

**А.Н. ИВАНОВ**

**ОРНИТОГЕННЫЕ ГЕОСИСТЕМЫ  
ОСТРОВОВ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

**Москва  
Научный мир  
2013**

УДК 598.2  
ББК 28.693.35  
И 20

**Иванов А.Н.**

**Орнитогенные геосистемы островов Северной Пацифики** – М.: Научный мир, 2013. – 228 с., 16 с. цв. илл.

**ISBN 978-5-91522-355-3**

На примере семи островов северной части Тихого океана анализируются различные аспекты влияния гнездовых скоплений морских колониальных птиц на природные геосистемы. Основные составляющие влияния – зоомеханогенез и сильнейший геохимический прессинг. Показано, что под воздействием птиц формируется специфический орнитогенный микрорельеф, занимающий большую часть изученных островов, почвенно-растительный покров, отличающийся от зонального, меняется химический состав поверхностных и грунтовых вод, формируются биогеохимические аномалии в морской акватории. Обсуждаются подходы к созданию модели круговорота вещества и энергии для орнитогенных геосистем. Показано, что в подобных геосистемах значительно ускоряются потоки вещества и энергии относительно фоновых участков Мирового океана, связанные с изъятием большого количества рыбы и беспозвоночных из прилегающей акватории, концентрацией метаболитов птиц в местах гнездования, их трансформацией и выносом в море. Наряду с этим формируется система биогеохимических барьеров, изымающих из природных циклов группу биогенных элементов и тяжелых металлов.



Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 13-05-07006. Издание РФФИ не подлежит продаже.

ISBN 978-5-91522-355-3

© Иванов А.Н., 2013  
© Научный мир, 2013

## Содержание

<b>Предисловие</b> .....	5
<b>I. Средообразующая деятельность животных</b> .....	7
I.1. Растительноядные и норные млекопитающие.....	8
I.2. Птицы .....	14
I.3. Морские колониальные птицы.....	18
<b>II. Орнитогенные геосистемы островов Северной Пацифики</b> .....	35
II.1. Объекты и методы исследований .....	35
<i>Юго-восточное побережье Камчатки</i>	
II.2. Остров Старичков .....	38
<i>Командорский архипелаг</i>	
II.3. Остров Топорков .....	71
II.4. Мыс Островной.....	100
<i>Острова Северной Охотии</i>	
II.5. Остров Матыкиль.....	105
II.6. Остров Умара.....	129
II.7. Остров Талан .....	135
II.8. Остров Шеликан.....	164
<b>III. Скопления морских колониальных птиц как ландшафтообразующий фактор</b> .....	176
III.1. Классификация морских колониальных птиц по силе воздействия на природные геосистемы .....	176
III.2. Ландшафтная структура островов и население птиц.....	178
III.3. Орнитогенный микрорельеф .....	180
III.4. Растительный покров .....	182
III.5. Биоморфологические адаптации растений к воздействию птиц ..	187
III.6. Автотрофный биогенез.....	188
III.7. Почвенный покров.....	192

III.8. Особенности водной миграции элементов .....	196
III.9. Подходы к созданию модели круговорота вещества и энергии в орнитогенных геосистемах.....	198
III.10. Возраст орнитогенных геосистем. Стадии сукцессии. Равновесно-неравновесные состояния.....	203
III.11. Орнитогенные геосистемы малых островов .....	205
<b>Латинские названия растений .....</b>	<b>208</b>
<b>Латинские названия морских колониальных птиц .....</b>	<b>211</b>
<b>Литература .....</b>	<b>212</b>

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Своеобразная природа островов давно привлекает внимание ученых самых разных специальностей. В наиболее завершенном выражении специфика островной природы нашла себя в теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967), объяснившей многие необычные черты биоты островов различной площади, удаленности от материка, возраста и т.п. Дальнейшие исследования показали, что островная специфика присуща не только растительному и животному миру, но и другим природным компонентам, межкомпонентным отношениям, особенностям природопользования. Это привело к формированию нового научного направления, получившего название «островное ландшафтоведение», или «комплексное острововедение» (Игнатъев, 1979; Лымарев, 2002; Дьяконов, Пузаченко, 2005; Иванов, 2009 и др.). Объектом островного ландшафтоведения выступают острова, рассматриваемые как целостные природные геосистемы, а предметом исследования – ландшафтно-географические закономерности строения, функционирования, эволюции островов и вопросы комплексного островного природопользования.

Одним из наиболее ярких проявлений «островного эффекта» в контексте рассматриваемой проблемы является возможность формирования на островах необычных орнитогенных геосистем, связанных со скоплениями морских колониальных птиц, гнездящихся на всей площади острова. В материковых ландшафтах из-за присутствия наземных хищников и человека птицы гнездятся лишь на береговых обрывах, то есть не оказывают площадного воздействия. Относительно кратковременное, импульсное (преимущественно в гнездовой период), но существующее иногда в течение многих веков воздействие морских колониальных птиц приводит к изменению верхней части литогенной основы, формированию специфического микрорельефа, почвенно-растительному комплексу, отличающемуся от зонального, экобиоморфологическим изменениям растений, аномальному химическому составу поверхностных и прибрежных вод и т.п. Сложившееся равновесие между природными компонентами на таких островах поддерживается именно скоплениями птиц, поэтому они были названы орнитогенными.

В основу монографии положены исследования, проводившиеся на островах Северной Пацифики с крупными скоплениями морских колониальных птиц в период 2002–2011 гг. Все эти острова были ранее известны орнитологам, на них с различной периодичностью проводились учеты птиц, однако с геосистемных по-

зиций они ранее не изучались. Важно подчеркнуть, что в настоящей работе птицы выступают не как объект исследования, а как фактор, оказывающий сильнейшее влияние на другие составляющие геосистем, определяющий специфику межкомпонентных связей и в конечном итоге устойчивое состояние островной геосистемы в целом. Исследования проводились в рамках проектов РФФИ 08-05-00162а «Скопления морских колониальных птиц как ландшафтообразующий фактор», 06-04-63012к «Организация и проведение экспедиции на Ямские острова для изучения взаимодействия морских колониальных птиц и сосудистых растений», проекта РОЛЛ «Организация морского природного парка “Остров Старичков” (Восточная Камчатка)» (проект 8/510).

Монография состоит из трех разделов. В первом из них приведен обзор литературы, анализируется современное состояние проблемы, поставленные, решенные и не решенные к настоящему времени научные задачи в этой области в отечественной и мировой науке. Во втором разделе приводятся фактические материалы и их интерпретация по семи островам Северной Пацифики, исследованным по тождественной методике. Изученные острова имеют разное географическое положение, площадь, особенности ландшафтной структуры. Объединяет их то, что на всех них имеются крупные гнездовые скопления морских колониальных птиц, занимающих всю островную площадь. В третьем разделе на основе сравнительного метода выведены основные закономерности структурно-функциональной организации орнитогенных геосистем, сходные для всех изученных островов.

Автор глубоко признателен коллегам, с которыми проводились непростые полевые исследования на труднодоступных необитаемых островах, обсуждались различные идеи, гипотезы – С.М. Фазлуллину (Институт океанологии РАН), Л.А. Зеленской, О.А. Мочаловой, М.Г. Хоревой (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН). Большую помощь в организации и проведении экспедиционных работ оказали С.В. Загребельный (Командорский заповедник), Ю.Б. Артюхин (Камчатский филиал ТИГ ДВО РАН), О.А. Филатова (биологический факультет МГУ), сотрудники Командорского и Магаданского заповедников. Искреннюю благодарность выражаю коллегам с кафедры физической географии и ландшафтоведения географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова – И.А. Авессаломовой за плодотворное сотрудничество в исследовании геохимических аспектов функционирования орнитогенных геосистем, М.А. Хрусталевой, выполнившей большой объем аналитических работ в лаборатории, А.И. Глухову за помощь в подготовке графических иллюстраций.

## Глава I

### СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

Большое значение животных для функционирования экосистем хорошо известно в современной науке. Прежде всего это касается почвенных беспозвоночных, которые играют огромную роль как редуценты органического вещества. Позднее внимание ученых было обращено на средообразующее значение млекопитающих. В отечественной науке в конце 60-х – начале 70-х годов XX в. появилось несколько сборников материалов, посвященных средообразующей деятельности животных (Структура..., 1967; Средообразующая..., 1970; Роль..., 1975), стали публиковаться статьи (Воронов, 1968; Виноградов, 1985 и др.), монографии (Абагуров, 1984). В настоящее время в биологии прочно утвердилось представление о «ключевых видах» в экосистемах, которые характеризуются двумя основными признаками: их присутствие является решающим в поддержании организации и разнообразия экологического сообщества, в которое они входят; кроме того, такие виды являются исключительными по своей важности по сравнению с остальными видами (Paine, 1969). Близкое понятие – «ландшафтные виды животных», под которым понимаются биологические виды, использующие обширные территории и существенно влияющие на функционирование природных систем (Sanderson et al., 2002). Иногда биологи используют термин «инженеры экосистем», чтобы подчеркнуть важное значение животных при конструировании некоторых природных систем (Aho et al., 1998; Reichman, Seabloom, 2002).

В ландшафтоведении животные как компонент ландшафта обычно фигурируют лишь в теоретических моделях геосистем, на практике абсолютное большинство ландшафтоведов при своих исследованиях выводят животных «за скобки» (Иванов, 2008 а,б). Это вполне объяснимо, поскольку зоогенные комплексы в природе встречаются достаточно редко, животные в известном «ряде Н.А. Солнцева» вполне справедливо поставлены на последнее место (Солнцев, 2001). Кроме того, вследствие своей мобильности животные обычно не отражаются на ландшафтных картах, которые традиционно являются одним из главных результатов работы ландшафтоведов. Все это привело к тому, что роль животных в структуре, функционировании, развитии геосистем в современном ландшафтоведении изучена весьма слабо. Однако при определенных условиях некоторые виды животных

могут играть системообразующую роль в природных геосистемах, формируя то, что Ф.Н. Мильков называл «зоогенными комплексами» (Мильков, 1990). Полный обзор подобных групп животных выходит за рамки настоящей работы. В табл. 1 в качестве примера представлены данные о некоторых группах видов животных Северной Евразии, играющих заметную средообразующую роль и способных формировать природные геосистемы различного иерархического уровня.

Таблица 1

**Примеры зоогенных геосистем в различных типах ландшафтов Северной Евразии**

Ландшафты	Группы животных	Виды и группы видов животных	Иерархический уровень формируемых геосистем
Тундровые	Млекопитающие	лемминги	фации
		песец	фации
		северный олень	?
	Птицы	гусеобразные	?
Лесные	Млекопитающие	копытные (лось, изюбрь, марал, косуля)	простые урочища на солонцах
		барсук	фации
		кабан	фации
		бобр	долинные местности
	Птицы	скопа	биогеоценозы
		белый журавль	биогеоценозы
Степные	Млекопитающие	сурки	фации
Полупустынные	Млекопитающие	суслики	фации
Островные	Морские млекопитающие	морской котик, сивуч, морж	фации
	Морские колониальные птицы	чайки, топорки, конюги и др.	группы урочищ

### **I.1. Растительоядные и норные млекопитающие**

**Тундровые ландшафты.** Особую роль, которую играют животные в структуре и функционировании природных комплексов тундровой зоны, подчеркивал еще А.А. Григорьев, анализируя особенности физико-географического процесса в Субарктике (Григорьев, 1956). Так, под влиянием выпаса оленей на значительных площадях происходит трансформация типичной кустарничково-мохово-лишайниковой тундры в луговые или луговоподобные формации. На участках со слабо-развитым растительным покровом выпас оленей вызывает деформации поверхности почвы, приводящие к пятнообразованию. В местах постоянных миграций на склонах долин рек формируется сеть тропинок, напоминающая скотобойные



микротеррасы, возникающие при пастбищной дигрессии. Возможно, крупные скопления оленей оказывают влияние даже на границу тундровой и лесотундровой зон, поскольку на северном пределе распространения лесной растительности значительная часть молодых деревьев и подроста в течение многих веков уничтожается и повреждается оленями.

Наиболее распространенным хищником в тундровых ландшафтах являются песцы (*Alopex lagopus* L.). Песцы обычно устраивают свои многокамерные норы на возвышенных элементах рельефа, хорошо прогреваемых участках склонов южной экспозиции или крутых берегах водоемов. Поселение песцов может иметь десятки выходов, площадь его обычно составляет 70–200 м<sup>2</sup>. При наличии многолетнемерзлых пород глубина песцовых нор не превышает 1 м, диаметр подземных ходов составляет 20–30 см, в гнездовых камерах – около 50 см, общий объем перемещенного грунта может превышать 1 м<sup>3</sup> (Тихомиров, 1959). Устройство сложной системы подземных ходов заметно улучшает дренаж и аэрацию почв, ослабляет процессы оглеения. Экскременты песцов и разложение остатков их пищи увеличивают трофность почв и приводят к буйному развитию луговой растительности. В типичных кустарничковых тундрах пышная луговая растительность, развитая вблизи песцовых нор, заметно отличается от фоновой, на западе Большеземельской тундры был даже выделен особый песцово-луговинный тип тундры (Андреев, 1932). В большинстве случаев вблизи песцовых нор отмечается обилие злаков (*Poa* spp., *Alopecurus alpinus*, *Trisetum* spp.) в сочетании с разнотравьем из полыней (*Artemisia tilesii* и др.), гвоздичных (*Stellaria* spp., *Cerastium* spp.), пижмы (*Tanacetum bipinnatum*) (Мочалова, 2008). Жизнедеятельность песцов, изменяющая верхнюю часть литогенной основы, микро-рельеф, состав и структуру почв и растительных сообществ на норных участках, обуславливает формирование там особых зоогенных фаций, как правило, уникальных в составе тундровых урочищ.

Однако наиболее значительное по площади воздействие на тундровые ландшафты, вероятно, оказывают лемминги (*Lemmus obensis*, *L. lemmus*, *L. chrysgaster*; *Dicrostonyx torquatus*). Колониальные поселения леммингов представляют собой систему сильно разветвленных нор с большой протяженностью ходов (15–35 м), с несколькими гнездовыми и кормовыми камерами и 5–30 входными отверстиями. В местах таких поселений возникают специфические растительные сообщества, формируется зоогенный мелкобугорковый нанорельеф амплитудой первые десятки сантиметров, меняется содержание в почве гумуса, влажность и аэрация верхних почвенных горизонтов, глубина активного слоя. Под влиянием жизнедеятельности леммингов значительно ускоряется ход почвообразовательных процессов. Экскременты грызунов характеризуются высоким содержанием биогенных элементов, быстрой минерализацией и включением в биогеоциркулот. Образование нор приводит к улучшению дренажа и аэрации почвы, глубина протаивания увеличивается с 35 до 60–70 см. Норы леммингов способствуют глубокому проникновению гумуса в почвенный профиль. На южном острове Новой Земли в глееземах криогенно-ожелезненных в местах лемминговых колоний, со-

держание гумуса достигало 6% даже на глубине 40–70 см (Горячкин, 2010). Масса перемещаемого грунта в местах колониальных нор может достигать 250 кг/га. В зависимости от возраста колоний прослеживается несколько стадий зоогенных фитocenозов, при этом в лемминговых колониях концентрируется значительная часть фитомассы многих видов растений. В арктической тундре о. Врангеля 35–40% надземной фитомассы злаков приходится на колонии, только там встречаются некоторые виды разнотравья. Пышно развитая на выбросах из нор растительность создает впечатление миниатюрных оазисов среди арктической тундры (Кирющенко, 1978).

Площадь, занимаемая лемминговыми колониями в тундровых ландшафтах, в обычные годы составляет 1–3%, но в годы вспышек численности леммингов, которые происходят в среднем раз в три года, площадь колоний значительно увеличивается. По оценкам Б.А. Тихомирова (1959), днища и пологие склоны долинообразных понижений в годы вспышек численности изменяются леммингами почти сплошь, на 90–94%. В геосистемной иерархии поселения леммингов относятся к фациям (биогеоценозам), а по занимаемой площади они, как правило, являются редкими фациями в составе тундровых урочищ.

**Лесные ландшафты.** Вследствие большой площади, которую занимают лесные ландшафты в Северной Евразии, и разнообразия населяющих их животных значительным разнообразием отличаются и зоогенные геосистемы лесной зоны.

Характерный элемент некоторых лесных ландшафтов Сибири и Дальнего Востока представляют природные зверовые солонцы. К числу постоянных и массовых их обитателей относятся несколько видов копытных – лось, изюбрь, марал, косуля и некоторые другие. Сезон солонцевания – все бесснежное время года. В разгар хода нагрузка на крупные солонцы может составлять 30–50 особей в сутки (Матюшкин, 2005). При этом формирование поляны солонца – открытого участка среди сплошного леса диаметром от нескольких метров до 100–200 м – происходит исключительно в результате многолетней (иногда – многовековой) деятельности копытных животных, а трансформации подвергаются практически все природные компоненты. На солонцах меняется верхняя часть литогенной основы – состав отложений: вследствие выедания соляного грунта образуется особый микрорельеф амплитудой до 1,5 м (пещерки и шурфы, выеденные животными, промоины в обнаженном грунте), вследствие уничтожения полога древесной растительности меняются условия инсоляции и увлажнения почвы, формируется специфический микроклимат. Принципиально меняется почвенно-растительный покров солонцов – постепенно выпадают древесный и кустарниковый ярусы, вытаптывается травостой, уничтожается дернина, развиваются интенсивные процессы эрозии. Появление солонцов отражается на животном населении – здесь регулярно охотятся крупные хищники (медведь, волк), за ними скапливаются падальщики, концентрируются кровососущие двукрылые, иксодовые клещи и т.п. Все это дало основание считать, что природные зверовые солонцы представляют «полный ландшафтный комплекс, вызванный к жизни деятельностью животных» (Мильков, 1972, с. 72). Иерархический уровень подобных зоогенных геосистем меняется от фаций до простых урочищ. Длительность существования солонцов

зависит прежде всего от объема соленосного грунта. Постепенное выедание горизонтов, привлекающих зверей, ставит солонец на путь нисходящего развития, и постепенно он забрасывается.

Барсук (*Meles meles*) – один из самых активных землероев из отряда хищных млекопитающих. Поселения барсука могут достигать значительных размеров и существовать продолжительное время, в литературе имеются описания старых барсучьих «городищ» с неоднократной сменой поколений, занимающих площадь до 400–850 м<sup>2</sup>. Поверхность поселения, в котором постоянно обитают животные, на 90–95% засыпана выбросами грунта из нор. Норы барсуков достигают глубины 3 м, объем перемещенного грунта колеблется от 43 до 97 м<sup>3</sup>, вблизи нор создается характерный микрорельеф амплитудой до 0,8 м (Бородин, 1983). В результате постепенного усыхания деревьев в связи с перманентным повреждением их корней в лесу возникают «световые окна», из состава фитоценоза выпадают древесные породы, исчезают типичные для фоновых геосистем виды растений, а на смену им приходят рудеральные и зоохорные виды. Таким образом, в местах поселений меняется литогенная основа, водный и тепловой баланс, направленность почвообразовательных процессов, характер растительности, т.е. практически все природные компоненты. Вблизи поселений барсуков также формируется зоогенное ландшафтно-географическое поле концентрической структуры – кормовая станция барсучьей семьи. Обычно семья барсуков добывает корм в радиусе 1–2 км от норы, однако наиболее сильное воздействие проявляется в радиусе первых сотен метров. Барсук делает прикопки на небольшую глубину (до 25–30 см), но число таких прикопок достигает 80–270 тыс/га, а объем перемещенного грунта вблизи поселения составляет 25–100 м<sup>3</sup>/га (Горшков, 1978). В результате создаются отдельные структурные элементы (парцеллы) с отличными почвенными разностями и растительностью, возникает внутрифациальная микрокомплексность и мозаичность. Зоогенные фации барсуков являются уникальными в составе урочищ.

Виды рода *Castor*, к которым относятся бобры, вероятно, являются одними из самых мощных средообразователей в долинных комплексах на значительной части Евразии и Северной Америки. Средообразующая роль этих животных так велика, что места их обитания иногда называют «бобровые ландшафты» (Фадеев, 1981). Среди средопреобразующих воздействий бобров наибольшее значение имеет водная мелиорация. Плотины бобров на ручьях и малых реках кардинальным образом меняют гидрологический режим лесных геосистем. Участки бобровых поселений на речках и ручьях превращаются в каскад малопроточных прудов (средняя площадь прудов в одном бобровом поселении в Дарвинском заповеднике достигает 40 га) (Завьялов и др., 2005). В днищах долин приречные луга и леса замещаются осоковыми и черноольховыми топями, возникают низинные болота. Особый тип береговой зоны формируется вдоль рек и ручьев, где бобры валят деревья, поскольку до 80% погрызов бобров сосредоточено в 10–20-метровой полосе от русла (Дежкин и др., 1986). Здесь меняется соотношение деревьев и кустарников вследствие избирательной поедаемости их бобрами, возникают прирусловые поляны. Часть берега, подрытая ходами бобров, оседает и проваливает-

ся, образуя сплавины, русла рек делятся на протоки. Строительная деятельность бобров весьма интенсивна и разнообразна: помимо плотин они строят многоярусные норы, подледные логова, защитные козырьки, формируют «тропы-каналы», «осоковые туннели», «окна» и т.п. Вслед за изменением водного режима и растительности меняется направленность процессов почвообразования, а также животное население. Каналы, вырытые бобрами, и дорожки к воде используются как транспортные магистрали другими животными. Поляны поваленных и окольцованных деревьев дают дополнительный корм некоторым копытным, зайцам, мышевидным грызунам, вследствие чего зимой ряд видов млекопитающих концентрируется вблизи бобровых «лесосек». Мелководья и пруды осваивают виды, ранее здесь не обитавшие (чирки, крохали, кряквы и др.). Таким образом, меняется весь природный комплекс речной долины, т.е. использование термина «бобровый ландшафт» (в общей трактовке этого понятия) вполне оправдано. Размер участка реки, контролируемого одним поселением бобров, может составлять от 1–2 до 10 км и более (Ставровский, 1986), крупные плотины бобров хорошо различаются на космических снимках. Иерархический уровень геосистемной организации, на котором проявляется ландшафтообразующая роль бобров, колеблется от отдельных фаций до, вероятно, особых долинных местностей в составе ландшафта. Причем ранее, до массового истребления бобров, подобные геосистемы занимали весьма большие площади в лесных ландшафтах Евразии и Северной Америки (Восточноевропейские леса..., 2004). Необходимо отметить, что в последние десятилетия повсеместно отмечается возрастание численности бобров и усиление их средообразующей роли.

**Степные ландшафты.** Типичным обитателем степей Русской равнины, Западной Сибири и Северного Казахстана является сурок обыкновенный (*Marmota bobac*). Поселения сурков представляют сложную систему нор в сочетании с бугорками высотой около 0,5 м и диаметром 10–20 м. Сложены они выбросами лёссовидных суглинков, обычно более засоленных, чем фоновые поверхностные отложения (норы сурков могут достигать глубины 4 м), т.е. в местах поселений образуются своеобразные геохимические аномалии. Почвенно-растительный комплекс сильно нарушен: центральная часть поселения обычно совсем лишена растительности, а периферия занята разреженными сообществами ксеро- и галофитов на нарушенных выбросами почвах. Вокруг поселения формируется зоогенное ландшафтно-географическое поле – кормовая станция сурчиной семьи диаметром 50–100 м, представляющая пастбищную модификацию стравленной и вытопанной сурками растительности с пониженной относительно фона высотой растений, проективным покрытием и запасами фитомассы. Для поселений сурков характерна концентрическая структура, при этом сложность структуры увеличивается по мере возраста сурчин, достигая максимума в самых старых поселениях, которые несут следы неоднократной смены поколений.

В геосистемной иерархии поселения сурков относятся к фациям. Относительная площадь, которую занимают сурчины в сухих степях, составляет около 3% (Виноградов, 1985), по занимаемой площади они являются редкими, в отдельных случаях могут выходить на уровень субдоминантных фаций в составе степных урочищ.

**Полупустынные ландшафты.** Самым массовым и постоянно обитающим видом на территории полупустынь является малый суслик (*Citellus pygmaeus*). Поскольку численность сусликов в полупустынных ландшафтах весьма велика, а его поселения занимают большие пространства и нередко тянутся непрерывно на сотни километров, масштабы деятельности этого вида оказываются весьма ощутимыми, а ее последствия, накапливаясь тысячелетиями, приводят к глубоким преобразованиям большинства природных компонентов и весьма ярко отражаются в структуре и функционировании полупустынных ландшафтов. Наиболее заметная внешняя особенность ландшафтов полупустыни, связанная с деятельностью малого суслика, – формирование специфического западинно-бугоркового микрорельефа. Малый суслик – типичный норник, роющий норы двух типов – защитные и гнездовые. Глубина нор редко превышает 1–1,5 м, но число таких нор в различных местообитаниях колеблется от 7 до 16 на одного зверька в пределах его индивидуального участка. Поскольку гнездовые камеры, вертикальные и наклонные ходы ежегодно обновляются или роются заново, то в конечном итоге формируется сложное подземное сооружение, существующее веками. Размеры постоянных сусликовин колеблются от 4 до 10 м в диаметре при высоте 20–40 см, а число сусликовин в полупустынях Прикаспия обычно превышает 100 шт./га (Линдеман и др., 2005).

Рытье нор в свою очередь сопровождается глубокими изменениями в почвенном покрове и водном режиме геосистем. Норы сусликов, особенно вертикальные, пронизывают расположенный близко к поверхности водонепроницаемый солонцовый горизонт и открывают доступ талым и дождевым водам в более глубокие горизонты почв. По норам малого суслика в полупустынях Северного Прикаспия почвы весной промываются на глубину до 1,5 м, тогда как без нор водой насыщается лишь верхний полуметровый слой, из которого основная часть воды расходуется на испарение (Абатуров, 1984). В результате происходит растворение и вынос солей, уплотнение и проседание почв. Таким образом, на месте нор сусликов в условиях сильной засоленности полупустынных почв обычно образуются небольшие понижения, просадки, накапливаются талые и дождевые воды, а в дальнейшем формируются западины с остепненными незасоленными почвами. Роющая деятельность, действуя в течение тысячелетий, выступает также важнейшим фактором формирования характерного для полупустынь микрорельефа, состоящего из микроповышений и западин. Под влиянием такого микрорельефа существенным образом меняется гидрологический режим территорий, поскольку западины почти полностью перехватывают поверхностный сток. В итоге норы выступают одним из важнейших факторов формирования характерного для полупустынь бугорково-западинного микрорельефа, а также микрокомплексности и мозаичности почвенно-растительного покрова, изменения водного баланса.

Иерархическая размерность подобных зоогенных геосистем, формируемых малым сусликом, соответствует фациям, а общая занимаемая ими площадь в ареале полупустынных ландшафтов изменяется в пределах 3–25% территории, т.е. они могут выходить на уровень субдоминантных фаций в составе полупустынных урочищ.



## 1.2. Птицы

По сравнению с млекопитающими средообразующая деятельность птиц является менее значительной. Тем не менее формирование специфических экосистем, возникающих главным образом в местах гнездования птиц, неоднократно отмечалось в литературе. Средообразующая деятельность птиц может быть подразделена на две категории: влияние на среду отдельных особей, а также массовых одновидовых или многовидовых скоплений птиц. Во втором случае воздействие птиц гораздо более существенно и заметно (Рахилин, 1970). Так, массовые скопления различных видов гусей в тундровых ландшафтах в весенне-летний период оказывают большое влияние на структуру и функционирование геосистем. Один из главных факторов – изменение растительного покрова вследствие избирательного кормодобывания. На Таймыре в ранневесенний период гуси питаются в основном почками и молодыми листьями бобовых, а по мере схода снежного покрова основной пищей становится пушица узколистная (*Eriophorium angustifolium*), при этом количество поврежденных побегов пушицы на учетных площадках колебалось от 50 до 83% (Тихомиров, 1959). В результате типичные для Таймыра пушицево-моховые тундры через ряд промежуточных стадий переходят в осоково-моховые пятнистые сообщества или чисто моховые. Нарушение дерновины при выдергивании побегов пушицы с корнями вызывает усиление аэрации, лучшее прогревание верхних горизонтов тундрово-глебовых почв и более глубокое оттаивание многолетнемерзлых пород. Создаются благоприятные условия для более активного действия воды (замерзание, оттаивание, сток), а также солифлюкции. Все эти процессы, связанные с изменением теплового режима почвы, в сочетании с морозной трещиноватостью грунтов приводят к разрыву дернины и образованию трещин и голых пятен. Таким образом, избирательное кормодобывание приводит к довольно существенным изменениям почвенно-растительного покрова, теплового и водного баланса геосистем. Важно отметить, что этот непрерывно действующий в течение тысячелетий зоогенный фактор изменения пушицево-моховых тундр под воздействием гусей проявляется на значительной площади тундровых ландшафтов. Помимо фоновых изменений почвенно-растительного покрова, вблизи тундровых водоемов, где с огромной численностью концентрируются гуси, отмечается формирование особого зоогенного микрорельефа – кочек высотой и диаметром 10–12 см, вытопанных птицами троп и т.п.

Влияние на тундровые ландшафты отдельных особей птиц хорошо иллюстрируется на примере белой совы. С.М. Успенский (1972) отмечает формирование специфических биогеоценозов вблизи гнезд и «кормовых столиков» белой совы в тундре. В подобных местах остается огромное количество погадок, экскрементов и т.п. Разлагаясь, они удобряют почву азотом и фосфором. В результате этого воздействия в тундровых ландшафтах возникают пышные злаковые ассоциации из мятлика арктического (*Poa arctica*), мятлика высокогорного (*P. alpigena*), вейника незамечаемого (*Calamagrostis neglecta*), а также злаково-разнотравные сообщества

с участием перечисленных злаков и одуванчика тощего (*Taraxacum macilentum*), звездчатки Эдвардса (*Stelaria edwardsii*), ожики спутанной (*Luzula confusa*) и других растений. Это воздействие ничтожно по площади, подобные биогеоценозы не занимают больших площадей, но по видовому составу и продуктивности они резко выделяются на однообразном серовато-коричневом фоне тундры, что обуславливает выраженную мозаичность растительности. Жизнедеятельность совы приводит сначала к созданию мозаики точечных, а позднее и пятнистых участков восстановления исходного растительного покрова. Подобные участки были в своё время названы В.Н. Андреевым (1932) особым «совино-моховым» типом тундры.

Другие примеры средообразующей деятельности хищных птиц немногочисленны. В последние годы появились работы, посвященные влиянию скопы на почвенно-растительный покров верховых болот в местах гнездования (Нагайцева, 2005). Было установлено, что гнездование скопы оказывает заметное средообразующее влияние на локальные участки биогеоценозов в районе гнездового дерева. Во многом это влияние обусловлено крупными размерами самих птиц и их гнёзд, продолжительностью гнездового периода и значительным количеством помёта и другого орнитогенного и растительного опада, который попадает на субстрат в местах гнездования скоп. На верховых болотах, бедных биогенными элементами, гнездование скопы выступает как значимый средообразующий фактор местного значения, способный вызывать существенные изменения в организации локальных биогеоценозов. Средообразующее влияние скопы связано прежде всего с внесением биогенных элементов в торфяной субстрат и образованием локальных повышений из упавших частей гнёзд, что приводит к изменению химического состава торфа. В период выкармливания птенцов взрослые скопы доставляют на гнёзда значительный объём кормовой биомассы, часть которой попадает в орнитогенный опад в виде остатков пищи, погадок и птичьих экскрементов. Изменения структуры, химизма почв и растительности под всеми изученными гнёздами скоп имеют сходный характер: внесение избыточного количества минеральных и органических веществ значительно повышает содержание азота и фосфора в растительности; увеличивается их содержание в торфяном субстрате, возрастает кислотность, степень гумусированности, зольность торфа. Длительное гнездование скоп на одном месте приводит к развитию на пригнездовом участке специфической растительности. Чаще других под гнёздами отмечаются такие виды растений, как береза повислая (*Betula pendula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), иванчай (*Chamerion angustifolium*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), пырей ползучий (*Elytrigia répens*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), которые отсутствуют на окружающих участках болота.

Более глубокое и более масштабное по площади средообразующее воздействие способны оказывать гнездовые скопления колониальных птиц. А.А. Недосекиным (2001, 2003 и др.) показано, что колониальные поселения серых цапель представляют значимый компонент лесных биогеоценозов. В период выкармливания птенцов взрослые цапли доставляют на участки гнездования значительный объём кормовой биомассы, часть которой переходит в орнитогенный опад в виде

остатков пищи, погадок и минеральных веществ из птичьих экскрементов. На грунт падает также некоторое число погибших птенцов и обрушившихся гнезд. Воздействие цапель на исходный фитоценоз обедняет видовой состав, уменьшает общее проективное покрытие растений; способствует внедрению рудеральных и нитрофильных видов; угнетает растительный покров в целом, вплоть до его полного исчезновения непосредственно под гнездами. Длительное гнездование цапель на одних и тех же наиболее подходящих деревьях в центральной части колонии вызывает их усыхание и выпадение из живого древостоя. Деградация биогеоценоза гнездового местообитания в конечном итоге вынуждает птиц перемещаться на новые участки гнездования.

Сравнительный анализ изменений структуры и химизма почв и растительности под колониями цапель в хвойных и широколиственных лесах показал, что они носят сходный характер: внесение избыточного количества минеральных и органических веществ примерно в 1,5 раза повышает содержание азота и фосфора в растительности, способствует их чрезмерному накоплению в нижних горизонтах почвы, увеличивает толщину верхних ее слоев, формирует мощную (до 22 см) подстилку, затрудняющую прорастание семян растений и препятствующую нормальному лесовозобновлению. Вследствие этого серые цапли, образуя крупные, многолетние гнездовые поселения, выступают как значимый средообразующий фактор местного значения, способный вызвать существенные изменения в организации локальных биогеоценозов на их гнездовых местообитаниях, и придают местным сукцессионным процессам орнитогенный характер.

Одним из механизмов этого воздействия может быть геохимический прессинг. В исследовании китайских ученых сравнивалась концентрация тяжелых металлов в почвах до и после гнездования китайской цапли (*Egretta eulophotes*) на острове Кайву в Китае. Было отмечено значительное увеличение содержания некоторых тяжелых металлов (Cu, Zn, As, Pb) после гнездового периода, в то время как для других элементов (V, Ni) увеличение концентрации оказалось менее значительным, а для некоторых (Se, Cd) не проявилось совсем (Fang et al., 2010).

Влияние колониального гнездования грачей на прилегающую территорию на примере пойменного ветляника на Нижнем Дону рассмотрено Л.И. Тараненко (1975). Наблюдения проводились в течение двух лет, численность колонии в разные годы колебалась от 273 до 628 особей/га. При строительстве новых и ремонте старых гнезд грачи используют до 320 кг/га веточного материала. Часть веток теряется, неудачно расположенные гнезда обрушиваются на землю, в результате вес такого длительно накапливавшегося опада достигает 2 т/га. Помимо опада важный источник поступления органики от колонии – погадки и экскременты. В некоторых местах поверхность почвы покрыта ими на 60–70% слоем толщиной в несколько миллиметров. На избыточное содержание азота и фосфора положительно реагируют чистец, дербенник, зюзник, девясил, мята, ежевика, высота которых значительно превышает обычную (названия растений автором в статье приведены без видовой принадлежности). В то же время у вяза и ясеня экскременты грачей вызывают ожог и сворачивание листьев, усыхание побегов. Подрост находится в



угнетенном состоянии и отмирает (вяз – около 70%, ясень – 100%). Часть ветел также усыхает, на участках под увядающими и потому осветленными кронами отмечено разрастание сплошного и высокого покрова из пырея ползучего.

Средообразующее влияние врановых птиц в целом, которые имеют широкое распространение, высокую численность и сложные трофические связи, а также способны образовывать скопления на ограниченной территории (гнездовые колонии, массовые ночевки, кормовые концентрации), проанализировано Т.П. Втюриной (2001). Ею установлено, что в зависимости от величины колоний, ночёвок и длительности их функционирования врановые птицы привносят на земную поверхность большое количество органических и минеральных веществ (от 0,04 до 2,7 г/м<sup>2</sup> за сутки). Накопление большой массы продуктов жизнедеятельности вызывает изменение химизма почвы, проявляющееся в накоплении нитратов и подвижных фосфатов, концентрация которых превышает фоновое в толще почвы в 11 и 7,2 раза соответственно. Одновременно происходит увеличение примерно в два раза концентрации некоторых тяжелых металлов и повышение кислотности почвы. Прямое и косвенное воздействие гнездовых скоплений грачей на растительность гнездовых участков вызывает замену первичных растительных сообществ обедненными или существенно трансформированными вторичными. Последние характеризуются изменением доминантов древесного яруса, обеднением состава травяного яруса, увеличением обилия и габитуса нитрофильных видов растений. При длительном существовании колоний грачей резко сокращается проективное покрытие, появляются участки с «мертвым» покровом.

Опосредованное воздействие грачей на почвенную мезофауну проявляется в изменении таксономического состава и численного обилия ведущих групп беспозвоночных животных, появляются виды, обитающие в местах разложения. Поливидовые скопления врановых на ночевках благоприятствуют увеличению численного обилия жужелиц и способствуют уменьшению видового разнообразия коллембол.

Таким образом, влияя на состав и структуру растительного покрова, химизм почвы, почвенную фауну, врановые птицы в местах скоплений способствуют возникновению особых механизмов формирования и функционирования конкретных биогеоценозов. В результате сукцессионных изменений формируются специфические по своему составу и структуре сообщества, которые могут быть названы орнитогенными. Тем самым врановые на определенных территориях оказываются ведущими средопреобразователями (Втюрина, 2002).

В некоторых работах акцентируется внимание на создаваемые птицами формы орнитогенного микрорельефа. Н. Вербик и Р. Буссон (Verbeek, Boasson, 1984) при изучении альпийских лугов на известняках в Пиренейском национальном парке во Франции обратили внимание на многочисленные небольшие кочки высотой около 20 см непонятного происхождения и в конечном итоге пришли к выводу об их орнитогенном генезисе. Кочки служили «наблюдательными пунктами» для гнездящихся здесь птиц и по данным авторов получали на два порядка больше экскрементов, чем фоновые экосистемы. Вследствие этого под ними формировались более мощные и кислые почвы с аномально высоким содержанием азота,

отличающиеся от фоновых дерново-карбонатных почв, а также пышная растительность с доминированием *Poa* и *Festuca*, выделяющаяся среди низкорослой разреженной растительности альпийских лугов. Сформированный таким образом пятнисто-мозаичный почвенный покров и микрорельеф обусловлены жизнедеятельностью птиц.

Иногда средообразующее влияние птиц может приводить к конфликтным ситуациям в природопользовании. В одном из биологических резерватов на северо-западе Испании отмечена деградация пробковых дубов в реликтовых саванноподобных экосистемах под воздействием гнездящихся на них птиц. Анализ механизмов воздействия показал, что основная причина засыхания деревьев – значительное увеличение содержания в почве нитратов и фосфатов, связанное с экскрементами птиц. Избыточная концентрация N и P **негативно влияет на интенсивность транспирации и фотосинтеза деревьев**, вызывая в конечном итоге их усыхание. При этом поступление экскрементов непосредственно на поверхность листьев дуба не вызывало таких негативных эффектов. Проблема заключается в том, что и гнездящиеся здесь болотные птицы, и пробковые дубы отнесены в Испании к редким исчезающим видам, требующим охраны (García et al., 2011).

### I.3. Морские колониальные птицы

Разные группы птиц способны оказывать заметное средообразующее воздействие на природные геосистемы, вплоть до формирования особых биогеоценозов и их сочетаний. Однако совершенно особая роль принадлежит морским колониальным птицам, которые способны образовывать птичьи базары численностью в несколько миллионов особей, существующие на одном и том же месте в течение многих веков, иногда – тысячелетий. Огромные скопления птиц на ограниченной площади оказывают сильнейшее воздействие практически на все природные компоненты и взаимосвязи между ними. В некоторых случаях при отсутствии наземных хищников, а также постоянных поселений человека птицы заселяют весь остров, формируя особую разновидность зоогенных геосистем – орнитогенные геосистемы, значительно отличающиеся по особенностям структуры и функционирования от зональных материковых ландшафтов (Иванов, 2006, 2008 а, б и др.).

Одним из первых на это обратил внимание шведский натуралист Р. Сернандер, заметивший, что растительность вблизи колоний морских птиц заметно отличается от типичных растительных сообществ, и предложивший для таких растений термин «орнитофильные виды» (Serlander, 1912). В 20–30-е годы XX в. работы по изучению влияния морских колониальных птиц на растительность проводились на Шпицбергене (Summerhayes, Elton, 1928), на островах Канадского Арктического архипелага (Polunin, 1935), на о. Ян-Майен в Арктике (Russel et al., 1940; Russel, Wellington, 1940).

В России одним из первых мест, где стало изучаться средообразующее воздействие морских колониальных птиц на островные экосистемы, стал Кандалакш-

ский заповедник, организованный в 1939 г. С самого начала одним из главных объектов охраны заповедника являлись крупные скопления морских птиц на островах Белого и Баренцева морей. Хотя научные исследования в заповеднике первоначально были сугубо орнитологическими, в них затрагивались вопросы экологии морских колониальных птиц, в том числе различные аспекты их воздействия на экосистемы островов, а также обратное влияние природных особенностей островов на жизнедеятельность населения птиц. В частности, в довоенной работе В.М. Модестова, опубликованной значительно позднее (Модестов, 1967), была установлена ландшафтная «привязка» гнездования разных видов птиц. Отмечалось, что у сизой чайки гнезда располагаются преимущественно во внутренней части островов вблизи маленьких мелководных озер. Кайры, моевки и бакланы гнездятся главным образом на береговых обрывах, тупики – в глубоких норах, которые они роют в торфе на вершинном «плато» островов, чистики – по всему периметру береговой зоны под камнями и т.п. В.М. Модестовым были проанализированы видовой состав растений, которые птицы используют для строительства гнезд, и подсчитано, что только моевки, гнездящиеся на о. Харлов, ежегодно приносят на остров около 18 тонн различных строительных материалов для постройки новых и ремонта старых гнезд.

