышевых, очень редко, зато (в силу близости к поселку) сравнительно обильно, – в пойменных сероольшаниках. В ельниках приручейных и болотно-травяных высокая ирга не отмечена, равно как и в березняках, несмотря на обилие в этих сообществах многих аборигенных видов орнитохорных кустарников (табл. 4).

Наиболее обычной *A. spicata* оказалась в составе средневисотного подлеска, особенно в сосняках кисличных и вейниковых вдоль дороги в д. Машино к юго-востоку от п. Лисино-Корпус и объездной дороги вокруг последнего. Здесь отмечены наибольшие значения проективного покрытия вида в составе яруса (до 2–3%). Столь же часто, но всегда с меньшим покрытием «средневисотная» ирга отмечена в ельниках кисличных, осинниках, ельниках и сосняках хвощовых сфагновых. В ельниках приручейных и болотно-травяных вид в составе яруса оказался намного более редким, а в березняках и сероольшаниках он не отмечен ни разу. Плодоношение для «средневисотной» ирги на обследованной территории не характерно.

Таблица 4 [Table 4]

**Распределение орнитохорных видов деревьев и кустарников
по типам лесных сообществ заказника «Лисинский»
[Distribution of bird-dispersed trees and shrubs along different forest
community types in Lisino Partial Nature Reserve]**

Виды [Species]	Ярус [Layer]	Основные типы лесных сообществ [Main forest community types]										В целом [Total]
		1.1	1.2	1.3	1.4	2.2	2.4	3.1	3.2	4	5	
<i>Amelanchier spicata</i>	b ₁	27 ²			27 ²	30 ¹	18 ¹			14 ²	7 ⁵	9 ²
	b ₂	27 ¹	10 ¹	18 ⁺	27 ¹	30 ³	28 ¹			28 ¹		12 ¹
	b ₃	35 ¹		9 ¹	16 ¹	30 ⁺	18 ¹	38 ⁺	20 ⁺	32 ¹	14 ⁺	14 ¹
<i>Daphne mezereum</i>	c	14 ⁺		9 ⁺	8 ⁺	30 ⁺				18 ⁺		6 ⁺
	b ₃	39 ⁺	40 ⁺	9 ⁺				63 ¹	20 ⁺	50 ⁺		13 ⁺
<i>Frangula alnus</i>	c	8 ⁺								5 ⁺		2 ⁺
	b ₁		10 ¹		16 ¹		9 ¹					2 ²
	b ₂	23 ¹	30 ¹	46 ²	69 ²	10 ¹	46 ²	25 ¹	40 ¹	23 ⁺	7 ⁺	21 ¹
	b ₃	35 ¹	20 ¹	64 ¹	50 ¹	60 ⁺	46 ¹	25 ⁺	40 ¹	46 ¹		25 ¹
<i>Lonicera xylosteum</i>	c	19 ⁺		28 ⁺	43 ⁺	20 ⁺	37 ⁺	13 ⁺		23 ⁺		13 ⁺
	b ₂	2 ³	10 ³					13 ¹	40 ⁸	5 ¹⁰	14 ⁶	3 ⁵
	b ₃	33 ¹	50 ¹	9 ¹	4 ¹	10 ⁺		50 ¹		55 ²	20 ²	15 ¹
	c	19 ⁺	20 ⁺							18 ⁺	7 ⁺	6 ¹
<i>Padus avium</i>	a ₂										40 ³⁸	2 ³³
	b ₁	6 ⁹	40 ¹⁵	9 ¹		10 ⁵		13 ⁵	60 ²⁶	5 ²	80 ³⁰	9 ¹⁸
	b ₂	12 ⁴	50 ⁶	9 ¹		10 ⁵		38 ²	40 ⁷	41 ²	60 ⁷	14 ⁴
	b ₃	19 ²	60 ²	37 ¹	12 ⁺	30 ¹		88 ²	60 ¹	59 ¹	60 ⁴	21 ²
	c	8 ⁺	20 ⁺		4 ⁺	10 ²		38 ⁺	20 ¹	37 ⁺	27 ²	8 ¹
<i>Ribes alpinum</i>	b ₃	23 ¹	20 ¹					13 ¹		9 ¹	7 ³	8 ¹
	c	6 ⁺								5 ⁺		2 ⁺
<i>R. nigrum</i>	b ₃	10 ¹	80 ²	18 ¹				25 ¹	60 ¹⁵	14 ⁺	7 ²	9 ³
	c	2 ⁺										+
<i>R. spicatum</i>	b ₃	2 ⁺		9 ¹								1 ¹
<i>Sambucus racemosa</i>	b ₂					10 ⁺					7 ⁺	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	a ₂	35 ⁴	10 ¹⁵	18 ¹	19 ²	30 ²	9 ⁹	38 ⁹	40 ²	5 ²	14 ¹	14 ⁸
	b ₁	79 ⁷	80 ⁹	73 ⁴	77 ⁶	80 ⁸	55 ³	50 ⁴	60 ¹	59 ⁶	47 ⁴	39 ⁶
	b ₂	91 ⁴	80 ²	73 ²	85 ⁵	100 ²	55 ²	75 ⁵	60 ¹	91 ⁴	14 ¹	46 ⁴
	b ₃	85 ³	50 ²	73 ²	62 ¹	70 ¹	46 ²	88 ²	40 ¹	91 ²	27 ¹	42 ²
	c	93 ¹	90 ¹	64 ¹	66 ¹	90 ¹	55 ⁺	88 ¹	60 ¹	91 ¹	20 ⁺	43 ¹
<i>Swida alba</i>	b ₁	2 ⁴										+
	b ₂	2 ²			8 ¹	20 ²			20 ¹			2 ¹
	b ₃	2 ⁺			8 ¹	10 ¹	9 ¹					1 ¹
	c						9 ⁺					+
<i>Viburnum opulus</i>	b ₃	4 ⁺	30 ¹	37 ¹	8 ⁺					28 ¹	14 ⁺	6 ¹
	c	14 ¹	10 ³	28 ⁺	4 ¹	10 ⁺				23 ¹	7 ²	6 ¹
Число описаний [Number of relevés]		52	10	11	26	10	11	8	5	22	15	342

Примечание. Типы сообществ: 1 – ельники: 1.1 – кислично-черничные, кисличные и вейниковые, 1.2 – крупнопапоротниковые и таволговые приручейные, 1.3 – болотно-травяные (мезозвтрофные), 1.4 – хвощовые сфагновые (мезотрофные); 2 – сосняки: 2.2 – кислично-черничные, кисличные и вейниковые, 2.4 – хвощовые сфагновые; 3 – березняки: 3.1 – кисличные и вейниковые (из *Betula pendula*), 3.2 – крупнопапоротниковые и таволговые приручейные (из *B. pendula*, *B. pubescens*); 4 – осинники кисличные и ландышевые; 5 – сероольшаники и черемушники приручейные. Прочие обозначения, как в табл. 2.

[Note. Community types: 1 - Norway spruce forests: 1.1 - Sorrel-bilberry, sorrel, and reedgrass, 1.2 - Tall-fern and honeysweet riverine, 1.3 - Swamp-herb (mesoeutrophic), 1.4 - Horsetail-peatmoss (mesotrophic); 2 - Scots pine forests: 2.2 - Sorrel-bilberry, sorrel, and reedgrass, 2.4 - Horsetail-peatmoss; 3 - Birch forests: 3.1 - Sorrel and reedgrass (of *Betula pendula*), 3.2 - Tall-fern and honeysweet riverine (of *B. pendula* and/or *B. pubescens*); 4 - Sorrel and May lily aspen forests; 5 - Grey alder and bird cherry riverine woodlands. For other notes and abbreviations, see Table 2].

В составе низкого подлеска *A. spicata* встречалась преимущественно в лесах кисличной группы ассоциаций, во всех формациях от сосняков до осинников. Существенно меньшее число регистраций сделано в сосняках и ельниках хвощовых сфагновых. В ельниках болотно-травяных «низкая» ирга очень редка на приствольных повышениях и выворотнях, а в приручейных вообще отсутствует, возможно, из-за угнетающего влияния высокотравья. Ювенильные особи ирги в травяно-кустарничковом ярусе встречены в основном в сосняках кислично-черничных и кисличных и в осинниках, реже в ельниках кисличных, очень редко в болотно-травяных и хвощовых сфагновых, в приручейных лесах не отмечены ни разу (см. табл. 4).

В сосняках и ельниках черничных зеленомошных, приуроченных к изолированным флювиогляциальным песчаным грядам, и в сосняках кустарничковых сфагновых по болоту (не включены в табл. 4 как отдельные столбцы) ирга не отмечена.

Таким образом, во всех ярусах подлеска *A. spicata* оказалась характерной для ельников и сосняков кисличных, ельников хвощовых сфагновых и осинников. Из сказанного также видно, что на территории ООПТ вид в целом не характерен для приручейных лесов, чаще встречаясь в лесах на ровных участках водоразделов, равно незаболоченных и заболоченных, особенно вдоль дорог.

Наиболее успешными распространителями семян *Amelanchier spicata* выступают дрозды, прежде всего рябинник (*Turdus pilaris* L.), также *T. merula* и *T. philomelos* [12, 19, 23, 26, 27]. При прохождении через пищеварительный тракт дроздов семена ирги не только не повреждаются, но, более того, стратифицируются, что ведет к повышению их всхожести. Как уже сказано выше, эффективный разнос семян дроздами происходит на расстояния 150–500 м, иногда до нескольких километров от источника [26, 27]. Рябинники, как правило, не используют долины рек и ручьев в качестве излюбленных миграционных коридоров [12], но охотно мигрируют вдоль дорог [11]. Во время работы вдоль дороги на Зверинец неоднократно приходилось видеть стайки *T. pilaris* и пары *T. merula*, перелетавшие вдоль дороги и привычно садившиеся на высокие кусты ирги и рябины. Отмечены и отдельные особи *T. iliacus*, а из других птиц, употребляющих в пищу плоды ирги, – рябчики (*Tetrastes bonasia* (L.)) [12, 23] и снегيري (*Pyrrhula pyrrhula* (L.)). Последние, однако, семеноядны, как и большинство видов Fringillidae [12, 19–21, 23], и могут способствовать расселению *Amelanchier spicata* лишь случайно.