Позднее Л.О. Белопольский (1957), рассматривая экологию морских колониальных птиц Баренцева моря, уточнил особенности гнездования разных видов. Им было отмечено формирование колосняковых кочкарников в местах гнездования гаги на Айновых островах, хотя механизм формирования кочек и их возможное орнитогенное происхождение автором не обсуждались. Л.О. Белопольский подробно рассмотрел особенности гнездования тупиков, выделив три типа нор. Первый тип – «прямые норы», достигающие в длину 2–3 м (иногда – до 5 м), тупики роют на хорошо прогреваемых южных склонах островов с мощным слоем торфа. Второй тип – «дугообразные норы» – образуются в местах, где на пути следования норы имеется какое-то препятствие. Этот тип нор чаще всего встречается на северных склонах с каменистыми грунтами, а также на участках с многолетнемерзлыми породами. Наконец, третий тип нор, связанных между собой отдельными ходами в единую систему – «подземный городок» – характерен для крупных гнездовых колоний тупика. Если такая колония достигает значительной плотности гнездования, то норы располагаются в несколько этажей, между которыми имеются вертикальные ходы. На Айновых островах автору встречались «подземные городки» в 5–6 этажей (Белопольский, 1957).

В 60–70-е годы XX в. во многих работах сотрудников Кандалакшского заповедника акцентировалось внимание на взаимоотношениях птиц и растений в районах птичьих базаров (Бреслина, Карпович, 1967, 1969; Парфентьева, 1969; Парфентьева, Бреслина, 1969; Татаринкова, 1967, 1975 и др.). В дальнейшем работы по воздействию морских колониальных птиц на экосистемы островов Кандалакшского заповедника (точнее, островов Кольской Субарктики) были обобщены в работе И.П. Бреслиной (1987), ставшей первым (и единственным до настоящего времени в России) монографическим обобщением по данной проблеме. В центре

внимания автора находились различные аспекты взаимодействия птиц и растений, хотя также затрагивались некоторые вопросы почвообразования вблизи птичьих базаров, анализировались особенности гнездования птиц в связи с ландшафтными факторами, была намечена типология морских птиц по глубине их воздействия на растительность. В частности, отмечено, что некоторые виды птиц (обыкновенная гага, полярная крачка) используют растения как среду обитания, но заметно ее не изменяют. Однако вблизи гнездования большинства колониальных птиц (кайры, моевки, тупики, чайки, бакланы) растительный покров резко отличается от растительности аналогичных мест, не испытывающих влияния гнездящихся птиц.

При анализе различных видов растений, используемых морскими птицами, они были разделены на три группы – ремизные, гнездостроительные и кормовые. Ремизные растения используются птицами как укрытия (при гнездовании или для затаивания птенцов). Гнездостроительные растения служат материалом для постройки гнезд. Кормовые растения употребляются птицами в качестве основного, сезонного или попутного корма.

Виды растений, хорошо развивающиеся в местах гнездования птиц, объединены И.П. Бреслиной в группу орнитофильных видов. Все эти виды объединяет потребность в богатом субстрате, т.е. в богатом азотно-фосфорном питании. Набор видов-орнитофилов несколько различается на разных островах, наиболее часто встречаются ложечница лекарственная (*Cochelaria officinalis*), овсяница арктическая (*Festuca rubra ssp. arctica*), лигустикум шотландский (*Ligusticum scoticum*), родиолы арктическая и розовая (*Rhodiola arctica*, *R. rosea*) и др. При этом орнитогенный растительный покров может быть первичным при возникновении его на ранее лишенных растительности участках, когда там поселяются птицы, и вторичным (при формировании его на участках, ранее покрытых той или иной растительностью).

И.П. Бреслиной (1987) также было отмечено формирование на Айновых островах своеобразных колосняковых кочкарников и высказано предположение об их орнитогенном происхождении. Вопросы продуктивности орнитогенных фитоценозов автором детально не анализировались, но было установлено, что приморские луга в местах гнездования сизых чаек продуцируют значительно больше фитомассы относительно фоновых условий.

Автором был сделан вывод о том, что на становление орнитогенной растительности решающее влияние оказывает поступление большого количества птичьего помета. Помимо этого влияние птиц на растительность выражается также в механическом разрушении птицами первоначального растительного покрова, в рыхлении почвы и переносе зачатков на территории колонии.

Н.Н. Скоковой и А.Б. Георгиевским проанализированы временные смены в растительном покрове, происходящие вследствие ослабления и/или исчезновения орнитогенного пресса на островах в Баренцевом море. Так, Н.Н. Скокова (1962) установила, что в хорошо обжитых колониях тупиков на Айновых островах основной доминант – ромашка крупноцветковая (*Matricaria grandiflora*). В колониях, где часть нор заброшена, к ромашке примешиваются дрема красная (*Melandrium rubrum*) и щавель кислый (*Rumex acetosa*). Ассоциация из ромашки и дремы со-

храняется в заброшенных колониях в течение 2–3 лет. Если колония заброшена более 5 лет назад, в травостое доминирует дрема красная с примесью щавеля. Затем эту ассоциацию сменяет морошково-папоротниковая или морошково-вороничная тундра. На месте колоний, заброшенных десятки лет назад, растительный покров состоит из вороничной тундры, как бы завершающей восстановительный цикл растительного покрова, нарушенный птицами.

К близкому выводу пришел А.Б. Георгиевский (1988). В основу его работы положены площадки, заложенные в 1967 г. И.П. Бреслиной на Семи островах Кандакшского заповедника. В 1979 г. на одном из островов – Вешняк – А.Б. Георгиевским были сделаны повторные геоботанические описания и проведено картирование пяти площадок. Сравнительный анализ показал, что растительный покров в местах гнездования морских колониальных птиц в условиях Субарктики очень изменчив, и за 12 лет на пробных площадках произошла заметная перестройка в растительном покрове. Основная тенденция – сдвиг растительности в сторону отундрования, основная причина которого заключается в прекращении воздействия на растительность серебристых и больших морских чаек, гнездившихся здесь в 1967 г. Изначально влияние чаек вело к деградации вороничника и развитию здесь орнитофильной луговой растительности. Начавшееся с конца 60-х годов уменьшение численности крупных чаек из-за сокращения запасов сельди и мойвы привело к тому, что вокруг гнездовых участков началось восстановление вороничного покрова и тундровых растений. Можно ожидать, что если число гнездящихся на островах чаек и в дальнейшем будет оставаться на низком уровне, произойдет вытеснение орнитофильных растений вороникой, морошкой, вейниками, осоками и другими тундровыми растениями. Это повлечет за собой перестройку растительного покрова в местах бывших колоний чаек в сторону приморских вороничников – особых формаций кустарничковых тундр близлежащего материкового побережья. А.Б. Шипунов и Л.А. Абрамова (2006), проанализировавшие изменения флоры островов Кемь-Лудского архипелага в Белом море за 1962–2004 гг., пришли к выводу, что птицы являются одним из самых значимых биотических факторов, определяющих состав флоры малых островов, но их роль в настоящее время заключается не столько в изменении, сколько в поддержании флоры островов. При снятии орнитогенного пресса состав флоры начинает меняться в сторону восстановления зональных или прибрежных растительных сообществ.

Особенности почвенного покрова вблизи птичьих колоний на островах Кандакшского заповедника исследованы в меньшей степени. Е.Н. Руднева с соавторами (1968) к основным свойствам субарктических сухоторфяных и торфянисто-перегнойных почв Айновых островов отнесла отсутствие признаков переувлажнения и оглеения, кислую реакцию, низкую зольность торфа и богатство его азотом (до 2,4%), обусловленные жизнедеятельностью птиц.

Роль чаек в формировании почв на небольших скалистых островах Мурмана кратко рассмотрена в статье В.Н. Карпович и Н.И. Пилипас (1975). Авторами показано, что на одну из модельных луд чайками за гнездовой период вносится около 7 т/га экскрементов. Кроме этого, чайки приносят растительный материал для

строительства гнезд. Формирующиеся под влиянием этих факторов почвы авторы называют первично орнитогенными и отмечают их специфические химические свойства (без количественных показателей).

И.П. Бреслина (1987) к общим свойствам почв вблизи птичьих колоний отнесла увеличение содержания основных элементов питания (в частности, содержание фосфора в орнитогенно измененных почвах оказалось выше в 15–25 раз, чем в фоновых), увеличение микробиологической активности почв, уменьшение кислотности.

Модель островной территориально-акваториальной природной геосистемы в Баренцевом море с ядром в виде птичьего базара на основе концепции нуклеарных систем предложил А.Ю. Ретейом (1988).

Помимо островов, входящих в состав Кандалакшского заповедника и расположенных вблизи Мурманского побережья и в Белом море, крупные скопления морских колониальных птиц в арктических морях имеются на Шпицбергене, Земле Франца-Иосифа, западном побережье Новой Земли. Одним из наиболее известных мест является Шпицберген, где широкое распространение скалистых берегов в сочетании с Полярным морским фронтом, расположенным вдоль западного побережья острова, создает благоприятные условия для гнездования морских колониальных птиц. Первые работы по изучению влияния птичьих базаров на природные геосистемы были проведены еще в 20-х годах XX в. Было показано, что в условиях низких температур и изначально скудной растительности внесение морскими птицами питательных веществ в почву значительно увеличивало видовое богатство и продуктивность арктических экосистем (Summerhayes, Elton, 1928).

А.А. Тишковым (1983) на западном побережье Шпицбергена было выделено шесть типов экосистем, один из которых – орнитогенный. К нему были отнесены тундровые луговины с фрагментами нитрофильных сообществ на дренированных склонах южной, юго-западной и западной экспозиций в зоне влияния «птичьих базаров». По данным А.А. Тишкова, подобные орнитогенные экосистемы на западном побережье Шпицбергена распространены довольно широко и имеют поясное строение, отражающее региональную специфику абиотической обстановки в конкретном районе. В таких экосистемах представлена нитрофильная растительность *Chrysosplenium tetrandrum* – *Oxyria digyna*, которая подразделяется на три группы – луговая, скальная и валунная. К собственно нитрофильным видам растений отнесены мохообразные из родов *Aplodon*, *Splachnum*, *Ceratodon*, *Climacium*, лишайник *Caloplaca elegans* и водоросль *Prasiola crispa*. Запасы фитомассы и продуктивность подобных фитоценозов значительно выше фоновой. По данным С. Юрола и А. Хакала (Eurola, Hakala, 1977), надземная фитомасса сосудистых растений вблизи птичьих колоний составляет 0,5–1,2 т/га (против 0,05–0,1 т/га на соседних участках), а у бриофитов достигает 10,0 т/га, что в десять раз выше, чем на прилегающих участках. По данным А.А. Тишкова, продукция надземной фитомассы в орнитогенных экосистемах западного побережья Шпицбергена достигает 2,5–4,0 т/га в год, в том числе мохообразных 2,0–2,5 т/га в год (Тишков, 1983). Эти показатели являются наиболее высокими для экосистем острова.



**А.М. Одаз (Odasz, 1994) при изучении растительности вблизи птичьих базаров** на Шпицбергене выделила шесть микропоясов растительности, формирующихся ниже птичьих базаров, и пришла к выводу о наличии четкой корреляции между видовым составом растительных сообществ и содержанием в них и в почвах соединений азота. Концентрация в почвах ионов аммония уменьшается от 1,96 мг/л непосредственно вблизи птичьего базара до 0,03 мг/л по мере удаления вниз по склону, и изменения концентрации четко соотносились с выделенными микропоясами растительных сообществ. Это означает, что интенсивность поступления в экосистемы экскрементов птиц выступает как основной фактор дифференциации растительности.

В случае повышенной трофности почвенных вод, дренирующих птичьи базары, на Шпицбергене и Элеморе (78° и 82° с.ш.) формируются склоновые торфяники мощностью до 3–4 м, что уникально для таких высоких широт (Låg, 1993). Таким образом, в условиях высоких широт торфонакопление может осуществляться за счет латерального (орнитогенного) привноса источников минерального питания, что компенсирует неблагоприятные для роста торфа климатические условия.

Большое геохимическое своеобразие орнитогенных ландшафтов западного Шпицбергена отмечено Т.М. Кудериной и Г.М. Тертицким (2007). Расчет кларков концентрации s-элементов глобального значения в почвах орнитогенного и фонового ландшафтов показал, что наибольшее обогащение элементами характерно для почв под птичьими базарами. Особенно это заметно для биофильных элементов К, Са и Sr. Зато почвы фонового ландшафта с преобладанием механической и физико-химической форм миграции вещества содержали повышенные концентрации Li.

Кларки концентрации главных d-элементов относительно невысоки, однако содержание Mn в фоновых почвах оказалось выше, чем в почвах под колониями птиц. В карбонатной корочке орнитогенной почвы наблюдалось повышенное содержание Zn.

Среди редких элементов регионального и локального значения в орнитогенных почвах отмечены повышенные концентрации As, Se, Вг и Vi, а также Sc, Ag и Cd.

Таким образом, в Арктике перенос и аккумуляция морскими птицами биогенного вещества из морских экосистем с высокой продуктивностью в наземные экосистемы с низкой биомассой формируют уникальные орнитогенные экосистемы с повышенной биопродуктивностью и биоразнообразием на обогащенных почвах. Внесение морского органического вещества в почву птицами частично компенсирует биоклиматически обусловленную низкую продуктивность биоты суши. При этом компоненты геохимических ландшафтов насыщаются не типичными для арктических широт элементами – Са, Sr, Cd и др.

В некоторых случаях воздействие морских птиц приводит к формированию необычных и даже уникальных свойств арктических ландшафтов. Так, по данным С.В. Горячкина (2010), наиболее сформированные почвы в Арктическом регионе были обнаружены им вблизи ветрозащитных ниш недалеко от гнездовых казарок на южном острове Новой Земли. По содержанию гумуса (11–17%) и запасам органическо-

го вещества эти почвы превосходили не только все изученные почвы Арктики, но и почвы на плотных карбонатных породах в европейской части России, что объясняется аномально высокой орнитогенной концентрацией органического вещества.

Птичьи базары также выступают центрами формирования почвенной биоты в высоких широтах. Орнитогенные почвы с высоким содержанием органического вещества являются хорошим субстратом для натурализации микроартропод, а птицы способны переносить в своих перьях обильную почвенную микрофауну, включая панцирных клещей, хищных гамазовых клещей, ногохвосток, краснотелковых клещей, пауков и др., осуществляя таким образом перенос почвенных беспозвоночных из умеренных широт в высокие и наоборот (Лебедева, Криволицкий, 2003; Лебедева, 2007).

Другим регионом, где были проведены детальные исследования влияния птиц на растительный покров, стали острова Северной Охотии, с 90-х годов XX в. изучавшиеся сотрудниками Института биологических проблем Севера ДВО РАН Л.А. Зеленской, О.А. Мочаловой и М.Г. Хоревой. Результаты исследований обобщены в ряде статей (Зеленская, Частухина, 1990; Зеленская, Хорева, 2006; Мочалова, 2001; Мочалова и др., 2006; Хорева, 2002; Хорева, Мочалова, 2009 а, б, в и др.) и монографиях (Хорева, 2003; Зеленская, 2010). В результате этих работ выявлены основные региональные закономерности влияния морских колониальных птиц на растительный покров. Установлено, что на островах Северной Охотии, как правило, наблюдается сокращение видового разнообразия растительности, происходящее вследствие изменения птицами условий произрастания растений, формируются орнитогенно обедненные фитоценозы, состоящие из ограниченного числа видов-орнитофилов, меняется продуктивность растений (как в сторону повышения, так и снижения запасов фитомассы), наблюдаются биоморфологические адаптации растений к воздействию птиц, формируются орнитогенные экбиоморфы и т.п.

С.В. Плещенко (1992) также были изучены особенности почвообразования на о. Талан в Охотском море, где существует крупная многовековая колония морских птиц. Автор отмечает, что под воздействием птиц формируются органогенные сукторфяные почвы неясной классификационной и систематической принадлежности. Основными свойствами этих почв являются отсутствие признаков переувлажнения, кислая реакция, низкая зольность торфа, богатство азотом и фосфором.

Таким образом, вблизи побережья Северной Евразии в настоящее время выделяется два района, где в течение многих лет проводятся (или проводились) исследования по изучению влияния морских колониальных птиц на природные геосистемы – баренцовоморские и беломорские острова, входящие в состав Кандакшского заповедника, а также острова Северной Охотии. В других регионах подобные работы достаточно фрагментарны.

В Балтийском море существенную роль морских колониальных птиц в формировании первичного растительного покрова небольших островов у западного побережья Эстонии отметил Х.-Э.А. Ребасоо (1972). Основной механизм – распространение птицами семян или других диаспор растений, которые принимают участие в формировании растительного покрова островов. При этом для некоторых групп



растений, например ягодных, которыми питаются чайки, роль птиц в распространении семян выходит на первое место. На 43 островках Матеалукского заповедника обнаружено 452 вида высших растений, из которых 81 вид (т.е. 18%) отнесен к синорнитогенным. По данным автора, под воздействием птиц флористическое разнообразие исследованных островов увеличивается. Очевидно, это связано с молодостью островов, поднимающихся из-под уровня моря (их возраст варьирует от нескольких десятков лет до 2–3 тыс. лет), и не сформировавшимся там растительным покровом. В этом случае морские птицы, добывающие корм, в том числе и на близлежащем материке, приносят на остров семена новых видов растений.

Е.А. Глазкова, напротив, пришла к выводу, что к числу общих особенностей формирования растительного покрова на небольших островах Финского залива Балтийского моря со скоплениями морских колониальных птиц относятся обедненность видового состава, исчезновение орнитофобных видов (в первую очередь деревьев и кустарничков), пышное развитие орнитофильных видов, биоморфологические изменения растений (увеличение генеративных органов и др.). Изучение механизмов трансформации растительного покрова не входило в задачи исследования, однако, по мнению автора, основными факторами являются механическое воздействие птиц на почву и растительность (вытаптывание, повреждение растений и пр.), изменение химического состава почвы под влиянием большого количества экскрементов птиц, погадок, гнездового материала, перенос птицами семян и других диаспор растений (Glazkova, 2007). Схожие выводы получены при исследовании и других малых островов Балтийского моря (Niemi, 1967; Ratas et al., 1995).

Т.Б. Ардамацкой (1967) изучалось влияние морских колониальных птиц на растительность и животное население о. Орлова в Тендровском заливе Черного моря. Заповедный режим на острове был установлен в 1927 г. После этого было отмечено значительное увеличение численности гнездящихся птиц, особенно черноголовой чайки, морского голубка, пестроносой и речной крачек. Сравнение ботанических описаний 1926 и 1961 гг. показало, что во флоре острова появились 24 новых вида растений, в основном сорных (в частности, широко распространились лебеда татарская (*Atriplex tatarica*) и щавель конский (*Rumex confertus*)). В то же время исчезли 10 видов растений, однако видовое богатство в целом увеличилось. Отмечена также очень высокая численность на острове серой полевки и степной гадюки, что автор связывает с косвенным влиянием птиц.

М.В. Ушакова (2007) установила связь существования плоскостных колоний тупика-носорога на малых островах Южных Курил с толщиной почвенного покрова и характером растительности. Показано, что индикаторами наличия колоний на малых островах являются колосняковые кочкарники, разнотравно-мятликовые и борщевиково-бодяково-дудниковые сообщества, т.е. типы растительности, в которых отсутствует плотная дернина. В этом случае птицы могут заселять весь остров. При наличии плотной дернины тупики не могут рыть норы, и тогда большая часть островов не заселена птицами, отдельные скопления наблюдаются только на береговых обрывах и в прибрежной части склонов. К видам-орнитофилам в колониях тупиков-носорогов автор отнесла колосняк мягкий (*Leymus mollis*),

мятлик однолетний (*Poa annua*), борщевик шерстистый (*Heracleum lanatum*), бодяк камчатский (*Cirsium kamtschaticum*), различные виды полыней.

На острове Фуругельма в заливе Петра Великого, входящем в состав Дальневосточного морского заповедника, находится крупная колония чернохвостой чайки. Орнитогенные почвы, формирующиеся вблизи колонии, исследованы П.В. Елпатьевским (1997). Установлено, что экскреторная деятельность птиц обогащает почву в наибольшей степени N и P. В почвах старых гнездовий содержание фосфора в верхних почвенных горизонтах достигало 0,37%, что в 11 раз выше, чем в обычных продуктах выветривания гранитов. В более молодых гнездовьях содержание фосфора было выше в два-три раза. Соединения азота в конечном итоге трансформируются в нитриты, с чем связано подкисление почвенного профиля. Значения рН в почвах под колонией на единицу и более были ниже, чем в обычной дерново-луговой почве. Остров Фуругельма выделяется также высоким флористическим разнообразием. Е.А. Чубарь (2005) установила, что общее число видов растений северной группы островов Римского-Корсакова оказалось меньше, чем одного о. Фуругельма (при том что их суммарная площадь больше почти в два раза), и связала это, помимо прочего, с наличием на о. Фуругельма многочисленных птичьих базаров, не объясняя, однако, механизма увеличения флористического разнообразия.

Помимо морей, омывающих берега Северной Евразии, выделяется и несколько других районов в Мировом океане, где существуют крупные колонии морских птиц и изучается их влияние на наземные и морские геосистемы – Антарктида, Субантарктика, острова вблизи побережий Австралии и Новой Зеландии, Северная Атлантика, острова в южной части Тихого океана и др.

Своеобразие орнитогенных геосистем в Антарктиде заключается в том, что скопления морских птиц здесь связаны главным образом с пингвинами, колонии которых располагаются в основном на плоских поверхностях прибрежных морских террас (Andrzej, Andrzej, 1989; Ryan, Watkins, 1989). Из-за небольшого количества выпадающих осадков метаболиты птиц накапливаются преимущественно на поверхности террас, возвращаясь в море в весьма ограниченном количестве (Tatur, Myrcha, 1984; Rakusa-Suszczewski, 2003). Это приводит к формированию очень своеобразных орнитогенных почв. Одним из первых на них обратил внимание Е.Е. Сыроечковский (1959) на примере небольшого о. Хасуэлл вблизи Антарктиды. Экстремальный климат и отсутствие высших растений лимитируют в этих условиях формирование обычных почв. Вместе с тем население птиц острова (около 18 тыс. птиц, в основном, это пингвины Адели) в течение теплого времени года выносят из океана более 550 тонн морских организмов. Основная масса вещества, входящего в состав кормов, используется для роста и развития птиц и их птенцов, но значительное количество органического вещества остается на поверхности острова в виде экскрементов. К этому органическому веществу добавляются перья и пух, сбрасываемые во время линьки, а также трупы птенцов и взрослых птиц. Всего этого оказывается достаточно, чтобы в некоторых местах формировались пятна слаборазвитых орнитогенных почв мощностью всего не-

сколько сантиметров, но обладающих биологической активностью, что отличает их от простых грунтов на острове, не охваченных процессом почвообразования. Таким образом, было показано, что в природных условиях Антарктиды только внесение птицами дополнительного органического вещества может обеспечить почвообразование. Органического вещества, создаваемого растениями, оказывается недостаточно для устойчивого течения процесса почвообразования.

К настоящему времени разработана классификация почв Антарктиды, в которой в особую группу выделены орнитогенные почвы (Kimble, 2004; Simas et al., 2008). Они в свою очередь разделены на слаборазвитые орнитогенные почвы на дериватах базальтов и андезитов в участках скоплений перелетных птиц (такие почвы перманентно встречаются на всех возвышенных участках, свободных ото льда) и орнитогенные типичные почвы, формирующиеся на гуано пингвинов в основном в прибрежной части. Химические анализы типичных орнитогенных почв выявили достоверное накопление в них органического вещества, повышенное содержание азота и водорода и пониженное относительно растений содержание углерода (Абакумов, 2010). Показано, что почвы в местах скоплений морских колониальных птиц наиболее богаты по составу микробиоты, здесь формируются специфические орнитофильные микробные сообщества, характеризующиеся высокой насыщенностью и разнообразием дрожжевых и мицелиальных грибов (Simas et al., 2007).

Помимо пингвинов орнитогенные почвы способны формировать и другие виды птиц. На островах архипелага Крозет в Субантарктике были исследованы почвы вблизи жилых и заброшенных гнезд странствующего альбатроса (*Diomedea exulans*). Результаты исследований показали, что почвы вблизи жилых гнезд имели значительно более высокую влажность, меньшие значения рН, повышенную удельную проводимость и заметно большие концентрации N и P по сравнению с заброшенными гнездами. Своеобразие растительных сообществ вблизи жилых гнезд заключалось в очень низком видовом разнообразии при абсолютном доминировании двух видов-орнитофилов – *Diffugiella oviformis* и *Trinema lineare*. Вблизи заброшенных гнезд физико-химические свойства почв и структура растительных сообществ постепенно приближались к фоновым значениям (Vincke et al., 2007). Близкие результаты были получены при исследовании содержания общего азота, фосфора, углерода и количества бактерий вблизи гнезд снежного буревестника (*Podogroma nivea*) в Антарктиде. Наиболее высокие концентрации были обнаружены в радиусе 1 м от гнезда и затем постепенно убывали на расстоянии 2–5 м, приближаясь к фоновым значениям (Cocks et al., 1999).

Одним из наиболее известных островов в Субантарктике, где в течение многих лет проводятся исследования по изучению влияния птиц на островную экосистему, является необитаемый южноафриканский о. Марион с крупными колониями морских птиц. На этом острове изучены и количественно оценены отдельные потоки вещества и энергии, поступающие от морских птиц в почвы и растения, трансформация почвенно-растительного покрова, влияние интродуцированных кошек на наземно гнездящихся птиц, реакция островной экосистемы на климатические изменения и др. (Burger et al., 1978; Smith, 1976 a, b, 1978, 2003; Smith

et al., 2001 a, b; Smith, Steenkamp, 2001). Помимо о. Марион в Субантарктике исследования по поступлению азота от морских колониальных птиц и их влиянию на островную флору проводились на о. Маккуори (Gillham, 1961 b; Erskine et al., 1998).

Интересные наблюдения с 40-летним интервалом были проведены на субантарктическом острове Кэмпбелл (52° 33' ю.ш. и 169° 09' в.д.). В 1940-х годах численность колонии пингвинов (*Eudyptes chrysocome*), гнездящихся на этом острове, превышала 1 млн. особей (Bailey, Sorenson, 1962). В 1980-х годах численность птиц значительно сократилась, многие колонии оказались заброшенными. Это связывалось с глобальным потеплением, повышением температуры морской воды и ухудшением кормовой базы пингвинов. Для оценки изменений, происходящих в колонии, сравнивались полевые наблюдения и фотографии, сделанные в 1940-х и 1980-х годах, а также результаты анализов почв на С, N и P. Выявлена четкая корреляция уменьшения содержания этих элементов в почвах заброшенных колоний по сравнению с существующими, приведены количественные показатели (Moors et al., 1988).

В некоторых работах североамериканских ученых были изучены и количественно оценены вещественно-энергетические потоки на примере орнитогенных геосистем островов Калифорнийского залива. На чрезвычайно засушливых (годовое количество осадков 59 мм) и изначально очень бедных питательными веществами островных геосистемах под воздействием морских колониальных птиц отмечено возрастание соединений N и P в почвах примерно в шесть раз. В долгоживущих кактусах, кустарниках с небольшой продолжительностью жизни и растениях-однолетниках содержание биогенных элементов оказалось выше в 1,6–2,4 раза. Таким образом, было показано, что поступление питательных веществ в островную геосистему с метаболитами птиц имеет большее значение и более сложный характер, чем предполагалось, и оказывает влияние и на почву, и на растительность (Anderson, Polis, 1999).

На противоположном атлантическом побережье США на небольшом скалистом острове в заливе Мэн, заселенном морскими колониальными птицами, была исследована островная флора и проанализированы биогеохимические особенности орнитофильной растительности и почв (Rajakaruna et al., 2009). Всего во флоре острова обнаружены 27 видов сосудистых растений, относящихся к 10 семействам, на основе литературных источников составлена сводка орнитофильной флоры для всего северо-восточного побережья США, включающая 168 видов растений из 39 семейств. Анализ орнитогенных почв выявил значительно более высокие концентрации N, P, Cd, Cu, Pb и Zn и вместе с тем существенно более низкую концентрацию Mn по сравнению с фоновыми почвами.

Также на островах в заливе Мэн с крупными колониями морских чаек (*Larus marinus*) и ушастых бакланов (*Phalacrocorax auritus*) изучался «трансфер» азота и фосфора из морских экосистем в островные. Исследования показали достоверную положительную корреляцию между плотностью гнездования и содержанием аммиака и нитритов в почве, но не выявили достоверной связи между плотностью гнезд и содержанием фосфора. Концентрация аммиака и фосфатов четко влияла на видовой состав растительных сообществ. Экстремально высокая концентрация ам-

миака в колониях бакланов являлась основным фактором, сдерживавшим прорастание семян растений в этих местообитаниях. В целом подобные скопления морских колониальных птиц выступают одним из эффективных путей транспортировки питательных веществ с моря на сушу, при этом более высокая их концентрация оказалась в колониях бакланов по сравнению с колониями чаек (Ellis et al., 2006).

В одной из работ на примере 77 островов с колониями птиц в заливе Георга и Великих озер в Канаде были проанализированы классические для островной биогеографии отношения между площадью острова, удаленностью от побережья и числом видов растений (Hogg et al., 1989). Однако **ожидаемого снижения видового богатства** по мере удаления острова от берега обнаружено не было. По мнению авторов, это связано с крупными скоплениями чаек на удаленных островах, которые обогащают почвы соединениями азота и фосфора и за счет зоомеханогенеза увеличивают неоднородность местообитаний, что приводит к увеличению видового разнообразия на островах, даже значительно удаленных от побережья, но заселенных птицами.

Содержание тяжелых металлов в экскрементах желтоногой чайки (*Larus cachinnans*), а также в почвах в местах гнездования чайки на небольших островах вблизи побережья Северо-Западной Испании было исследовано в работе Х.Л. Отеро-Переса (Otero-Perez, 1998). **Среди тяжелых металлов в экскрементах наиболее высокая концентрация** обнаружилась у Zn ( $305 \text{ мг кг}^{-1}$ ), далее следовали Cu ( $60 \text{ мг кг}^{-1}$ ), Pb ( $40 \text{ мг кг}^{-1}$ ), Cr ( $9,8 \text{ мг кг}^{-1}$ ) и Cd ( $5,8 \text{ мг кг}^{-1}$ ). Концентрации всех тяжелых металлов (за исключением Cr) в почвах оказались выше по сравнению с фоновыми участками без влияния птиц, при этом уровень концентрации возрастал в местах с наиболее высокой плотностью гнездования и наиболее длительным временем существования колоний. Среди тяжелых металлов особенно выделялся Zn, уровень которого был наиболее высоким во всех пробах почв и экскрементов.

Л. Гарсия с коллегами (García et al., 2002) показали, что концентрация чаек на трех небольших засушливых островах вблизи северного побережья Африки вызвала глубокие изменения в свойствах почв и растений. В местах гнездования чаек по сравнению с фоновыми участками в почвах было отмечено более чем 20-кратное увеличение содержания  $\text{NO}_3$  и K, 5-кратное увеличение содержания Zn и Fe. **На участках с разной интенсивностью орнитогенного пресса также оказались разные орнитофильные растения-доминанты:** на наиболее измененных чайками участках – *Suaeda vera*, на менее измененных – *Salsola oppositifolia*. При этом в растениях обнаружены существенно разные концентрации и соотношения биофильных элементов (N, P, K, Ca и др.). Предложена гипотеза, объясняющая специфические биогеохимические особенности орнитогенных экосистем.

Установлено, что экскременты морских птиц являются одним из важных факторов структурно-функциональной организации экосистем литоральной зоны у западного побережья Южной Африки. Для сравнительного анализа ежемесячно измерялись запасы питательных веществ и продуктивность водорослей у берегов островов с колониями морских птиц и на близлежащем материковом побережье без птичьих базаров. В результате было установлено, что на островах с колониями



птиц уровень питательных веществ в прибрежных водах и продуктивность водорослей существенно выше. При этом с пышно развитыми водорослевыми матами на островах были связаны поселения мидий, полихет, малых ракообразных и других морских беспозвоночных, которые служили пищей для небольших куликов. Таким образом, было показано, что экскременты птиц являются одним из важных звеньев в трофических цепочках в экосистемах литорали (Bosman, Hockey, 1986).

Аналогичный вывод был получен новозеландскими исследователями, изучавшими причины сокращения распространения ряда эндемичных видов растений в прибрежной зоне Новой Зеландии. Шесть из восьми новозеландских видов клоповника рода *Lepidium* являются прибрежными и находятся под угрозой исчезновения, хотя в XVIII–XIX вв. первые исследователи островов отмечали их изобилие и использовали в качестве противочинготного средства. Однако уже к концу XIX в. было отмечено значительное уменьшение распространения этих видов, которое продолжается и до настоящего времени и в некоторых районах приближается к критическому. Предполагается, что это связано с сокращением численности морских колониальных птиц и тюленей в береговой зоне, которые через продукты своего метаболизма поставляли необходимые питательные вещества для прибрежной растительности (Norton et al., 1997).

Уникальные биогеохимические свойства орнитогенных экосистем, формирующихся на коралловых островах в тропической зоне Тихого океана, отмечены П.В. Елпатьевским и В.О. Таргульяном (1985). По их мнению, жизнедеятельность птиц приводит к формированию почв с необычными и даже парадоксальными биогеохимическими особенностями: оторфованным, обогащенным тонкими корнями органометаллическим гумусовым горизонтом; высокой степенью кислотности в нем, несмотря на общую карбонатную обстановку; резким переходом кислой среды в щелочную; высокоаномальными концентрациями группы биофильных микроэлементов – **Zn, Cu, Cd, Mg, приуроченностью их максимальных концентраций** (а также концентраций Fe) к горизонту с максимальной кислотностью; аккумулятивно-иллювиальном распределении металлов в почвенном профиле, их нисходящей миграцией в щелочной среде; необычным отношением содержания Fe к **Zn и Cu, иногда даже преобладанием Zn над Fe. При этом одним из главных источников этих элементов авторы считают именно орнитогенный перенос.** Таким образом, коралловый остров, будучи в целом элювиальным ландшафтом, аккумулирует широкий спектр биофильных элементов и выступает своеобразной биогеохимической аномалией. Необычные биогеохимические свойства тихоокеанских атоллов тропического пояса с птичьими базарами (заметное увеличение минеральных веществ в растениях, образование атолловых фосфатов и др.) отмечает и В. В. Добровольский (1998), а специфические особенности растительности на коралловых островах с колониями птиц проанализированы в работах (Heatwole, 1971; Heatwole, Walker, 1989).

Одним из пионеров изучения влияния морских колониальных птиц на островные экосистемы у побережья Австралии, Новой Зеландии и Южной Африки была М. Гиллхэм, опубликовавшая в 1950–1970-х годах значительное количество работ

по разным аспектам этого воздействия. Исследования касались преимущественно растительного покрова, но изучались также свойства почв, орнитогенный микро-рельеф, геохимические особенности. В частности, исследования флоры птичьих колоний показали, что в разных колониях от 23 до 100% видов растений были космополитами (Gillham, 1961 а) и от 70 до 100% – однолетниками (Gillham, 1963). Интересные наблюдения за динамикой растительных сообществ в зависимости от воздействия разных видов птиц проведены в Западной Австралии (Gillham, 1961а). Показано, что поступление в островные экосистемы большого количества экскрементов морских птиц, вытаптывание и рытье нор некоторыми видами птиц коренным образом меняют растительный покров, при этом разные виды воздействуют по-разному. Гнездование и ночевки бакланов среди кустарниковой растительности вызывают быструю гибель кустов и приводят к частой смене местообитаний. Увеличение популяции чаек и освоение ими зарослей кустарников также вызывали гибель растений, при этом травянистые сообщества, возникающие на их месте, оказывались более благоприятными местообитаниями для чаек. Это приводило к дальнейшему росту колонии, через некоторое время полностью уничтожавшей травянистую растительность, что делало местообитания непригодными для гнездования. У видов, роющих для гнездования норы (пингвины, буревестники, тайфунники), многие поколения птиц способны гнездиться на одних и тех же местах, при этом механическое разрушение нор вследствие водной и ветровой эрозии также может вызвать необходимость смены местообитаний. Однако через некоторое время исходная геосистема восстанавливается и вновь становится пригодной для гнездования. Таким образом, образуется пестрая мозаика первичных и вторичных орнитогенных фитоценозов, находящихся на разных стадиях динамических сукцессий и занимающих практически всю площадь острова.

На острове Ротгнест вблизи побережья Западной Австралии гнездятся тихоокеанские буревестники (*Puffinus pacificus*), которые для гнездования роют норы. Выяснилось, что входы в две трети нор, использовавшихся птицами в гнездовой период, на следующий год оказались разрушенными из-за процессов эрозии, размеры обрушенных участков составили в среднем около 18 см. Однако три четверти обрушившихся нор были вновь раскопаны птицами на следующий год. Общий объем перемещенного грунта, связанный с роющей деятельностью буревестников, оценивается в  $8,5 \text{ м}^3/1 \text{ тыс. м}^2$ , а вес –  $11,5 \text{ т}/1 \text{ тыс. м}^2$  (Bancroft et al., 2005).

Австралийские ученые попытались также количественно оценить поступление экскрементов от малой (черной) крачки (*Anous minutus*), гнездящейся в рощах пизонии (*Pisonia grandis*) на одном из коралловых островов Большого Барьерного рифа. Выяснилось, что значительная часть экскрементов птиц перехватывается листовым пологом, и на почву попадает около  $2 \text{ г}/\text{м}^2$  за сезон (в сухом весе). Это эквивалентно поступлению  $45 \text{ т}/\text{год}$  в островную экосистему в целом. Таким образом, с помощью птиц ежегодно около  $1,4 \text{ т}$  фосфора «перекачивается» из окружающих остров морских вод в почву, где фосфор стабилизируется и сохраняется в нерастворимой форме (Allaway, Ashford, 1984). **В то же время исследования содержания в почвах общего азота, а также изотопов углерода и азота и про-**

дуктивности растительности на островах с птичьими базарами и без них вблизи побережья Новой Зеландии выявили неоднозначную зависимость. По мнению Т. Маквелла и С. Догерти (Markwell, Daugherty, 2003), выявленные различия в содержании общего азота на исследуемых островах (приводимые также и в других работах) не связаны с наличием или отсутствием птичьих базаров, а зависят от того, какая методика оценки количественного влияния морских птиц на химические свойства почв была использована.

Весьма важный аспект рассматриваемой проблемы – влияние птичьих базаров на прилегающую акваторию, а также обратные процессы. Одним из первых на это обратил внимание В.М. Модестов (1967), который показал связь между локализацией птичьих базаров на островах и высокой биологической продуктивностью прилегающих морских вод. Наиболее крупные птичьи базары Баренцева моря (Мурманского побережья, Новой Земли, Шпицбергена) располагаются на участках «полярного фронта», вблизи которого наблюдается повышенная продуктивность фито- и зоопланктона. Скопления огромной массы бентоса и зоопланктона обуславливают концентрацию ряда видов пелагических и придонных рыб, которые в свою очередь служат объектом питания для большинства видов морских колониальных птиц.

Другой аспект – влияние крупного скопления колониальных птиц на прилегающие морские воды – подробно рассмотрен в работах А.Н. Головкина (1967, 1972, 1982 и др.). Им было показано, что, собирая корм на обширной морской акватории, но постоянно возвращаясь к местам гнездования, птицы осуществляют концентрирование ряда химических элементов и веществ на островах. За счет высокой эффективности пищеварения, присущей морским рыбадным птицам (коэффициент метаболизма у разных видов близок и находится в интервале 8–9), ускорение круговорота веществ и их концентрирование приводят к повышенному содержанию биогенных веществ в прибрежных водах. Было установлено, что в районах северных морей, изученных автором, на сушу в гнездовой период попадает только от 8 до 25,7% экскрементов, остальная часть попадает в прибрежные воды (Golovkin, 1982). Метаболиты птиц способствуют увеличению первичной продуктивности, увеличивают продуктивность диатомовых и перидиниевых водорослей, мелких жгутиковых и других групп организмов, составляющих основу питания зоопланктона. Вследствие этого вблизи колоний отмечаются аномально высокие показатели плотности некоторых видов зообентоса, рыб, в свою очередь являющихся объектами питания для морских птиц.

Многосторонние связи, формирующиеся в системе «морские птицы – острова – прилегающая акватория», позволяют решать и обратную задачу, рассматривая птиц не в качестве фактора, влияющего на биогеохимические особенности и продуктивность прилегающих вод, а в качестве индикатора изменений, происходящих в морских экосистемах. Поскольку птицы являются одним из главных консументов в трофических цепях и находятся на вершине трофической пирамиды, анализ их численности, поведения, кормовых предпочтений и т.п. позволяет выявлять и оценивать изменения ряда важнейших физико-химических и биологи-



ческих параметров морских экосистем (температуры и солености воды, глубины термоклина, продуктивности, структуры зообентоса и ихтиофауны и др.). Подобный подход был использован в разных районах Мирового океана – у атлантического побережья Канады (Diamond, Devlin, 2003), в Беринговом (Springer et al., 2007) и Охотском морях (Андреев и др., 2002) и подтвердил четкую корреляцию между наблюдающимися изменениями климата и населением морских колониальных птиц.