Трансформирующее влияние *A. spicata* на структуру сообществ выражено вдоль дорог, где вырастают самые высокие кусты, а также в ельниках хвощовых сфагновых, где ирга может заполнять ветровальные «окна» небольшого диаметра, обычно занятые *Sorbus aucuparia* или *Salix caprea* либо вообще пустующие [41]. При этом, однако, речь может идти лишь о непривычном облике сообществ; нельзя сказать, что *A. spicata* вытесняет какой-либо из аборигенных видов, в частности, *Sorbus aucuparia* или *Vaccinium*

myrtilus. Последние существенно превосходят иргу по активности как во флоре ООПТ в целом, так и в отдельных ценофлорах. Максимальная активность ирги отмечена в сосняках кисличных (9%), где она близка к активности такого аборигенного неморального вида, как *Galeobdolon luteum*. Несколько ниже активность *A. spicata* в ельниках кисличных и хвощовых сфагновых (6–7%; табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]

**Средняя расчетная активность (%) доминирующих видов
сосудистых растений в лесных сообществах заказника «Лисинский»**
[Average activeness (%) of dominant vascular plants
in different forest communities in Lisino Partial Reserve]

Виды [Species]	Основные типы лесных сообществ [Main forest community types]										В целом [Total]
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.2	2.4	3.1	3.2	4	5	
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	85	81	86	83	65	68	64	38	70	14	46
<i>Oxalis acetosella</i> L.	50	40	34	25	46	14	42	19	38	11	21
<i>Pinus sylvestris</i> L.	19	7	6	23	79	72	12	5	5	1	20
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	36	34	24	32	32	18	34	15	31	13	18
<i>Betula pendula</i> Roth	26	14	31	8	13	12	74	48	17	2	16
<i>Vaccinium myrtilus</i> L.	22	11	21	28	32	46	13		24		16
<i>Populus tremula</i> L.	15	11	13	12	5	2	10		77	0,1	14
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	13	25	38	39	11	32	14	23	8	5	13
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	30	9	20	16	22	7	42	7	24	0,1	12
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	6	17	16	24	9	28	8	21	7	1	11
<i>Padus avium</i> Mill.	6	27	3	1	7		16	39	9	63	10
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	16	8	20	24	14	20	9	4	12		10
<i>Dryopteris expansa</i> (C.Presl) Fr.-Jenk. et Jermy	17	27	18	23	14	6	11	27	5	3	9
<i>Rubus saxatilis</i> L.	20	20	17	11	14	3	25	9	22	0,1	9
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	4	14	6	4	4	1	2	29	1	67	8
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs	15	16	15	14	13	7	14	13	12	9	8
<i>Convallaria majalis</i> L.	16	7	8	3	23	4	25	2	29	2	8
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	9	15	1	1	6	1	15	28	11	16	6
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	7	25	26	11	4	2	1	11	6	8	6
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C.Koch (ранг [rank] 57)	7	1	2	6	9	4	1	1	5	3	3
<i>Lonicera xylosteum</i> L. (ранг [rank] 60)	4	7	1	1	1		6	11	9	6	3

Примечание. Обозначения, как в табл. 4, порядок и объем видов, как в табл. 3.

[Note. For abbreviations, see Table 4. For species order and volume, see Table 3].

При анализе корреляций между проективными покрытиями видов в выборке 222 видов из 199 описаний отмечены статистически значимые, но, как и в случае *Lonicera nigra* (см. выше), лишь пренебрежимо слабые ($r^2 < 0,1$; $p = 0,95$) позитивные связи между покрытиями *Amelanchier spicata* и других орнитохорных видов (*Frangula alnus* и *Swida alba*). Столь же слабы позитивные связи между покрытиями *Amelanchier spicata* и ряда аборигенных мезотрофных мезофитов, включая *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*,

Maianthemum bifolium, *Oxalis acetosella*, *Fragaria vesca* L., ювенильные особи *Picea abies* и *Sorbus aucuparia*. Негативные зависимости между покрытиями ирги и какого-либо из видов в составе приземных ярусов вообще не выявлены, что подтверждается и данными визуальных наблюдений. Таким образом, на данный момент пока еще нет оснований считать, что *Amelanchier spicata* оказывает какое-либо значимое трансформирующее влияние на лесные сообщества заказника «Лисинский». Впрочем, скорее всего, мы наблюдаем лишь начальный этап инвазионного процесса.