Особенно ярко эти изменения проявляются в Баренцевом море, где встречаются теплые атлантические и холодные арктические воды, различающиеся по продуктивности и составу планктона. Изменения климата влияют на особенности гидрологической циркуляции в Баренцевом море, определяя преобладание крупных разновидностей зоопланктона в периоды доминирования арктических водных масс (которые являются основным кормом малой гагары (*Alle alle*) и других планктоноядных птиц) и преобладание мелких разновидностей зоопланктона в атлантических водных массах, которые усложняют трофическую цепочку «зоопланктон – рыбы – морские птицы», создавая таким образом лучшие условия кормовой базы для рыбоядных, а не планктоноядных птиц (кайры, бакланы, моевки и др.). Эти виды имеют существенно различное средообразующее значение для экосистем, поскольку перечисленные виды-ихтиофаги гнездятся главным образом на береговых обрывах и влияют почти исключительно на море, а гагары могут гнездиться в тундре на значительном удалении от побережья. Прогнозируется, что наблюдающееся потепление климата будет благоприятствовать увеличению численности птиц-ихтиофагов и снижению численности планктонофагов и может оказать существенное влияние на арктические наземные экосистемы (Stempniewicz et al., 2007).

Подводя итог краткому обзору современного состояния проблемы, необходимо отметить, что те или иные аспекты влияния морских колониальных птиц на геосистемы островов и прилегающую акваторию затрагивались в работах целого ряда ученых в разных регионах. Вместе с тем многие вопросы остаются недостаточно изученными, а результаты зачастую противоречивыми. Наибольшее число работ посвящено воздействию птиц на растительный покров и биогеохимические аспекты, связанные с жизнедеятельностью птиц, менее изучены свойства орнитогенных почв, еще меньше исследованы вопросы формирования орнитогенного микрорельефа, химический состав поверхностных и грунтовых вод, влияние птиц на прилегающую акваторию и другие аспекты. Практически отсутствуют комплексные ландшафтные работы, в которых острова со скоплениями морских колониальных птиц рассматривались бы как единые функционально-целостные геосистемы, включающие в себя и субаэральную, и субаквальную подсистемы. Необходимо также отметить, что результаты многих работ не всегда сравнимы между собой, поскольку при исследованиях использовались разные методы. В частности, во многих работах орнитологов численность птиц на одном острове в разные годы может различаться на несколько порядков, что связано не с межгодовыми флуктуациями, а с разной методикой учета птиц. Аналогичные проблемы

встают при сравнении результатов флористических исследований, изучении влияния птиц на прилегающую акваторию и др. В настоящей работе была поставлена задача проанализировать основные особенности структуры и функционирования островных геосистем с крупными скоплениями морских колониальных птиц на примере нескольких островов Северной Пацифики, на которых по единой методике были проведены комплексные исследования структурно-функциональной организации орнитогенных геосистем.

## **Глава II**

# **ОРНИТОГЕННЫЕ ГЕОСИСТЕМЫ ОСТРОВОВ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

### **II.1. Объекты и методы исследований**

В основу настоящей работы положено предположение, что крупные гнездовые скопления морских колониальных птиц на небольших островах при определенных условиях могут выступать системообразующим фактором, определяющим основные особенности структуры и функционирования всей островной геосистемы. Ведущими методологическими подходами являются системный и сравнительно-географический. При этом и субаэральная, и субмаринная составляющие островов рассматриваются как элементы единой функционально целостной геосистемы, связанной разнонаправленными потоками вещества и энергии, обусловленными жизнедеятельностью морских колониальных птиц.

Использование сравнительно-географического метода базируется на том, что в качестве объектов исследования выступают семь островов Северной Пацифики, имеющих разные размеры, особенности ландшафтной структуры и географического положения (рис. 1). Общим для них является то, что на всех островах имеются крупные скопления морских колониальных птиц, занимающих практически весь остров – от пляжей до вершинных поверхностей. Проведение исследований на нескольких островах с разными по составу и численности птичьими колониями, расположенными в разных физико-географических условиях, позволило выявить основные особенности орнитогенных геосистем в зависимости от различных природных факторов (климата, рельефа, литологического состава отложений, численности и структуры населения птиц и др.), а также установить общие закономерности структурно-функциональной организации, не зависящие от специфики местных условий.

Большое значение также имеет геохимический подход. С геохимических позиций орнитогенные геосистемы относятся к диссипативным, в функционировании которых ведущая роль принадлежит живому веществу, и гетеротрофным, зависимым от входящего зоогенного потока вещества с океана, но в то же время способным к самоорганизации. Радиальные и латеральные вещественно-энерге-

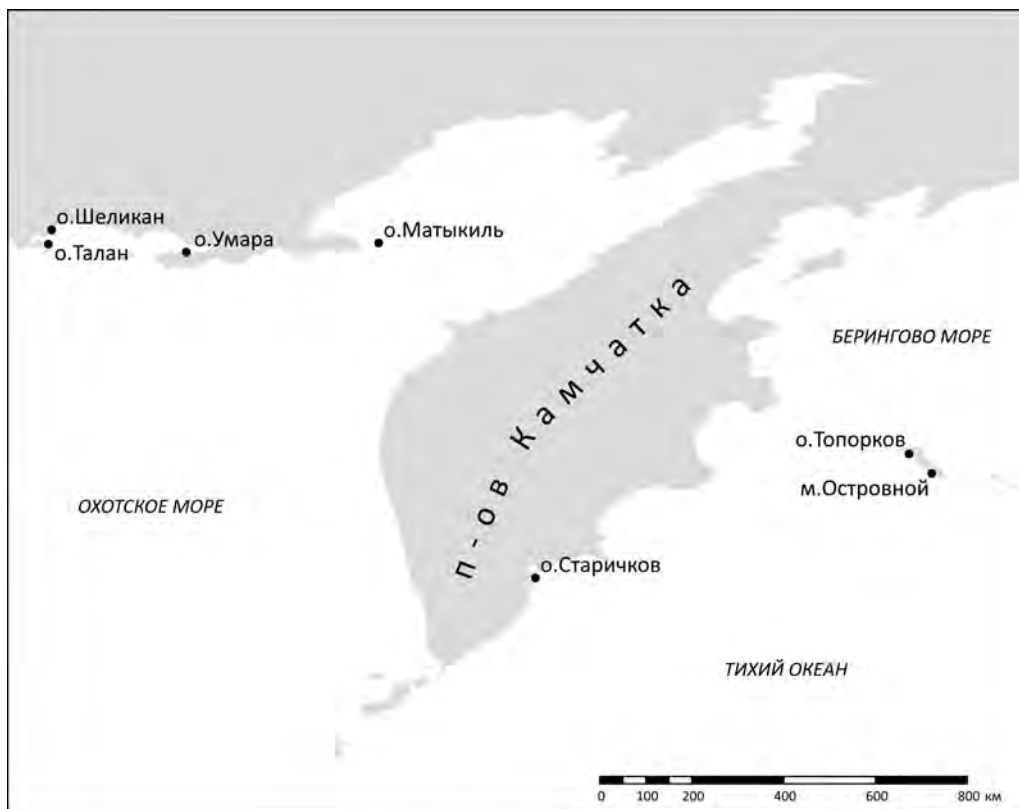


Рис. 1. Географическое положение исследованных островов

тические потоки, формирующиеся в местах гнездовых скоплений морских колониальных птиц, во многом определяют функциональную целостность наземной и подводной частей острова, а также вещественный состав природных компонентов и своеобразие межкомпонентных отношений. Важной особенностью орнитогенных геосистем является биогенная миграция элементов, связанная в первую очередь с жизнедеятельностью птиц, что отличает эти геосистемы от большинства наземных ландшафтов, в которых главная роль по вовлечению масс химических элементов в миграционные потоки принадлежит растениям (Авессаломова, Иванов, 2010 а).

Для корректного использования сравнительно-географического метода была разработана оригинальная методика полевых исследований, тождественная для всех изучаемых объектов. Полевые исследования на всех островах проводились в июле – начале августа, в период гнездования морских колониальных птиц и активной вегетации растений. Учеты птиц на всех островах были проведены как традиционными методами (маршрутные учеты, модельные площадки, трансекты), так и с применением цифровой фотосъемки с последующей обработкой изображений

в программе Photoshop с использованием компьютерных эффектов «повышения резкости» при идентификации видов и подсчетах птиц с монитора (Зеленская, 2009). Для всех островов были составлены списки флоры, состав флоры выявлялся традиционным маршрутным методом в сочетании с детальным обследованием ключевых экотопов (Мочалова, Хорева, 2009).

На все острова были составлены ландшафтные карты. Ландшафтное картографирование проводилось маршрутным методом и профилированием с заложением точек комплексного описания по катенам и в репрезентативных природных комплексах между линиями профилей. Параллельно с составлением ландшафтных карт и профилей проводилась оценка численности гнездящихся птиц в различных ландшафтных выделах.

Для изучения орнитогенного микрорельефа использовался метод ключевых площадок в сочетании с маршрутными исследованиями. Во время маршрутных наблюдений описывались и привязывались к карте все встреченные формы рельефа, связанные с жизнедеятельностью птиц. На ключевых площадках размером 5×5 м, заложенных в разных ландшафтных выделах, фиксировались все формы микрорельефа и определялись их морфометрические характеристики для дальнейшей статистической обработки.

При определении параметров биологического круговорота использованы данные по укосам с площадок размером 50×50 см, характеризующие надземную травянистую фитомассу и ее фракционную структуру в орнитогенных комплексах разных типов в абсолютно сухом весе. Отбор укосов проводился на площадках, включающих сопряженные ряды природных территориальных комплексов в катенах с разной численностью птичьего населения. На этих же площадках отбирались образцы почв. Определение зольности растений и анализы почв выполнены в аналитической лаборатории кафедры физической географии и ландшафтоведения географического факультета Московского университета по общепринятым методикам (Хрусталева, 2003).

Гидрохимическое опробование включало отбор воды в ручьях, родниках и небольших озерах на участках с различной интенсивностью орнитогенного пресса, а также талых вод снежников в привершинных частях островов, где влияние птиц минимально. Талые воды были использованы как фоновые для выявления изменений гидрохимических параметров в орнитогенных экосистемах. Определение pH, минерализации, ионного состава, содержание общего углерода, фосфора, кремния, нитрат- и нитрит-ионов в ручьях проводилось в аналитических лабораториях Москвы, Магадана, Петропавловска-Камчатского, имеющих аттестаты государственной аккредитации. Анализы проводились по стандартным методикам.

Наряду с гидрохимическим составом проведено опробование растений, почв и донных осадков по катенам, типичным для бассейнов ручьев, а также экскрементов птиц. Характеристика содержания **N, C, S и H в почвах, донных осадках и экскрементах** птиц основана на результатах элементного анализа по методике Дюма (DUMAS) с использованием анализатора «Elementar Vario ELIII», проведенного в аналитической лаборатории кафедры географии почв и геохимии ландшафтов

географического факультета МГУ. Микроэлементный состав золы растений, торфов и донных осадков определен методом приближенного количественного спектрального анализа в Аналитическом центре Бронницкой геолого-геохимической экспедиции ИМГРЭ.

## *Юго-восточное побережье Камчатки*

### **II.2. Остров Старичков**

**Географическое положение.** Остров Старичков расположен в Авачинском заливе Тихого океана в 12 км к югу от входа в Авачинскую губу на расстоянии около 3 км от побережья Камчатки (м. Саранный) (рис. 2). Географические координаты в центральной части острова –  $52^{\circ} 46' 40''$  с. ш. и  $158^{\circ} 36' 55''$  в.д. Площадь острова составляет  $0,4 \text{ км}^2$ , максимальная высота – 147,5 м над уровнем моря – находится на вершинной платообразной поверхности в северо-западной части острова вблизи маяка. На острове существует многовековой птичий базар, при этом птицы заселяют практически всю островную территорию. Численность населения птиц орнитологами оценивается по-разному – от 51 тыс. (Лобков, 2009) до 180 тыс. особей (Зеленская, 2010).

**Основные черты природы.** Глубины, отделяющие о. Старичков от камчатского побережья, не превышают 10–12 м. На основании этого можно предположить, что островная изоляция наступила в геологическом масштабе времени относительно недавно в ходе послеледниковой трансгрессии в конце плейстоцена – начале голоцена.

В профиль о. Старичков имеет форму усеченного конуса с плоской вершиной и крутыми, в нижней части обрывистыми склонами, отпрепарированными абразией. Остров сложен эоценовыми туфопесчаниками, туфоалевролитами, туфогравелитами, туфами кислого состава. Мощность этих пород на острове более 100 м. Они прорваны субвулканической интрузией андезитов миоценового возраста (Шеймович, 1996).

Устойчивые к денудации твердые породы (андезиты, базальты) образуют скалистые мысы, выдающиеся в море, в полях развития менее устойчивых вулканогенно-осадочных пород формируются бухты. Островной массив разбит несколькими тектоническими разломами. Наиболее крупный из них имеет ориентацию с северо-востока на юго-запад и индицируется в береговой зоне узкой длинной бухтой с отвесными скалистыми склонами на юго-западном побережье и глубокой V-образной эрозионной долиной на северо-востоке острова.

Вершинная поверхность острова в западной части субгоризонтальная, после тектонического разлома приобретает заметный уклон (от  $2^{\circ}$  до  $5\text{--}7^{\circ}$ ) на северо-запад. На части вершинной поверхности сформирован крупнокочковатый микро-рельеф (0,5–0,7 м), связанный с кочками злаков, формирование которых обусловлено жизнедеятельностью птиц.

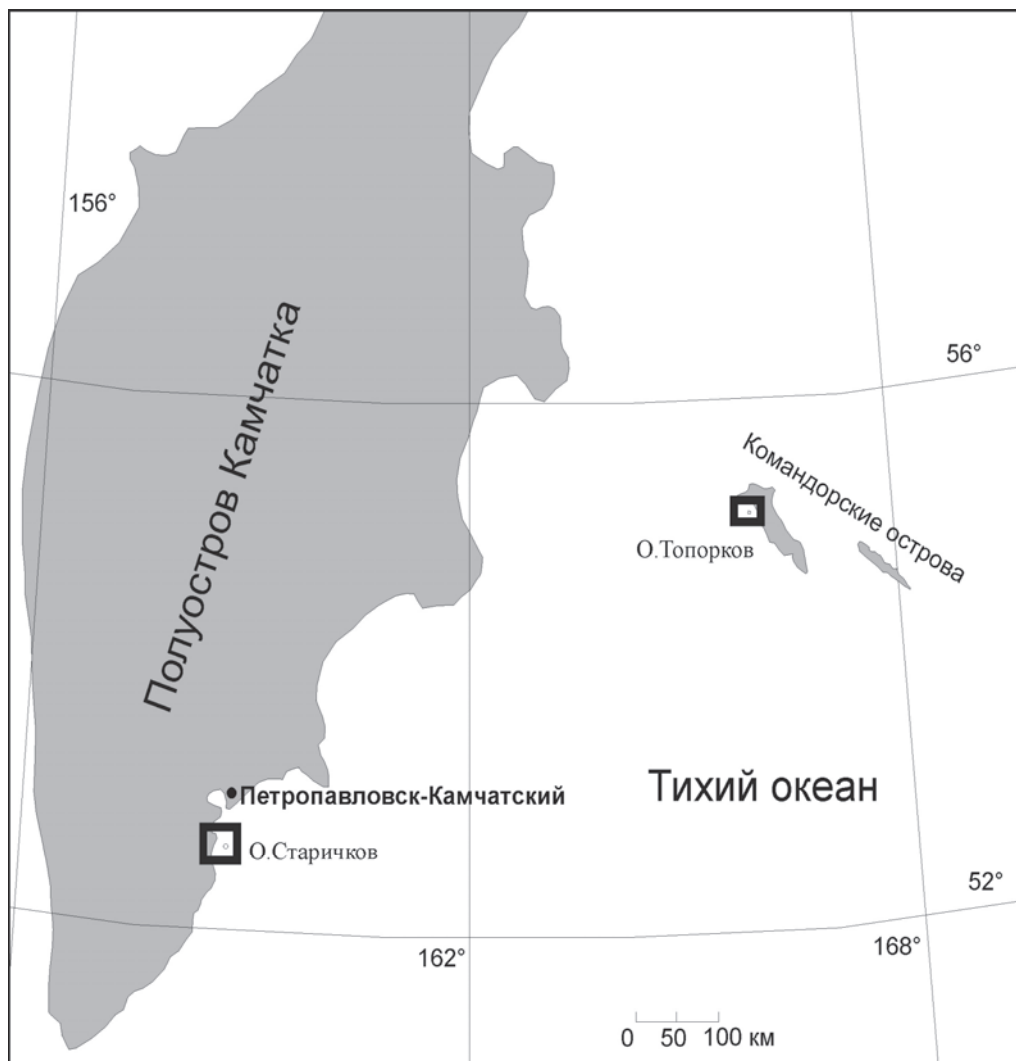


Рис. 2. Географическое положение о. Старичков и о. Топорков

Характер склонов существенно различается в частях острова, ориентированных к Тихому океану и камчатскому побережью. Тихоокеанские склоны – очень крутые ( $40\text{--}45^\circ$ ), задернованные лишь в верхней части (от  $1/4$  до  $1/3$  площади склона), средние и нижние части склона занимают отвесные скальные обнажения, отпрепарированные абразией. Пляжи практически отсутствуют, встречаясь лишь в «карманных бухточках», ширина пляжей во время отлива составляет от 5 до 18 м, во время прилива большая часть их покрывается водой. Береговая зона в основном занята обвальными нагромождениями крупных глыб размером до 10–15 м и абразионными уступами.

Склоны, ориентированные к камчатскому побережью, при значительной крутизне (35–40°) отличаются меньшей площадью скальных обнажений, более высоким процентом задернованности, наличием валунных и песчано-галечниковых пляжей в береговой зоне. Рельеф склона очень неровный, волнисто-бугристый, местами ступенчатый, что обусловлено литологическим составом слагающих пород, с многочисленными эрозионными врезами, оползневыми микротеррасами.

Вследствие значительной крутизны склонов и большого количества осадков на острове активно протекают эрозионно-денудационные процессы, интенсивность которых сдерживается только в местах развития растительного покрова. В августе 2002 г. по всему периметру острова прослеживалась серия лотков срыва почво-грунтов, особенно много их было отмечено в южной части западного макросклона острова, где на протяжении 150 м береговой линии было зафиксировано девять таких участков длиной от 10–12 до 100–150 м. Позднее, в августе 2008 г., большая часть поверхностей срыва была задернована. Г.Н. Чуян (2009) отметила также в береговой зоне четыре обвала протяженностью от 2 до 8 м, представленных глыбовым материалом.

Метеонаблюдения на острове не проводились, однако можно предположить, что климатические особенности острова в целом близки к климату расположенного относительно недалеко Петропавловска-Камчатского, где имеется метеостанция. В соответствии с этим климат определяется как морской умеренный со среднегодовой температурой воздуха +1,8°С и годовым количеством осадков около 1600 мм. Основные черты климата определяются влиянием Тихого океана, в частности, барическими системами, формирующимися в Северной Пацифике, направлением, скоростью и глубиной циклонов, смещающихся к Камчатке или вдоль нее.

В зимний сезон особенности циркуляции атмосферы во многом связаны с интенсивностью Алеутской барической депрессии. Зима на острове длительная, умеренно холодная (со средней температурой -7–9°С), многоснежная и ветреная. Основные черты погоды определяются циклонами с Тихого океана, следствием чего являются обильные осадки и большая мощность снежного покрова. Вместе с тем на острове мощность снежного покрова, вероятно, значительно ниже, чем на полуострове, из-за постоянных сильных ветров, сдувающих снег (средняя скорость ветра зимой составляет 8–10 м/с). Зимой птиц на острове нет, очень редко на берег (используя его в качестве наблюдательного пункта) садятся белоплечие орланы, зимующие в районе Авачинского залива (Лобков, 2009).

Весна обычно начинается в конце марта и продолжается почти до конца июня. Весенняя погода очень неустойчива: теплые солнечные дни сменяются пасмурными, ветренными и дождливыми. Средняя температура воздуха в мае не превышает +4+6°. В конце июня на острове в некоторых местах еще можно встретить нерастаявший снег. Первые птицы (тихоокеанские чайки) прилетают на о. Старичков в начале апреля. Однако основная часть гнездовой орнитофауны формируется на острове в мае (бакланы, чайки) и в первой половине июня (топорки и старики).

Летний сезон на острове длится с конца июня до начала сентября. Лето прохладное (+12...+13°), дождливое, с частыми туманами и высокой повторяемостью



облачности. Летняя сумма осадков относительно невелика (около 250 мм), однако в период прохождения циклонов за сутки может выпасть более 50 мм осадков. Лето – основной сезон гнездования птиц; период, в течение которого в большинстве гнезд находятся кладки и птенцы, приходится на вторую половину июня, июль и первую половину августа. Первыми поднимаются на крыло птенцы тихоокеанской чайки, затем моевки, бакланы, старики, позднее – топорки.

Осенью наблюдается понижение температуры воздуха (до  $+7...+8^{\circ}$  в сентябре и  $+4...+5^{\circ}$  в октябре), активизация циклонической деятельности, рост скорости ветра и увеличение количества осадков (в октябре выпадает 125–175 мм осадков, как в виде дождя, так и мокрого снега). В течение сентября большинство птиц, в том числе и топорки, покидают остров. В октябре и ноябре здесь держатся только птицы, останавливающиеся во время послегнездовых кочевок и осенних миграций (Лобков, 2009).

Вследствие небольшой площади на острове нет постоянных водотоков, однако есть несколько временных ручьев, имеющих снего-дождевое питание. Еще в 1830 г. П.И. Ильин, выполнивший детальное гидрографическое описание острова, отмечал, что «...на западной стороне острова всегда можно найти пресную воду» (цит. по Мартыненко, 1991, с. 33). По нашим данным, расходы воды в ручье на западном склоне в августе 2002 и 2008 гг. были близки и составляли не более 0,1 л/с. Однако, судя по хорошо окатанным валунам диаметром до 0,7–0,8 м в днищах некоторых долинообразных понижений, весенние расходы воды временных водотоков после таяния снега значительно выше.

Растительность на о. Старичков представлена почти исключительно лугами с отдельными куртинами ольхового стланика и ивы. Всего во флоре острова обнаружено 105 видов сосудистых растений, относящихся к 81 роду и 39 семействам (Мочалова и др., 2009). Указанные авторы выделили на острове 11 видов растительных сообществ: 1. Галечниковые и валунные пляжи, на которых растительность практически отсутствует. 2. Фрагментарная растительность приморских скал, останцов и осыпей. 3. Злаково-разнотравный луг на склоне северо-западной экспозиции. 4. Крупнотравные луга с участием вейника и группами ольховника. 5. Разреженные вейниково-крупнотравные сообщества с группами кустарников. 6. Крупнотравно-вейниковый луг на вершинном «плато». 7. Вейниковый луг с участием крупнотравья. 8. Вейниковый и колосняковый кочкарник. 9. Заросли кустарниковой ивы. 10. Заросли ольховника с единичными растениями травянистого яруса. 11. Крупнотравные сообщества с разреженным древесным ярусом из ивы удской. По мнению указанных авторов, за исключением небольшого участка сухого полидоминантного злаково-разнотравного луга на северо-западном мысу, все другие растительные сообщества испытывают сильное влияние птиц. Интенсивность воздействия птиц в наибольшей степени проявляется на склонах южной и юго-западной экспозиции. Участки высокой концентрации птиц отличаются более разреженным и низким по продуктивности растительным покровом с выраженным орнитогенным микрорельефом (ленточные дерновины в виде карнизов, кочкообразные куртины колосняка и др.).

Почвы о. Старичков отличаются большим своеобразием. Наряду с «классическими» факторами почвообразования, действующими повсеместно – климатом, составом горных пород, рельефом и др., на о. Старичков появляются и другие факторы – влияние камчатских вулканов, поступление в почвы морских солей за счет импульверизации, огромная продукция луговых крупнотравных и высоко-травных сообществ, а также многовековая деятельность птиц. Все это приводит к формированию на острове необычных почв с не вполне ясной таксономической и классификационной принадлежностью. В одной из работ эти почвы были названы нами вулcano-орнитогенными, с учетом того обстоятельства, что многие свойства этих почв, наряду с поступлением вулканического пепла, определяются жизнедеятельностью птиц (Иванов, 2006).

Очень большим своеобразием отличается подводный склон острова и прилегающая акватория. Воды вокруг острова выделяются высокой прозрачностью по сравнению с водами, омывающими непосредственно берега Камчатки. В зимнее время прозрачность воды достигает 25–30 м. С наступлением лета в связи с массовым размножением фитопланктона прозрачность в верхних горизонтах воды заметно уменьшается и в отдельные периоды не превышает 4–5 м. Однако ниже горизонта скачка плотности ситуация резко меняется, и прозрачность редко бывает меньше 20 м.

Температура воды на поверхности в июле–сентябре составляет +8...+10°C, в пределах горизонта 10 м +4...+6°C, в пределах горизонта 20 м +2...+4°C. В зимний период из-за высокой солености воды ее температура может опускаться до -1,5...-2,0°C, при этом от поверхности до дна температура практически не меняется. В январе–феврале у берегов острова в его отдельных бухтах образуется ледяной припай, однако сплошного ледяного поля между островом и побережьем Камчатки не наблюдается.

Особенности рельефообразования на подводном береговом склоне острова определяются главным образом волновым фактором, а также наличием абрадируемого материала и значениями уклонов дна (Чуян, 2009). Восточные, открытые к океану участки, а также мысы сложены скальным монолитом, встречаются отвесные подводные стенки с перепадом глубин от 20 до 30 м. Напротив, западная камчатская часть подводного склона острова имеет относительно небольшие средние глубины (около 10 м). Почти вся поверхность скалистого бенча, занимающего пространство между островом и коренным берегом (м. Саранный), подвержена активной эрозии в результате постоянного перемещения находящегося здесь рыхлого материала под действием волнения и течений. Вследствие этого происходит усложнение поверхности бенча, формируются многочисленные и разнообразные по форме и размеру локальные понижения рельефа.

Одна из главных особенностей подводного склона о. Старичков – преобладание скальных крупнообломочных грунтов. Это определяет характер распространения таких важных для формирования донных природных комплексов показателей, как интенсивность волнового воздействия на дно и его освещенность, а также динамика и распределение рыхлых отложений. В совокупности эти факто-

ры определяют характер распределения морских растений и животных. На малых глубинах вокруг острова хорошо выражен пояс бурых водорослей, состоящий из фукусов, алярии и ламинарий. Плотность поселений почти повсеместно составляет 100%. На глубинах от 3 до 10–12 м преобладают сообщества известковых кораллиновых и корковых водорослей и морских ежей. Пояс глубин от 10 до 25 м характеризуется преобладанием бентосных организмов при практически полном отсутствии макрофитов, при этом проективное покрытие бентоса также достигает 100% (Фазлуллин и др., 2008 а). В целом животный и растительный мир о. Старичков заметно выделяется высоким видовым разнообразием и плотностью поселений относительно общего фона (Биота..., 2009).

**Население птиц.** На острове существует многовековой птичий базар, благодаря которому остров и получил свое нынешнее название. О существовании здесь крупной колонии морских птиц в научной литературе впервые упоминает Г. Стеллер: «...маленький каменистый остров с бесчисленными колониями гнездящихся на нем морских птиц; их ежегодно можно ловить молодыми и старыми; и они позволяют собирать во множестве их яйца» (Стеллер, 1999, с. 31). Хотя в цитируемой работе название острова другое (Вилючинский), нет сомнения, что речь идет об о. Старичков, поскольку на карте Камчатки, составленной участником той же экспедиции штурманом И.Ф. Елагиным в 1740 г., о. Вилючинский показан на месте о. Старичков. Современное название острова появилось в 1789 г. с подачи известного русского мореплавателя Г.А. Сарычева и обязано видовому названию небольшой морской птицы – старика, образующего на острове одну из самых больших колоний в своем ареале.

Остров хорошо виден с камчатского побережья; сбор яиц и промысел морских птиц, вероятно, существовали на нем столетиями, поскольку жители морских побережий Восточной Камчатки добывали почти все виды морских колониальных птиц, начиная с их прилета весной и до отлета поздней осенью (Крашениников, 2010). Во время Великой Отечественной войны и первых послевоенных лет (1942–1946) на о. Старичков было заготовлено 70 тыс. морских птиц и 30 тыс. яиц (Лобков, 2009).

Результаты восьми учетов численности морских колониальных птиц, выполненных на острове на протяжении последних 30 лет, представлены в табл. 2. Обращает на себя внимание большая разница в данных за 1979–2006 и 2008 гг. Столь большие различия, вероятно, не могут быть связаны только с межгодовыми флуктуациями популяций и объясняются, скорее всего, разной методикой полевых учетов. Однако структура населения птиц у всех авторов получилась сходной: большую часть населения птиц составляют топорки и старики, существенную роль также играют кайры (оба вида) и тихоокеанская чайка. Е.Г. Лобков (2009) также отмечает заметное увеличение с 1979 по 1995 г. популяции тихоокеанской чайки (с 1995 г. ее численность стабилизировалась) и прогрессирующее увеличение численности топорка.

Таблица 2

**Численность гнездящихся морских колониальных птиц (в особях) на о. Старичков в период с 1979 по 2008 гг.**

Виды птиц	Годы наблюдений							
	1979	1995(а)	1995(б)	2000	2002	2005	2006	2008
Глупыш	-	-	2	-	-	-	-	-
Северная качурка	-	-	-	-	-	-	-	>40
Сизая качурка	-	-	-	-	-	-	-	>400
Берингов баклан	400	100	50	160	300	160	140	2092
Краснолицый баклан	280	100	100	100	120	420	800	276
Тихоокеанская чайка	800	3000	5000	4000	4000	5000	5600	5534
Моевка	960	800	700	1800	1300	1120	1300	1684
Тонкоклювая кайра	1440	2560	1120	1440	320	1360	4000	9888
Толстоклювая кайра	360	640	280	360	80	340	1000	
Тихоокеанский чистик	300	420	200	360	340	280	400	606
Очковый чистик	4	4	-	-	2	-	-	-
Старик	13000	13000	7000	8000	9000	10000	7600	85256
Белобрюшка	-	-	-	-	-	-	2	60
Ипатка	40	40	40	30	20	34	36	136
Топорок	9000	32000	16000	17000	24000	19000	30000	77284
Всего	26584	52644	30492	33250	39482	37714	50878	182896

Источники: учеты: 1979–1995(а) гг. – П.С. Вяткин (1983, 1986, 2000); 1995(б)–2006 гг. – Е.Г. Лобков (2009); 2008 г. – Л.А. Зеленская (2010).

### Ландшафтная структура острова и связь ее с населением птиц

В ландшафтном отношении о. Старичков представляет группу урочищ (Иванов, 2003). В пределах скалистого островного массива выделяется вершинное «плато» и склоны различной экспозиции, расчлененные долинообразными понижениями и разделенные гребнями, сложенными устойчивыми к денудации горными породами.

Внутри вершинного «плато» поверхности острова выделяется два подурочища (рис. 3, табл. 3). Одно из них (в западной части) имеет субгоризонтальную поверхность. Фациальная структура подурочища монодоминантная, более 90% площади занимает крупнотравно-вейниковый луг (выдел 1а на ландшафтной карте) с высотой травостоя до 1,5–1,8 м и проективным покрытием, близким к 100%. В составе растительности доминируют вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), полынь мощная (*Artemisia opulenta*), крапива плосколистная (*Urtica platyphylla*), борщевик шерстистый (*Heracleum lanatum*), реже встречаются шело-

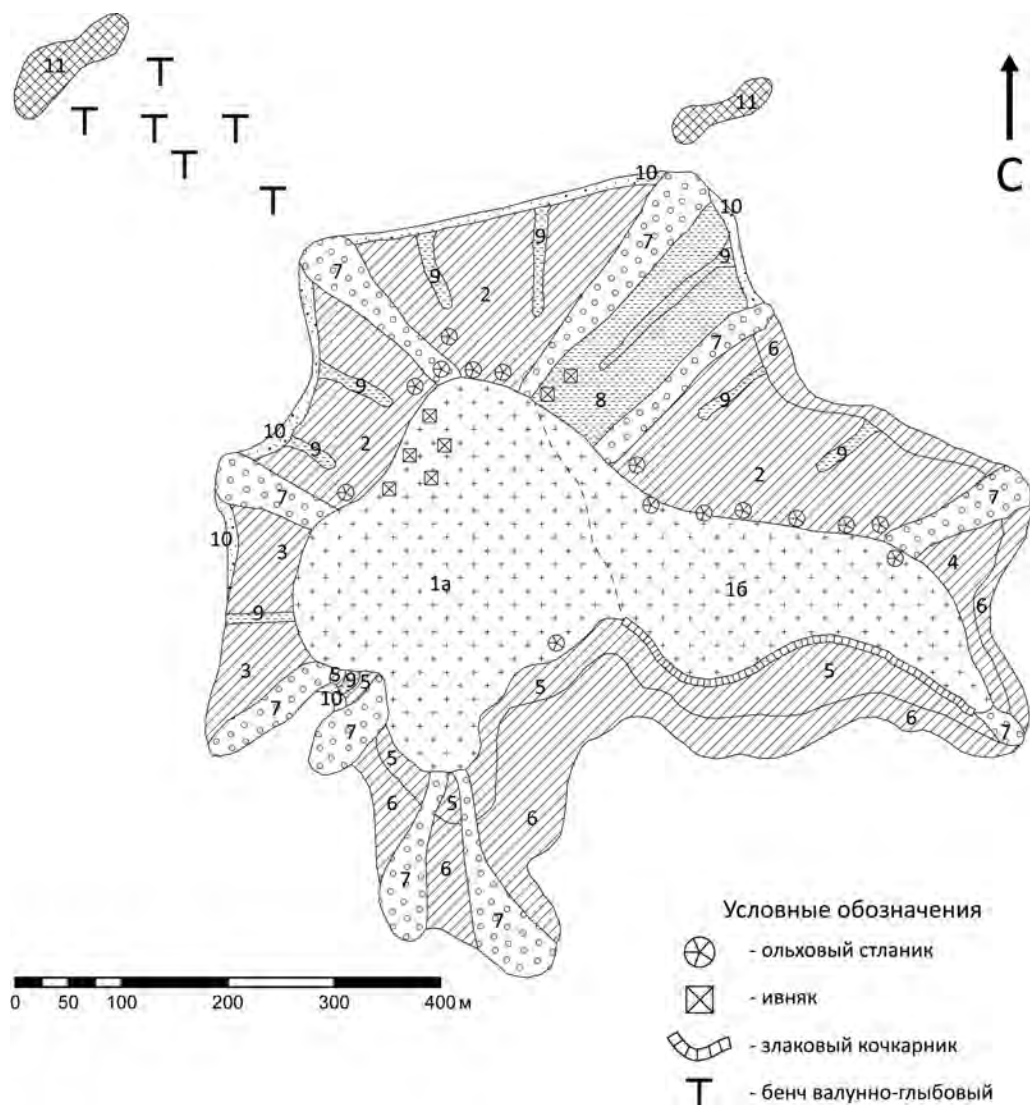


Рис. 3. Ландшафтная карта-схема о. Старичков

майник (*Filipendula camtschatica*) и крестовник коноплеволистный (*Senecio cannabinifolius*). Иногда выделяется второй ярус травостоя, в составе которого встречаются седмичник европейский (*Trientalis europea*) и другие виды. Вейник имеет как обычную длиннокорневищную, так и кочкарную форму роста.

Под этой растительностью сформировались не вполне обычные почвы, отсутствующие в современной «Классификации и диагностике почв России» (2004), названные в одной из работ вулcano-орнитогенными гумусово-аккумулятивными







ми (Иванов, 2006). Помимо прослоев вулканического пепла большое влияние на морфологию и свойства почвенного профиля оказывает ежегодное поступление в почву огромной продукции травяных сообществ (около 200 ц/га в сухом весе) и метаболитов гнездящихся там чаек. Для подобных почв характерна большая мощность почвенного профиля, коричневато-темно-серый цвет, отличающий их от вулканически охристых почв Камчатки, кислая и слабокислая реакция (рН от 4,4 до 5,6 с увеличением значений вниз по профилю), очень высокое содержание азота и фосфора. По некоторым из этих свойств, прежде всего по химическому составу, островные почвы заметно отличаются от фоновых почв Камчатского полуострова (Захарихина, Литвиненко, 2011), и вместе с тем они близки к почвам, изученным на других островах с птичьими базарами.

В качестве примера приведем описание одного из почвенных разрезов на вершинной поверхности острова под крупнотравно-вейниковым лугом.

*O, 0–4 см.* Бурый, слаборазложившиеся остатки вейника и других растений.

*AOT, 4–9 см.* Грубогумусовый с признаками оторфованности, бурый, рыхлый, переход ясный, граница слабоволнистая.

*C, 9–11 см.* Прослой мало измененного процессами почвообразования и выветривания желтовато-белесого вулканического пепла, переход ясный, граница слабоволнистая.

*C→A, 11–15 см.* Верхняя часть погребенного гумусового горизонта, измененного пеплопадом, светло-серый, свежий, порошистый, легкосуглинистый сильно опесчаненный, обилие мелких корней, переход постепенный, граница слабоволнистая.

*II [A], 15–23 см.* Погребенный гумусовый, темно-серый, свежий, порошисто-мелкокомковатый, легкосуглинистый, обилие мелких корней, переход четкий, граница слабоволнистая.

*C, 23–25 см.* Прослой среднеизмененного процессами почвообразования и выветривания белесого вулканического пепла, переход ясный, граница слабоволнистая.

*C→A, 25–30 см.* Верхняя часть погребенного гумусового горизонта, измененного пеплопадом, серый, свежий, порошисто-мелкокомковатый, супесчаный, среднее количество корней травянистых растений, переход постепенный, граница ровная.

*III [A], 30–57 см.* Погребенный гумусовый, темно-серый, свежий, мелкокомковатый, легкосуглинистый опесчаненный, среднее количество мелких корней, переход ясный, граница ровная.

*V<sup>1</sup><sub>лп</sub>, 57–108 см.* Бурый, неоднородно окрашенный, с ржавыми пятнами и прослоями размером до 2–3 см, с отдельными стяжениями ржавого цвета диаметром 1–3 мм, структурные отдельности повышенной плотности ржаво-бурого цвета диаметром до 1 см, мелко- и среднекомковатый, легкосуглинистый, плотный, отдельные корни растений, переход постепенный, граница ровная.

*V<sup>2</sup><sub>лп</sub>, 108–151 см.* То же, но более светлого оттенка и более плотный.

*C, 151–162... см.* Ржавый, влажный, состоит из туфобрекчий диаметром 3–8 см со среднесуглинистым заполнителем.

В пределах этой фации встречаются гнезда тихоокеанской чайки, однако орнитологи расходятся в оценке плотности гнездования. По данным Л.А. Зеленской (2010), большая часть «плато», покрытого высокой луговой растительностью, практически не заселена, и гнезда чайки встречаются здесь крайне редко и только по периферии. Е.Г. Лобков (2009), напротив, считает, что основная часть населения тихоокеанской чайки помимо склонов восточного берега располагается на вершинной платообразной поверхности острова, где свои массивные гнезда чайки строят в густой траве среди вейника, шеломайника, борщевика, крапивы, полыни. По нашим наблюдениям, чайки довольно активно гнездились на вершинной поверхности острова в 2002 г. и заметно меньше – в 2008 г., когда проводила исследования Л.А. Зеленская. Возможно, столь разные оценки связаны с межгодовой изменчивостью и различной методикой полевых учетов птиц.

Другие фации, сформированные на вершинной поверхности, связаны с кустарниковыми зарослями. Фация с зарослями кустарниковой ивы (гибрид *Salix pulchra* × *S. udensis* по: Мочалова и др., 2009) имеет размеры примерно 80×100 м и находится к юго-западу от маяка. Фитоценоз представлен моновидовыми очень густыми зарослями ивы высотой около 2 м, при этом общая длина лежащих стволиков ивы достигает 5–6 м. Под пологом ивы формируется двухъярусный травостой, в первом ярусе встречаются вейник Лангсдорфа, борщевик шерстистый, крапива плосколистная, чемерица остроподольная (*Veratrum oxysepalum*), во втором ярусе доминирует фиалка Селькирка (*Viola selkirkii*). Морские колониальные птицы в этой фации не гнездятся из-за чрезвычайно густой поросли из молодых побегов ивы различной длины.

В отличие от ивняка, фации с ольховым стлаником (*Alnus fruticosa*) выделяются очень высокой плотностью гнездования тихоокеанской чайки. Ольховник также формирует здесь очень густые заросли высотой около 2 м и сомкнутостью крон до 90–100%, однако ольха не образует порослевых побегов. Почти лишенное растительности пространство высотой 30–60 см над землей, прикрытое сверху плотным пологом листвы, является оптимальным укрытием для гнезд и птенцов. Плотность гнездования чайки составляет здесь в среднем одно гнездо на 6 м<sup>2</sup> (здесь и далее количественные характеристики плотности гнездования приводятся по Л.А. Зеленской (2010)). Вследствие этого под пологом ольховника наблюдается вытоптанная чайками сильно уплотненная голая почва с единичными угнетенными экземплярами низкорослой недоспелки камчатской (*Cacalia kamtschatica*), дудника Гмелина (*Angelica gmelinii*), щитовника расширенного (*Dryopteris expansa*), чемерицы остроподольной и некоторых других видов.

Восточную часть вершинной поверхности острова занимает другое подурочище (выдел 1б). В отличие от субгоризонтальной западной части «плато» здесь крутизна поверхности увеличивается до 5–7°. Ландшафтная структура подурочища также мономинантная, по площади абсолютно преобладают фации с вейниковым лугом с участием крупнотравья, занимающие почти всю пологонаклонную вершинную поверхность. Вейник здесь абсолютно доминирует в составе фитоценоза, а крупнотравье имеет подчиненное значение. Основные виды в составе

крупнотравья – борщевик шерстистый, лабазник, крапива плосколистная, полынь мощная – встречаются по большей части рассеянно, лишь иногда образуют небольшие моновидовые парцеллы. Вейник в пределах фации встречается как с обычной длиннокорневищной, так и кочкарной формой роста.

Уникальной фацией в составе подурочища является вейниково-колосняковый кочкарник, локализованный в виде узкой полосы вдоль юго-восточной и восточной бровок вершинного «плато». Длина фации составляет около 600 м, а ширина не превышает 2–3 м. Обособление природного территориального комплекса (ПТК) связано с чайками, которые часто гнездятся в пределах этой фации и на прилегающем склоне тихоокеанской экспозиции, а также используют прибрежную часть «плато» в качестве присад. Кочки образованы вейником Лангсдорфа и колосняком, их средняя высота 35 см, диаметр около 40 см. Среди кочек спорадически встречаются другие виды-орнитофилы – крапива плосколистная, дудник Гмелина, борщевик шерстистый. Плотность гнездования чайки в этой фации заметно выше, чем в фоновой.

В категорию редких попадают несколько фаций с ольховым стлаником, локализованных в северной части вершинной поверхности и в совокупности занимающих около 10% площади подурочища. Особенности почвенно-растительного покрова здесь близки к рассмотренным ранее, данные фации также выделяются очень высокой плотностью гнездования тихоокеанской чайки (одно гнездо на 5–6 м<sup>2</sup>).

Большую часть площади на о. Старичков занимают островные склоны, при этом характер склонов существенно различается на участках, ориентированных к Тихому океану и камчатскому побережью, т.е. одним из важных факторов ландшафтной дифференциации является своеобразная «островная экспозиция» склонов относительно материка и океана.

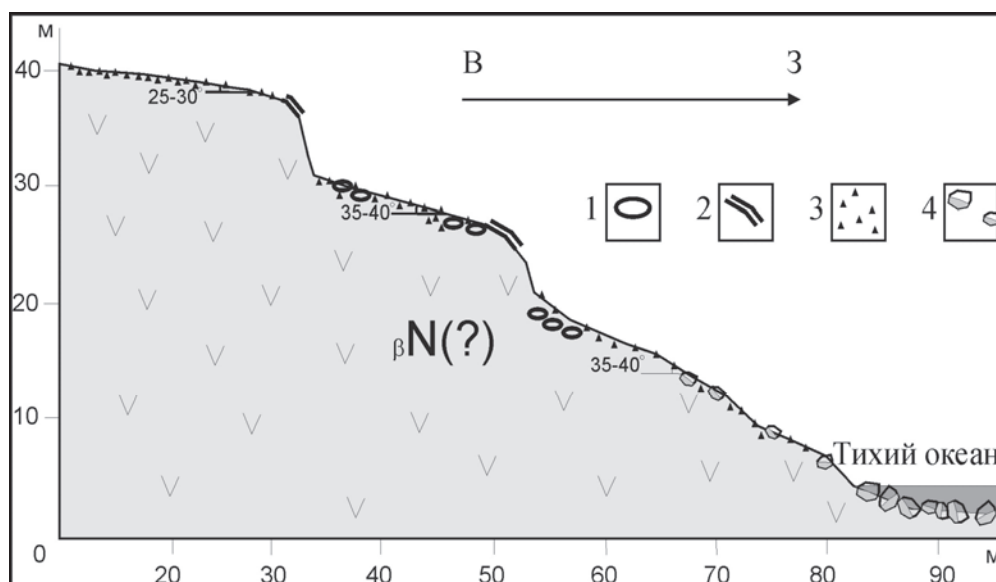
Склоны тихоокеанской экспозиции (выдел 6) в средних и нижних частях представлены почти отвесными скальными выходами коренных пород, отпрепарированными абразией. Растительный покров фрагментарен и представлен куртинами или отдельными растениями колосняка мягкого, дудника Гмелина, полыни мощной и других видов-орнитофилов. В этом ПТК наблюдается высокая плотность гнездования кайр и бакланов, которые гнездятся на полках обрывистых скал. На выположенных участках склонов, занятых колосняковыми и полыневыми лугами, также отмечается очень высокая плотность гнездования топорков (2,4 гнезда/м<sup>2</sup> в интервале высот 18–85 м) и старика (0,7 гнезд/м<sup>2</sup> на высотах 15–70 м).

Верхняя часть склонов тихоокеанской экспозиции крутизной 40–45° занята луговой растительностью с группами кустарников (выдел 5). Преобладают вейниково-крупнотравные сообщества (борщевик шерстистый, дудник Гмелина и др.), монодоминантные полыневые луга, иногда встречаются небольшие куртины ольховника высотой около 2 м. Характер растительного покрова мозаичный, преобладающие по площади участки с проективным покрытием до 80–90% и высотой травостоя 0,4–0,7 м чередуются с незадернованными участками и каменистыми осыпями. Один из факторов несомкнутости растительного покрова – очень высокая плотность гнездования в этом виде ПТК тихоокеанской чайки и топорка,

нарушающих растительность за счет вытаптывания и рытья нор. Плотность гнездования топорков составляет 2,1 гнезда/м<sup>2</sup> на высотах 118–137 м, чаек – примерно 0,15 гнезд/м<sup>2</sup>. В целом тихоокеанские склоны выделяются одной из наиболее высоких плотностей гнездования и разнообразием населения птиц на острове.

Противоположный склон острова, ориентированный к камчатскому побережью (выдел 2), отличается в целом менее крутыми склонами (35–40°), меньшим числом скальных выходов коренных пород и более разнообразной кустарниково-луговой растительностью. Рельеф склона очень неровный, волнисто-бугристый, местами – ступенчатый (рис. 4), что обусловлено составом коренных пород и развитием экзогенных процессов (оплывины, микрооползни, водная эрозия). Разнообразие литогенной основы в свою очередь обуславливает очень мозаичную фациальную структуру. В нижней части склонов преобладают вейниковые кочкарные луга с участием крупнотравья. Этот вид ПТК – основное местообитание старика, который устраивает гнезда в неглубоких норах, вырытых на задернованных склонах или под камнями. Гнезда стариков встречаются в интервале высот от 3–5 до 50 м со средней плотностью 1,8 гнезд/м<sup>2</sup>, также здесь гнездятся топорки, однако их плотность гнездования относительно невелика – 0,2–0,3 гнезда/м<sup>2</sup>.

Для средней части склона «камчатской» экспозиции характерно мозаичное чередование монодоминантных вейниковых кочкарников, крупнотравных лугов с участием полыни мощной, борщевика шерстистого, крапивы плосколистной, лабазника, дудника Гмелина и смешанных вейниково-крупнотравных лугов. Высота травостоя достигает 1,5 м, на выположенных участках – до 1,8–2,0 м, проективное



**Рис. 4.** Продольный профиль нижней части склона западной экспозиции о. Старичков (Иванов и др., 2010).

1 – норы топорков; 2 – «взлетные площадки» топорков; 3 – щебень; 4 – глыбы.

покрытие – 90–100%. В этом виде ПТК гнездятся топорки с плотностью гнездования 0,9 гнезд/м<sup>2</sup>, старики (0,5 гнезд/м<sup>2</sup>) и чайки.

В верхних частях склонов, прилегающих к вершинной платообразной поверхности, вновь преобладают фации с вейниковыми кочкарными лугами, однако в отличие от нижних частей склонов здесь в составе населения птиц доминирует тихоокеанская чайка со средней плотностью гнездования, встречаются единичные гнезда топорков.

В верхних частях склонов также появляются куртины ольховника, часто обрамленные по периферии зарослями рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*), занимающие 5–10% площади подурочища. Средняя высота стланика составляет 1,5–3,0 м, но общая длина ветвей может достигать 7–8 м, диаметр стволов у земли 0,2 м, на уровне груди – 0,1 м. По жизненной форме ольховник представляет не столько кустарник, сколько многоствольные низкорослые деревья с полегающими стволами, нисходящими стволами и кроной в форме зонта или полусферы, что объясняется, вероятно, совместным действием снега, ветра и орнитогенного прессы (Мочалова и др., 2009). Как и на вершинной поверхности острова, в ольховнике наблюдается высокая плотность гнездования тихоокеанской чайки (1 гнездо на 6 м<sup>2</sup>). Уникальным случаем является гнездование топорка под пологом одной из куртин ольховника в северо-восточной части склона. По наблюдениям Л.А. Зеленской (2010), чайки здесь не гнездятся из-за большой крутизны склона (20–30°) и скользкой мокрой поверхности почвы, лишенной растительности и «отполированной» лапами топорков. Топорки, прилетевшие с кормом для птенцов, «пробирают» плотный полог листвы, приземляясь непосредственно около входа в нору. После выхода из норы птицы пешком соскальзывают вниз по склону и взлетают после выхода из-под полога кустарника. На учетной площадке 5×5 м было отмечено 34 жилые норы топорков, т. е. плотность гнездования составила 1,36 гнезд/м<sup>2</sup>.

Помимо склонов тихоокеанской и камчатской экспозиций, занимающих большую часть острова, между ними выделяются переходные склоны, при этом склоны западной экспозиции по особенностям ландшафтной структуры ближе к камчатскому типу, а склоны восточной экспозиции – к тихоокеанскому. Островные склоны западной экспозиции (выдел 3) имеют выпуклый характер, крутизна в нижней части составляет около 45°, в средней и верхней частях – 30–40°. В растительном покрове доминируют вейниковые и колосняковые кочкарные луга с фрагментами крупнотравья. Население птиц в целом аналогично склонам камчатской экспозиции: в нижней части склонов гнездятся старики, в средней части – топорки и чайки, в верхней части склона – чайки.

Склоны восточной экспозиции (выдел 4) имеют крутизну 40–45°, а в нижней части переходят в береговые обрывы. В растительном покрове здесь сочетаются монодоминантные полыневые, вейниковые и колосняковые кочкарные луга. Среди населения птиц преобладают чайки и топорки со средней плотностью гнездования.

Островные склоны разделены гребнями (выдел 7). В береговой зоне гребни выдаются в море скальным массивом в виде мысов, отпрепарированных абразией. В пределах островных склонов гребни, сложенные устойчивыми к денудации



андезитами и базальтами, незначительно выделяются в рельефе слабовыпуклыми поверхностями, но отличаются другими составляющими ПТК – более маломощными и щебнистыми почвами, разреженной растительностью, составом населения птиц.

На тихоокеанской части острова гребни узкие, их вершинные поверхности заняты разреженными вейниковыми и высокотравными лугами. Отвесные склоны, обрывающиеся в море, плотно заселяют чайки, кайры и бакланы (фото 1, вклейка).

На склонах материковой экспозиции гребни более широкие, слабовыпуклой формы. В растительном покрове здесь преобладают колосняковые и полыневые луга. Население птиц – старики и топорки, при этом их распределение тесно связано с высотой над уровнем моря. У стариков максимальная плотность гнездования отмечена в нижней части мысов на высотах 5–10 м (0,9 гнезд/м<sup>2</sup>), затем в интервале высот 10–60 м она снижается до 0,4–0,7 гнезд/м<sup>2</sup>, а на высоте 80–90 м плотность гнездования составляет 0,2–0,4 гнезд/м<sup>2</sup>. Выше 100 м на гребнях старики уже не гнездятся (Зеленская, 2010).

У топорков в пределах гребней максимальная плотность гнездования обнаруживается на высотах 20–80 м (1,3–1,9 гнезд/м<sup>2</sup>), на некоторых участках трансект, по данным Л.А. Зеленской (2010), насчитывалось до 2,4 гнезд/м<sup>2</sup>. Ниже и выше этого уровня плотность гнездования существенно падала (0,2–0,5 гнезд/м), но гнезда топорков обнаруживались вплоть до самых высоких уровней.

Местами островные склоны прорезаны долинообразными понижениями V-образной формы, которые выделяются как простые урочища (выдел 9). Фациальная структура таких урочищ относительно проста. Склоны крутизной 40–45° заняты высокотравно-крупнотравными лугами. В узких днищах формируются длинные линейно вытянутые фации шириной 1–2 м с крупнотравными лугами с преобладанием лабазника, под которыми фрагментарно распространены слабо развитые петроземы. Это второй вид ПТК на острове (наряду с зарослями ивы на вершинной поверхности), где морские колониальные птицы не гнездятся, во всех остальных ПТК имеются гнездовые скопления, различающиеся видовым составом и плотностью населения птиц.

Уникальным урочищем является самое крупное на острове долинообразное понижение, выходящее в береговую зону восточнее кекура Караульный (выдел 8). Обособление долины, вероятно, связано с тектоническим разломом, проходящим через остров с северо-востока на юго-запад и индицируемым в юго-западной части узкой длинной бухтой с отвесными скалистыми склонами. В верхней части долины выделяется водосборное понижение со склонами крутизной 35–40°, занятыми крупнотравно-полынево-вейниковыми кочкарными лугами с куртинами ольхового стланика. Узкое днище долины хорошо индицируется полосой крупнотравного луга. И на луговых склонах долины, и под ольховником отмечается высокая плотность гнездования тихоокеанской чайки, на склонах также имеется несколько «клубов». В нижней части долина прорезает скальный массив андезитов и имеет каньонообразный характер, борта каньона плотно заселяют бакланы, кайры, моевки.

Уникальной фацией в верхней части склона северо-восточной экспозиции является небольшая ивовая роща. Это – единственный биогеоценоз на острове, где встречается древовидная жизненная форма растений, образованная ивой удской (*Salix udensis*). Невысокие (до 5 м) сильно искривленные деревья с большим количеством сухих и обломанных сучьев имеют сомкнутость крон 0,4–0,5 и диаметр стволов до 40 см, реже встречается кустарниковая форма ивы с несколькими стволиками. Травяной ярус имеет мозаичный характер распределения с проективным покрытием от 40 до 80%, в его составе преобладают вейник Лангсдорфа, борщевик шерстистый, крапива плосколистная, щитовник расширенный. В пределах фации отмечается гнездование тихоокеанской чайки с относительно невысокой плотностью.

В береговой зоне острова в некоторых бухтах (почти исключительно на камчатском берегу) сформированы валунно-галечниковые пляжи (выдел 10). Все пляжи неполного профиля и примыкают непосредственно к склонам. Ширина пляжей в отлив достигает 10–12 м, сложены они хорошо окатанными валунами размером до 1,5–2,0 м с заполнителем из крупной гальки и гравия. Между валунами и галькой в больших количествах наблюдается ракушечный детрит, часто встречаются штормовые выбросы водорослей (ламинарии, алярия, фукусы), в тыловой части пляжей иногда наблюдаются обвально-осыпные конусы. Именно в них в этом виде ПТК встречаются гнезда тихоокеанского чистика с невысокой плотностью гнездования, на самих пляжах из-за больших приливов и волнового воздействия птицы гнездятся крайне редко.

Другая разновидность ПТК береговой зоны – кекуры (выдел 11), также приуроченные к камчатской стороне острова. Два наиболее крупных кекура – Часовой (высота 23 м) и Караульный (высота 66,5 м), а также несколько более мелких представляют собой дайки андезитов северо-северо-восточного простирания (Шеймович, 1996). ПТК кекуров выделяются одной из наиболее высоких плотностей гнездования на острове морских колониальных птиц. На скалистых карнизах, выступах обрывистых склонов гнездятся бакланы и моевки. Численность колонии краснолицых бакланов на кекуре Караульном в 2006 г. составила 260 пар, а моевок – 400–450 пар (Лобков, 2009). Гнезда моевки размещаются в интервале высот от 3 до 15 м над урезом воды, основная часть гнезд бакланов располагается выше (до 30 м), куда моевки уже не поднимаются. Большинство гнезд бакланов (около 80%) расположено на более плоской северо-западной стороне кекура, меньшая часть – с южной стороны. Отвесные склоны кекуров выглядят белесыми от многолетнего помета, из растений здесь встречаются только единичные экземпляры видов-орнитофилов (колосняк мягкий, лигустикум шотландский (*Ligusticum scoticum*)).

Вершины кекуров заняты гнездами белоплечих орланов, при этом на кекуре Часовом гнездо заброшенное, вероятно, не менее 30 лет назад, и к настоящему времени здесь сохранились лишь остатки старой постройки, густо заросшие злаком, который определить до вида не удалось (вейник Лангсдорфа?), а на кекуре Караульном не менее 25 лет (по крайней мере с 1986 г.) существует массивное

гнездо орлана диаметром около 3 м из крупных сучьев, где почти ежегодно гнездится пара орланов, выводящая одного-двух птенцов (Лобков, 2009).

### Влияние птиц на природные компоненты и островную геосистему

Многовековое скопление птиц, гнездящихся практически на всей площади острова, привело к существенным изменениям большинства природных компонентов и взаимосвязей между ними.

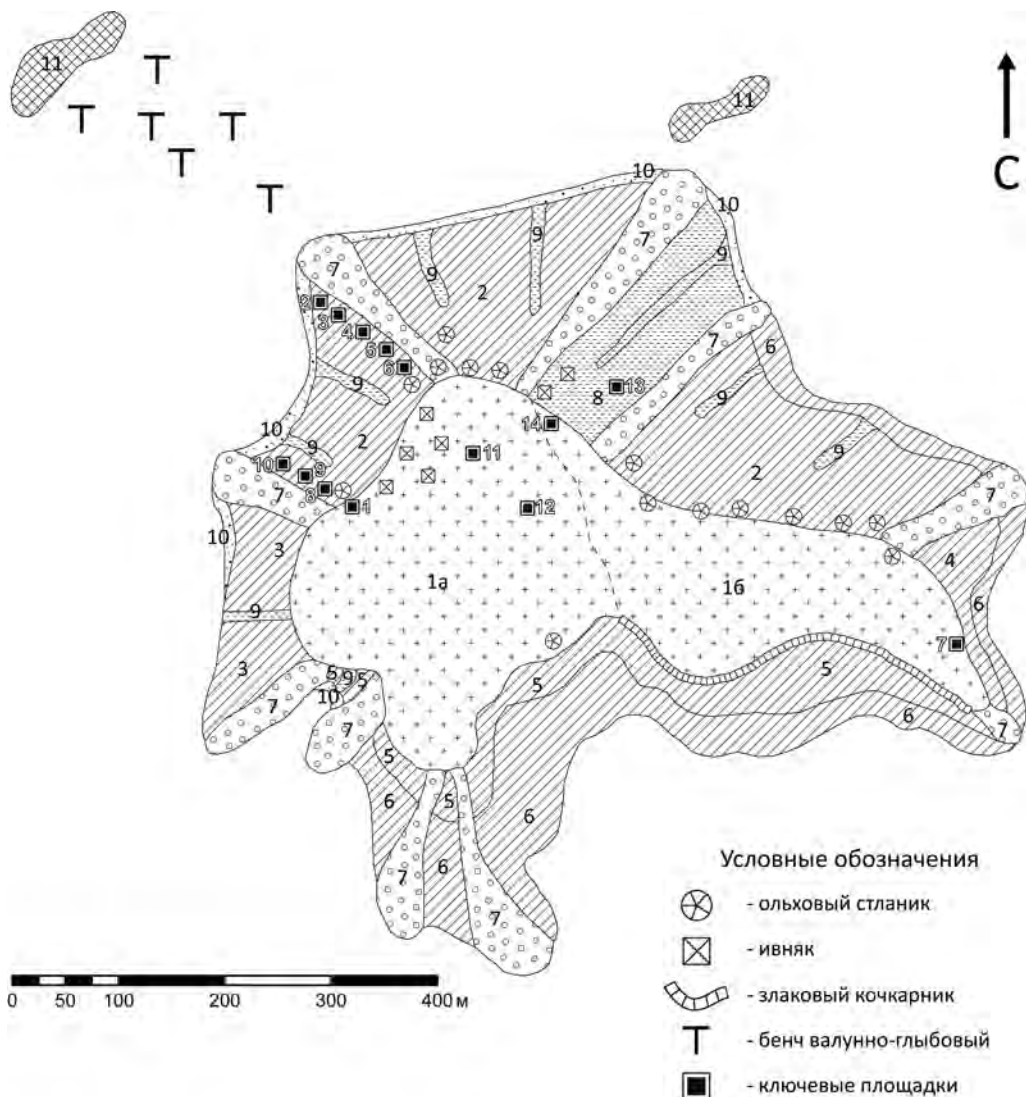
**Орнитогенный микрорельеф.** Значительная часть островного микрорельефа формируется под влиянием гнездящихся птиц. По результатам наших исследований, на о. Старичков выделяются семь видов орнитогенного микрорельефа: кочки, норы, тропы, «взлетные» и гнездовые площадки, присады, «клубы», занимающие в совокупности около половины площади острова (Иванов и др., 2010).

Наибольшее распространение имеют кочки и норы. Для изучения этих форм использован метод ключевых площадок. Всего было заложено 14 площадок размером 5×5 м на склонах разных экспозиций и на вершинной поверхности (рис. 5). На рис. 6 в качестве примера показана локализация кочек и нор на одной из площадок. Результаты исследований систематизированы в табличной форме (табл. 4 и 5).

*Кочки* на о. Старичков образуют злаки – вейник Лангсдорфа и колосняк мягкий. Среднее число кочек на ключевых площадках составило 12,4 шт./25 м<sup>2</sup> (n=13) при средней высоте 33 см и диаметре 40 см, в пределах ключевых площадок кочки занимают в среднем около 20% поверхности. Максимальный размер встреченных кочек достигал 95 см.

Несмотря на широкую распространенность злаковых кочкарников в местах птичьих колоний (помимо рассматриваемых островов, они описаны на островах Кольской Субарктики (Бреслина, 1987), Субантарктики (Smith et al., 2001 б), Южных Курилах (Ушакова, 2007) и в других регионах), механизм формирования кочек не вполне ясен. В типичных условиях вейник Лангсдорфа представляет собой травянистый длиннокорневищный злак, формирующий довольно мощную дернину (Безделев, Безделева, 2006). Иногда в переувлажненных местообитаниях при недостатке кислорода в почве корневища вейника располагаются у поверхности, при этом укороченные корневища создают уплотненные дернины, которые образуют возвышения, в результате чего появляются вейниковые кочки (Дикорастущие..., 1982). Однако на о. Старичков подобный механизм не «работает». Судя по всему, одним из основных факторов кочкообразования является аномально высокое содержание азота и фосфора в почвах, стимулирующее более активный рост и кущение злаков. Геохимическое воздействие продуктов метаболизма птиц сочетается с механическим – интенсивным вытаптыванием межкочечного пространства, а также эрозионными процессами на склонах, «моделирующими» кочки.

Существует также предположение, что образование кочек может быть связано с многолетним накоплением гнездового материала и другой органики на одних и тех же местах, где в течение многих лет располагаются гнезда. Гнезда тихоо-



**Рис. 5.** Места расположения ключевых площадок для изучения орнитогенного микрорельефа на о. Старичков

кеанских чаек представляют весьма громоздкую и массивную конструкцию диаметром от 38 до 110 см. При этом чайки на Камчатке могут использовать одну и ту же постройку по меньшей мере в течение пяти лет подряд, ремонтируя и подновляя ее. Межкочечное пространство используется птицами в качестве троп для взрослых птиц и прогулок нелетных птенцов, в результате чего поверхность грунта вокруг гнезд уплотняется и несколько понижается, еще более оформляя морфологию кочки (Лобков, 2009).

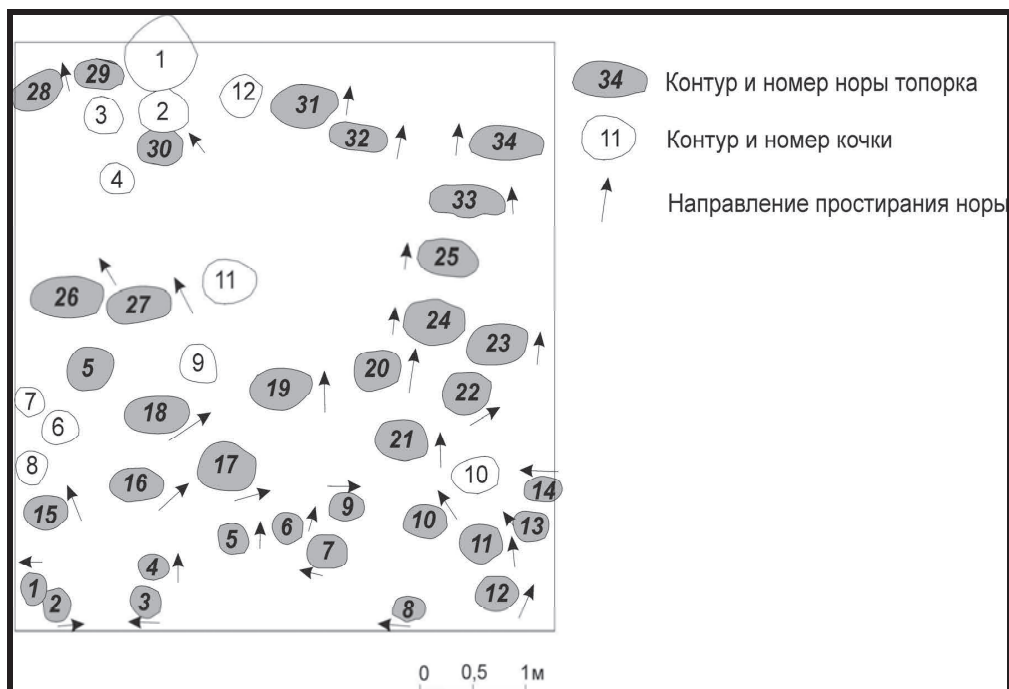


Рис. 6. Схема ключевой площадки №7 на о. Старичков

Норы формируются в результате жизнедеятельности топорков, которые от большинства других морских колониальных птиц отличаются тем, что для своих гнезд роют норы и ежегодно обновляют и расчищают их. Также небольшие норы роют старики и качурки, однако их размеры и рельефообразующее значение существенно меньше, чем у топорков. Норы топорков обычно представляют собой горизонтальный или пологонаклонный ход, как правило, неразветвленный, заканчивающийся гнездовой камерой. Средняя длина нор на о. Старичков составила 52,0 см, диаметр входного отверстия – 24,5 см ( $n=11$ ), среднее число нор варьирует от 0,6 до 1,0 норы/м<sup>2</sup>. В результате почти все склоны острова в местах гнездования топорков пронизаны норными ходами, нишами и камерами, расположенными по склону одна над другой, а приповерхностный слой почво-грунтов до полуметровой глубины имеет своеобразную мелкокамерную структуру: примерно 0,2% его объема (более 300 м<sup>3</sup> на острове в целом) составляют пустоты (Лобков, 2009). Поверхность выброшенного грунта уплотняется птицами, со временем он зарастает травостоем, и через некоторое время птицы выкапывают в нем новые норы. Таким образом, большая часть полуметрового слоя почво-грунтов на склонах острова за многие годы многократно перекопана и разрыхлена птицами (фото 2).

Другие составляющие орнитогенного микрорельефа, связанные с жизнедеятельностью топорков – *тропы, присады и «взлетные площадки»*. Вследствие особенностей своего строения (площадь крыла очень мала относительно массы

Таблица 4  
**Морфометрические показатели кочкарных злаковых лугов на ключевых площадках (5×5 м)**

№ площадки	Краткое название ПТК	Кочки					Относительная площадь, занимаемая кочками, %
		Общее число кочек на площадке	Средняя		высота		
			длина	ширина			
1	Прибровочная часть вершинного «плато» в западной части подвейниковым лугом	23	38	37	23	10	
2	Нижняя часть склона крутизной 30° сев. эксл. под крупнотравно-вейниковым лугом	15	37	40	32	10	
3	Средняя часть склона крутизной 35° сев. эксл. под крупнотравно-вейниковым лугом	8	45	46	38	7	
4	Средняя часть склона крутизной 35° сев. эксл. под крупнотравно-вейниково-польневым лугом	8	48	53	54	8	
5	Верхняя часть склона крутизной 30° сев. эксл. под вейниковым лугом с участком крупнотравья	12	29	40	41	6	
6	Верхняя часть склона крутизной 35° сев. эксл. под вейниковым лугом	11	35	41	44	6	
7	Прибровочная часть вершинного «плато» в восточной части подпольнево-колосняковым лугом	12	44	41	35	8	
8	Верхняя часть склона крутизной 30° сев.-зап. эксл. под вейниково-вым лугом	6	43	51	30	6	
9	Террасовидная площадка на склоне сев.-зап. эксл. под вейниково-крупнотравным лугом	7	38	44	33	5	
10	Средняя часть склона крутизной 30° сев.-зап. эксл. под вейниково-вым лугом	13	34	42	39	8	
11	Центральная часть вершинного «плато» под крупнотравно-вейниково-вым лугом	14	37	40	23	9	
12	Центральная часть вершинного «плато» под крупнотравно-вейниково-вым лугом	14	37	39	21	9	
13	Верхняя часть склона крутизной 30° сев.-вост. эксл. под ольховым стелаником мертвопокровным	-	-	-	-	-	
14	Краевая часть вершинного «плато» под вейниковым лугом	12	57	54	39	1	



Таблица 5  
 Морфометрические показатели гнездовых нор птиц (топорки и старики) на ключевых площадках (5×5 м)

№ площадки	Краткое название ПТК	Общее число нор на площадке	Норы			Относительная площадь, занимаемая норами, %
			длина	Средняя ширина входного отверстия	глубина	
2	Нижняя часть склона крутизной 30° сев. эксл. под крупнотравно-вейниковым лугом	6	34	21	9	0,4
3	Средняя часть склона крутизной 35° сев. эксл. под крупнотравно-вейниковым лугом	3	33	24	9	0,2
7	Прибровочная часть вершинного «плато» в восточной части под полынево-колосьняковым лугом	33	61	16	19	12
13	Верхняя часть склона крутизной 30° сев.-вост. эксл. под ольховым стлаником мертвопокровным	15	38	23	22	10
14	Краевая часть вершинного «плато» под вейниковым лугом	15	64	24	17	4

тела), топорки не могут взлетать с ровной поверхности, для взлета им необходимо прыгнуть с обрыва или очень крутого склона. Поэтому к удобным «взлетным площадкам», расположенным на бровках обрывов или на ступеньках склонов, от нор ведут протоптанные топорками тропы. В результате многократного воздействия птиц, «взлетные площадки» часто полностью лишены растительности, грунт на них сильно уплотняется.

Разновидностью «взлетных площадок» являются *присады*. Условно их можно разделить на присады индивидуального пользования (используемые преимущественно одной парой около гнезда) и присады общего пользования, на которых чайки и топорки собираются группами. Присады общего пользования окружают по периметру большую часть вершинной платообразной поверхности о. Старичков и представляют собой узкие вытоптанные площадки шириной от 30 до 70 см вдоль бровки между вершинным «плато» и крутыми береговыми склонами.

Птицы часто используют присады и в качестве «смотровой площадки», находясь на них порой часами. На восходе солнца тысячи топорков покидают свои гнезда и выстраиваются на «смотровых площадках» вблизи гнезд (Лобков, 2009). Присады, расположенные на склонах и принадлежащие отдельным парам, бывают связаны тропами, образующими более или менее густую сеть. Топорки и чайки используют такие тропы для пешего передвижения. Часто здесь можно наблюдать элементы брачного поведения или территориальные конфликты. Индивидуальные тропинки иногда сливаются в широкие «магистральные тропы», которые сходятся к присадам и «смотровым площадкам».

*Гнездовые площадки* наиболее хорошо выражены у чаек, их площадь обычно составляет первые квадратные метры. Чайки много ходят по гнездовой территории для демонстрации своих «прав» на нее соседям, перемещаясь к любимым местам отдыха, индивидуальным укрытиям и т.п. При этом чайки довольно консервативны в выборе гнездового участка и после удачного сезона размножения на следующий год обычно занимают тот же участок снова (Зеленская, 2008). В результате формируется сеть микротроп, а сами площадки выделяются среди высокого густого травостоя сильно вытоптанной растительностью и уплотненной почвой.

Большим своеобразием отличаются гнездовые площадки под зарослями ольхового стланика. Ольховый стланик дает хорошее укрытие птицам, поэтому эти участки отличаются очень высокой плотностью гнездования, практически полным отсутствием травяной растительности под пологом ольховника, которая и так там обычно угнетена, а также сильно уплотненной почвой.

Еще одна разновидность орнитогенного рельефа – «*клубы*», характерные для чаек. Во многих местах обитания этих птиц существуют участки их скоплений вне гнездовых площадок, где через звуковые сигналы, различные формы демонстративного поведения происходит обмен информацией между птицами. На о. Старичков обнаружено около 15 таких «клубов», имеющих округлую или эллипсоидную форму и поперечник от 3–4 м до 18 м. Основной механизм формирования «клубов» – вытаптывание. В зависимости от численности птиц и периода существования «клубы» на начальной стадии выделяются сильно вытоптанной рас-

тительностью с проплешинами, уплотненными почвами, а на последней стадии представляют собой участки сильно уплотненного обнаженного грунта, лишенного всякого почвенно-растительного покрова (фото 3, 4). На поверхности таких «клубов» были отмечены вторичные солифлюкционные микротерраски высотой 2–3 см и шириной по фронту 25–35 см, промоины глубиной 3 см и длиной 1–2 м.

В итоге поверхность о. Старичков представляет своеобразную мозаику из участков микрорельефа, более или менее закрепленного растительностью, и оголенного грунта, т.е. птицы выступают как важнейший агент экзогенного рельефообразования на острове. По оценкам Е.Г. Лобкова (2009), площадь только оголенного грунта, связанного с вытаптыванием птицами, развитием процессов эрозии и т.п., составляет около 15% площади острова. С учетом широкого распространения злаковых кочкарников, общая площадь форм орнитогенного микрорельефа составляет не менее 50% площади острова.

**Растительный покров.** Практически все растительные сообщества на острове испытывают сильное влияние птиц. Основные механизмы воздействия – дополнительный привнос в островную геосистему значительного количества элементов минерального питания, а также зоомеханогенез (вытаптывание, рытье нор и др.). В наибольшей степени воздействие птиц проявляется на склонах тихоокеанской экспозиции. Участки наиболее сильного орнитогенного пресса отличаются более разреженным и низким по продуктивности растительным покровом с многочисленными орнитогенными формами микрорельефа, абсолютным доминированием в фитоценозах ограниченного числа видов-орнитофилов, которыми на острове являются колосняк мягкий, вейник Лангсдорфа, борщевик шерстистый, крапива плосколистная, полынь пышная, шеломайник, дудник Гмелина, крестовник коноплеволистный. Хотя в некоторых фитоценозах видовое разнообразие увеличивается за счет некоторых заносных видов растений, связанных с чайками, которые часто кормятся на свалках мусора, видовое богатство растительности на острове в целом пониженное, так как далеко не все виды растений могут выдержать орнитогенный прессинг. Однако изменения жизненных форм растений, которые являются своеобразным индикатором значительного по интенсивности воздействия птиц, выражены относительно слабо, к подобным экобиоморфам на о. Старичков ботаники относят только кочкарные формы роста злаков (Мочалова и др., 2009).

**Автотрофный биогенез.** В функционировании орнитогенных геосистем важную роль выполняют процессы автотрофного биогенеза, развивающегося в специфических условиях большой плотности птичьего населения. Для его характеристики рассмотрены экстенсивные параметры биогенной миграции, отличающиеся высокой информативностью — величина надземной фитомассы, ее фракционная структура, зольность.

Луговые сообщества о. Старичков отличаются очень высокой продуктивностью. Во многих фитоценозах проективное покрытие приближается к 100%, а высота доминирующих злаков и крупнотравья может достигать двух метров. Данные о запасах надземной травянистой фитомассы по 9 площадкам систематизированы в табличной форме (табл. 6). Средняя продуктивность лугов на острове

Таблица 6

## Структурно-функциональные параметры ПТК о. Старичков

ПТК	Надземная травянистая фитомасса, ц/га (в сухом весе)	Фракционная структура фитомассы, ц/га (в сухом весе)			Характеристики травостоя			
		злаки	крупнотравье	хвоши	проективное покрытие, %	высота, см	число ярусов	кол-во видов на площадке
Автономные с вейниковыми лугами с участием крупнотравья	373,5	373,5	–	–	100	120	1–2	4–6
Трансэлювиальные с крупнотравно-вейниковыми лугами	319,2	132,1	186,8	0,3	90	110	2–4	6–10
Трансаккумулятивные с вейниково-крупнотравными лугами	400,5	66,2	334,3	–	95	145	2–3	5–7

составляет 349 ц/га. Запасы фитомассы обнаруживают достаточно четкую связь со структурой фитоценозов, положением в катене и хорошо выявляются на профилях. Максимальные запасы характерны для нижних частей склонов – трансаккумулятивных звеньев катен – где в условиях высокой плотности гнездования топорков и стариков и повышенного азотного и фосфорного питания от вышерасположенных участков отмечается рост продуктивности вейниково-крупнотравных лугов, достигающий 618 ц/га. Средняя высота травостоя здесь составляет около 150 см, проективное покрытие приближается к 100%. Фитоценозы отличаются невысоким видовым разнообразием, в их составе преобладают вейник Лангсдорфа, полынь пышная, дудник Гмелина, крапива плосколистная.

В трансэлювиальных звеньях катен в верхних и средних частях склонов со средней плотностью гнездования топорка и чайки продуктивность лугов несколько уменьшается, хотя и остается высокой относительно камчатских лугов (около 400 ц/га). В приривочной части вершинного «плато» с высокой плотностью гнездования тихоокеанской чайки запасы фитомассы вновь возрастают, достигая 552 ц/га.

Специфическая черта – высокая вариабельность запасов надземной фитомассы, характерная для всех звеньев катен и связанная, по всей видимости, с интенсивностью орнитогенного пресса. Умеренное поступление в геосистемы соединений азота и фосфора стимулирует продуктивность, однако при избыточном содержании химических элементов в почвах и интенсивном зоомеханогенезе отмечается снижение продукционного процесса.

В целом запасы надземной травянистой фитомассы на о. Старичков существенно выше, чем в близких по составу крупнотравных лугах Камчатки. Сравнительный метод здесь можно использовать с некоторыми ограничениями, поскольку данные об аналогичных по составу и местоположению камчатских лугах отрывочны. В большинстве работ (Базилевич, 1981, 1993; Степанова, 1985; Морозов, Белая, 1988 и др.) для камчатских высокотравно-крупнотравных лугов из лабазника, дудника, вейника Лангсдорфа приводятся данные о запасах надземной травянистой фитомассы в интервале 70–100 ц/га. Таким образом, на о. Старичков этот показатель выше примерно в четыре раза.

Фракционная структура фитомассы относительно проста, основную роль в ее составе играют орнитофильные злаки (вейник, колосняк) и крупнотравье (полынь, крапива, борщевик, шеломайник), однако соотношения между ними очень разные из-за крайне высокой парцеллярной мозаичности островных растительных сообществ. В зависимости от преобладания той или иной систематической группы в составе фитоценозов на первый план выходит то вейник Лангсдорфа, то представители крупнотравья (см. табл. 6).

Другая характерная черта биогеохимических особенностей островных фитоценозов – повышенное содержание минеральных веществ в растениях. Для выявления филогенетической специализации растений разных систематических групп были выбраны виды, пользующиеся широким распространением и входящие в состав большинства растительных ассоциаций – вейник Лангсдорфа, борщевик шерстистый, полынь мощная и крапива плосколистная. Содержание минеральных веществ у всех видов оказалось выше фоновых значений, при этом наиболее высокая зольность у представителей разнотравья, особенно у борщевика и крапивы (табл. 7). Общему возрастанию содержания минеральных веществ, вероятно, способствуют две причины: растительность вблизи птичьих колоний обильно обрызгивается пометом пролетающих птиц, а также она запыляется мельчайшими минеральными частичками. Повышенная зольность разнотравья объясняется, по всей видимости, также особенностями филогенетической специализации растений.

**Почвы.** Выше уже говорилось, что многие свойства почв о. Старичков формируются под влиянием жизнедеятельности птиц. Основные составляющие этого воздействия – поступление большого количества органики и зоомеханогенез.

Таблица 7

## Содержание минеральных веществ в растениях-орнитофилах о. Старичков

Группы видов	Вид (в скобках – число проб)	Зольность, %, средняя (в скобках – миним. и максим.)
Злаки	Вейник Лангсдорфа (10)	9,11 (6,46-13,39)
Разнотравье	Борщевик шерстистый (5)	21,27 (12,61-26,91)
	Крапива плосколистная (10)	22,34 (16,74-31,06)
	Полынь мощная (10)	16,73 (15,05-25,65)

Значительное количество органики, связанное с высокой продуктивностью лугов, а также поступающей в почву с метаболитами птиц (помет, погадки), при разложении остатков пищи (рыба, беспозвоночные), погибших птенцов (в отдельные годы их число бывает очень значительным; так, по данным Е.Г. Лобкова (2009), в 2000 и 2002 гг. на острове за каждый из сезонов размножения погибало 2–2,5 тыс. птенцов) обуславливает высокое содержание органического вещества по всему почвенному профилю, кислую и слабокислую реакцию, формирующуюся при разложении помета птиц, аномально высокое содержание азота и фосфора (Иванов, 2006).