На Карельском перешейке на территории «Комаровского берега» и заказника «Гладышевский» ирга встречается редко и всегда в малом обилии (см. табл. 1), чаще всего в ельниках черничных сфагновых и сфагново-зеленомошных (где отчетливее всего заметна ее чужеродность) и в сосняках кислично-черничных и ландышевых (см. табл. 2). Здесь *Amelanchier spicata* все еще нельзя отнести к активным видам (см. табл. 3), однако есть указания на массовую натурализацию ирги в районе между Сестрорецком и Зеленогорском [15], куда попадает и «Комаровский берег». В заказнике «Линдуловская роща» *A. spicata* отмечена в единственном местонахождении на границе п. Рожино и не расселяется ни вдоль дорог, ни вглубь леса (см. табл. 1). На юге и юго-востоке области одичавшая ирга известна с послевоенных лет [41], однако никаких данных о ценотической приуроченности вида не приводится.

Заключение

Вышеприведенные примеры свидетельствуют в первую очередь о непредсказуемости процессов биологических инвазий. В условиях меняющегося климата любая из них может начаться неожиданно. Внедриться в аборигенные сообщества может не только недавний вселенец, но и давно присутствующий на данной территории адвентивный или культивируемый вид, локальная инвазия которого до последнего времени не рассматривалась как угроза (пример *Lonicera nigra*). В то же время активность видов, широко известных своим негативным влиянием на природные сообщества, может быть не столь высока вблизи от климатически обусловленных границ их потенциальных ареалов (пример *Amelanchier spicata* на Карельском перешейке сравнительно с заказником «Лисинский»). Обращает на себя внимание и факт внедрения инвазионных видов в сообщества заболоченных, в том числе сфагновых еловых лесов, ценофлоры которых на Европейском Севере и Северо-Западе до недавнего времени служили эталоном устойчивости, особенно в пределах ООПТ.

По всей видимости, при расселении низких орнитохорных кустарников, подобных *Lonicera nigra*, важную роль играют изначальный разнос их диаспор мелкими певчими птицами вдоль водотоков, а также вторичная гидрохория и барохория. При расселении высоких кустарников типа *Amelanchier spicata* основную роль играют дрозды, активно кочующие вдоль дорог и просек в конце лета и начале осени.

Рассмотренные примеры инвазий свидетельствуют также о необходимости регулярного мониторинга состояния популяций как адвентивных, так и аборигенных видов растений в пределах каждой ООПТ (по возможности). Обычно такой мониторинг проводится на постоянных пробных площадках. Однако для раннего выявления инвазионных видов более продуктивным может оказаться маршрутный метод. Репрезентативную сеть таких маршрутов следует спланировать заранее.

Литература

1. Морозова О.В., Виноградова Ю.К. *Amelanchier spicata* – Ирга колосистая // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП–100). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
2. Атлас особо охраняемых природных территорий Санкт-Петербурга / отв. ред. В.Н. Храмцов, Т.В. Ковалева, Н.Ю. Нацваладзе. СПб. : Марафон, 2013. 176 с.
3. Особо охраняемые природные территории Ленинградской области. 2-е изд. СПб. : ИП Рогожин И.В., 2018. 312 с.
4. Кучеров И.Б. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
5. Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М. : Сельхозгиз, 1931. 328 с.
6. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука, 1968. 236 с.
7. Куприянов А.Н., Казьмина С.С., Зверев А.А. Изменение флористического состава растительных сообществ Караканского хребта вблизи угольных разрезов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 66–88. doi: [10.17223/19988591/43/4](https://doi.org/10.17223/19988591/43/4)
8. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : Изд-во Томского государственного университета, 2007. 304 с.
9. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л. : Изд-во Ленинградского государственного университета, 1984. 288 с.
10. Комаровский берег – комплексный памятник природы / ред. Е.А. Волкова, Г.А. Исаченко, В.Н. Храмцов. 2-е изд., испр. и доп. СПб. : БИН РАН – ЗИН РАН – СПбГУ, 2004. 92 с.
11. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2: Певчие птицы. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1983. 504 с.
12. Птицы Советского Союза. Т. 4: Отряд Куриные. Отряд Гусеобразные. М. : Сов. наука, 1952. 641 с.; Т. 5: Отряд Воробьиные. М. : Сов. наука, 1954. 803 с.; Т. 6: Отряд Воробьиные (окончание). М. : Сов. наука, 1954. 792 с.
13. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. 1992. Bd 18. S. 1–258.
14. Meusel H., Jäger E.J., Bräutigam S., Knapp H.-D., Rauschert S., Weinert R., Seidel D., Stölzer J. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena; Stuttgart; N.Y. : Gustav Fischer, 1992. Bd 3. 333 S.
15. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / ред. А.Л. Буданцев, Г.П. Яковлев. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 799 с.
16. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. : Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
17. Морозова О.В., Стародубцева Е.А., Царевская Н.Г. Адвентивная флора Европейской России: итоги инвентаризации // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2008. № 5. С. 85–94.

18. Погиба С.П. Жимолость. М. : Агропромиздат, 1987. 48 с.
19. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М. : Изд-во Московского государственного университета, 1957. 358 с.
20. Whelan C.J., Marquis R.J., Wenny D. Ecosystem services provided by birds // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2008. Vol. 1134. P. 25–60.
21. Девятов А.Г. Репродуктивная экология семенных растений. М. : МАКС Пресс, 2014. 104 с.
22. Müller-Schneider P. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich*. 1986. Hf. 85. S. 1–263.
23. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 2: Hawks to bustards. Oxford; N.Y. : Oxford University Press, 1980. 695 p.; Vol. 5: Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford; N.Y. : Oxford University Press, 1988. 1063 p.; Vol. 6: Warblers. Oxford; N.Y. : Oxford University Press, 1992. 728 p.
24. Пояркова А.И. Род *Lonicera* L. – Жимолость // *Флора европейской части СССР* / под ред. Ан.А. Федорова. Л. : Наука, 1978. Т. 3. С. 16–20.
25. Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // *Журнал общей биологии*. 2003. Т. 64, № 6. С. 479–500.
26. Панасенко Н.Н., Шумик А.Н. Инвазия *Amelanchier spicata* в лесные сообщества Брянской области: консортивные связи и фитоценотические отношения // *Актуальные проблемы естественных наук: сборник статей памяти И.С. Михальченко*. Брянск : РИО Брянского государственного университета, 2009. С. 155–160.
27. Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н. Антропогенная растительность Брянской области. Брянск : РИСО Брянского государственного университета, 2020. 312 с.
28. Binggeli P. Plants of the Pacific Northwest in Western Europe // *Botanical electronic news*. 1998. № 195. URL: <https://www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben195.html> (accessed: 10.12.2020).
29. Kartesz J.T. The biota of North America program (BONAP) // *North American Plant Atlas*. Chapel Hill : University of North Carolina, 2015. URL: <http://bonap.net/napa> (дата обращения: 12.12.2020).
30. Куклина А.Г., Кузнецова О.И., Шанцер И.А. Молекулярно-генетическое исследование инвазионных видов ирги (*Amelanchier* Medik.) во вторичном ареале // *Российский журнал биологических инвазий*. 2018. № 1. С. 51–61.
31. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
32. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М. : ГЕОС, 2009. 502 с.
33. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.
34. Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. Черная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга : Ваш Дом, 2019. 342 с.
35. Черная книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова ; отв. ред. А.Н. Куприянов. Новосибирск : Гео, 2016. 440 с.
36. Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь : Тверской государственный университет, 2009. 473 с.
37. Opalko A.I., Andrienko I.D., Opalko O.A. The representatives of *Amelanchier* Medik. genus in Ukraine // *Вестник Волгоградского государственного университета*. Серия 11: Естественные науки. 2015. № 1 (11). С. 15–33.

38. Weber E. Invasive plant species of the world: A reference guide to environmental weeds. Wallingford : CABI Publ., 2003. 548 p.
39. Куклина А.Г. Натурализация североамериканских видов ирги (*Amelanchier* Medik.) во вторичном ареале // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 52–59.
40. Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Тихомиров А.А. Сосудистые растения заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М. : ИПЭЭ РАН, 2000. Вып. 64. 108 с.
41. Сергиевская Е.В. Сем. Rosaceae – Розоцветные // Флора Ленинградской области / ред. Б.К. Шишкин. Л. : Изд-во Ленинградского государственного университета, 1961. Т. 3. С. 20–69.

*Поступила в редакцию 17.01.2021 г.; повторно 22.04.2021 г.;
принята 27.05.2021 г.; опубликована 29.06.2021 г.*

Авторский коллектив:

Кучеров Илья Борисович, д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2).
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>
E-mail: atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

For citation: Kuchеров IB. Invasions of bird-dispersed shrub species in specially protected natural reservations of Saint-Petersburg and Leningrad Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;54:21-44. doi: 10.17223/19988591/54/2 In Russian, English Summary

Ilya B. Kuchеров

V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

**Invasions of bird-dispersed shrub species in specially protected
natural reservations of Saint-Petersburg and Leningrad Region**

The research deals with recent invasions of bird-dispersed shrubs in specially protected natural reservations of St.Petersburg and Leningrad Region. The results of bird-dispersed woody species inventory in 5 partial nature reserves and nature sanctuaries of the area (See Fig. 1), based upon the extensive phytocoenological research data of 2014-2018, are given (See Table 1). Out of the adventive shrub species listed, the two most aggressive invaders were chosen according to their constancy and abundance in natural forest communities. These are *Lonicera nigra* in Komarovskiy Bereg [Komarovo Coast] Nature Sanctuary and *Amelanchier spicata* in Lisinskiy [Lisino] Partial Nature Reserve.

For this purpose, distributions of these species are traced along with different forest types they invade, paying attention to species constancy and projective cover in different layers of forest communities (See Tables 2 and 4). Values of intralandscape species activeness, based upon the proper relevé sets, were also calculated for both aboriginal and adventitious plant species from different community types in each study area (See Tables 3 and 5).