Зоомеханогенез связан прежде всего с вытаптыванием почвы чайками, а также роющей деятельностью топорков и в меньшей степени – стариков. Последний фактор, действуя в течение многих веков, способствует обогащению почвы кислородом, увеличению водопроницаемости, усилению вертикальной миграции элементов и соединений биогенного и небиогенного происхождения, определяет высокую скорость биогеохимических процессов, возможность заселения микроорганизмами и мелкими беспозвоночными более глубоких слоев почвы и вовлечению их в процессы почвообразования (Лобков, 2009). Необходимо отметить, что поскольку топорки и старики – самые многочисленные здесь виды морских колониальных птиц, заселяющие большую часть островных склонов, а в прошлом, возможно, и вершинную поверхность острова (Е.Г. Лобков в почвенном разрезе на вершинном «плато» обнаружил возможные следы гнездования топорков; в наших исследованиях подобного не отмечалось), то роющая деятельность птиц имеет площадной характер и определяет важнейшие особенности почвенного покрова о. Старичков.

**Поверхностные воды и прилегающая акватория.** Для характеристики химического состава поверхностных водотоков в августе 2008 г. были отобраны пробы воды в нижнем течении двух безымянных ручьев, протекающих в долинообразных понижениях на береговых склонах и обрывах (рис. 7). Ручьи различаются по плотности гнездования птичьего населения. Влияние орнитогенного фактора несколько ниже на западном склоне острова (ручей 1) по сравнению с юго-западным обрывистым склоном (ручей 2). При сравнении вод ручьев выявляются как общие черты, так и различия.

Сопоставление содержания растворимых форм элементов в водах ручьев со среднестатистическими данными, полученными для речных вод (Добровольский, 1998), а также р. Большой Вилюй, впадающей на камчатском побережье почти напротив о. Старичков (Савенко, Горин, 2011), показывает, что практически для всех компонентов прослеживается увеличение их концентрации в ручьях о. Старичков (табл. 8). Наибольшие различия отмечаются для **Cl** и **Na**, **которые относятся к талассофильным элементам**. Значительная часть их в стоке вод ручьев островных ландшафтов может быть связана с поступлением с атмосферными осадками океанического происхождения и импัลверизацией морских солей в береговой зоне. Другую группу составляют биогенные элементы (**N**, **P**), **содержание которых в водах ручьев на порядок выше по сравнению с типичными для естественных речных вод**. Для этих элементов наряду с аэральным привносом имеет значение выщела-



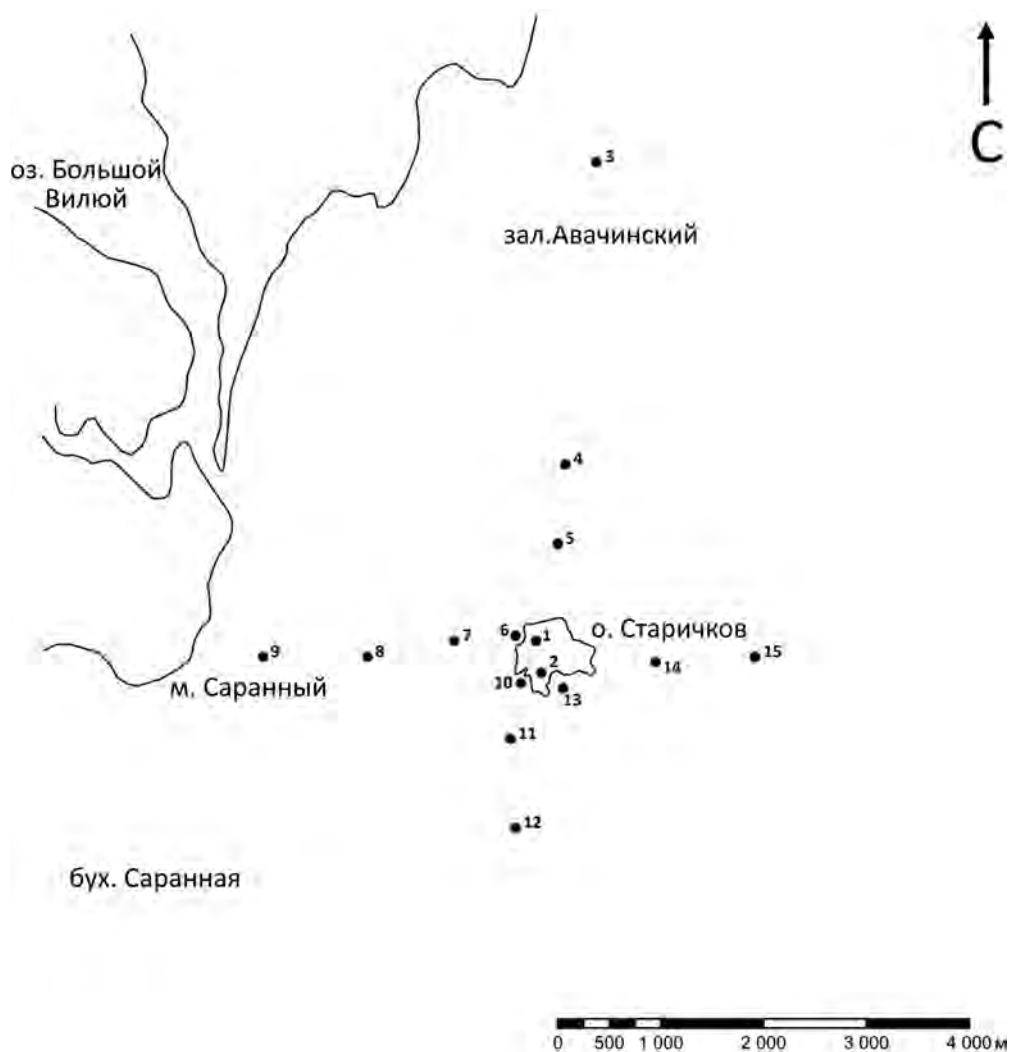


Рис. 7. Места отбора проб воды на о. Старичков и прилегающей акватории

чивание из экскрементов птиц и обогащенных ими почв с последующим включением их подвижных форм в водные потоки (Иванов, Авессаломова, 2012 а).

Процессы регенерации биогенных элементов, заключающиеся в переходе органических форм в неорганические, наиболее быстро происходит для веществ, выделяемых животными (Никаноров, 1989), в том числе помета и погадок птиц. О различных фазах этого процесса в окислительных условиях свидетельствует наличие в водах ручьев разнообразных неорганических форм азота – аммонийная (0,2–3,3 мг/л), нитритная (0,03–0,06 мг/л), нитратная (8,6–31,3 мг/л). Среди со-

**Таблица 8**  
**Ионный состав и содержание биогенных элементов в поверхностных водах о. Старичков и других регионов**  
**(Иванов, Авессаломова, 2012)**

Местонахождение водотоков	pH	C <sub>орг</sub> , мг/л	Сумма ионов, мг/л	Содержание ионов, мг/л									
				Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> '	SO <sub>4</sub> "	Cl'	NO <sub>3</sub> '	P	Si
Среднее для речных вод (Добровольский, 1998)	-	6.9	100.2	13	3.3	4.5	1.5	58.5	12.0	6.4	1.0	0.02	5.7
Р. Бол. Вилой на Камчатке (Савенко, Горин, 2011)	-	-	73.97	7.4	2.1	10.9	0.61	26.8	9.16	17.0	-	-	5.2
Ручьи о-ва Старичков	6.7- 6.9	-	352.2- 505.7	9.6- 28.4	6.4- 22.9	86.8- 94.2	2.02- 4.84	86.2- 95.0	17.5- 30.4	97.9- 98.8	38.3- 138.5	0.2-0.5	10.0- 11.3

единений азота наименьшим и близким в разных ручьях содержанием отличаются очень неустойчивые нитритные ионы.

Различия гидрохимического состава ручьев в разных частях острова проявляются в изменении щелочно-кислотных условий, минерализации и содержания отдельных ионов, а также в изменении интенсивности водной миграции элементов. При сравнении ручьев 1 и 2 основная тенденция заключается в увеличении кислотности (снижении рН с 7,45 до 6,68), росте минерализации вод (соответственно 350 мг/л и более чем 400 мг/л) и увеличении концентрации биогенных элементов в условиях повышенной орнитогенной нагрузки.

Для оценки интенсивности водной миграции элементов и ее пространственного изменения использованы коэффициенты ( $K_x$ ) и ряды водной миграции (табл. 9). Анализ этих данных показывает, что в водах ручья 2 в группе очень подвижных мигрантов на первое место выходит N (обгоняя Cl), а P из слабоподвижных мигрантов переходит в подвижные. Расчет коэффициентов контрастности, отражающих степень изменения интенсивности водной миграции элементов в ручье 2 относительно ручья 1, показал, что наибольшей контрастностью в связи с ростом  $K_x$  отличается поведение нитритной формы азота, а также других биогенных элементов (P, S, K и др.). Их активное включение в водные потоки свидетельствует о потере биогенов с поверхностным и грунтовым стоком, что создает предпосылки для их воздействия на состав морских вод в акватории, прилегающей к о. Старичков.

Для проверки этой гипотезы была проведена гидрохимическая съемка и анализ биогенных элементов (формы азота, минеральный фосфор, растворенная кремниевая кислота) в пробах воды, отобранных вокруг о. Старичков (см. рис. 7). Анализы проводились по стандартным методикам (Руководство..., 2003). Пробы отбирались с поверхности на фазе отлива. Общее время, затраченное на отбор проб, составило 1,5 часа (Фазлуллин и др., 2008 б). Результаты представлены в табл. 10 и 11.

Анализ полученных данных показал, что их можно разбить на три группы. В первую группу входят пробы, отобранные в Авачинской бухте и сразу после выхода из нее. Во вторую группу входят пробы, отобранные непосредственно у берегов о. Старичков, в относительно изолированных бухточках. В третью группу входят все остальные морские пробы, отобранные вокруг острова. Гидрохимиче-

Таблица 9

## Интенсивность водной миграции элементов в поверхностных водах в летний период

Местонахождение водотоков	Ряды водной миграции (по $K_x$ )					
	1000n	100n	10n	n	0,1n	0,01n
Среднее для речных вод (Добровольский, 1998)	-	Cl	S	Ca, Mg, Na	K, Si, Fe, P	-
Р. Бол. Виллой на востоке Камчатки (Савенко, Горин, 2011)	Cl	-	S	Na, Ca, Mg	K, Si	-
Ручьи о. Старичков	N, Cl	S	P	Na, Ca, Mg, K	K, Si	-

Таблица 10

Сводная таблица содержания форм биогенных элементов в ручьях и прилегающей акватории о. Старичков (август 2008 г.) (Фазлуллин и др., 2008 б)

№ пробы (рис. 7)	N-NH <sub>4</sub>		N-NO <sub>2</sub>		N-NO <sub>3</sub>		P-PO <sub>4</sub>		Si	
	мкМ/л	мкг/л	мкМ/л	мкг/л	мкМ/л	мкг/л	мкМ/л	мкг/л	мкМ/л	мкг/л
1	1,67	23,4	0,027	0,379	0,099	1,38	0,243	7,53	95,9	2694
2	1,62	22,6	0,014	0,190	0,218	3,06	0,152	4,71	82,0	2304
3	3,34	46,7	0	0	0	0	0,081	2,51	42,7	1200
4	4,17	58,4	0	0	0	0	0,121	3,77	39,8	1117
5	4,58	64,1	0,135	1,895	1,372	19,2	0,577	17,9	43,3	1217
6	3,54	49,5	0	0	0	0	0,132	4,08	42,9	1205
7	4,07	57,0	0	0	0,068	0,947	0,081	2,51	46,1	1295
8	3,09	43,2	0,027	0,379	0,070	0,974	0,172	5,34	51,6	1448
9	4,55	63,7	0,183	2,559	6,051	84,7	0,709	22,0	42,3	1187
10	1,52	21,3	0,000	0,000	0,048	0,677	0,142	4,39	46,5	1305
11	1,25	17,5	0,000	0,000	0,696	9,74	0,081	2,51	47,5	1335
12	2,48	34,8	0,088	1,232	1,130	15,8	0,334	10,4	39,8	1117
13	1,00	14,0	0	0	0	0	0,101	3,14	63,0	1770
14	0,99	13,9	0,047	0,663	0,020	0,284	0,040	1,26	48,4	1361
Руч. №1	-	-	4,06	56,9	608	8508	6,07	188	402	11300
Руч. №2	-	-	2,03	28,4	2235	31290	15,2	471	357	10045

Таблица 11

Основной солевой состав вод ручьев о. Старичков (август 2008 г.)  
(Фазлуллин и др., 2008 б)

Ионы	Ручей №1	Ручей №2
SO <sub>4</sub> <sup>-2</sup>	5,82	10,13
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	8,65	60,17
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0,16	0,24
pH	7,45	6,68
Mg <sup>++</sup>	6,45	22,9
Na <sup>+</sup>	94,2	86,8
Cl <sup>-</sup>	97,9	98,8
Ca <sup>++</sup>	9,58	28,43
K <sup>+</sup>	2,02	4,84

скую обстановку в отношении биогенных элементов на данной акватории определяют три их источника.

Первым источником биогенных элементов является вода Авачинской бухты, поставляемая в Авачинский залив на фазе отлива. Происходящие в Авачинской бухте процессы водообмена и режим характеризуются суточными, сезонными и годовыми колебаниями, а гидрохимический режим в значительной степени за-

висит от таких факторов, как половодья и паводки впадающих в нее рек (Авача и Паратунка), приливы–отливы, антропогенное воздействие и т.д. Авачинская бухта является своеобразным приемником природного происхождения для сельскохозяйственных, хозяйственно-бытовых и промышленных сточных вод г. Петропавловска-Камчатского и других населенных пунктов, расположенных на его берегах и в бассейнах впадающих в нее рек.

*Вторым источником биогенных элементов* являются поверхностные и грунтовые воды, формирующиеся на о. Старичков. Воды двух ручьев, отобранных на острове Старичков, имели желтовато-коричневую окраску, специфический вкус и характерный запах. Формирование химического состава этих ручьев происходит при взаимодействии атмосферных осадков с почвами острова. Ураганные концентрации биогенных элементов (см. табл. 11) обусловлены постоянным депонированием в почвы острова продуктов жизнедеятельности морских колониальных птиц и их дальнейшим выщелачиванием из почвенных горизонтов в условиях гумидного климата. Разгрузка опробованных ручьев в небольших бухточках о. Старичков формирует высокие концентрации биогенных элементов вблизи берега, что существенным образом влияет и на фитомассу макрофитов в литоральной зоне, значительно стимулируя её прирост (Селиванова, Жигадлова, 2009).

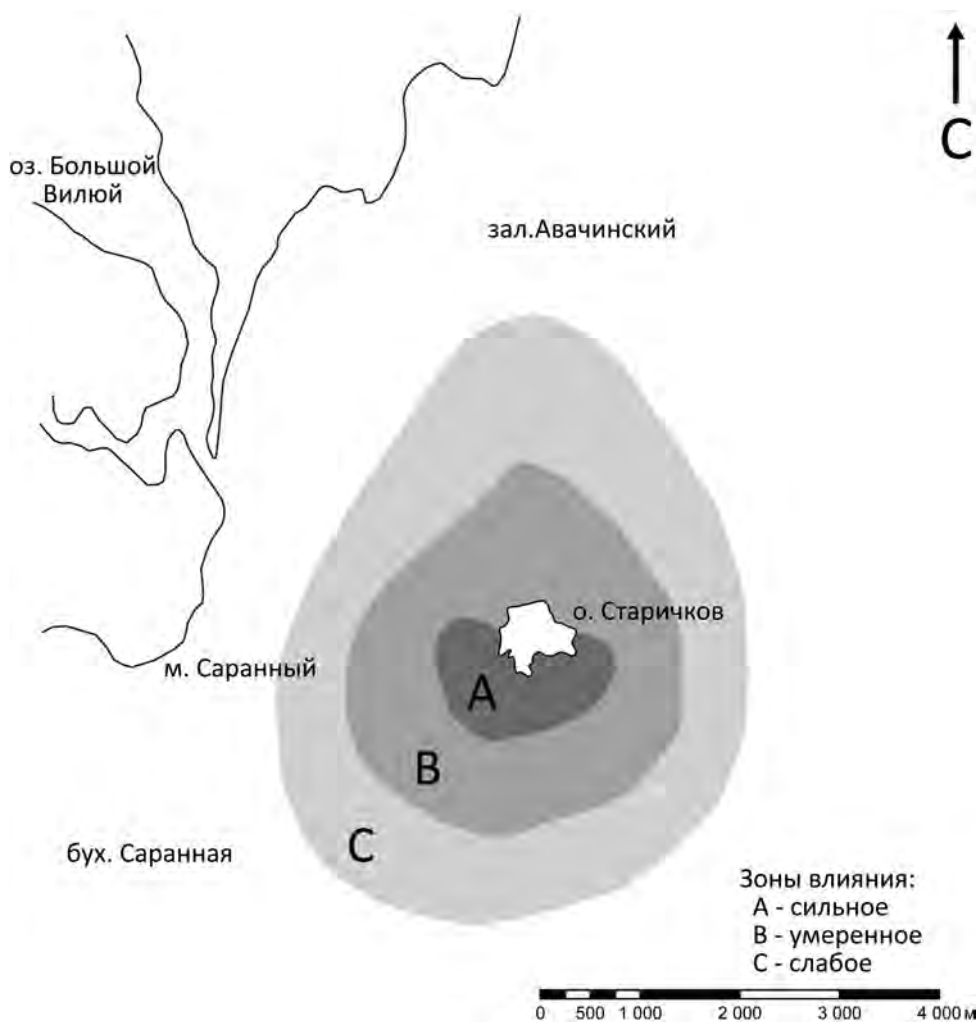
Примечательно, что воды ручьев, стекающих с о. Старичков, содержат довольно большое количество растворенного кремния. Однако концентрация этого элемента вблизи зон смешения вод ручьев с морской водой невысока. Одним из объяснений этого может быть переход кремния во взвесь при нарастании ионной силы раствора в морской воде, однако это предположение требует уточнения.

*Третьим источником биогенных элементов* является прямое поступление продуктов жизнедеятельности морских колониальных птиц в поверхностные воды рассматриваемой акватории. Особенности физиологии морских колониальных птиц приводят к тому, что в воды вокруг о. Старичков ежегодно попадает существенное количество переваренной пищи, из которой в морскую воду легко переходят водорастворимые соединения биогенных химических элементов. Несмотря на то что вдоль побережья с севера на юг движется Камчатское течение, его скорости (0,2–0,4 м/с) недостаточно, чтобы препятствовать накоплению биогенных химических элементов в поверхностных водах акватории и их вовлечению в пищевую цепочку фитопланктон–зоопланктон–ихтиопланктон. За счет прямого поступления биогенных химических элементов с продуктами жизнедеятельности морских колониальных птиц поддерживается повышенная биопродуктивность вод в акватории о. Старичков (Фазлуллин и др., 2008 б).

Таким образом, вокруг о. Старичков довольно четко выявляется биогеохимическое поле, связанное с влиянием крупного скопления морских колониальных птиц. Размеры и структуру этой зоны влияния определить достаточно сложно из-за динамичности населения птиц, гидродинамической обстановки, особенностей перехода метаболитов птиц в водорастворимые биогенные элементы и пр., однако в первом приближении она, вероятно, соотносится со схемой плотности населения морских птиц в акватории, прилегающей к о. Старичков, составленной Е.Г.

Лобковым (2009) (рис. 8). В подзоне наиболее сильного влияния (А) стабильно наблюдается самая высокая плотность размещения птиц на воде (до 15 тыс. и более особей/км<sup>2</sup>), поступление максимального количества биогенных элементов в морскую воду. Площадь этой подзоны составляет 1,5–1,8 км<sup>2</sup>. Локализована она к югу, юго-западу и юго-востоку от острова, что объясняется, вероятно, Восточно-Камчатским течением, следующим с севера на юг.

Подзона умеренного влияния (В) характеризуется плотностью размещения птиц на воде от 100 до 1 тыс. особей/км<sup>2</sup>, удалена она от острова на расстояние до 2–3 км и имеет площадь около 6 км<sup>2</sup>. В этой подзоне наблюдается закономерное уменьшение концентрации биогенов (см. табл. 10).



**Рис. 8.** Зона влияния птичьего базара о. Старичков на прилегающую акваторию (Лобков, 2009).



Третья подзона (С) является переходной к фоновым показателям размещения морских птиц в южной части Авачинского залива и концентрации биогенных элементов. Плотность размещения птиц здесь составляет от 30 до 100 особей/км<sup>2</sup>, удаленность от острова – более 3 км, площадь – более 8 км<sup>2</sup>. В целом площадь зоны биогеохимического влияния птичьего базара о. Старичков на прилегающую акваторию превышает площадь острова примерно в 20 раз.

Более сложным представляется установление влияния колонии птиц на видовое разнообразие и биопродуктивность подводных ландшафтов. Исследования, выполненные в последние годы у берегов острова Старичков сотрудниками Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, позволяют сделать вывод, что прилегающие к острову воды Тихого океана отличаются наибольшим биоразнообразием среди всех обследованных участков тихоокеанского побережья Камчатки от бухты Калыгирь на севере до бухты Асача на юге (Биота..., 2009). На сегодняшний день в прибрежной части острова выявлено очень высокое разнообразие водорослей-макрофитов (Селиванова, Жигадлова, 2009; Ключкова и др., 2009), открыто несколько новых видов актиний, выявлены таксоны более высокого ранга, не известные ранее для Тихого океана (Санамян, Санамян, 2009), обнаружено новое переходное звено в эволюции двух крупных групп голожаберных моллюсков (Мартынов и др., 2009). Однако связывать столь высокое видовое разнообразие и уникальность подводной биоты только с влиянием птичьего базара, очевидно, нельзя, поскольку здесь действует большое количество факторов – географическое положение острова, высокое ландшафтное разнообразие шельфовой части, определяющее разнообразие биотопов и др.

Таким образом, относительно кратковременное, импульсное (преимущественно в гнездовой период), но существующее в течение как минимум нескольких веков воздействие птичьего базара на о. Старичков привело к изменению верхней части литогенной основы, формированию почвенно-растительного комплекса, отличающегося от зонального, к аномальному химическому составу поверхностных и прибрежных вод, изменению биопродуктивности и биоразнообразия и в конечном итоге – к формированию особой орнитогенной геосистемы со специфическим соотношением природных компонентов и связей между ними.

## *Командорский архипелаг*

### **II.3. Остров Топорков**

Низкий и плоский остров Топорков – третий по величине в составе Командорского архипелага, его площадь 0,4 км<sup>2</sup>, средняя высота вершинной поверхности около 9 м. Остров расположен в 4 км к западу от с. Никольское на о. Беринга в бухте Никольский рейд (рис. 9). Географические координаты в центральной части острова – 55°20'55.94 с.ш. и 165°9'34.217 в.д. На острове существует многовековой птичий базар численностью около 100 тыс. морских колониальных птиц, заселяющих весь остров и давших ему название.



Рис. 9. Географическое положение о. Топорков и м. Островной

**Основные особенности природы.** В геологическом отношении о. Топорков представляет базальтовую экструзию неогенового возраста, входящую в состав кольцевой системы экструзий, обрамляющих кальдеру древнего щитового вулкана в районе с. Никольское (наряду с экструзиями мыса Входной риф, Столовыми и Свиными горами и горы Гаванской). На глубине эти геологические образования, вероятно, соединены дайками, которые местами обнажаются на поверхности, и прослежены подводными исследованиями в районе о. Топорков, где они выражены резким уступом с грабеном (Шмидт, 1978). В современном рельефе острова выделяется вершинное «плато» – останец абразионной морской террасы со средней высотой около 9 м, фрагментарно выраженная низкая (2–3 м) морская терраса, валунно-галечниковый пляж и литораль (приливная осушка). Местами хорошо выражен уступ размыва высотой до 7 м (фото 5).

Климатические особенности о. Топорков можно охарактеризовать по данным метеостанции Никольское, расположенной в 4 км на о. Беринга. Климат Коман-

дорских островов формируется под влиянием циркуляционных процессов, развивающихся над Северной Пацификой, и определяется как умеренный океанический со среднегодовой температурой  $+2,3^{\circ}\text{C}$  и годовым количеством осадков около 675 мм. Годовая амплитуда температуры воздуха не превышает  $15^{\circ}$ . Вследствие специфики географического положения (на траектории перемещения всех основных циклонов) Командоры отличаются дискомфортной погодой в течение большей части года: сильные, часто ураганные ветры, очень высокая влажность воздуха, обильные и затяжные осадки, частые туманы, малая продолжительность солнечного сияния.

*Зимний сезон* длится с конца ноября до первой декады апреля. В это время года преобладает циклонический тип погоды с высокой повторяемостью пасмурного неба. Среднемесячная температура самого холодного месяца – февраля – составляет  $-3,7^{\circ}\text{C}$ . Зимой выпадает значительная часть годовой суммы осадков, причем в смешанном виде (снег и дождь). В зимний сезон на самом о. Топорков, покрытом снегом, птиц обычно нет, однако на литорали и в прилегающей акватории кормится серокрылая чайка, зимующая на Командорах. Ледяной покров у побережья обычно не образуется, однако изредка случается, что лед заполняет всю бухту Никольский рейд, и от с. Никольское до о. Топорков можно добраться пешком по льду. Последний раз такое случалось в марте 1955 г. (Мараков, 1972). В конце зимнего сезона (во второй половине марта) к зимующей здесь серокрылой чайке начинают добавляться другие обитатели птичьих базаров: сначала появляются бакланы, затем – говорушки, чистики и др.

*Весенний сезон* продолжается с середины апреля до конца июня. Весна затяжная, прохладная, нарастание температуры идет очень медленно. Переход среднесуточной температуры к положительным значениям происходит в конце апреля, в мае температура составляет  $+2,2^{\circ}\text{C}$ , в июне  $+5,3^{\circ}$ . Весной уменьшается облачность, увеличивается число часов солнечного сияния, отмечаются минимальные месячные суммы осадков (35–40 мм). После 15 апреля на остров начинают прилетать его основные обитатели – топорки, а также белобрюшки, сизая и северная качурки. Конец мая – начало июня – разгар кладки яиц у топорков. В гнездах краснойлицего баклана в это время уже появляются птенцы (Мараков, 1972).

*Летний сезон* продолжается на Командорах около двух месяцев (июль–август). Для этого времени года характерно преобладание облачной погоды с частыми туманами. Повторяемость пасмурного неба с низкостроистой облачностью составляет около 90%. Средняя температура в самом теплом месяце – августе, составляет  $+10,6^{\circ}\text{C}$ . В конце июня – начале июля заканчивается кладка яиц у всех морских колониальных птиц, и к концу июля повсюду на острове пищат птенцы.

*Осенний сезон* длится на острове с сентября до середины ноября. В начале осени уменьшается облачность и число туманов, но сумма осадков увеличивается (месячная сумма осадков в октябре–ноябре превышает 80 мм). Температура воздуха в середине октября составляет около  $+5^{\circ}$ , переход к отрицательным значениям происходит в середине ноября. В начале сентября наблюдается спуск на воду птенцов кайр и топорков, и к концу сентября птичий базар на острове пустеет.

Из-за небольших размеров и плоского рельефа поверхностных водотоков на острове нет. Только на склоне южной экспозиции от вершинного «плато» к пляжу имеется небольшой эрозионный врез с временным ручейком шириной и глубиной в несколько сантиметров, из которого были отобраны тонкодисперсные донные осадки для химического анализа. Результаты элементного анализа по Дюма (DU-MAS) на Elementar Vario ELIII показали, что в донных осадках содержится 1,13% азота, 8,56% углерода, 0,32% серы и 1,57% водорода.

Для острова характерна достаточно бедная и однообразная орнитогенно-трансформированная растительность. Всего в списке флоры о. Топорков отмечено 34 вида сосудистых растений, относящихся к 28 родам и 13 семействам (Мочалова, 2001). На вершинном «плато» доминируют мятлик Татеваки (*Poa tatewakiana*) и борщевик шерстистый, а на относительно менее нарушенных участках кроме них обычны колосняк мягкий, дудник Гмелина и осока скрытоплодная (*Carex cryptocarpa*), причем осока и злаки формируют куртины и кочки. Во втором ярусе крупнотравья нередки лютик ползучий (*Ranunculus repens*), мятлик однолетний (*Poa annua*), монция ключевая (*Montia fontana*) и сердечник зонтичный (*Cardamine umbellata*). Общее проективное покрытие составляет в среднем от 50 до 90%. На наиболее вытопанных птицами участках плоскостных колоний чаек и топорков проективное покрытие растительности не превышает 30%, преобладают монодоминантные заросли мятлика Татеваки с куртинами низкорослого борщевика. Во флоре о. Топорков отмечены также три заносных вида – звездчатка средняя (*Stellaria media*), щавель курчавый (*Rumex crispus*) и лепидотека душистая (*Lepidotheca suaveolens*) (Мочалова, 2001).

В почвенном покрове о. Топорков, несмотря на небольшую площадь, распространены несколько видов почв. Основными составляющими почвенного покрова являются сухоторфяно-литоземы, сухоторфяные почвы и сухоторфяные подбуры, подчиненное значение имеют торфянисто-перегнойно-глеевые почвы.

*Подбуры сухоторфяные* занимают большую часть вершинной платообразной поверхности острова и формируются под крупнотравными и колосняковыми лугами. Подбуры отличаются наличием сухоторфяного горизонта мощностью около 15 см, а также довольно мощным иллювиальным горизонтом, переходящим в почвообразующую породу легкого механического состава.

*Сухоторфяные почвы* формируются под мятликовыми кочкарными лугами на морских террасах разных уровней. Для почвенного профиля характерен достаточно мощный сухоторфяный горизонт, постепенно переходящий в древесно-обломочную почвообразующую породу. В местах сильного орнитогенного пресса мощность органогенного горизонта снижается до 30 см и менее, что обуславливает формирование там *сухоторфяно-литоземов*.

Небольшую площадь на вершинном «плато» занимают *торфяно-перегнойно-глеевые* почвы, приуроченные к осоковому растительному сообществу. Почвенный профиль отличается наличием мощного органогенного торфянисто-перегнойного горизонта, постепенно переходящего в оглеенную суглинистую почвообразующую породу, залегающую на монолитной базальтовой плите.

**Население птиц.** Остров выделяется очень высокой плотностью населения птиц: на небольшой площади здесь гнездится более 97 тыс. морских колониальных птиц, среди которых абсолютно преобладают топорки (*Lunda cirrhata*) (около 90 тыс. особей), давшие название острову. Также довольно велика (примерно 5,6 тыс. особей) численность серокрылых чаек *Larus glaucescens* (Артюхин, Зеленская, 2007). При этом в течение второй половины XX в. численность топорков колебалась в очень широких пределах (от 20 тыс. до 200 тыс. особей), а чаек – от 8 тыс. до 50–80 особей (Артюхин, 1989, 1999). Столь большие колебания численности птиц, вероятно, в большей степени связаны не с межгодовой и внутривековой изменчивостью, а разными методами учетов, используемых в разные годы. Птицы заселяют практически весь остров, за исключением нижней части приливной осушки, которая используется в основном как кормовой биотоп и место отдыха в период отлива. Колония на острове существует в течение как минимум нескольких веков (Мочалова и др., 2006). Данные о численности и составе населения морских колониальных птиц представлены в табл. 12.

Таблица 12

**Численность морских колониальных птиц, гнездящихся на о. Топорков (в особях)**

Вид птиц	Годы учетов	
	конец 1980-начало 1990 гг.	1999–2000
Северная качурка	>200	1000
Сизая качурка	>20	
Берингов баклан	270	606
Краснолицый баклан	92	
Тихоокеанская чайка	2	
Серокрылая чайка	8000	4300
Моевка обыкновенная	288	228
Красноногая говорушка	58	
Тихоокеанский чистик	700	112
Конюга-крошка	70	19
Белобрюшка	120	
Топорок	90000	>60000
Всего	>99820	>66265

Источники: учеты в конце 1980-х – начале 1990-х годов – Ю.Б. Артюхин (1999); учеты 1999–2000 гг. – Л.А. Зеленская (2001 а)

### Ландшафтная структура острова и связь ее с населением птиц

В ландшафтном отношении о. Топорков представляет группу урочищ, состоящую из морских террас двух уровней, пляжа и обширного бенча (рис. 10, табл. 13).

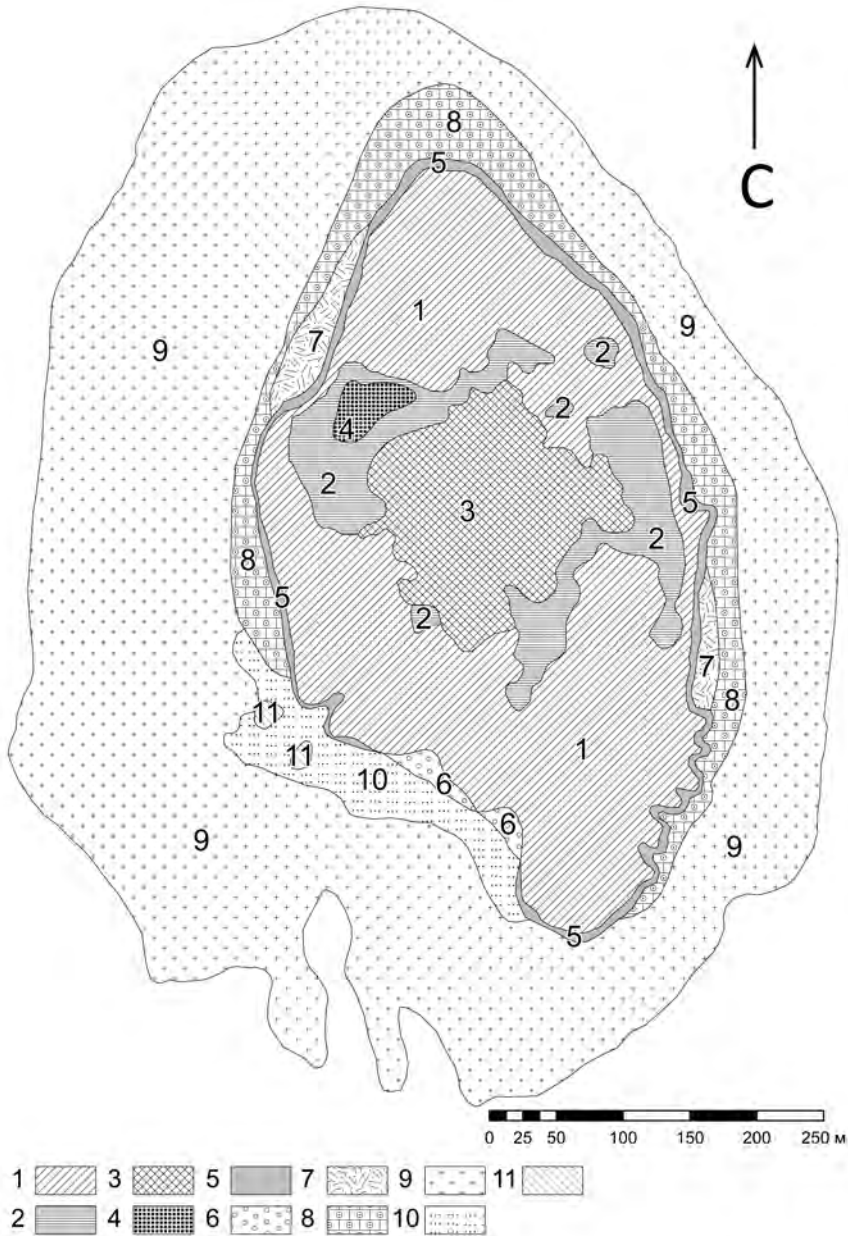
Около 90% субаэральной части острова занимает фрагмент морской террасы (8–10 м) с базальтовым цоколем, перекрытым маломощным слоем морских отложений. Образование морских террас этого уровня на Командорских островах, вероятно, происходило в атлантическое время (Эрлих, Мелекесцев, 1974). Основная поверхность террасы субгоризонтальная, иногда прослеживается небольшой уклон (до 1–2°) в северо-западном направлении. Основными факторами ландшафтной дифференциации на основной поверхности выступают механический состав почвообразующих пород, фитоценоотические взаимоотношения между разными видами растений, а также орнитогенный пресс.

Ландшафтный рисунок подурочища вершинной поверхности имеет квазиконцентрический характер (см. рис. 10). В центральной части обособлена фация колоснякового луга с участием крупнотравья (выдел 3 на ландшафтной карте). В растительном сообществе доминирует колосняк, с кочкарной формой роста, проективное покрытие его составляет около 70%, высота 1,5 м. Кочки колосняка имеют форму, близкую к цилиндрической. Нередок также дудник Гмелина (покрытие около 10–20%, высота 0,5–1,0 м) и/или борщевик шерстистый. Между кочками в своеобразных проходах из утрамбованной птицами почвы (изредка также на боковинах разрушающихся кочек) растут мелкие угнетенные дудник и борщевик, а также мятлик Татевеки, сердечник зонтичный, клайтония сибирская (*Claytonia sibirica*), образующие второй ярус травостоя.

Под этой растительностью формируются сухоторфяные подбуры, характеризующиеся наличием в верхней части сухоторфяного горизонта мощностью около 10 см, сменяющегося затем грубогумусовым горизонтом  $A_1$ . Ниже сформирован переходный горизонт  $A_1B_n$  серовато-коричневого цвета с непрочно-комковатой структурой и легкосуглинистым механическим составом, который сменяется иллювиальным горизонтом  $B_n$  серо-буроватого цвета и среднесуглинистого механического состава. Для этого горизонта характерна более высокая плотность и включения небольшого количества щебнистого материала базальтов, покрытых пленкой рыжевато-коричневого цвета, что является одним из признаков альфегумусового процесса. За ним следует переходный к почвообразующей породе горизонт коричнево-бурого цвета (иногда с охристым оттенком), который довольно резко переходит в супесчаный материал, сменяющийся элювием базальтов.

Для сухоторфяных подбуров характерно довольно высокое содержание Fe и Al (табл. 14; расположение почвенных разрезов, представленных в таблице, отражено на рис. 11). В распределении по почвенному профилю Fe и Al наблюдается резкий скачок увеличения значений при переходе от сухоторфяного горизонта к нижележащему, максимального значения содержание этих элементов достигает в горизонте В. Это связано с разрушением базальтовой породы и аккумуляцией про-





**Рис. 10.** Ландшафтная карта-схема о. Топорков (при составлении карты использованы материалы Ю.Б. Артюхина)  
1–11 – см. табл. 13

Таблица 13

## Легенда к ландшафтной карте-схеме о. Топорков

Типы и семейства	Население птиц	Роды				супераквальные субаквальные		
		автономные		трансэловивальные		пляжи	приподнятый бенч	
		вершинное «плато»	низкая морская терраса	береговые обрывы	склоны крутые			кекуры
	мятликовые кочкарники	топорки	1	7				
	крупнотравные луга	чайки	2					
	колосняковые кочкарники	чайки	3					
	осоковые кочкарники	чайки	4					
	фрагменты мятликовых, колосняковых кочкарников	бакланы, моевки, белоорюшки, топорки, чистики			5			
	крупнотравные, колосняковые, мятликовые	чайки, топорки				6		
Луговые	фрагменты колосняковых кочкарников	бакланы, моевки					11	
	колосняковые и крупнотравные	чайки						8
Литоральные	фрагменты колосняковых и крестовниковых лугов	чайки, чистики						10
	водоросли (ламинарии, фукусы в литоральных ваннах)	чайки						9

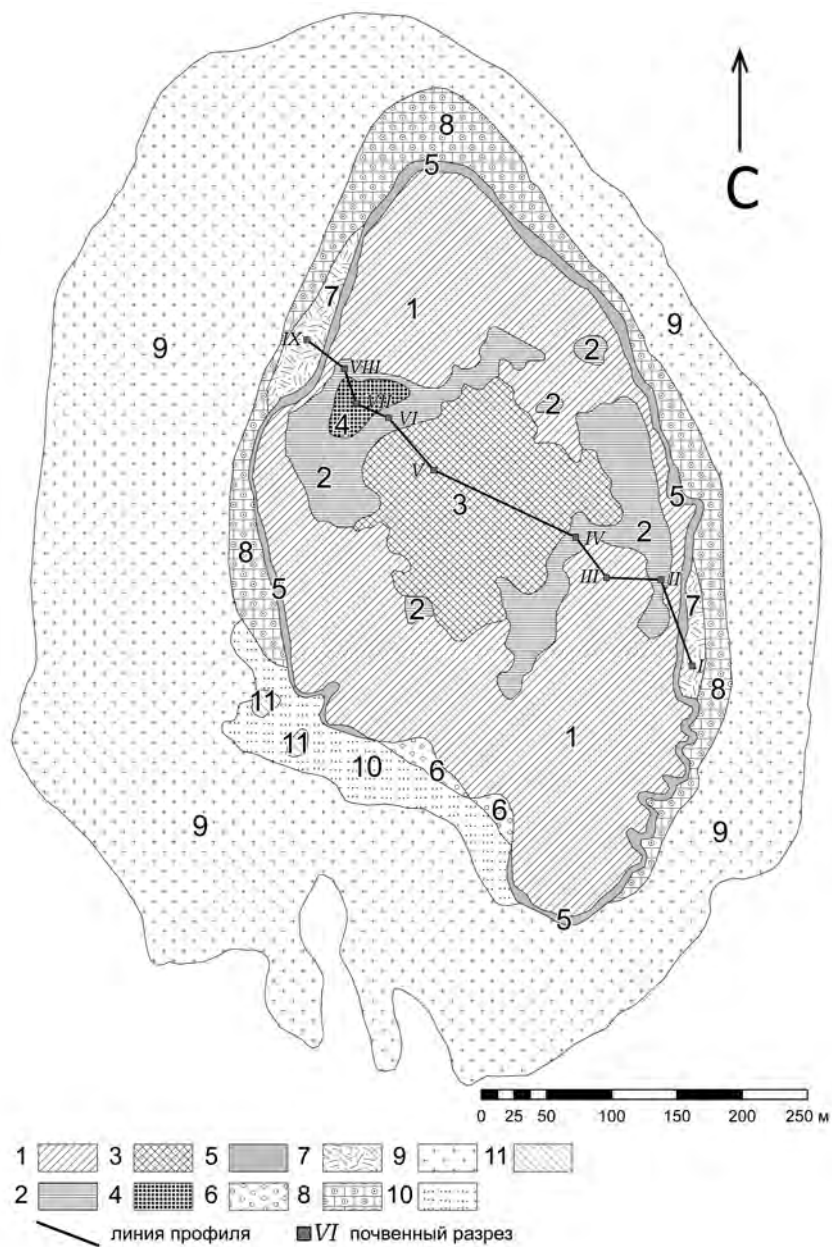
**Таблица 14**  
**Валовое содержание оксидов в подбурах сухоторфяных (в % на прокаленную навеску)**

№№ почвенных разрезов	Горизонт	Глубина, см	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	CaO	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	SiO <sub>2</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	MgO	MnO
4	A <sub>of</sub>	0-15	3,652	1,396	3,665	61,052	1,078	0,688	0,619	0,013
	A <sub>uf</sub>	15-33	6,696	1,147	7,263	62,108	2,978	0,871	0,741	0,020
	A <sub>uf</sub> B <sub>h</sub>	33-43	6,732	1,059	7,756	62,995	3,041	0,923	0,731	0,020
	B <sub>h</sub>	43-59	6,846	1,072	8,502	63,876	3,036	0,784	0,758	0,021
5	A <sub>of</sub>	0-10	3,804	1,243	3,671	62,866	1,433	0,755	0,552	0,017
	A <sub>uf</sub>	10-22	5,166	1,157	6,424	63,201	2,732	0,878	0,689	0,018
	A <sub>uf</sub> B <sub>h</sub>	22-33	5,464	1,172	7,400	64,152	3,028	0,870	0,699	0,019
	B <sub>h</sub> FeAl	33-49	7,800	1,270	12,25	61,944	4,065	0,928	0,955	0,026
6	A <sub>of</sub>	0-13	3,297	2,413	2,307	58,353	1,446	0,302	0,707	0,008
	A <sub>uf</sub>	13-30	4,695	1,293	8,469	64,455	4,058	0,854	0,708	0,017
	A <sub>uf</sub> B <sub>h</sub>	30-46	4,990	1,347	10,065	65,822	4,232	0,908	0,738	0,023
	B <sub>h</sub> FeAl	46-70	5,055	1,147	9,582	67,654	3,360	0,820	0,690	0,019

дуктов разрушения в нижней части профиля, а также с тем обстоятельством, что большая часть попадающих с опадом и от других источников соединений Fe и Al связывается образующимися в процессе разложения органическими кислотами и переносится вниз, не накапливаясь в верхних горизонтах. Для всего почвенного профиля характерна сильноокислая реакция почвенного раствора, достигающая максимальных значений в нижнем горизонте (описания почв и аналитические работы по о. Топорков выполнены А.Ю. Тришиным в рамках курсовой работы; научный руководитель – проф. М.И. Герасимова).