Lonicera nigra has never been detected as an invader before. It is presumably dispersed by robins, thrushes, and warblers, also by means of barochory and secondary hydrochory. The latter is proved by the occurrence of the oldest shrubs in riverine Norway spruce and Scots pine forests on the Littorine terrace of the Gulf of Finland within Komarovo Coast Nature Sanctuary. The results of secondary bird dispersal of this species are observed in sorrel spruce forests where the untypical low shrub layer is

being formed (See Fig. 2). These plants are remote from brooks or drainage channels (See Table 2). *L. nigra* acts as one of the most active species in the sanctuary forest coenofloras studied (See Table 3). Nevertheless, floristic composition of these forest communities remains yet unchanged in its main features. The invasion of *L. nigra* in the sanctuary area was first mentioned in literature by NN Tzvelev in 2000 but it took place much earlier, as the ancestral plant specimens were likely to grow in a transplant nursery near the present-day sanctuary north-eastern border in the early XX-th century. According to Komarov Botanical Institute Herbarium (LE) data, the secondary area of *L. nigra* in Russia is restricted to several findings in the Karelian Isthmus.

Amelanchier spicata, the June berry, listed among the most aggressive plant invaders in European Russia, is dispersed by thrushes along roads in forests and then invades sorrel and horsetail-peatmoss spruce and pine forests on southern-boreal watersheds in Lisino Reserve, often as a gap-filling species. It is less common and abundant in secondary birch and aspen forests. In contrast to *Lonicera nigra*, it is infrequent and never abundant in riverine forests (See Table 4), the fact probably explained by difference in prevailing bird distributor species. *A. spicata* is never found in feathermoss pine forests on fluvial-glacial sand as well as in dwarfshrub-peatmoss pine bog forests. The invasion of this species in the reserve area probably took place after 1984-1987 when the species was not registered in forest communities of the area according to the author's personal observations. In 2017, the activeness of *A. spicata* is low in all the forest types it inhabits, being compared to that of the dominant aboriginal species (See Table 5).

As follows from the correlation analysis results, no one of the discussed invaders affects the projective cover of any of the native plant species in both protected areas significantly. Speaking of *Amelanchier spicata*, it is in fact far less aggressive than in the more southern areas of Central and Southern Russia where the species transforms forest communities actively and affects aboriginal field- and ground-layer plants negatively, even as far as to the extinction of some of the latter, as it is well-known from the literature on the subject. We are just at the beginning of the invasion process in the forests of the Russian North-West yet.

The invasion of both species studied is likely to be connected with the climate change processes. The research reveals that a neglected adventive species, persisting long within a given area, may also suddenly become an aggressive invader (the case of *Lonicera nigra*). The invasion of adventive shrubs into the paludified forest communities, including those of the boreal peatmoss spruce forests which served as etalons of floristic stability quite recently, is also alarming.

The paper contains 2 Figures, 5 Tables and 41 References.

Key words: *Lonicera nigra*; *Amelanchier spicata*; invasive plant species; ornitochory; partial nature reserves; nature sanctuaries; Lisino Partial Nature Reserve; Karelian Isthmus.

Funding: This work was carried out in accordance with the current official planning task of Komarov Botanical Institute (Inst.) of the Russian Academy of Sciences (RAS), Project "Plant communities of European Russia and Northern Asia: Diversity, dynamics, and principles of organization", Government Registration No. 121032500047-1.

Acknowledgements: The author is grateful to Dr. Marina Lyublinskaya (Institute for Linguistic Studies, RAS, Moscow) and to Andrei Petrov, Dr. Sergey Kholod, and Sergey Bolshakov (Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg) for their participation in the field research; to Dr. Elena Volkova, Dr. Vladimir Khrantsov (Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg), and Dr. Evgeny Kuznetsov (Saint Petersburg State Forest Technical University under name of SM Kirov, St. Petersburg) for their help in organizing the research; to Dr. Nikolay Panasenko (Bryansk State

University), Dr. Natalya Reshetnikova (Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow), Dr. Olga Morozova (Institute of Geography, RAS, Moscow), Dr. Galina Konechnaya, Dr. Petr Efimov (Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg), and Dr. Andrei Zverev (Tomsk State University, Tomsk) for their most valuable comments, and to Dr. Stanislav Kutenkov (Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk) for his technical assistance in the preparation of the map.

The Author declares no conflict of interest.