Колосняковые луга с крупнотравьем на вершинной поверхности острова заселяет в основном серокрылая чайка с высокой плотностью гнездования, единично встречаются гнезда топорков.

Фации с колосняковыми лугами почти со всех сторон окружают полидоминантные крупнотравные луга высотой около 1,5 м и проективным покрытием 90–100% (контур 2 на ландшафтной карте). В составе фитоценозов здесь содоминируют борщевик шерстистый и дудник Гмелина. Проективное покрытие борщевика составляет 40–50%, его высота – 1,5 м, дудник обычно более низкий (1,0–1,2 м) и сильно ветвистый, его покрытие составляет 20–40%. До 10% площади фитоценоза занимают гирчовник китайский (*Conioselinum chinense*) (преобладают низкорослые не цветущие растения) и щавель курчавый. Во втором ярусе крупнотравья (с общим проективным покрытием 20–30%) растут клайтония сибирская, сердечник зонтичный, монция ключевая и некоторые другие.



**Рис. 11.** Места заложения почвенных разрезов на о. Топорков.  
1–11 – см. табл. 13

Под крупнотравными лугами формируются сухоторфяные подбуры, в общих чертах аналогичные описанным ранее как по морфологическим признакам, так и химическим свойствам (см. табл. 14).

Крупнотравные луга на основной поверхности высокой морской террасы – ПТК, наименее заселенный птицами. Гнезда серокрылой чайки и норы топорков редко встречаются в основном по периферии ландшафтного выдела, единично – в центральной части.

Внутри одного из контуров с крупнотравьем обособлена уникальная для о. Топорков фация с осоковым лугом и сырым гигротопом (выдел 4). В рельефе данная фация как понижение на местности практически не выделяется, возможно, ее локализация связана с более тяжелым (среднесуглинистым) составом почвообразующих пород или другими факторами. В составе фитоценоза доминирует мощная (высотой более 1 м) осока скрытоплодная (проективное покрытие 40–70%), растущая в форме крупных рыхлых кочек с большим количеством очеса. Среди осоки произрастают дудник и щавель курчавый, высотой 1,0–1,2 м и проективным покрытием 20–40%. Спорадично встречается борщевик шерстистый, пятнами растут мятлики Татевачки и вейник Лангсдорфа высотой около 0,5 м. Характерная особенность этого фитоценоза – хорошо развитый по сравнению с другими островными сообществами второй ярус с проективным покрытием 20–30%, состоящий из клатонии сибирской, монции ключевой, сердечника зонтичного, звездчатки средней.

Под этой растительностью формируются торфяно-перегнойно-глеевые почвы с системой горизонтов  $A_T$ - $A_n$ -G, характеризующиеся наличием довольно мощного органогенного горизонта, состоящего из растительных остатков (преимущественно осоки) в разной степени разложения. Верхняя часть почвенного профиля менее влажная и содержит органическое вещество в более слабой степени разложения, ниже прослеживается более влажный горизонт с сильно разложившимися растительными остатками, постепенно переходящий в оглеенную среднесуглинистую почвообразующую породу, которая на глубине 55 см сменяется монолитной базальтовой плитой. Химические свойства почв представлены в табл. 15.

Обращает на себя внимание высокое содержание Fe и Al, при этом их распределение по почвенным профилям отличается от сухоторфяных почв и подбуров: максимум накопления Fe отмечается в средней части профиля, а наименьшее содержание в горизонте G. Для Al наибольшая концентрация отмечена в горизонте G. По всей видимости, такое распределение связано с поступлением этих элементов из материнской базальтовой породы и условиями миграции в почвенном профиле. Для торфянисто-перегнойно-глеевых почв также характерна наименее кислая среда

Таблица 15

**Валовое содержание оксидов в торфяно-перегнойно-глеевых почвах  
(% на прокаленную навеску)**

Разрез	Горизонт	Глубина, см	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	CaO	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	SiO <sub>2</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	MgO	MnO
7	A <sub>T</sub>	10	6,069	4,798	2,947	51,940	2,862	0,285	1,341	0,005
	A <sub>n</sub>	28	9,555	1,254	7,664	55,406	6,328	0,692	0,938	0,011
	G	47	4,454	1,580	9,714	66,647	3,650	0,982	0,763	0,023



среди всех почв на о. Топорков (значения рН колеблются от 4,4 до 5,0). В осоковнике встречаются гнезда серокрылой чайки со средней плотностью гнездования.

Более половины площади подурочища вершинной поверхности занимают мятликовые кочкарники (контур 1). Фитоценозы в этом ПТК представляют мозаику из монодоминантных зарослей мятлика Татеваки и пятен голого грунта, среди которых спорадически «разбросаны» участки, где вместе с мятликом растут отдельные экземпляры низкорослых зонтичных (борщевик шерстистый, дудник Гмелина, гирчевник китайский, а также мятлик однолетний, сердечник зонтичный). В составе фитоценозов абсолютно преобладает мятлик Татеваки, растущий в виде кочек, высотой от 0,3 м до 0,7 м. Проективное покрытие мятликом от 40 до 80%, покрытие другими видами не превышает 10%. Этот вид ПТК выделяется очень высокой плотностью гнездования топорков – примерно одно гнездо на 1 м<sup>2</sup>. На участках с наиболее высокой плотностью гнездования наблюдаются разреженные сообщества мятлика кочкарной формы высотой около 0,3–0,5 м и проективным покрытием от 10 до 30% (фото 6).

Под мятликовыми кочкарниками формируются сухоторфяные почвы и сухоторфяно-литоземы, характеризующиеся наличием сухоторфяного горизонта различной мощности, состоящего из растительных остатков, степень разложения которых увеличивается вниз по профилю, что позволяет выделить несколько подгоризонтов. Органогенный горизонт насыщен корнями растений, пронизывающими его вплоть до материнской плотной базальтовой породы. Характерна довольно высокая степень разложения органического вещества, а также насыщенность всего почвенного профиля каменистыми включениями – от единичных включений в верхней части органогенного горизонта до очень большого количества включений в нижней части профиля.

Из химических особенностей почв необходимо отметить высокое содержание всех основных микроэлементов, за исключением Si, что, вероятно, отражает влияние почвообразующих пород – базальтов. Почвы также богаты Fe и Al с увеличением их содержания вниз по почвенному профилю. Для всего почвенного профиля характерна сильноокислая реакция со значениями рН 3,4–3,6 (табл. 16).

Субгоризонтальная вершинная поверхность о. Топорков почти со всех сторон окружена береговыми уступами высотой обычно до 5–6 м (выдел 5). Иногда они представляют почти отвесные каменистые обрывы, иногда крутизна склонов уменьшается до 35–45°. Растительный покров не сомкнут, встречаются фрагменты колосняковых и мятликовых кочкарных лугов, отдельные экземпляры или группы растений: камнеломка прицветниковая (*Saxifraga bracteata*), лапчатка мохнатая и побегоносная (*Potentilla villosa*, *P. stolonifera*), ложечница лекарственная, лигустик шотландский, мятлик Татеваки и др., под которыми формируются маломощные сухоторфяно-литоземы.

Этот вид ПТК отличается высоким разнообразием и плотностью птиц. На полках скалистых обрывов гнездятся обыкновенная моевка и говорушки, берингов баклан (последний иногда строит гнезда и на крутых задернованных склонах). В расщелинах скал гнездятся тихоокеанские чистики. На крутых задернованных склонах роют норы топорки, в их старых заброшенных норах гнездятся белобрюшки.



Таблица 16

**Валовое содержание оксидов в сухоторфяных почвах  
(в % на прокаленную навеску)**

Разрез	Горизонт	Глубина, см	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	CaO	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	SiO <sub>2</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	MgO	MnO
1	T <sub>1</sub>	0-3	1,113	8,716	1,285	47,689	1,330	0,451	1,276	0,019
	T <sub>1</sub> D	3-24	1,453	10,843	1,560	43,623	0,965	0,394	1,620	0,041
2	A <sub>0</sub>	0-3	5,246	1,747	5,103	63,350	2,530	1,285	0,801	0,021
	T <sub>1</sub>	3-20	5,355	1,206	5,037	63,053	2,188	0,929	0,680	0,019
	T <sub>2</sub>	20-30	5,269	1,331	4,966	62,692	1,923	0,916	0,705	0,019
	T <sub>3</sub>	30-38	5,604	1,399	6,003	62,574	2,253	0,988	0,762	0,023
	TD	38-43	6,083	1,327	6,280	62,291	2,470	0,944	0,758	0,020
	A <sub>0</sub>	0-5	4,401	1,462	4,008	63,636	2,358	1,016	0,609	0,014
3	T <sub>1</sub>	5-31	4,479	1,578	4,273	63,791	2,146	0,907	0,704	0,016
	T <sub>2</sub>	31-46	4,951	1,324	4,498	62,877	2,583	0,882	0,654	0,014
	8	TJ	0-3	5,788	1,348	5,796	63,342	2,254	1,057	0,743
	TJC	3-26	5,905	1,250	6,153	62,396	2,580	1,061	0,730	0,022
9	TJC	0-26	1,655	3,262	2,122	58,387	2,163	0,557	0,674	0,021

Береговые уступы со стороны моря почти по всему периметру острова окружает валунно-галечниковый пляж с заполнителем из ракушечника (выдел 8), переходящий затем в приподнятый бенч в приливно-отливной зоне. Весь пляж неполного профиля, на его поверхности встречаются штормовые валы высотой до 1 м, скопления валунов диаметром до 1 м, единичный плавник. В тыловой части пляжей фрагментарно распространены крупнотравные и крупнотравно-колосняковые луга из вейника Лангсдорфа, колосняка мягкого, дудника Гмелина, борщевика шерстистого, изредка встречаются рябчик камчатский (*Fritillaria camschatcensis*) и борец крупный (*Aconitum maximum*). Под этой растительностью формируются слабообразованные дерновые приморские почвы с системой горизонтов A<sub>1</sub>-A<sub>1</sub>C-C. Этот вид ПТК используется для гнездования обоими видами чаек – серокрылой и тихоокеанской, с высокой плотностью гнездования (от 1 до 2 гнезд/м<sup>2</sup>).

Береговые уступы и пляжи, окружающие почти весь остров, прерываются в юго-западной части, где структура береговой зоны имеет иной характер (см. рис. 10). Вершинное «плато» спускается здесь к морю склонами крутизной от 5° до 20°, образующими своеобразный амфитеатр (выдел 6). Склоны заняты крупнотравными (борщевик, дудник) и колосняковыми кочкарными лугами, под которыми формируются сухоторфяные почвы. Население птиц представлено серокрылой чайкой и топорком с высокой плотностью гнездования.

Со стороны моря к южным склонам причленены ПТК маршей (выдел 10), отличающиеся от узкого валунно-галечникового пляжа, окаймляющего всю остальную часть острова. Поверхность маршей сложена крупной и средней галькой с отдельными крупными валунами, встречаются выходы коренных пород высотой до 2 м.

Растительный покров представлен колосняковыми и разнотравно-колосняковыми лугами с участием вейника Лангсдорфа и приморским разнотравьем: крестовник ложноарниковый (*Senecio pseudoarnica*), лигустикум шотландский, гирчевник китайский, дудник Гмелина и др. Этот вид ПТК отличается очень высокой плотностью гнездования серокрылой чайки (плотность гнездования достигает 2 гнезд/м<sup>2</sup>). Иногда расстояние между гнездами может составлять всего 1 м, если гнездящихся птиц разделяет камень и между ними нет постоянного визуального контакта. В полостях между камнями здесь также гнездятся топорки и тихоокеанские чистики.

С северо-западной и юго-восточной стороны к основному островному массиву причленены две морские террасы низкого уровня (2–3 м) (выдел 7), образование которых, вероятно, происходило в субатлантическом периоде 1,5–2 тыс. лет назад (Эрлих, Мелекесцев, 1974; Разжигаева и др., 1997). Основные поверхности террас субгоризонтальные, сложенные маломощными супесчано-галечниковыми отложениями, перекрывающими базальтовый цоколь. Фациальная структура монодоминантная, более 90% площади занимают мятликовые кочкарники, сходные с теми, которые формируются на основной поверхности высокой морской террасы. Основные отличия – меньшая высота растений и меньшая степень проективного покрытия. Это связано с более высоким уровнем орнитогенного пресса: плотность гнездования топорков здесь максимальная на острове (более одной жилой норы на 1 м<sup>2</sup>). Также в этом виде ПТК гнездятся чайки, однако плотность гнездования невысока (1 гнездо на 20–30 м<sup>2</sup>). Под мятликовыми сообществами сформированы сухоторфяные почвы, отличающиеся маломощным профилем и сильной каменистостью. Особенно это выражено на северо-западной террасе, где мощность сухоторфяного горизонта очень мала (см. табл. 16). Химические свойства почв в целом близки к аналогичным сухоторфяным почвам морской террасы верхнего уровня.

При переходе от субгоризонтальной поверхности низких террас к пляжу и/или бенчу обычно выражены склоны крутизной до 15–20°, занятые крупнотравными лугами в основном из борщевика. Под ними формируются слаборазвитые почвы с очень маломощным сухоторфяным горизонтом (3–5 см), который уже на небольшой глубине замещается галькой и гравием. Помимо морфологических особенностей почвенного профиля эти почвы отличаются от типичных сухоторфяных почв на основной поверхности террас заметно меньшим содержанием Fe и Al и в то же время обогащенностью Са.

Островной массив со всех сторон окружен приподнятым бенчем в приливно-отливной зоне. По занимаемой площади литораль почти равна всей остальной площади острова (выдел 9). Поверхность бенча представлена в основном базальтовой отмосткой с отдельными крупными валунами (последние – преимущественно в переходной части к пляжу), выступами базальтового ложа высотой до 1,5 м, многочисленными литоральными ваннами. На поверхности бенча часто встречаются скопления водорослей (преимущественно фукус исчезающий) и брюхоногие моллюски литорины. Этот вид ПТК используется птицами в основном как кормовой биотоп и место отдыха, кое-где на выступах скального основания, не заливаемых волнами, гнездится серокрылая чайка.

В литоральной зоне выделяется несколько кекуров (выдел 11), представляющих собой базальтовые останцы высотой от 3–4 м до 7–8 м. Почвенно-растительный покров на кекурах сформирован фрагментарно, встречаются отдельные растения или небольшие группы колосняковых лугов и других приморских видов-орнитофилов. Кекуры из всех ПТК выделяются наиболее высокой плотностью гнездования морских птиц. На небольших кекурах всю их поверхность с очень высокой плотностью занимают гнезда бакланов обоих видов. Расстояние между гнездами иногда составляет менее 1 м. Здесь же рядом с бакланами иногда встречаются относительно немногочисленные гнезда серокрылых чаек. На вертикальных стенках более высоких кекуров строят гнезда оба вида моевок – обыкновенная и красноногая.

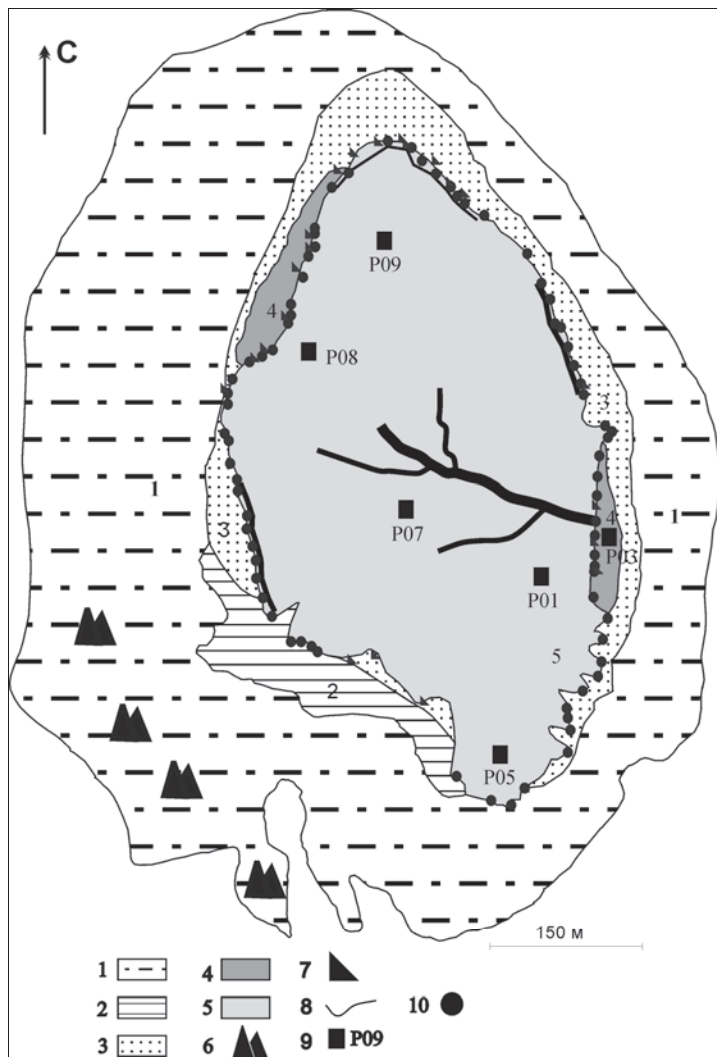
### Влияние птиц на природные компоненты и островную геосистему

**Орнитогенный микрорельеф.** Крупное многовековое скопление морских колониальных птиц на небольшом острове выступает мощным рельефообразующим агентом, создающим различные формы орнитогенного микрорельефа. В ходе исследований выявлено несколько типов и разновидностей форм и групп форм микрорельефа, связанных с жизнедеятельностью птиц: кочки, норы, тропы, гнездовые и «взлетные» площадки, присады, «клубы» и «лифты». Большая часть их отражена на карте рельефа острова (рис. 12).

Кочки – самые распространенные по частоте встречаемости и по площади формы микрорельефа, в образовании которых птицы играют ведущую роль. Кочки на о. Топорков образованы в основном злаками – мятликом Татеваки и колосняком мягким, реже – осокой скрытоплодной. Все изученные кочки не имеют минерального ядра и состоят из корней, стеблей и листьев злаков в разной степени разложения. Нижние части кочек образованы отмершими (частично или полностью) плотно переплетенными стеблями и побегами, которые густо пронизаны корнями, а верхняя часть состоит из плотно расположенных и переплетенных между собой узлов кущения и сильно укороченных междоузлий.

Для картографирования данных форм был использован метод пробных площадок (рис. 13). Площадки размером 5×5 м закладывались в различных ландшафтных выделах, расположение фиксировалось GPS. На каждой площадке определялось количество кочек, их параметры – высота, ширина, длина, расположение микроформ относительно друг друга наносилось на схему. Затем данные обрабатывались в программе Excel, что позволило выявить средние размеры и распространение кочек в природных комплексах, различных по степени орнитогенной нагрузки и преобладающей растительности (табл. 17).

Норы, как и на о. Старичков, формируются в результате жизнедеятельности топорков. Норы обычно представляют собой горизонтальный или пологонаклонный ход, как правило, неразветвленный, заканчивающийся гнездовой камерой. В пределах старой колонии о. Топорков плотность нор настолько высока, что птицы

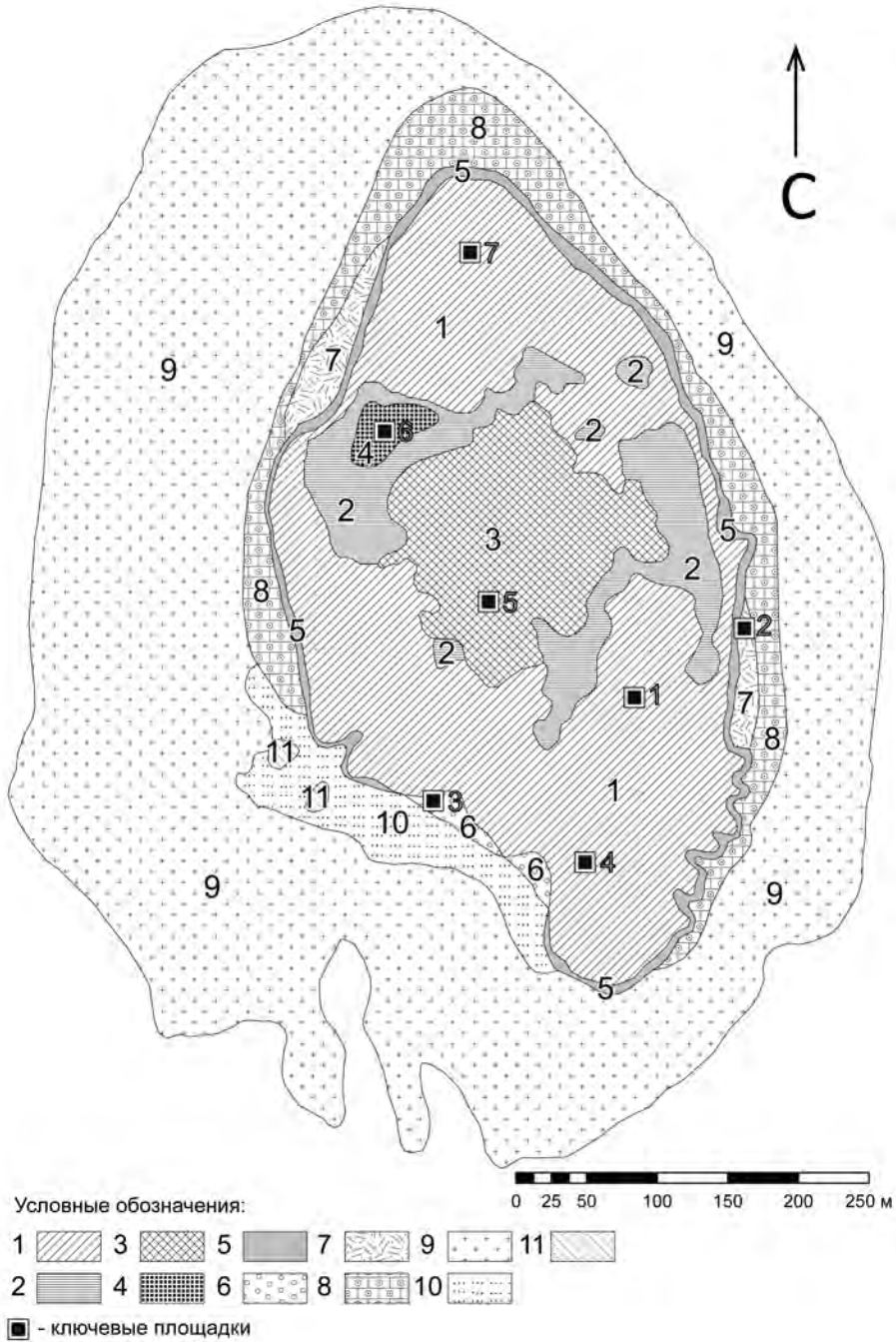


**Рис. 12.** Рельеф острова Топорков (Иванов и др., 2010).

1 – приливные осушки; 2 – бенч; 3 – марш; 4 – низкая морская терраса (2–3 м) с мелко-кочкарным микрорельефом; 5 – высокая морская терраса (8–10 м) с кочкарным микрорельефом; 6 – взлетные площадки; 7 – «лифты»; 8 – тропы; 9 – ключевые площадки и их номера; 10 – кекуры.

часто прокапывают стены и попадают в соседние норы, тогда получаются своеобразные «подземные города» в несколько ярусов. От постоянного копания своды над норами настолько истончаются, что не выдерживают веса взрослого человека.

При изучении нор также использовался метод площадок (рис. 14), на которых параллельно подсчетам кочек учитывались и норы. Фиксировались длина,



**Рис. 13.** Места заложения ключевых площадок для изучения орнитогенного микро рельефа на о. Топорков.  
1–10 – выделы на ландшафтной карте (см. рис. 10).

Таблица 17

**Морфометрические показатели кочкарных злаковых лугов  
на ключевых площадках о. Топорков (5×5 м)**

№ площадки	Краткое название ПТК	Кочки				
		Общее число кочек на площадке	Средняя			Относительная площадь, занимаемая кочками, %
			длина	ширина	высота	
1	Вершинная платообразная поверхность под мятликовым кочкарником	57	35	34	12	28
2	Периферийная часть низкой морской террасы под крупнотравно-колосняковым лугом	18	58	51	46	22
3	Склон южной экспозиции крутизной 12° под колосняково-мятликовым лугом	45	28	24	11	13
4	Периферийная (южная) часть вершинного «плато» под мятликовым кочкарником	28	34	31	14	12
5	Центральная часть вершинного «плато» под колосняковым лугом с участием крупнотравья	27	50	46	35	28
6	Слабо выраженное понижение на вершинной поверхности под осоковым лугом с примесью крупнотравья	25	31	29	34	8
7	Периферийная (северная) часть вершинного «плато» под мятликовым кочкарником	35	41	35	15	22

высота, ширина нор, расположение форм относительно друг друга наносилось на схему (табл. 18).

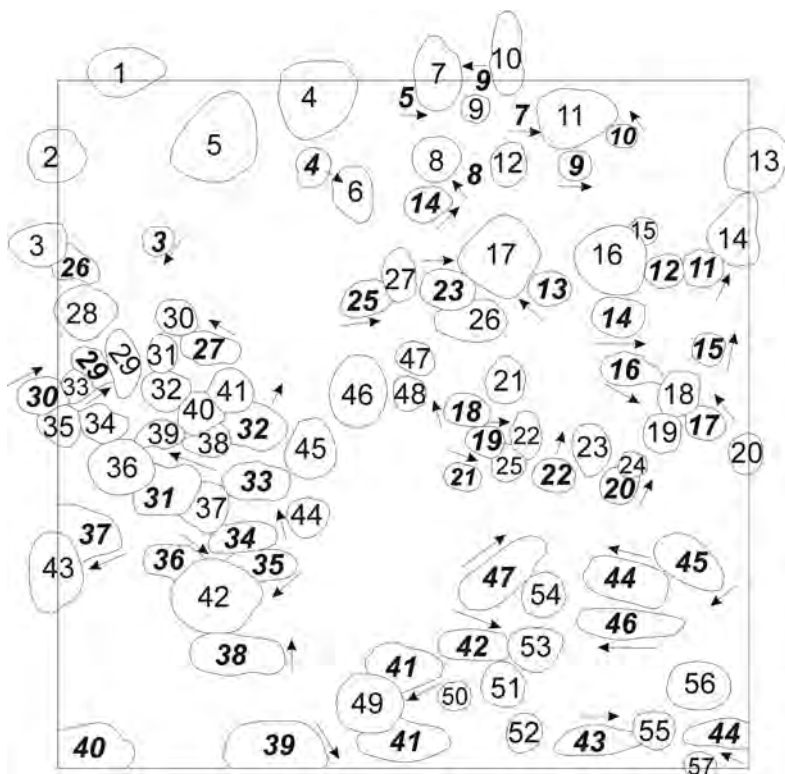
Для оценки суммарного объема форм микрорельефа, связанного с жизнедеятельностью птиц, предложена следующая формула (Иванов и др., 2010):

$$V = (S_{\text{п}} - S_{\text{к}}) \times (h_{\text{к}} - 7) + V_{\text{н}},$$

где  $S_{\text{п}}$  – площадь площадки (5×5 м);  $S_{\text{к}}$  – общая площадь кочек;  $V_{\text{н}}$  – объем норы;  $V_{\text{н}} = l_{\text{н}} \times 3,14 \times (0,5 \times b_{\text{н}})^2$ , где  $l_{\text{н}}$  – длина норы,  $b_{\text{н}}$  – ширина норы;  $h_{\text{к}} = h_{\text{н}} + (h_{\text{к}} - 7)$ , где  $h_{\text{н}}$  – глубина норы,  $h_{\text{к}}$  – высота кочки.

Объем переработанного грунта на площадке 25 м<sup>2</sup> на о. Топорков колеблется в пределах 1,4–2,5 м<sup>3</sup>. Общий же объем переработанного грунта в верхней полуметровой толще о. Топорков можно оценить в 3–4 тыс. м<sup>3</sup>, то есть можно утверждать, что в настоящее время в островной геосистеме именно птицы являются одним из главных экзогенных агентов рельефообразования.





**Рис. 14.** Ключевая площадка №2 для изучения орнитогенного микрорельефа. Усл. обозначения см. на рис. 6.

Вокруг нор отмечается большое количество выброшенного разрыхленного материала, а в непосредственной близости от входных отверстий – плотно утрамбованный грунт, что связано как с высокой плотностью птиц, так и с длительным пребыванием топорков на участке колонии вне нор (фото 7, 8).

Другие составляющие орнитогенного микрорельефа, связанные с жизнедеятельностью птиц – тропы и «взлетные площадки». Механизм их образования аналогичен описанному ранее для о. Старичков. Специфической формой орнитогенного микрорельефа, распространенной на о. Топорков, являются «лифты». Они образуются, когда норы располагаются ниже бровки «плато», а тропа проходит по склону, часто имеющему значительную крутизну. Такие тропы получили образное название «лифтов».

Для картирования «взлетных площадок» каждая из них была описана по следующей схеме: характер уступа, параметры площадки (ширина, длина), наличие и характер подходящей к ней тропы, наличие и характер (ширина, высота) «лифта», характер грунта на поверхности площадки, положение фиксировалось GPS. Всего

Таблица 18

**Морфометрические показатели гнездовых нор птиц (топорки) на ключевых площадках о. Топорков (5×5 м)**

№ площадки	Краткое название ПТК	Норы				Относительная площадь, занимаемая норами, %
		Общее число нор на площадке	Средняя			
			длина	ширина входного отверстия	глубина	
1	Вершинная платообразная поверхность под мятликовым кочкарником	47	49	20	13	17
2	Периферийная часть низкой морской террасы под крупнотравно-колосняковым лугом	1	39	23	10	0,1
3	Склон южной экспозиции крутизной 12° под колосняково-мятликовым лугом	33	49	19	13	11
4	Периферийная (южная) часть вершинного «плато» под мятликовым кочкарником	8	45	20	12	2
5	Центральная часть вершинного «плато» под колосняковым лугом с участием крупнотравья	9	67	24	18	3
7	Периферийная (северная) часть вершинного «плато» под мятликовым кочкарником	26	64	21	17	9

на о. Топорков было закартировано около 50 «взлетных площадок» шириной 0,5–3,4 м, длиной 0,7–20 м, «глубиной» относительно прилегающей поверхности 35–40 см, которые по характеру поверхностного грунта делятся на несколько типов: выходы скальных пород, щебнистая отмостка, сильно уплотненный грунт, грунт с отдельными обломками щебня, утопанные задернованные кочки. Постоянное вытаптывание при благоприятных погодных условиях приводит к интенсивной эрозии и дефляции почво-грунтов с выносом тонких и мелких частиц, вплоть до формирования щебнистой отмостки и обнажения скальных пород (фото 9). «Лифты» представляют собой подготовленные птицами канавки для канализации стока и, казалось бы, создают прямую предпосылку для развития интенсивной эрозии. Тем не менее, преобладание морозящих осадков и близость скального основания не позволяют эрозии развиваться.

Остров Топорков покрыт сетью троп нескольких порядков. Мелкие тропы шириной до 0,4 м занимают межкочечное пространство и соединяют между собой норы. Их поверхность слабо утрамбована и представлена рыхлым грунтом. Тропы шириной от 0,4 до 0,7 м образуются при слиянии предыдущих или часто соединяют между собой «взлетные площадки», тогда они ориентированы вдоль уступа. Наконец, так называемая «магистральная» тропа (длиной около 150 м, шириной до 2 м и глубиной относительно прилегающей поверхности плато 15–17 см) соединяет внутреннюю область «плато» со «взлетными площадками» и проходит в восточной части острова (см. рис. 12). Грунт на тропе сильно уплотнён, местами вытоптан до щебнистой отмостки.

Разновидностью взлётных площадок являются присады – узкие вытоптаные площадки-карнизы вблизи бровки между вершинным «плато» и крутыми прибрежными склонами. Ширина присад обычно не превышает 30–40 см, длина может достигать первых десятков метров, глубина относительно прилегающей поверхности плато – 10–15 см. Присады используются топорками для взлета, но часто их занимают чайки, отличающиеся клептопаразитизмом и поджидающие прилетающих с рыбой топорков.

Гнездовые площадки также наиболее хорошо выражены у чаек, механизм их формирования и размеры аналогичны описанным ранее для о. Старичков (фото 10). В целом орнитогенный микрорельеф занимает до 80–90% субаэральной части о. Топорков.

**Растительный покров.** Как уже отмечалось, для о. Топорков характерна бедная однообразная орнитогенно-трансформированная растительность, в составе которой отмечено всего 34 вида сосудистых растений. По занимаемой площади абсолютно преобладают мятликовые и колосняковые сообщества, а также полидоминантное крупнотравье. Все массовые доминирующие на о. Топорков виды растений – мятлик Татеваки, колосняк мягкий, дудник Гмелина, борщевик шерстистый, осока скрытоплодная – относятся к категории орнитофильных видов, они же выступают доминантами в фитоценозах. К нейтральным видам, переносящим избыточный привнос органики, но состояние и обилие которых в разных частях острова различно, относятся щитовник расширенный, вейник пурпурный, мятлик однолетний, щавель курчавый, клатония сибирская, монция ключевая, лютик ползучий, гирчовник китайский (Мочалова, 2001).

В результате сильного орнитогенного пресса у некоторых видов (мятлик Татеваки, колосняк мягкий, осока скрытоплодная) формируются кочкарные экобиоморфы. При этом у каждого из видов они отличаются своими особенностями.

Наиболее разнообразны по размеру и строению мятликовые кочки, которые подразделяются на три типа. 1. При умеренном влиянии птиц кочки мятлика крупные и пышные с хорошо развитыми стеблями и листьями. Такие кочки характерны для крупнотравных и других сообществ, где мятлик не является доминирующим видом. 2. При интенсивном воздействии верхняя зеленая часть кочки немного примята (примерно до 20% побегов), а длина листьев и междоузлий у мятлика сильно варьирует. Это – наиболее распространенный тип кочек на острове. 3. При

экстремальном воздействии зеленая часть кочки почти полностью сбита птицами, из ветоши растут около десятка побегов, часто поврежденных. Такие кочки располагаются по бровке склонов, их много в мятликовых сообществах у подножья вершинного «плато» в местах наиболее сильного орнитогенного пресса.

Кочки мятлика среди других кочек выделяются наименьшей высотой (средняя – 13 см, максимальная – 41 см) и диаметром (средний – 32,5 см, максимальный – 45 см), но наибольшим распространением (см. табл. 17). Еще одна характерная черта – почти под каждой мятликовой кочкой имеется нора (или норы) топорков.

Кочки колосняка по строению сходны с мятликовыми кочками, но отличаются большими размерами и формой, близкой к цилиндрической. Средняя высота колосняковой кочки 41 см (максимальная 77 см), средний диаметр 51 см (максимальный 90 см). Под колосняковыми кочками топорки также роют норы, но они встречаются значительно реже и не под каждой кочкой, как у мятлика. Колосняковые кочки часто используют чайки в качестве присад.

Очень плотные кочкоподобные дерновины, формируемые осокой скрытоплодной, во многом отличаются от злаковых кочек. Они образуются за счет разбивания дерновины осоки птицами, которые постоянно протаптывают проходы в зарослях осоки, а не за счет кочкообразной формы роста, сменяющей длиннокорневищную, как у злаков. В результате дерновина распадается на обособленные фрагменты, внешне напоминающие кочки. Основания осоковых дерновин не такие плотные, как у злаков, и однородная масса из плотно спрессованных фрагментов ветоши не выделяется над поверхностью почвы. Средняя часть кочкоподобной дерновины состоит из частично отмерших, частично живых, очень плотно прижатых друг к другу стеблей осоки с фрагментами корней, листьев и частиц почвы. Средняя высота осоковых «кочек» 26 см (максимальная 49 см), средний диаметр 30 см (максимальный 45 см). Под осоковыми «кочками» норы топорков не встречаются, однако в пределах осоковника гнездятся чайки, активно вытаптывающие межкочечное пространство.

**Автотрофный биогенез.** Для характеристики автотрофного биогенеза рассмотрим те же параметры, что и для о. Старичков – запасы надземной травянистой фитомассы, ее фракционную структуру, зольность основных видов растений – доминантов в фитоценозах.

Средние значения надземной травянистой фитомассы на о. Топорков, рассчитанные по 8 площадкам, составили 58,8 ц/га в абсолютно сухом весе. Данные по различным фитоценозам представлены в табл. 19. Этот показатель примерно в два раза превышает значения, приводимые для лугов южной части тундровой зоны (Базилевич, 1993). Однако сравнение луговой растительности о. Топорков с лугами южной тундры не вполне корректно, поскольку приморские луга Командорских островов отличаются большим своеобразием, в том числе по продуктивности, достигающей 650 ц/га вегетирующей зеленой массы (Мараков и др., 1987). Данные по продуктивности командорских лугов в сухом весе в научной литературе отсутствуют. Для сравнения нами были определены запасы надземной фитомассы для колосняковых лугов с участием полыни мощной, крестовника

Таблица 19

## Запасы надземной травянистой фитомассы (в сухом весе) в ПТК о. Топорков

№ точки отбора образца	Название фитоценоза	Надземная травянистая фитомасса по фракциям, ц/га			Общая надземная травянистая фитомасса, ц/га
		злаки	осоки	крупнотравье	
1	Мятликовый кочкарник	22,8	-	-	22,8
2		20,0	-	-	20,0
3	Мятликовый кочкарник с участием колосняка и крупнотравья	6,8	-	9,2	16,0
4	Крупнотравно-колосняковый луг	32,4	-	12	44,4
5	Крупнотравный луг	-	-	144	144
6	Крупнотравно-осоковый луг	-	120	32	152
7	Крупнотравный луг	-	-	50	50
8	Мятликовый кочкарник	21,2	-	-	21,2

ложноарникового и других видов, произрастающих на низких морских террасах о. Беринга без влияния птиц. Среднее значение по 7 площадкам оказалось равным 51,4 ц/га, то есть несколько ниже, чем на о. Топорков. Вместе с тем для о. Топорков характерна очень высокая вариабельность фитомассы (значения по отдельным площадкам на небольшой площади отличаются более чем в 7 раз), не характерная для приморских лугов о. Беринга и обусловленная составом фитоценозов и интенсивностью орнитогенного пресса. В ПТК, где наблюдается наиболее сильное воздействие со стороны птиц (мятликовые кочкарные луга на низкой и верхней морских террасах), запасы надземной фитомассы минимальные (21 ц/га), в колосняковых сообществах со средним уровнем орнитогенного пресса они близки к среднему по острову (44,4 ц/га), а в лугах с участием крупнотравья, в которых птицы гнездятся меньше, запасы фитомассы достигают 150 ц/га. Таким образом, при сильном орнитогенном прессе продуктивность лугов уменьшается, а при умеренном – возрастает за счет дополнительного привноса элементов питания растений с метаболитами птиц.

Анализ фракционной структуры наземной фитомассы показывает, что в разных ПТК она существенно различается в зависимости от того, какие группы растений выступают доминантами. В мятликовых и колосняковых кочкарниках большая часть фитомассы (от 73 до 100%) приходится на ярус, образованный злаками, в крупнотравно-осоковых лугах около 80% фитомассы связано с осокой скрытоплодной. В крупнотравных лугах до 100% наземной фитомассы приходится на

борщевик шерстистый, дудник Гмелина, крестовник ложноарниковый и других представителей крупнотравья.

К экстенсивным параметрам автотрофного биогенеза относятся показатели запасов зольных элементов в травяной фитомассе. При их сопоставлении выявляется повышенная зольность у разнотравья (дудник Гмелина) относительно злаков (мятлик Татеваки и колосняк мягкий) и осок (табл. 20). Пространственная вариабельность запасов минеральных веществ в травяном ярусе согласуется с изменениями наземной фитомассы и ее фракционной структурой, а также с увеличением зольности растений, максимальные запасы минеральных веществ наблюдаются в крупнотравных лугах.

Анализ содержания минеральных веществ в одном виде растений, но в разных ПТК выявляет тенденцию увеличения зольности по мере усиления орнитогенного пресса. Так, у дудника Гмелина самая высокая зольность (около 14,8%) наблюдается в мятликовых кочкарниках с очень высокой плотностью гнездования топорков (выдел 7 на ландшафтной карте), и в полтора раза ниже (9,9%) в крупнотравных лугах на вершинном «плато» (выдел 2), где птицы гнездятся только по периферии контура.

**Почвенный покров.** Наиболее показательными с точки зрения воздействия птиц являются количественные характеристики содержания подвижных форм фосфора и азота, а также значения рН (Иванов и др., 2008).

Наиболее распространены на о. Топорков сухоторфяные почвы (рН почвы представлен в табл. 21). Почвенные разрезы 1 и 9 расположены в береговой зоне на склонах от низкой морской террасы к пляжу под борщевично-крупнотравным лугом (население птиц – чайки с высокой плотностью гнездования), разрезы 2 и 8 находятся на низкой морской террасе с мятликовыми кочкарниками и очень высокой плотностью гнездования топорков, а разрез 3 – на морской террасе верхнего уровня также под мятликовыми кочкарниками с многочисленными норами топорков (см. рис. 11). В этих ПТК часто наблюдаются сильно эродированные почвы из-за высокого орнитогенного пресса.

Как следует из рис. 15, распределение фосфора в профилях сухоторфяных почв относительно однотипно: максимумы практически везде наблюдаются в

**Таблица 20**  
**Содержание минеральных веществ в растениях о. Топорков (июль 2008 г.)**

Группы растений	Вид	Число проб	Зольность средняя, %	Зольность минимальная и максимальная, %
Злаки	Колосняк мягкий	6	4,59	3,42-5,43
	Мятлик Татеваки	10	4,95	3,80-6,02
Разнотравье	Дудник Гмелина	9	11,03	6,94-15,43
Осоки	Осока скрытоплодная	10	6,57	4,61-8,22

Таблица 21

## Значения рН в сухоторфяных почвах

№ почвенного разреза	Горизонт	рН (водный)
1	T <sub>1</sub>	5,23
	T <sub>1</sub> D	5,74
2	A <sub>0</sub>	5,63
	T <sub>1</sub>	3,47
	T <sub>2</sub>	3,21
	T <sub>3</sub>	3,15
	T→D	3,32
3	A <sub>0</sub> T	3,43
	T <sub>1</sub>	3,63
	T <sub>2</sub>	3,49
8	TJ	3,39
	TJC	3,09
9	TJC	3,60

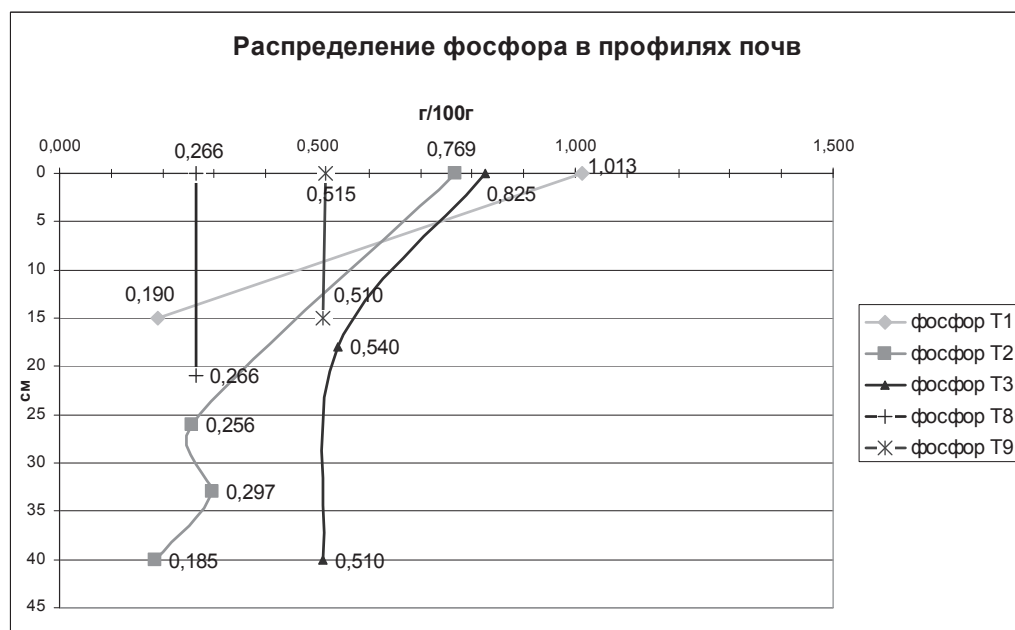


Рис. 15. Распределение фосфора в сухоторфяных почвах о. Топорков.

верхней части орнитогенного горизонта, на который приходится и максимальное воздействие со стороны птиц; с глубиной содержание фосфора постепенно уменьшается. Для азота на фоне уменьшения содержания вниз по профилю в некоторых



разновидностях сухоторфяных почв (разрезы 2 и 3) отмечается второй максимум в переходном к почвообразующей породе горизонте, что, вероятно, является следствием улучшения аэрации за счет его высокой щебнистости и повышенной степени разложения органического вещества (рис. 16).

Другая группа почв представлена подбурами сухоторфяными, сформировавшимися на морской террасе верхнего уровня: разрез 4 – под крупнотравным лугом с участием колосняка (население птиц – топорки и чайки с невысокой плотностью гнездования), разрез 5 – под колосняковым кочкарником с примесью крупнотравья (население птиц – чайки с высокой плотностью гнездования, единично – топорки), и разрез 6 – под крупнотравным лугом с участием колосняка и мятлика Татеваки (население птиц – чайки и топорки с низкой плотностью гнездования). Для сухоторфяных подбуров содержания азота и фосфора в почвах также очень высоки, однако распределение по почвенному профилю отличается от такового в сухоторфяных почвах (рис. 17, 18). В распределении фосфора наблюдается накопление в верхнем сухоторфяном горизонте, затем небольшое снижение в иллювиально-гумусовом горизонте и далее вновь второй максимум в нижней части профиля, значительно превосходящий первый максимум вверху.

Для азота также характерен первый максимум в верхней части профиля, однако для некоторых разновидностей сухоторфяно-подбуров характерен второй максимум в иллювиально-гумусовом горизонте, где содержание азота может превышать его концентрацию в органогенных горизонтах (разрез 6, см. рис. 18).



**Рис. 16.** Распределение азота в сухоторфяных почвах о. Топорков.

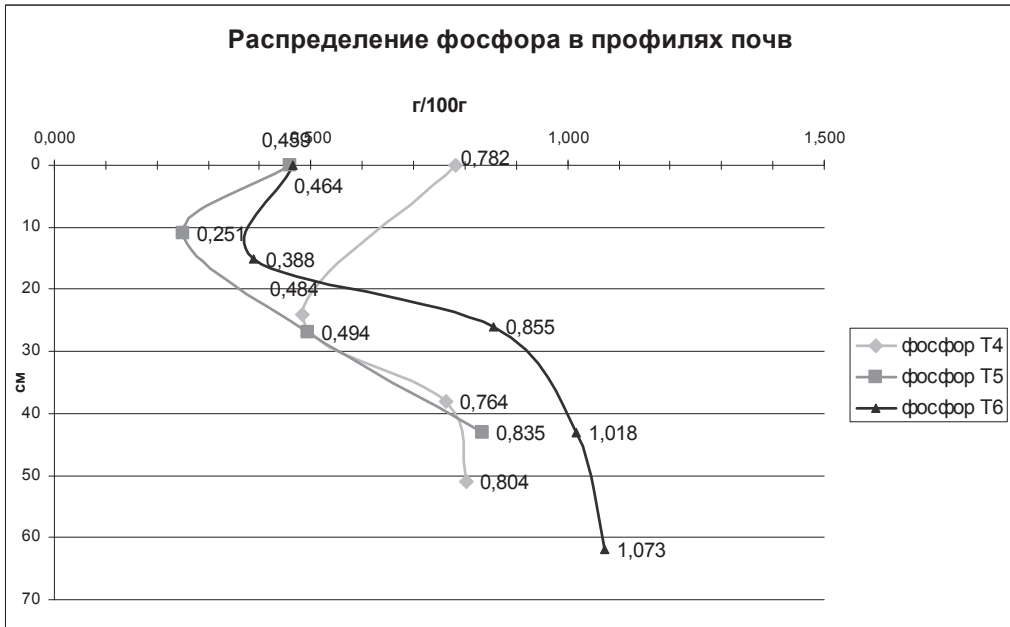


Рис. 17. Распределение фосфора в подбурях сухоторфяных о. Топорков.

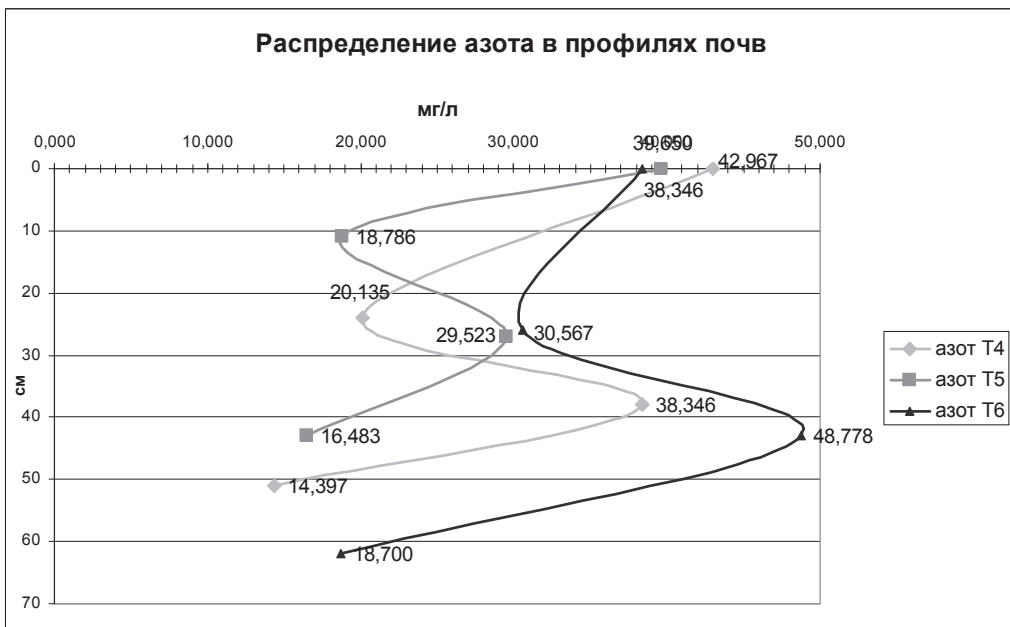


Рис. 18. Распределение азота в подбурях сухоторфяных о. Топорков.

Также довольно показательны значения рН (табл. 22), которые в среднем на 1–1,5 единицы ниже, чем это описано в литературе по сухоторфяно-подбурам о. Беринга (Исаченкова, 1991; Исаченкова, Пономарева, 1998; Иванов, 2001). Вероятно, снижение рН связано с поступлением большого количества экскрементов птиц и их разложением, при котором происходит формирование кислой среды (Елпатьевский, 1997).

Торфяно-перегнойно-глеевые почвы представлены одним разрезом (7), который находится под осоковым лугом на морской террасе верхнего уровня. Население птиц представлено чайками со средней плотностью гнездования. В торфяно-перегнойно-глеевых почвах распределение азота и фосфора однотипно: минимальные значения отмечены в верхних органогенных горизонтах, далее вниз по профилю в минеральном горизонте содержание этих элементов увеличивается (рис. 19, 20). В целом наблюдается довольно высокое для подобных почв содержание данных элементов относительно фоновых условий и кислая реакция (табл. 23).

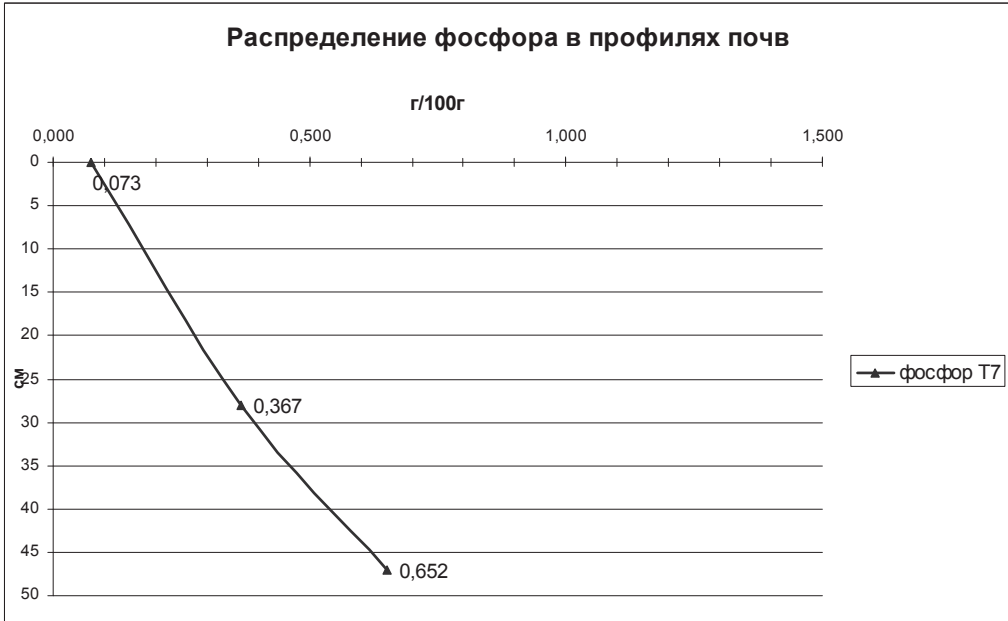
Таким образом, к числу основных особенностей влияния морских колониальных птиц на почвенный покров о. Топорков следует отнести изменение химических свойств почв (увеличение содержания Са, Mg, К), увеличение кислотности на 1,0–1,5 единицы в зависимости от усиления орнитогенного пресса (при этом наблюдаются высокие локальные контрасты), значительное увеличение содержания N и P во всех типах почв, особенно выраженное в верхней части профиля, сильную эродированность в мятликовых кочкарниках в местах наиболее высокой плотности гнездования, а также своеобразную «мелкокамерную» структуру почв, «пронизанных» на большей части острова норами топорков.

В целом о. Топорков представляет пример орнитогенной геосистемы, находящейся под сильным воздействием со стороны морских колониальных птиц, гнездящихся на всей территории острова в течение как минимум нескольких веков.

Таблица 22

## Значения рН в подбурах сухоторфяных

№ почвенного разреза	Горизонт	рН (водный)
4	A <sub>of</sub>	3,57
	A <sub>uf</sub>	3,20
	A <sub>uf</sub> B <sub>h</sub>	3,34
	B <sub>h</sub>	3,10
5	A <sub>of</sub>	3,66
	A <sub>uf</sub>	3,21
	A <sub>uf</sub> B <sub>h</sub>	3,39
	B <sub>h</sub> FeAl	3,18
6	A <sub>of</sub>	3,87
	A <sub>uf</sub>	4,07
	A <sub>uf</sub> B <sub>h</sub>	4,53
	B <sub>h</sub> FeAl	3,25



**Рис. 19.** Распределение фосфора в торфяно-перегнойно-глеевых почвах о. Топорков.



**Рис. 20.** Распределение азота в торфяно-перегнойно-глеевых почвах о. Топорков.

Таблица 23

## Значения рН в торфяно-перегнойно-глеевых почвах

№ почвенного разреза	Горизонт	рН (водный)
7	A <sub>т</sub>	4,97
	A <sub>п</sub>	4,38
	G	4,90

При этом в составе населения птиц преобладают топорки и чайки, являющиеся сильными эдификаторами. Орнитогенный пресс привел к площадной трансформации почвенно-растительного покрова, обеднению видового состава фитоценозов, формированию специфического микрорельефа, тем не менее в настоящее время все природные компоненты в островной геосистеме «подогнаны» друг к другу и соответствуют как зональным условиям, так и орнитогенному прессу со стороны птичьей колонии, то есть островная геосистема функционирует в состоянии устойчивого равновесия.

#### II.4. Мыс Островной

Мыс Островной расположен в центральной части тихоокеанского побережья о. Беринга (см. рис. 9), географические координаты в центральной части вершинной поверхности – 54°51' с.ш. и 166°19' в.д. Мыс состоит из основного массива и нескольких кекуров, общая площадь его составляет около 0,06 км<sup>2</sup>, высота вершинной поверхности – 38,5 м.

**Основные особенности природы.** Мыс Островной сложен базальтами черного цвета, к морю он обрывается скалистыми отвесными склонами, однако на обращенной к о. Беринга стороне есть участки склонов крутизной до 40°, что делает его относительно доступным для исследований.

С о. Беринга мыс соединен узкой валунно-галечниковой перереймой (томболо) длиной около 30 м (фото 11). В поперечном профиле перерейма имеет слабовыпуклую форму, превышение над прилегающим с двух сторон бенчем составляет 1,5–2,0 м. По направлению к о. Беринга перерейма переходит в 2-метровую морскую террасу, четко индицируемую появлением крупнотравно-колоснякового луга с высотой травостоя 1,2 м и проективным покрытием 80–90%, под которым сформировалась дерновая приморская почва. На самой перерейме почвенно-растительного комплекса нет, встречаются только единичные растения-галофиты – колосняк мягкий, мертензия морская (*Mertensia maritima*) и крестовник ложноарниковый. Однако на всей поверхности перереймы есть штормовые выбросы водорослей и бревна плавника длиной до 1,5 м и диаметром до 25 см, т.е. можно предположить, что в сильные штормы поверхность томболо заливается. С поверхности перереймы сложена гравийно-галечниковым материалом (базальты, андезиты, карбонатные породы) с заполнителем из ракушечника и отдельными слабо окатанными валунами диаметром до 30–40 см. Мощность этого «чехла» около 2 м, ниже он подстилается базальтовой плитой.

Мы достаточно подробно остановились на характеристике переймы, потому что, вероятно, современный мыс Островной ранее представлял собой остров, некоторое время назад соединившийся посредством томболо с о. Беринга. При этом на вершинной поверхности бывшего острова, по всей видимости, существовала крупная площадная колония чаек и топорков, аналогичная современной колонии на о. Топорков. Однако после присоединения базальтового останца к о. Беринга птичья колония оказалась доступной для песцов, и птицы там гнездиться перестали. Жилая нора песцов со щенками, по свидетельству Л.А. Зеленской, была на вершинной платообразной поверхности мыса в 1999 г. (Мочалова, Зеленская, 2010), однако в 2008 г., когда мы проводили исследования на м. Островном, песцов там не было. Тем не менее и ранее, и в настоящее время птицы гнездятся только на скалистых береговых обрывах мыса и отдельно стоящих кекурах, недоступных для песцов.

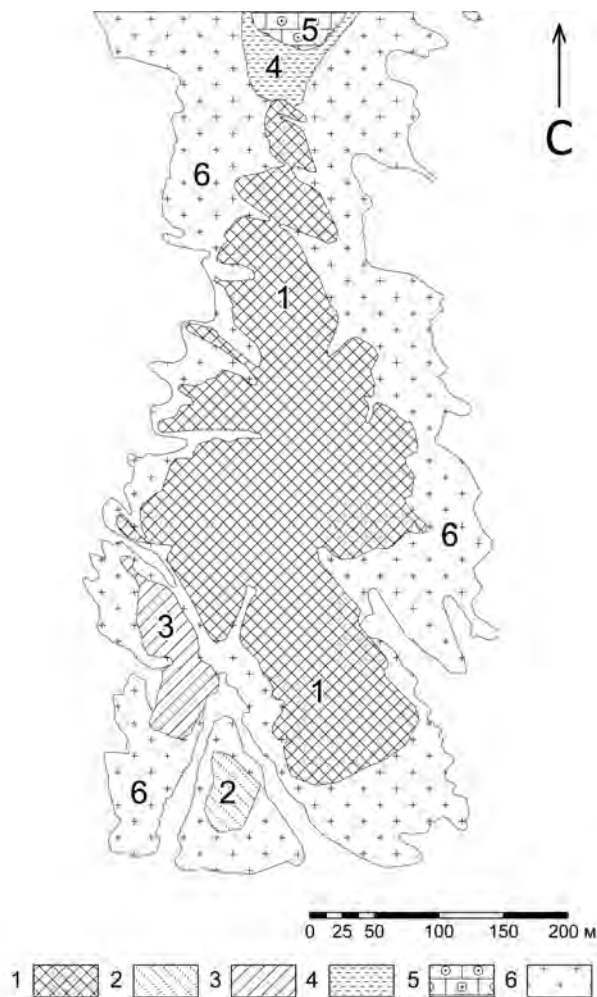
**Население птиц.** По учетам Л.А. Зеленской в 2008 г., на кекурах и береговых обрывах м. Островной гнезилось более 9,7 тыс. морских колониальных птиц 11 видов (табл. 24), среди которых преобладают топорки (более 5,1 тыс. особей), гнездящиеся в основном на вершинной поверхности одного из кекуров, а также кайры обоих видов (более 2 тыс.) и моевки (более 1,1 тыс.), гнездящиеся преимущественно на береговых обрывах (Мочалова, Зеленская, 2010). Распределение птиц на м. Островном очень неравномерно и определяется в первую очередь недоступностью гнездовых территорий для песцов. Практически все птицы гнездятся на полках скалистых обрывов и на вершинной поверхности одного из кекуров, в то время как вершинная поверхность соседнего кекура по не вполне понятной причине для гнездования птицами не используется. Также птицы в настоящее время, как уже отмечалось, не гнездятся и на основной вершинной поверхности мыса, где раньше была птичья колония. Таким образом, мы имеем уникальную

Таблица 24

**Численность гнездящихся морских колониальных птиц на м. Островной в 2008 г. (Мочалова, Зеленская, 2010)**

Вид	Численность (в особях)
Глупыш	610
Берингов баклан	148
Краснолицый баклан	2
Чайка серокрылая	284
Моевка обыкновенная	1106
Красноногая говорушка	74
Кайра тонкоклювая	1462
Кайра толстоклювая	700
Тихоокеанский чистик	112
Ипатка	110
Топорок	5096
<i>Всего</i>	9704

ситуацию для корректного использования сравнительно-географического метода для изучения влияния морских колониальных птиц на природные геосистемы в пределах единого в структурно-генетическом отношении базальтового массива: а) вершинная платообразная поверхность одного из кекуров с очень высокой плотностью гнездования птиц; б) аналогичная вершинная поверхность соседнего кекура, где птицы не гнездятся; в) вершинная поверхность основной части мыса, где птицы перестали гнездиться и можно проследить эффект «последствия» птичьей колонии (рис. 21). Основная методическая проблема заключается в том, что скалистые обрывистые склоны и вершинные поверхности обоих кекуров не-



**Рис. 21.** Схема мыса Островной

1 – вершинная поверхность основной части мыса; 2 – вершинная поверхность кекура без гнездящихся птиц; 3 – кекур с многочисленными птичьими колониями; 4 – переи́ма; 5 – 2-метровая морская терраса; 6 – бенч



доступны для непосредственного изучения без скалолазного снаряжения, и поэтому исследовались дистанционно с помощью бинокля, т.е. изучалось только население птиц и внешний вид растительного покрова (Мочалова, Зеленская, 2010).

### **Влияние птиц на природные компоненты.**

1. На вершинной поверхности кекура без гнездящихся птиц (выдел 2) произрастает крупнотравно-колосняковый луг с общим проективным покрытием травостоя около 80–100%. В составе фитоценозов доминируют колосняк мягкий, дудник Гмелина, борщевик шерстистый, мятлик и др. Список флоры ориентировочно составляет 15–20 видов сосудистых растений. Существуют ли среди крупнотравья колосняковые кочки, или же колосняк произрастает в обычной длиннокорневищной форме, выяснить с помощью бинокля не удалось, так как хорошо сформированный ярус крупнотравья скрывает колосняк.

2. Вершинная поверхность соседнего кекура (выдел 3) отличается очень высокой плотностью гнездования топорка, серокрылых чаек и глупышей. На небольшой по площади вершинной поверхности (0,0036 км<sup>2</sup>) гнездятся более 5 тыс. морских птиц. Ранее уже отмечалось, что топорки и крупные чайки оказывают сильное воздействие на почвенно-растительный покров и микрорельеф, влияние же глупышей из-за особенностей их гнездового поведения незначительно даже при относительно высокой численности (Мочалова, Зеленская, 2010). Сильный орнитогенный пресс со стороны топорков и чаек привел к тому, что проективное покрытие растительности здесь составляет 40–50%, а флора представлена только 4–5 видами. Растительный покров на вершинной поверхности кекура визуальнo сходен с растительностью на высокой морской террасе о. Топорков: абсолютно доминируют злаковые кочкарники, образованные мятликом Татеваки. Мятлик произрастает рассеянно по всей вершинной поверхности в виде кочек, часто встречаются полуразрушенные, утопанные птицами кочки. Почти под всеми мятликовыми кочками наблюдаются норы топорков. Редко, в основном по периферии вершинной поверхности, где гнездятся глупыши, помимо мятлика растут колосняк и дудник Гмелина, единично встречается ложечница лекарственная (Мочалова, Зеленская, 2010).

3. Вершинная поверхность основной части мыса имеет субгоризонтальный, местами – пологоволнистый характер и занята злаковыми и крупнотравно-злаковыми лугами (фото 12). На большей части вершинной поверхности сформированы крупнотравно-колосняковые сообщества с общим проективным покрытием около 100% и высотой 1,0–1,5 м. В первом ярусе доминирует колосняк мягкий, обычны борщевик шерстистый, дудник Гмелина, бодяк щетинистый (*Cirsium setosum*). Реже встречаются недоспелка камчатская, борец большой, чемерица остроколючая, трищетинник сибирский (*Trisetum sibiricum*), вейник Лангсдорфа. Во втором ярусе с проективным покрытием около 50% нередко мятлик крупночашечный (*Poa macrocalyx*), осока Гмелина (*Carex gmelinii*), герань пушистоцветковая (*Geranium erianthum*), звездчатка чашечкоцветковая (*Stellaria calycantha*), монция ключевая и др. Всего на вершинной поверхности м. Островной на площади 0,054 км<sup>2</sup> произрастает около 70–80 видов растений (Мочалова, Зеленская, 2010), то есть флори-

стическое разнообразие более чем в два раза выше, чем на о. Топорков, площадь которого почти на порядок больше.

Под луговой растительностью на вершинной поверхности основной части мыса сформировались сухоторфяные подбуры, по морфологическому строению близкие к изученным на о. Топорков. Мощность верхнего сухоторфяно-грубогумусового горизонта относительно невелика (менее 10 см), ниже до глубины 25 см лежит переходный гумусово-иллювиальный горизонт, под которым залегает мощный (до глубины 50 см) иллювиальный среднесуглинистый горизонт бурого цвета со среднекомковатой структурой с включениями щебня базальтов, покрытых пленкой рыжевато-коричневатого цвета.

Наличие характерных злаковых кочек на основной поверхности мыса – одно из свидетельств существования здесь в прошлом плоскостной птичьей колонии, аналогичной тем, которые имеются сейчас на о. Топорков и одном из кекуров. Время исчезновения колонии птиц точно неизвестно, по опросным сведениям старожилов с. Никольское, птицы здесь не гнездятся не менее 70–100 лет. Злаковые кочки образуют три вида злаков – колосняк мягкий, вейник Лангсдорфа и мятлик Татевачи. Наиболее распространены колосняковые кочки. Их средняя высота составляет около 40 см, диаметр у основания – около 70 см. Вейник Лангсдорфа на мысе преобладает в типичной длиннокорневищной форме, кочкообразная форма роста встречается сравнительно редко, средняя высота кочек 25–30 см. Иногда встречаются очень плотные дерновины вейника, растущего на старых, уже начинающих разрушаться колосняковых кочках. При этом создается впечатление двухвидовой злаковой кочки, хотя переплетения побегов вейника и колосняка минимальное, только в зоне непосредственного контакта (Мочалова, Зеленская, 2010).

Данные по некоторым структурным особенностям геосистем на о. Топорков с действующей колонией птиц и на вершинной поверхности м. Островной без птичьего населения систематизированы в табличной форме (табл. 25).

Как следует из представленных данных, основные изменения в микрорельефе после снятия орнитогенного пресса происходят в форме кочек и размере основания: кочки теряют форму, близкую к цилиндрической, и постепенно оседают, становятся более распластанными. Существовавшие ранее норы топорков на м. Островной, вероятно, полностью заросли и нами не зафиксированы. Другая характерная особенность касается структуры фитоценозов. На о. Топорков пространство между кочками интенсивно вытаптывается птицами, поэтому второй ярус в фитоценозах там не сформирован или выражен слабо, а сами кочки визуально хорошо выделяются высотой и цилиндрической формой. На м. Островной между кочками, напротив, хорошо разрослись растения второго яруса и крупнотравье, которые визуально скрадывают злаковые кочки. При этом наряду с присутствием в составе фитоценозов характерных для птичьих базаров видов-орнитофилов здесь произрастают и виды, обычные для разнотравных лугов на приморских склонах, но совсем не характерные для орнитофильной растительности (герань пушистоцветковая, стрептопус стеблеобъемлющий (*Streptopus amplexifolius*), сосюра голая (*Saussurea nuda*), рябчик камчатский и др.). Таким образом, на при-

Таблица 25

**Сравнительная характеристика колосняковых кочкарников  
о. Топорков и м. Островной**

Кочкарные луга из колосняка мягкого		
Характеристики	О. Топорков	М. Островной
Число кочек на площадке 25 м <sup>2</sup>	24	19
Высота кочек, см	41	40
Диаметр кочек, см	51	71
Число нор топорков под кочками на площадке 25 м <sup>2</sup>	19	нет
Форма и строение кочки	Близкая к цилиндрической, плотная, без минерального ядра	Неправильной формы, с распластанным основанием, плотная, без минерального ядра
Межкочечное пространство	Вытоптано, 2-й ярус фитоценоза практически не выражен	Вытоптанность отсутствует, сформирован 2-й ярус фитоценоза с проективным покрытием 30-70%

мере м. Островной можно констатировать, что эффект «последствия» может сохраняться на месте заброшенных птичьих колоний в растительном покрове и в микрорельефе в пределах 70–100 и более лет (Ivanov, 2009).

## *Острова Северной Охотии*

### II.5. Остров Матыкиль

Остров Матыкиль – самый крупный из островов Ямского архипелага, образованного шестью скалистыми островами, удаленными на расстояние от 4 до 18 км от материкового побережья (полуостров Пьягина) (рис. 22). Название острова не вполне понятно, возможно, оно происходит от эвенкийского слова «мантылсы» – «ранняя осень» (Леонтьев, Новикова, 1989). Остров представляет огромную скалу, вытянутую в длину на 6 км, шириной около 2 км и максимальной высотой 697 м. Данные о площади острова противоречивы: по материалам землеустройства Магаданского заповедника, она равна 5,6 км<sup>2</sup>, по крупномасштабной топографической карте – 8,7 км<sup>2</sup> (Кондратьев и др., 1993), по результатам GPS-картирования и обработки снимков из GoogleEarth – 6,1 км<sup>2</sup> (Мочалова, Хорева, 2009), в некоторых источниках указывается площадь 11 км<sup>2</sup> (Водно-болотные угодья..., 2001). Географические координаты в центральной части острова – 59°20' с.ш. и 155°33' в.д.

С 1982 г. Ямские острова входят в состав Магаданского заповедника, который включен в Предварительный список РФ для номинирования во Всемирное природ-



Рис. 22. Острова Ямского архипелага.

ное наследие ЮНЕСКО. Уникальность островной природы связана прежде всего с крупнейшим в Северной Пацифике скоплением морских колониальных птиц. Только на о. Матыкиль их численность оценивается в 7–11,4 млн., еще около 0,5 млн. особей гнездятся на других островах архипелага (Кондратьев и др., 1993).

Несмотря на уникальность островов, за всю историю науки имеется считанное число публикаций, посвященных местной природе. Основные причины – удаленность и крайняя труднодоступность. Во всех публикациях отмечается, что акватория вблизи островов отличается необычайно сложным рельефом дна, большими перепадами глубин, очень сложным режимом течений скоростью до 9–11 узлов, приливами амплитудой до 7–9 м. Даже во время штиля здесь обычна беспорядочная волновая «толчея», что крайне затрудняет плавание на малых судах.

Характерны постоянные сильные ветры, сопровождаемые туманами и штормами. Исключительно сложный скалистый рельеф, отсутствие бухт, удобных для стоянок судов, и почти полная недоступность островов для проведения наземных работ дополняют картину местных природно-климатических условий (Кондратьев и др., 1993; Иванов, 2007 а,б).

Постоянных поселений человека на о. Матыкиль никогда не было. До включения острова в состав Магаданского заповедника он иногда посещался экспедициями зверобоев из расположенного в 80 км пос. Ямск. Мясо сивучей, лежбище которых существует на острове, использовалось в корм ездовым собакам и клеточным песцам (Водно-болотные угодья..., 2001).

**Основные особенности природы.** Литогенная основа о. Матыкиль образована юрскими песчаниками, алевролитами и глинистыми сланцами, прорванными интрузиями раннемеловых гранитов, гранодиоритов и кварцевых диоритов. В отличие от других изученных островов, на о. Матыкиль вершинная платообразная поверхность представлена фрагментарно, верхний ярус в основном имеет характер узкого гребня с многочисленными скалистыми останцами. Большую часть острова занимают склоны крутизной 40–50° (местами задернованные, местами занятые курумами и осыпями), перемежающиеся со скальными входами коренных пород. В местах развития песчаников образуются живописные останцы выветривания. Большая часть береговой линии – это отвесные скалы высотой несколько сотен метров с трещинами и карнизами, местами расчлененные узкими расщелинами и каньонообразными долинами. Карманные валунно-галечниковые пляжи встречаются фрагментарно, морских террас на о. Матыкиль нет (фото 13).

По климатическому районированию Ямские острова относятся к области морского субарктического климата. Метеонаблюдения на островах не проводились, ближайшая метеостанция расположена в г. Ямск, примерно в 80 км от о. Матыкиль. По данным этой метеостанции, среднегодовая температура отрицательная (-5,2°C), в основном за счет очень холодного зимнего сезона (среднемесячная температура в зимние месяцы около -25°C, абсолютные минимумы превышают -50°). Лето прохладное (+11,5°C, абсолютный максимум достигает +24°). Среднегодовое количество осадков составляет 519 мм с максимумом в теплый период года. Снежный покров устанавливается в конце октября и лежит до середины июля. Довольно мощные снежники в местах скопления снега наблюдались на острове в июле 2006 г. Снежники обычно формируются в днищах долинообразных понижений и в понижениях рельефа на наветренных склонах, куда снег сдувается ветрами. Постоянные сильные ветры, образующиеся в контактной зоне «суша-море» – характерная черта островной природы. По данным метеостанции Ямск, преобладают ветры северо-восточных и восточных румбов. Среднегодовая скорость ветра составляет 5,6 м/с, максимальная превышает 52 м/с (Справочник..., 1966–1972). На о. Матыкиль иногда формируется специфический местный ветер типа «боры». Переваливая через скалистый гребень острова, холодный ветер сваливается вниз по ущельям и склонам подветренной стороны с огромной скоростью.

Отрицательная среднегодовая температура воздуха и очень низкие зимние температуры приводят к тому, что на острове распространена мерзлота. В июле 2006 г. на склонах северной экспозиции нами неоднократно вскрывались мерзлые породы уже с глубины 30–50 см, однако определить, имеет ли мерзлота сезонный или многолетний характер, не удалось, так как для этого необходимы полевые работы в сентябре.

О. Матыкиль имеет достаточную площадь и количество выпадающих осадков, чтобы на нем сформировалась сеть долинообразных понижений с временными водотоками. Ручьи питаются в основном дождевыми водами, некоторые вытекают из снежников, определенную роль в питании ручьев играет летнее таяние многолетнемерзлых пород. Часто наблюдается подповерхностный сток. Расходы воды в ручьях в бухте Северной, измеренные в июле 2006 г., составляли 0,1–0,3 л/с.

Особенности почвенно-растительного покрова о. Матыкиль во многом обусловлены жизнедеятельностью морских колониальных птиц. Во флоре острова насчитывается 140 видов сосудистых растений, что существенно меньше, чем могло бы быть, исходя из его площади (Мочалова, Хорева, 2009). Невысокое флористическое разнообразие связано в основном с широким распространением мезодоминантных орнитогенных сообществ из вейника Лангсдорфа.

Древесная растительность на о. Матыкиль отсутствует, не сформирован также пояс из крупных стлаников (ольховник, кедровый стланик (*Pinus pumila*), хорошо выраженный в ландшафтах близлежащего материкового побережья полуострова Пьягина. Кустарничковая растительность распространена фрагментарно в основном в привершинной части острова, где вблизи скалистого гребня и среди кустарничковых тундр встречаются куртины кедрового стланика и можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*). На южном макросклоне на высоте 400–550 м кедровый стланик иногда образует относительно большие участки мертвопокровных и кустарничково-брусничных зарослей. Из других кустарников по всему острову (в основном по ложбинам, реже – вблизи скалистых останцов и в защищенных от ветра местах) встречаются заросли рябины бузинолистной высотой до 1–1,5 м, а также ивы арктической (*Salix arctica*). В верхней части северного макросклона, по днищам долинообразных понижений и у подножия скал часто встречаются заросли низкорослой спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana*), повышенное обилие которой обычно свидетельствует о влиянии птиц (Хорева, 2003).

Горные тундры (кустарничковые и лишайниково-кустарничковые) распространены на платообразной вершинной поверхности острова на высотах 450–650 м, фрагментами встречаются в верхних частях склонов. В кустарничковых тундрах доминируют багульник (*Ledum decumbens*), рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*), филлодоце голубая (*Phyllodoce caerulea*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), голубика (*V. uliginosum*), произрастают шикша сибирская (*Empetrum sibiricum*), диапенсиа обратнойщевидная (*Diapensia obovata*), березка тощая (*Betula exilis*) и низкорослые ива арктическая и спирея Бовера. Основные представители травяного яруса – ветреница сибирская (*Anemonastrum sibiricum*), горец трехкрылоплодный (*Aconogonon tripterocarpum*), зубровка альпийская



(*Hierochloë alpina*), клайтония остролистная (*Claytonia acutifolia*) и др. Лишайниково-кустарничковая тундра занимает более каменистые и крутые участки плато и задернованные верхние части склонов. В кустарничковом покрове здесь преобладают брусника, арктоус альпийский (*Arctous alpina*) и луазелеурия лежачая (*Loiseleuria procumbens*) (Мочалова, Хорева, 2009).

Самую большую площадь на острове занимает луговая растительность. Наиболее оригинальны по флористическому составу высокотравно-разнотравные и высокотравно-папоротниковые луга, встречающиеся в верхних и средних частях склонов и отличающиеся наибольшим видовым разнообразием. Высота травостоя достигает 1–1,5 м. В составе высокотравно-разнотравных лугов содоминируют арункус двудомный (*Aruncus dioicus*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), чемерица остродольная, обычны дудник Гмелина, иван-чай узколистный, осока карагинская (*Carex koraginensis*). Нередки также вейник Лангсдорфа, герань пушистоцветковая, полынь арктическая (*Artemisia arctica*), недоселка камчатская, змеевик живородящий (*Bistorta vivipara*) и др. В высокотравно-папоротниковых луговых сообществах доминируют кочедыжник американский (*Athyrium americanum*), купырь лесной, обычны чемерица остродольная, стрептопус стеблеобъемлющий, осоки карагинская и Гмелина, рябчик камчатский, колосняк мягкий, вейник Лангсдорфа, щитовник расширенный.

Однако наибольшую площадь среди луговой растительности занимают монодоминантные вейниковые луга, опоясывающие по периметру весь остров в нижних и частично средних частях склонов. Формирование этих лугов связано с жизнедеятельностью птиц (Иванов, 2007 а, б; Мочалова, Хорева, 2009). Другая разновидность орнитогенной растительности – наскальные подушечники из родиолы розовой, формирующие своеобразный высотный пояс на береговых скалах до высоты 200–300 м.