References

1. Morozova OV, Vinogradova YuK. *Amelanchier spicata* - Irga kolosistaya [*Amelanchier spicata* - June berry]. *Samye opasnye invazionnye vidy Rossii (TOP-100)* [Most hazardous invasive species in Russia (TOP-100)]. Moscow: KMK Scientific Press; 2018. 688 p. In Russian
2. *Atlas osobo okhranyayemykh prirodnikh territoriy Sankt-Peterburga* [Atlas of specially protected natural reservation of Saint-Petersburg]. Khrantsov VN, Kovalyova TV and Natsvaladze NYu, editors. St.Petersburg: Marathon Publ.; 2013. 176 p. In Russian
3. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Leningradskoi oblasti* [Specially protected natural reservation of Leningrad Region]. 2nd ed. St. Petersburg: Rogozhin I.V. Publ.; 2018. 312 p. In Russian
4. Kucherov IB. Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobrazie svetlokhvoinnykh lesov srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]. St. Petersburg: Marathon Publ.; 2019. 568 p. In Russian, English Summary
5. Sukachev VN. Rukovodstvo k issledovaniyu tipov lesa [Guide to forest type studies]. 3rd ed. Moscow: Selkhozgiz Publ.; 1931. 328 p. In Russian
6. Yurtsev BA. Flora Suntar-Khayata: Problemy istorii vysokogornnykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Khayata Ridge: Problems of history of alpine landscapes of North-Eastern Siberia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 236 p. In Russian
7. Kupriyanov AN, Kazmina SS, Zverev AA. Izmeneniye floristicheskogo sostava rastitel'nykh soobshchestv Karakanskogo khrebtva vblizi ugol'nykh razrezov [Change in the vegetation of the Karakanskiy Ridge near surface coal mines]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:66-88. doi: [10.17223/19988591/43/4](https://doi.org/10.17223/19988591/43/4) In Russian, English Summary
8. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
9. Schmidt VM. Matematicheskiye metody v botanike [Mathematical methods in botany]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1984. 288 p. In Russian
10. *Komarovskii bereg - kompleksnyy pamyatnik prirody* [Komarovo Coast, a complex nature sanctuary]. Volkova YeA, Isachenko GA and Khrantsov VN, editors. 2nd ed., suppl. and corr. St. Petersburg: Botanical Inst. RAS - Zoological Inst. RAS - St. Petersburg State University; 2004. 92+7 p. In Russian
11. Malchevskiy AS, Pukinskiy YuB. Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredel'nykh territoriy: Istoriya, biologiya, okhrana. T. 2: *Pevchiye ptitsy* [Birds of Leningrad Region and adjacent areas: History, biology, and conservation. Vol. 2. Songbirds]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1983. 504 p. In Russian
12. *Ptitsy Sovetskogo Soyuza* [Birds of the Soviet Union]. T. 4: Otryad Kurinye. Otryad Guseobraznye [Vol. 4. Ordo Galliformes. Ordo Anseriformes]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1952. 641 p. - T. 5: Otryad Vorobyinye [Vol. 5. Ordo Passeriformes]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1954. 803 p. - T. 6: Otryad Vorobyinye (okonchaniye) [Vol. 6. Ordo Passeriformes (conclusion)]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1954. 792 p. In Russian

13. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258. In German, English Summary
14. Meusel H, Jäger EJ, Bräutigam S, Knapp H-D, Rauschert S, Weinert R, Seidel D, Stölzer J. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena; Stuttgart; N.Y.: Gustav Fischer; 1992. Bd 3. 333 S. In German
15. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Leningradskoi oblasti* [Illustrated key to plants of Leningrad Region]. Budantsev AL and Yakovlev GP, editors. Moscow: KMK Scientific Press; 2006. 799 p. In Russian
16. Tzvelev NN. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy severo-zapadnoi Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [Key to vascular plants of North-Western Russia (Leningrad, Pskov, and Novgorod Regions)]. St. Petersburg: St. Petersburg Chemical-Pharmaceutical Academy Publ.; 2000. 781 p. In Russian
17. Morozova OV, Starodubtseva EA, Tsarevskaya NG. Adventivnaya flora Evropeyskoy Rossii: itogi inventarizatsii [Adventive flora of European Russia: inventory results]. *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya geograficheskaya = Proceedings of Russian Academy of Sciences. Series Geography*. 2008;5:85-94. In Russian
18. Pogiba SP. Zhimolost' [The Honeysuckle]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1987. 48 p. In Russian
19. Levina RYe. *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan* [Modes of fruit and seed dispersal]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1957. 358 p. In Russian
20. Whelan CJ, Marquis RJ, Wenny D. Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2008;1134:25-60.
21. Devyatov AG. *Reproduktivnaya ekologiya semennykh rasteniy* [Reproductive ecology of seed plants]. Moscow: MAKSS Press; 2014. 104 p. In Russian
22. Müller-Schneider P. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich*. 1986;85:1-263. In German
23. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 2: Hawks to bustards. Oxford; N.Y.: Oxford University Press, 1980. 695 p. - Vol. 5: Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford; N.Y.: Oxford University Press, 1988. 1063 p. - Vol. 6: Warblers. Oxford; N.Y.: Oxford University Press, 1992. 728 p.
24. Poyarkova AI. Rod *Lonicera* L. – Zhimolost' [Genus *Lonicera* L. – Honeysuckle]. *Flora evropeiskoi chasti SSSR* [Flora partis europaeae URSS]. Fedorov ANA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. Vol. 3. pp. 16-20. In Russian
25. Kuchеров IB. Geograficheskaya izmenchivost' tsenoticheskoy priurochennosti rasteniy i eyo prichiny (na primere lesov Evropeiskogo Severa) [Chorological pattern in plant affinity to vegetation of different types and its causes (by the example of North-European forests)]. *Zhurnal obshchey biologii = J General Biology*. 2003;64(6):479-500. In Russian, English Summary
26. Panasenko NN, Shumik AN. Invaziya *Amelanchier spicata* v lesnye soobshchestva Bryanskoi oblasti: konsortivnye svyazi i fitotsenoticheskiye otnosheniya [Invasion of *Amelanchier spicata* in Bryansk Region forest communities: consortive chains and phytocoenotical interactions]. In: *Aktual'nye problemy yestestvennykh nauk: sbornik statey pamyati I.S. Mikhhalchenko* [Actual problems of natural sciences: Studies in honour of I.S. Mikhhalchenko]. Bryansk: Bryansk State University Publ.; 2009. pp. 155-160. In Russian
27. Bulokhov AD, Ivenkova IM, Panasenko NN. Antropogennaya rastitel'nost' Bryanskoi oblasti [Anthropogenic vegetation of Bryansk Region]. Bryansk: Bryansk State University Publ.; 2020. 312 p. In Russian
28. Binggeli P. Plants of the Pacific Northwest in Western Europe. *Botanical electronic news*. 1998;195. Available at: <https://www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben195.html> (accessed: 10.12.2020).

29. Kartesz JT. The biota of North America program (BONAP). *North American Plant Atlas*. Chapel Hill: University of North Carolina, 2015. Available at: <http://bonap.net/napa> (accessed: 12.12.2020).
30. Kuklina AG, Kuznetsova OI, Shantser IA. Molekulyarno-geneticheskoye issledovaniye invazionnykh vidov irgi (*Amelanchier* Medik.) vo vtorichnom areale [Molecular and genetic research of invasive species of *Amelanchier* Medik.]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy* = *Russian J Biological Invasions*. 2018;1:51-61. In Russian, English Summary
31. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological conditions in the hemiboreal forest subzone]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 198 p. In Russian
32. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Khorun LV. Chyornaya kniga flory Sredney Rossii (chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii) [Black Data Book of flora of Midland Russia (alien plant species in ecosystems of Midland Russia)]. Moscow: GEOS Publ.; 2009. 502 p. In Russian
33. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Notov AA. Chyornaya kniga flory Tverskoi oblasti: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Tverskogo regiona [Black Data Book of flora of Tver Region: Alien plant species in ecosystems of Tver Region]. Moscow: KMK Scientific Press; 2011. 292 p. In Russian
34. Reshetnikova NM, Mayorov SR, Krylov AV. Chyornaya kniga Kaluzhskoi oblasti. Sosudistye rasteniya [Black Data Book of Kaluga Region. Vascular Plants]. Kaluga: Vash Dom' Publ.; 2019. 342 p. In Russian
35. *Chyornaya kniga flory Sibiri* [Black Data Book of flora of Siberia]. Vinogradova YuK, editor, Kupriyanov AN, editor-in-chief. Novosibirsk: "Geo" Academic Publishing House; 2016. 440 p. In Russian
36. Notov AA. Adventivnyy komponent flory Tverskoi oblasti: dinamika sostava i struktury [Adventive element of flora of Tver Region: Dynamics of composition and structure]. Tver: Tver State University Publ.; 2009. 473 p. In Russian
37. Opalko AI, Andrienko ID, Opalko OA. The representatives of *Amelanchier* Medik. genus in Ukraine. *Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 11: Estestvennye nauki* = *Proc. Volgograd State University. Series 11: Natural Sciences*. 2015;1(11):15-33.
38. Weber E. Invasive plant species of the world: A reference guide to environmental weeds. Wallingford, UK: CABI Publ.; 2003. 548 p.
39. Kuklina AG. Naturalizatsiya severoamerikanskikh vidov igri (*Amelanchier* Medik.) vo vtorichnom areale [Naturalization of *Amelanchier* species from North America in the secondary distribution range]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy* = *Russian J Biological Invasions*. 2011;1:52-59. In Russian, English Summary
40. Kucherov IB, Milevskaya SN, Tikhomirov AA. Sosudistye rasteniya zapovednika "Kivach" (Annotirovannyi spisok vidov) [Vascular plants of Kivach Nature Reserve: An annotated checklist]. In: *Flora i fauna zapovednikov* [Flora and Fauna of Nature Reserves]. Moscow: Inst. Ecology and Evolution; 2000. Vol. 64. 108 p. In Russian
41. Sergievskaya EV. Sem. Rosaceae - Rozotsvetnye [Rosaceae]. In: *Flora Leningradskoy oblasti* [Flora of Leningrad Region]. Shishkin BK, editor. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1961. Vol. 3. pp. 20-69. In Russian

Received 17 January 2021; Revised 22 April 2021;

Accepted 27 May 2021; Published 29 June 2021.

Author info:

Kucherov Ilya B, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, General Geobotany Department, VL Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, 2 Prof. Popov Str., St. Petersburg 197376, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

E-mail: atragene@mail.ru, IKucherov@binran.ru