Почвенный покров на о. Матыкиль сформирован в основном четырьмя типами почв: подбурами, сухоторфяными почвами, сухоторфяно-литоземами и петроземами. Подбуры распространены в верхнем ярусе острова под кустарничковыми тундрами. Под луговой растительностью формируются сухоторфяные почвы или сухоторфяно-литоземы с различной мощностью торфяных горизонтов. Петроземы, относящиеся к отделу слабо развитых почв, формируются под несомкнутой растительностью скал и осыпей.

Млекопитающие, постоянно живущие на о. Матыкиль, представлены всего двумя видами – красной полевкой и лисицей (численность последней в июле 2006 г., когда проводились наши исследования, составляла не менее двух пар). Несмотря на небольшую численность, лисицы выступают одним из основных лимитирующих факторов, влияющих на распределение топорков и ипаток на острове, поскольку используемые этими птицами для гнезд норы и полости между камнями доступны для лисиц (Зеленская, 2009). Сезонные млекопитающие представлены сивучами, репродуктивное лежбище которых расположено на восточном побережье острова. Летом 2005 г. на лежбище в разные периоды фиксировалось от 745 до 1169 особей (Грачев, Бурканов, 2005). В 2006 г., по данным МагаданНИРО,

было отмечено 458–880 взрослых животных и 505 детенышей (Зеленская, 2009). Кроме того, на побережье острова постоянно держится тюлень лахтак.

Большим своеобразием отличаются воды Охотского моря, омывающие Ямские острова. Ранее уже отмечалось, что на участках, где ветви локальных течений встречаются или существует значительный перепад морских глубин, создаются условия для повышения биопродуктивности вод. Один из таких участков расположен вблизи Ямских островов, которые находятся на стыке ветвей Пенжинского течения и Северо-Ямского противотечения. Следуя круто повышающемуся профилю дна, глубинные воды выходят здесь на поверхность и дают начало холодному Ямскому течению (температура воды летом около  $+4...+5^{\circ}$ ), которое подхватывается мощными приливно-отливными движениями (их амплитуда достигает 7–9 м). Таким образом, здесь наблюдается подъем холодных глубинных вод, богатых биогенными элементами, и как следствие – очень высокая продуктивность планктона. Фоновый уровень первичной продуктивности достигает 1000–1500 мг С/м<sup>3</sup> (при этом фоновые значения в более спокойных акваториях Охотского моря составляют 200–500 мг С/м<sup>3</sup>) (Андреев и др., 2002). Планктон является нижним звеном трофической пирамиды, на основе которого существуют крупные скопления зоопланктона, планктоноядных и хищных рыб, морских млекопитающих, а также морских птиц (фото 14).

**Население птиц.** На Ямских островах находятся колонии морских птиц, крупнейшие на азиатском побережье Северной Пацифики и одни из наиболее значительных в Приберингийской Субарктике в целом (Кондратьев и др., 1993). Несмотря на уникальность островов, орнитологические исследования здесь проводились крайне редко, а опубликованные результаты отрывочны и неполны. Основная причина – уже упоминавшаяся удаленность и труднодоступность островов. Возможно, вследствие этого, а также использования разных методик учета данные о численности и составе населения морских колониальных птиц сильно отличаются у разных исследователей, иногда в несколько раз (табл. 26).

Основные различия в общей оценке численности птиц связаны с двумя видами конюг – большой и крошкой. Эти птицы гнездятся по всей площади острова – от прибрежных обвально-осыпных шлейфов до скалистых останцов на самой вершине, образуя самые большие гнездовые скопления в курумах и осыпях. Сложность методики учетов этих скрытогнездящихся птиц, по всей видимости, и обусловили столь большие различия в оценке численности. Это обстоятельство также не дает возможности сделать выводы о динамике численности разных видов птиц, поскольку данные несравнимы из-за разных методик учета (Зеленская, 2009).

Тем не менее, у всех авторов конюги составляют основную часть населения морских колониальных птиц. По численности также выделяется колония глупышей – одна из крупнейших в Северной Пацифике, а также скопления обоих видов кайр и моевок. Морские птицы заселяют весь остров – от пляжей до скалистых останцов на вершине, однако наиболее плотные гнездовые скопления сосредоточены на береговых скалах, по бортам и днищам ущелий, прорезающих склоны, а также в курумах и осыпях, пятнами разбросанных по всему острову.

Таблица 26

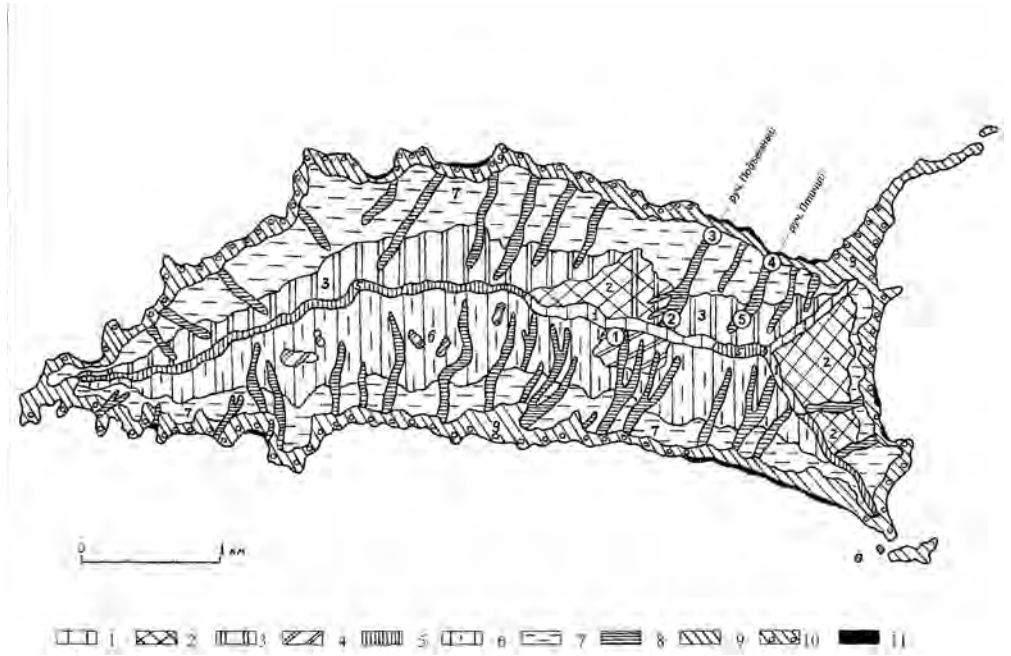
**Численность морских птиц, гнездящихся на о. Матыкиль (особей)**

Вид птиц	Годы учетов	
	1988	2006
Глупыш	100-110 тыс.	154400
Берингов баклан	40	244
Тихоокеанская чайка	200-300	324
Моевка обыкновенная	30000	70000
Тонкоклювая кайра	60000	137600
Толстоклювая кайра	25-30 тыс.	69000
Очковый чистик	2000	1650
Белобрюшка	150-200 тыс.	15800
Ипатка	15-20 тыс.	15-20 тыс.
Топорок	300-400	400
Конюга бол.	600 тыс.-1 млн.	1760800
Конюга крошка	6-10 млн.	2536000
Всего	7-11,4 млн.	> 4,8 млн.

Источники: учеты 1988 г. – Кондратьев и др. (1993); 2006 г. – Зеленская (2009).

**Ландшафтная структура острова и связь ее с населением птиц**

В ландшафтном отношении о. Матыкиль относится к типу материковых низкорослых островов с тундрово-стланиково-луговой растительностью на сухоторфяных почвах. Факторы ландшафтной дифференциации первого порядка – морской субарктический климат с отрицательной среднегодовой температурой воздуха ( $-5,2^{\circ}\text{C}$ ), охлаждающее влияние акватории вследствие подъема холодных глубинных вод (температура воды у поверхности в июле  $+4,5^{\circ}\text{C}$ ), изолированность от материка последние 13 тыс. лет (Велижанин, 1976), низкорослый скалистый рельеф. Факторами ландшафтной дифференциации второго порядка выступают экспозиция склонов, ветровой режим и перераспределение снега, положение в ландшафтно-геохимической катене, состав слагающих пород, а также многовековой орнитогенный пресс. Ландшафтные особенности территории отражены на рис. 23 и в табл. 27.



**Рис. 23.** Ландшафтная карта-схема о. Матыкиль. Условные обозначения см. в табл. 27

В верхнем ярусе среди автономных ПТК в западной части острова распространены в основном скалистые привершинные гребни (выдел 1 на ландшафтной карте), иногда встречаются курумы. Фациальная структура урочища мозаичная. В понижениях между скал встречаются фрагменты сухих лишайниково-кустарничковых тундр на подбурах, у подножия скал – небольшие участки разнотравно-вейниковых лугов, в составе которых кроме вейника Лангсдорфа обычны иван-чай узколистный, рябчик камчатский, герань пушистоцветковая, лук скорода (*Allium schoenoprasum*), шавель лапландский (*Rumex lapponica*), пепельник тундровый (*Tephroseris tundricola*), незабудка душистая (*Myosotis suaveolens*), борец живокостнолистный (*Aconitum delphinifolium*), змеевик эллиптический (*Bistorta elliptica*), кострец сибирский (*Bromopsis pumPELLIANA*) и др. Под луговой растительностью формируются маломощные сухоторфяные почвы, иногда – с мерзлотой. Луга чередуются с несомкнутыми петрофитными группировками по останцам и скалистым выходам коренных пород с единичными растениями камнеломки шерлериовидной (*Saxifraga cherlerioides*), очитника синего (*Hylotelephium cyaneum*), иван-чая, вейника Лангсдорфа. Население морских колониальных птиц представлено почти исключительно конюгой-крошкой, которая встречается до самых высочайших абсолютных отметок и гнездится в трещинах скал, однако плотность гнездования птиц невелика.

Другая разновидность ПТК верхнего яруса – кустарничковые и лишайниково-кустарничковые тундры, распространенные на вершинной платообразной поверхности в восточной части острова. В отличие от большинства островов Северной Пацифики, вершинное «плато» на о. Матыкиль занимает небольшую площадь (выдел 2). Фациальная структура урочища бидоминантная, примерно одинаковые площади занимают ПТК кустарничковых тундр с багульником стелющимся, рододендром золотистым, брусникой, голубикой и разреженным травяным ярусом, а также лишайниково-кустарничковые тундры с тем же набором кустарничков и лишайниковым покровом с видами родов *Cladina* и *Cetraria*. Под тундровыми ПТК при условии свободного внутреннего дренажа без мерзлоты формируются сухоторфяно-подбуры иллювиально-железистые, в которых под мощным (около 25 см) сухоторфяным горизонтом из слабо разложившихся остатков кустарничков залегает желтовато-бурый иллювиально-железистый горизонт с большим количеством щебня и глыб, на гранях которых хорошо выражены железистые пленки.

Редкими фациями в составе урочища вершинного «плато» являются вейниковые кочкарные луга на сухоторфяных почвах, а также курумы с накипными лишайниками, пятнами встречающиеся среди тундры. В курумах, а также в скалистых останцах гнездятся конюги – большая и крошка (при абсолютном преобладании последней), однако плотность гнездования невелика.

Наибольшую часть островной площади занимают трансэлювиальные ПТК, представленные в основном в верхних и средних частях склонов крутизной 35–45°. Важным фактором ландшафтной дифференциации для склоновых ПТК выступает солярная и ветровая экспозиция. На северном макросклоне острова фациальная структура полидоминантная. Часть площади занимают кустарничковые тундры с разреженным травяным ярусом, в котором представлены анемонаструм сибирский (*Anemonastrum sibiricum*), горец трехкрылоплодный, зубровка альпийская, клайтония остролистная, под которыми формируются сухоторфяные подбуры, в которых уже с глубины 30 см обычно наблюдалась мерзлота. Часто в кустарничковых тундрах северного макросклона имеется ярус из низкорослой спиреи Бовера, присутствие которой свидетельствует о влиянии птиц.

Другие субдоминантные фации представлены разнотравными и злаково-разнотравными лугами, в составе которых кроме вейника Лангсдорфа обычны крапива узколистная (*Urtica angustifolia*), полынь белolistная (*Artemisia leucophylla*), дудник Гмелина, иван-чай узколистный, лигустикум шотландский. Под луговой растительностью сформировались маломощные сухоторфяные мерзлотные почвы.

Большую площадь на северном макросклоне занимают курумы, плотно заселенные конюгами и на меньших высотах – белобрюшкой. По данным Л.А. Зеленской (2009), конюги заселяют верхний «этаж» курумов, глубины «заселенного слоя» варьируют в интервале от 22 до 76 см, в среднем в 1 м<sup>3</sup> курумов обнаруживалось 4,4 гнезд конюги-крошки. На глыбах в верхней части курумов сосудистые растения практически не встречаются, лишь 10–20% поверхности камней покрыто накипными лишайниками (фото 15). Однако по периферии курумов и особен-

**Легенда к ландшафтной**

Типы и семейства		Роды	Автономные		Трансэловы	
			скалистые гряды и привершинные гребни	плато	верхние и средние части склонов, крутые	
					северной экспозиции	южной экспозиции
			с мерзлотой			
Горно-тундровые	Кустарничковые и лишайниково-кустарничковые	Конюги (редко)	1	2		
	Кустарничковые олуговелье	Конюги и белобрюшка			3	
Стланиковые	Кедровстланиковые мертвопокровные	Конюги и белобрюшка				4
Горнолуговые	Разнотравно-вейниковые	Конюги	5			
	Разнотравно-злаковые высокотравные	Конюги и белобрюшка				6
	Вейниковые кочкарные	<i>Конюги, белобрюшка, глупыш, ипатка, топорок</i>				
	Высокотравно-злаково-папоротниковые	Конюги и белобрюшка				
Скальные	Родиоловые и несомкнутые скальные травяные группировки	Кайры, чайки, моевка, глупыш, бакланы, ипатка				
Прибрежные	Вейниковые и прибрежно-морские	Белобрюшка, ипатка				
Без почвенно-растительного покрова		Очковый чистик				



Таблица 27

## карте-схеме о. Матюкиль

элювиальные		Трансаккумулятивные		Супераккумулятивно-субаккумулятивные
нижние части склонов различной экспозиции, крутые	береговые обрывы	днища долинообразных понижений	обвальнo-осыпные конусы и шлейфы	пляжи
без мерзлоты				
7				
		8		
	9			
			10	
				11

но вниз по склону прослеживаются ленточные ПТК (фото 16), маркирующие направление стока обогащенных биогенами талых и дождевых вод. По результатам химического анализа, грунты под глыбами, заселенными конюгами, содержали 43,64% углерода, 8,8% азота, 0,98% серы и 5,54% водорода. В этих условиях в зоне геохимического влияния курумов формируются растительные сообщества, состоящие почти исключительно из видов-орнитофилов. Наиболее характерны вейниковые луга (как кочкарной, так и обычной длиннокорневищной формы роста), а также щитовниково-морошковые сообщества, хорошо выделяющиеся на фоне кустарничковой тундры желто-зелеными пятнами.

В отличие от северного макросклона, на южном фоновыми в трансэлювиальных позициях являются не тундровые, а луговые ПТК, а в почвах обычно не наблюдается мерзлота. Наиболее типичны высокотравно-разнотравно-злаковые, злаково-разнотравные, осоково-папоротниково-злаково-разнотравные луга. Высота травостоя может достигать 1–1,5 м, а проективное покрытие – 90%. В высокотравно-разнотравно-злаковых лугах основными содоминантами являются волжанка двудомная (*Aruncus dioicus*), купырь лесной, чемерица остроподольная, также обычны дудник Гмелина, иван-чай узколистый, осока карагинская. В высокотравно-папоротниковых луговых сообществах доминируют кочедыжник американский, купырь лесной, обычны чемерица остроподольная, стрептопус стеблеобъемлющий, осоки карагинская и Гмелина, рябчик камчатский, колосняк мягкий, вейник Лангсдорфа, щитовник расширенный (Мочалова, Хорева, 2009). Под луговой растительностью на южном склоне формируются сухоторфяные почвы большей мощности (50 см и более), чем в луговых ПТК северного макросклона. Население морских колониальных птиц представлено обоими видами конюг и белобрюшкой, которые гнездятся в осыпях и курумах, пятнами разбросанных по всему склону, а также в трещинах и полостях скалистых останцов. При этом плотность гнездования птиц на южном макросклоне заметно ниже, чем на северном. По мнению Л.А. Зеленской (2009), это может быть связано с направлением господствующих ветров в зимний период, так как на южном макросклоне наблюдалось заметно больше снежников, а часть каньонов и осыпей здесь забиты снегом до середины лета, что не дает возможность гнездиться чистиковым птицам.

В качестве редких ПТК на южном макросклоне выделяются заросли кедрового стланика высотой до 0,5 м и сомкнутостью до 90% (мертвопокровные, реже кустарничково-брусничные) на подзолах иллювиально-гумусовых (выдел 4 на ландшафтной карте). Кедровый стланик негативно реагирует на геохимический прессинг со стороны птиц, поэтому вблизи курумов со скоплениями конюг и белобрюшки часто отмечается пожелтение хвои и засохшие ветви стланика.

Экспозиционные различия хорошо выражены в трансэлювиальных позициях в верхних и средних частях склонов. Вместе с тем все нижние части склонов такой же крутизны (40–50°) заняты поясом кочкарных вейниковых лугов, опоясывающим по периметру весь остров (выдел 7). По всей видимости, это связано с частичной аккумуляцией биогенных элементов, поступающих от птиц, т.е. орнитогенный фактор в данном случае превалирует над экспозиционным. Одной из ос-

новых гипотез формирования кочек в местах скопления морских колониальных птиц является геохимический прессинг, т.е. обильная подкормка растений органикой, стимулирующая более активный рост и кушение злаков (Иванов, Авессаломова, 2008). Однако геохимическая гипотеза не полностью объясняет все имеющиеся факты, поскольку иногда в трансаккумулятивных позициях вблизи скопления птиц вейник на о. Матыкиль может расти и в обычной длиннокорневищной форме. Под вейниковыми лугами формируются сухоторфяные почвы, имеющие в плане необычный мелкопятнистый рисунок. Внутри кочек, занимающих 20–35% пробных площадок, суммарная мощность сухоторфяных горизонтов может достигать 95 см даже на склоне крутизной 45°, а в межкочечном пространстве обычно выделяется не более одного-двух горизонтов, суммарная мощность которых не превышает 10–20 см, то есть почвы относятся к сухоторфяно-литоземам. В целом вейниковые луга занимают более 40% площади острова, при этом значительная часть их образована кочкарной формой вейника.

Население птиц и плотность гнездования в вейниковых кочкарниках выше, чем в злаково-разнотравных лугах в средних и верхних частях склонов. Помимо обоих видов конюг и белобрюшки здесь также гнездятся ипатки, встречаются топорки, роющие свои норы в сухоторфяных почвах, на недоступных для лис участках встречаются гнезда глупышей.

Береговые склоны расчленены многочисленными долинообразными понижениями, в нижней части имеющими вид каньонов или ущелий шириной всего несколько метров, а в верхних частях расширяющимися до нескольких десятков метров (выдел 8). Борта каньонов, особенно в нижних частях, плотно заселены птицами. Здесь среди отдельных вейниковых кочек и подушек родиолы гнездятся глупыши, предпочитающие теневую сторону каньонов, кайры, конюги, белобрюшки, ипатки, реже – чайки. В днищах каньонов в крупноглыбовых осыпях с фрагментами вейниковых кочкарных лугов гнездятся конюги и белобрюшки, причем гнездование было отмечено даже в «живых» осыпях (Зеленская, 2009).

Относительно высокая плотность гнездования морских птиц наблюдается и непосредственно в береговой зоне. По всему периметру острова под береговыми обрывами прослеживаются обвально-осыпные шлейфы, а также конусы выноса в местах выходов в береговую зону каньонов. Преобладают крупноглыбовые размерности горных пород, реже встречаются мелкощепнистые. Почвенно-растительный покров обычно отсутствует, иногда встречаются несомкнутые группировки из колосняка мягкого, вейника Лангсдорфа и прибрежных растений-галофитов (лигустикум шотландский, мертензия морская и др.). Здесь гнездятся оба вида конюг, ипатка, в тыловой части пляжей – очковый чистик.

Особую группу ПТК образуют береговые обрывы высотой до 200–300 м, опоясывающие по периметру почти весь остров. Наряду с несомкнутыми травяными скальными группировками из вейника Лангсдорфа, полыни Тилезиуса (*Artemisia tilesii*), лигустикума шотландского, колосняка мягкого, дудника Гмелина, иван-чая узколистного и других растений здесь выделяется особый высотный «родиоловый пояс»: все скалы усыпаны шарообразными или эллипсоидальными подушка-

ми родиолы розовой диаметром 20–30 см, часто используемыми глупышами для устройства гнезд. Население птиц береговых обрывов наиболее разнообразно. Помимо глупышей, в расщелинах скал и на полках здесь гнездятся оба вида кайр, моевки, бакланы, ипатки, чайки (Зеленская, 2009).

### **Влияние птиц на природные компоненты и островную геосистему**

**Орнитогенный микрорельеф.** На о. Матыкиль встречаются все основные формы орнитогенного микрорельефа, описанные ранее на других островах, однако среди них по занимаемой площади и размерам выделяются злаковые кочкарные луга, образованные вейником Лангсдорфа. На ключевых площадках среднее число кочек составило 96 шт./100 м, средняя высота кочек – 65 см, а максимальная высота кочки, встреченная нами, достигала 162 см, то есть сопоставима с ростом человека. Площадь, занимаемая вейниковыми кочкарниками на острове, составляет около 30% островных склонов (фото 17).

Несмотря на такое широкое распространение кочкарников, механизм их формирования не совсем ясен. Все существующие гипотезы можно свести к трем группам: а) образование кочек вследствие механического воздействия со стороны птиц; б) обильная подкормка растений органикой, стимулирующая их более активный рост и кущение; в) водно-эрозионные процессы на склонах, «моделирующие» кочки (Иванов, 2007 а).

Наши исследования показывают, что на о. Матыкиль основным фактором кочкообразования, скорее всего, является аномально высокое содержание азота и фосфора в почвах, что способствует росту растений в виде кочек, то есть «геохимическая гипотеза». Практически все злаковые кочкарники находились в четырех типах местообитаний: а) у подножья скалистых обнажений, занятых гнездовьями птиц; б) ниже каменных россыпей, служащих местом гнездования конюг и белобрюшки; в) в эрозионных ложбинах; г) в нижней части склонов по всему периметру острова, то есть в трансаккумулятивных звеньях ландшафтных катен. Таким образом, все злаковые кочкарники объединяет то, что они находятся в ландшафтно-геохимическом поле гнездовых скоплений птиц.

Вместе с тем «геохимическая гипотеза» не объясняет все известные случаи распространения (или нераспространения) кочкарников на острове. Например, иногда вейник Лангсдорфа в трансаккумулятивных позициях, казалось бы, должен был расти в форме кочек, однако он образовывал монодоминантные высоко-травные сообщества высотой более 1,2 м с плотной дерниной без формирования кочек. Общепринятой концепции, объясняющей все имеющиеся факты и механизм формирования кочкарников вблизи птичьих колоний (а они описаны в самых разных регионах), пока нет.

**Растительный покров.** В результате многовекового влияния огромной птичьей колонии на острове сформировался своеобразный орнитогенно-трансформированный растительный покров, опоясывающий остров по всему периметру

в нижней и средней частях склонов и частично захватывающий верхние части склонов, скалистый гребень и вершинное «плато». Наиболее заметные особенности орнитогенной растительности – формирование высотного пояса наскальных подушечников из родиолы розовой и кочкарных злаковых лугов. Родиола розовая и вейник Лангсдорфа – два наиболее массовых вида растений, аспектирующие по всему периметру острова до высоты примерно 300 м над у. м.

Каудексы родиолы розовой (*Rhodiola rosea*) образуют плотную торфоподобную массу неправильной шарообразной или эллипсоидальной формы, состоящую из переплетения многочисленных живых, отмерших и уже разлагающихся многолетних частей, «заякоренную» в трещине скалы 2–5 корнями, диаметром в среднем 20–30 см, с многочисленными (до 100–150) однолетними генеративными побегами, длина которых достигает 30–40 см (фото 18). Часто мощные экземпляры родиолы розовой используются глупышами для устройства гнезд. Цветению родиолы способствует «общий фон» многомиллионной колонии птиц, особенно сток вод, насыщенных биогенами по скальным трещинам. Наскальные подушечники, образованные родиолой, относятся к первичной орнитогенной растительности (Бреслина, 1987), т.е. развивающейся на местах, прежде лишенных сосудистых растений. Онтогенез наскальных подушек нередко прерывается в результате обрыва корней и падения со скал в возрасте 40–50 лет, когда общий вес вегетирующего растения достигает 2–3 кг (Мочалова, Хорева, 2009).

Второй тип орнитогенной растительности – злаковые кочкарники, образованные вейником Лангсдорфа и колосняком мягким. На о. Матыкиль злаковые кочкарники встречаются на склонах всех экспозиций, как на пологих, так и на крутых участках, но преобладают в средней и нижней частях склонов. На небольших высотах в прибрежной зоне оба злака встречаются совместно, но выше абсолютно доминирует вейник. Местами вейниковые кочкарники чередуются с моновидовыми зарослями вейника высотой около 1 м, где вейник растет в обычной длиннокорневищной форме. Количество побегов в дерновине вейника составляет в среднем около 1300 шт./м<sup>2</sup>. Оно примерно в 2 раза меньше, чем среднее количество побегов у кочкарного вейника, составляющее 2730 шт./м<sup>2</sup>, однако количество побегов у кочкарного вейника сильно варьирует (от 800 до 4800 шт./м<sup>2</sup>). Надземная биомасса вейника, произрастающего в виде кочек, в среднем в три раза превышает биомассу вейника с нормальной, длиннокорневищной формой роста (2472 и 868 г/м<sup>2</sup> соответственно). Кроме того, у кочкарной экобиоморфы увеличен, по сравнению с типичными растениями, и размер листьев. Их длина составляет в среднем 65–70 см у кочкарных и 50–55 см у нормальных растений (Мочалова, Хорева, 2009). Кочкарная вейниковая растительность на о. Матыкиль может быть как первичной (зарастание скал и каменистых осыпей), так и вторичной (замещение кустарничковых тундр, разнотравных лугов, подушек родиолы розовой и др.). По-видимому, вейниковые кочкарники как заключительная стадия орнитогенных сукцессий могут существовать неопределенно долгое время в условиях относительно стабильной орнитогенной нагрузки.

«Родиоловый пояс» на береговых скалах и пояс кочкарных вейниковых лугов опоясывают по периметру весь остров в нижней части склонов. В верхней части

склонов орнитогенные сообщества не образуют сплошного пояса, а представляют собой «ленточные» вертикально ориентированные растительные сообщества, маркирующие локальное направление стока обогащенных биогенами дождевых и талых вод от курумов, в которых гнездятся конюги и белобрюшки. Здесь в основании осыпей и по их периферии развиты мощные вейниковые заросли (как кочкарного, так и нормального облика), а также папоротниково-морошковые, морошково-зеленомошные растительные сообщества, где редко плодоносящая морошка (*Rubus chamaemorus*) имеет очень крупные листья, а папоротник – напротив, низкие жестковатые вайи желто-зеленого цвета. Папоротниково-морошковая растительность маркирует путь стока богатых биогенами вод на более дренированных участках склонов, а вейниковые заросли – на более влажных, в основном по ложбинам.

**Автотрофный биогенез.** Для характеристики автотрофного биогенеза анализируются экстенсивные параметры биогенной миграции, отличающиеся высокой информативностью — величина надземной фитомассы, ее фракционная структура, зольность растений и запас минеральных веществ в фитоярусе (Иванов и др., 2009).

Средние запасы надземной травянистой фитомассы на о. Матъкиль, рассчитанные по 11 площадкам, составляют 43,8 ц/га (в расчете на сухое вещество), что примерно в полтора раза выше показателей, которые приводятся для лугов южной части тундровой зоны (Базилевич, 1993). Более высокая продуктивность луговых сообществ острова, вероятно, связана с повышенным поступлением биогенных элементов от птичьего населения. Запасы фитомассы обнаруживают достаточно четкую связь со структурой фитоценозов и положением в катене. Наименьшие запасы травянистой фитомассы характерны для мохово-кустарничковой тундры, распространенной на фрагментарно выраженном вершинном «плато» (табл. 28).

Травяной ярус в тундровых ПТК невысокий и разреженный, что и обуславливает его небольшую фитомассу (23,4 ц/га). Промежуточное положение по запасам травянистой фитомассы занимают трансэлювиальные ПТК, в которых доминируют разнотравно-вейниковые луга. Запасы фитомассы здесь выше (34–37 ц/га), что объясняется высотой травостоя (до 40–45 см) и проективным покрытием (до 80–85 %). Луговые ПТК в средних частях склонов также характеризуются большим видовым разнообразием. При общем невысоком видовом разнообразии растительности на острове здесь на площадках фиксировалось до 13 видов травянистых растений.

Наибольшие запасы травянистой фитомассы (в среднем 70,4 ц/га, максимум – 102,4 ц/га) характерны для нижних частей склонов. В трансаккумулятивных звеньях катен почти по всему периметру острова сформирован пояс кочкарных вейниковых лугов. Средняя высота травостоя 60 см, проективное покрытие – 95%. Фитоценозы отличаются очень невысоким видовым разнообразием (в среднем 4 вида) при абсолютном доминировании вейника Лангсдорфа.

Значительно реже в трансаккумулятивных звеньях катен встречаются разнотравно-злаковые луга (иван-чай узколистный, осока Гмелина, колосняк мягкий, вейник Лангсдорфа, дудник Гмелина, полынь Тилезиуса), отличающиеся от моно-

Таблица 28

## Структурно-функциональные параметры ПТК о. Матъкиль

ПТК	Надземная травянистая фитомасса, ц/га	Фракционная структура фитомассы, ц/га сухого вещества				Характеристики травостоя			
		злаки	осоки	разнотравье	папоротники	проективное покрытие, %	высота, см	число ярусов	кол-во видов на площадке
Автономные с мохово-кустарничковыми тундрами и разреженным травяным ярусом	23,4	10,4	7,0	-	6,0	20	25	1	6
Трансэлювиальные:									
- с разнотравно-вейниковыми лугами	36,8	17,6	19,2	-	-	80	50	2-3	10
- со злаково-разнотравно-осоковыми лугами	34,0	2,8	20,8	10,4	-	85	45	2-3	11
Трансаккумулятивные:									
с вейниковыми кочкарными лугами	70,4	61,6	8,8	-	-	95	60	1-2	4
с разнотравно-злаковыми лугами	34,4	24,0	10,4	-	-	90	60	2-3	10

доминантных вейниковых кочкарников. Запасы фитомассы в них примерно в два раза ниже. По этому показателю, а также по видовому разнообразию и вертикальной структуре фитоценозов они близки к лугам средней части склонов, но по высоте травостоя и проективному покрытию ближе к вейниковым кочкарникам.

Таким образом, в нижних частях склона наблюдается увеличение высоты травостоя, проективного покрытия и запасов фитомассы с одновременным уменьшением видового разнообразия фитоценозов и доминированием вейника Лангсдорфа. Это объясняется интенсивным ростом вейника в условиях повышенного содержания азота в почвах нижних звеньев катен, куда поступают биогенные элементы из сопряженных с ними комплексов средних и верхних частей склонов.

Растительные сообщества о. Матъкиль помимо невысокого видового разнообразия отличаются сравнительно простой вертикальной структурой. В большинстве случаев в описываемых фитоценозах выделялось два травяных яруса, об-



разованных злаками и разнотравьем. Иногда вертикальная структура травостоя усложнялась до трех ярусов (злаки + высокотравье и низкотравье), иногда упрощалась до одного яруса в тундровых ПТК.

Анализ фракционной структуры показывает, что в фитоценозах большая часть фитомассы приходится на ярус, образованный злаками. Максимальная доля злаков во фракционной структуре отмечается в луговых комплексах нижних частей склонов (70–90%). В луговых ПТК средних частей склонов в составе фитомассы преобладает разнотравье (50–60%), иногда в значительном количестве присутствуют осоки (около 30%), а удельный вес злаков сильно варьирует (10–50%) в зависимости от местных особенностей. Для оценки латеральной неоднородности травянистой фитомассы использованы показатели вариационной статистики. Вследствие небольшого массива точек к этим показателям следует относиться с известной осторожностью, однако общую тенденцию они, вероятно, отражают правильно.

Травяная надземная фитомасса луговых ПТК о. Матыкиль отличается довольно высокой вариабельностью. При среднем значении фитомассы 43,8 ц/га дисперсия ( $\sigma$ ) по 11 площадкам равна 21,8 ц/га, а коэффициент вариации ( $V$ ) 49,9%. При этом во фракционной структуре наибольшей латеральной неоднородностью отличаются злаки. При средней фитомассе 27,3 ц/га  $\sigma$  равна 24,6 ц/га, а  $V$  достигает 90,1%. Фитомасса разнотравья также отличается довольно большой вариабельностью (при запасе фитомассы 14,1 ц/га  $\sigma$  равна 8,3 ц/га,  $V$  — 58,9%), однако она более постоянна, чем у злаков.

В ландшафтно-геохимических сопряжениях наибольшая вариабельность фитомассы характерна для нижних частей склонов, где наблюдается высокая плотность птичьего населения, что отражает разнонаправленный характер изменения продуктивности в условиях орнитогенного привноса вещества в ландшафт. С одной стороны, здесь наблюдается усиление межвидовой конкуренции, а с другой — отмечены высокая устойчивость и интенсивное развитие вейника в условиях повышенного азотного питания в нижних звеньях катен, что сопровождается ростом продуктивности. Однако при избыточном содержании химических элементов в почвах и интенсивном зоомеханогенезе происходит снижение продукционного процесса.

К экстенсивным параметрам автотрофного биогенеза относятся показатели запасов зольных элементов в травянистой фитомассе, при расчете которых использованы данные по содержанию минеральных веществ в ее различных фракционных частях. При их сопоставлении выявляются повышенная зольность у разнотравья относительно злаков и снижение зольности у осок. В то же время, по сравнению с опубликованными данными по растениям разных систематических групп фитоценозы о. Матыкиль отличаются повышенным накоплением минеральных веществ.

По запасам зольных элементов в травянистой фитомассе все ПТК можно разделить на три группы. К первой относятся автономные ПТК мохово-кустарничковых тундр, отличающиеся наиболее низким содержанием зольных элементов в разреженном травяном покрове (2,6 ц/га). Вторая группа включает трансэлюви-

альные ПТК, где в связи с ростом надземной фитомассы разнотравно-вейниковых и злаково-разнотравно-осоковых лугов, увеличением флористического богатства и появлением видов с разной филогенетической специализацией запас зольных элементов в травяном ярусе увеличивается до 5–6 ц/га. В этих растительных сообществах основную роль в закреплении химических элементов на фитобарьере играет разнотравье. В третью группу входят трансаккумулятивные ПТК, характеризующиеся нестабильными значениями биогеохимических параметров.

Пространственная вариабельность запасов минеральных веществ в травяном ярусе (от 3,1 до 9,7 ц/га и более) согласуется с изменением надземной фитомассы и ее фракционной структуры, а также с увеличением зольности растений внутри вейниковых кочкарников. Например, зольность вейника Лангсдорфа в разных точках опробования варьирует от 7 до 35%, в то время как в фоновых условиях на прилегающей части материка она обычно не превышает 7% (Сергеев, 1970). Возможно, рост зольности растений в условиях орнитогенного пресса обеспечивается за счет увеличения трофности местообитаний, а также в связи с вероятностью внекорневого поглощения элементов, поступающих с продуктами метаболизма и аэральными потоками с моря. В частности, повышенная зольность у представителей рода *Calamagrostis* (более 10 %) по сравнению с другими злаками и тенденция к ее увеличению при повышенных аэральным нагрузкам отмечались и для других регионов (Авессаломова, 2007). В целом при высокой плотности птичьего населения полоса вейниковых кочкарников, различающихся по запасам минеральных веществ и интенсивности автотрофного биогенеза, выполняет функции диффузного латерального фитобарьера, опоясывающего по периметру о. Матыкиль.

Для выявления филогенетической специализации растений разных систематических групп выбраны виды, пользующиеся широким распространением и входящие в состав большинства растительных ассоциаций. Среди них злаки — вейник Лангсдорфа и колосняк, которые на Ямских о-вах относятся к фоновым орнитофильным видам. Другую группу составили локальные орнитофильные виды из разнотравья и папоротников: щитовник распростертый, иван-чай, морошка и родиола розовая. Как уже отмечалось, вейник, щитовник и колосняк часто используются птицами для гнездования и укрытия; морошка и иван-чай наиболее обильны во вторичных орнитогенных фитоценозах на сухоторфяных почвах, а родиола образует первичный орнитогенный растительный пояс на береговых скалах.

Анализ содержания минеральных веществ в растениях о. Матыкиль выявил, что они отличаются повышенной зольностью по сравнению с растительностью в фоновых условиях (табл. 29). Этому обстоятельству могут способствовать две причины: растительность вблизи птичьих колоний обильно обрызгивается пометом пролетающих птиц, а также она запыляется мельчайшими минеральными частичками. Это согласуется с литературными данными (Добровольский, 1998), в которых отмечается высокое содержание нерастворимого остатка в растениях на атоллах с птичьими базарами (в злаках до 20%). Возможно, повышенное количество минеральных веществ в растениях является одной из причин высокой зольности (10–30%) сухоторфяных почв.

Таблица 29

## Содержание минеральных веществ в растениях-орнитофилах о. Матыкиль

Группа видов	Вид	Зольность, %
Злаки	Вейник Лангсдорфа	6,73-35,00
	Колосняк мягкий	3,12-19,14
Папоротники	Щитовник расширенный	16,75-31,45
Разнотравье	Иван-чай узколистный	20,65-40,09
	Родиола розовая	7,10-29,73
	Морошка	8,30-41,19

Расчет коэффициентов относительного поглощения (КОП) показал, что на о. Матыкиль зольность злаков (КОП от 1 до 1,4) вдвое ниже по сравнению с разнотравьем (КОП от 2 до 2,4). Наименьшей зольностью отличается колосняк, который использован как эталонный вид при расчете КОП. В то же время, зольность конкретных видов характеризуется значительной вариабельностью. Например, в верхней части склонов со снежниками в кустарничковой тундре с разреженным травяным ярусом и низкой численностью птиц зольность колосняка составила 3,12%, а в трансаккумулятивных позициях с разнотравно-злаковыми лугами, где наряду с улучшением трофности местообитаний увеличивается орнитогенный пресс на ландшафт, – 19,14%.

**Почвенный покров.** Под кустарничковыми тундрами, где влияние птиц минимально, формируются типичные тундровые подбуры. Однако под преобладающей на острове луговой растительностью характерны сухоторфяные почвы. Главную роль в их генезисе и свойствах играет интенсивное, не связанное с грунтовыми водами и заболачиванием торфообразование, протекающее на минеральном субстрате в условиях холодного и влажного морского климата, а также многовековое воздействие птиц.

Сухоторфяные почвы характеризуются кислой реакцией и высокой зольностью; поглощающий комплекс не насыщен основаниями. В литературе указывается, что мощность сухоторфяных почв обычно не превышает одного метра (Классификация..., 2004). Вместе с тем на о. Матыкиль, где вейник сильно разрастается в условиях многовекового привноса биогенных элементов, нами неоднократно описывались сухоторфяные почвы мощностью более метра, причем на склонах крутизной более 40°, а максимальная их мощность составила 1,5 м.

Сухоторфяные почвы отличаются высоким процентом содержания органического углерода. Важным источником поступления  $C_{\text{орг}}$  в геосистемы является население птиц. В качестве фоновой нами проанализирована сухоторфяная маломощная почва из окрестностей Магадана без воздействия на нее птиц. Содержание  $C_{\text{орг}}$  в ней колеблется от 55,41 до 16,44 % с закономерным убыванием по глубине (табл. 30). Для сухоторфяных почв о. Матыкиль характерно значительно большее содержание  $C_{\text{орг}}$  при этом в нижних частях склонов отмечается аномаль-

Таблица 30

**Содержание органического углерода в сухоторфяных почвах о-ва Матыкиль и сопредельных территорий**

Почва	Сухоторфяные горизонты	Глубина, см	C <sub>орг</sub> , %
Сухоторфяная маломощная под каменноберезняком вейниковым на побережье вблизи Магадана (без влияния птиц)	TJ-1	0-4	55,41
	TJ-2	5-8	24,11
	TJ-3	16-22	16,44
Сухоторфяная под вейниковым кочкарным лугом на о. Матыкиль (в зоне влияния птиц)	TJ-1	5-10	69,19
	TJ-2	15-30	49,99
	TJ-3	58-65	55,63
	TJ-4	70-75	48,47

но высокое его содержание по всему почвенному профилю до глубины 75 см. Вероятно, накопление C<sub>орг</sub> в трансаккумулятивных позициях связано как с латеральными потоками, так и с большей плотностью птичьего населения. В верхних частях склонов различия накопления C<sub>орг</sub> на разных глубинах более заметны. Биогенные элементы здесь активно переносятся на более низкие позиции по склону, не успевая накапливаться в почве.

Население птиц оказывает влияние также и на кислотность почв. На северном макросклоне о. Матыкиль с высокой плотностью птичьего населения повсеместно в почвах на всех глубинах отмечалась сильноокислая реакция (pH 3,2–3,8). На южном склоне, где плотность птиц меньше, значения pH несколько выше (3,6–4,8). Подобный эффект объясняется тем, что в состав птичьего помета входят разные органические соединения и соли мочевой и минеральных кислот: фосфорнокислые соли, мочевокислый и щавелевокислый аммоний и др. При воздействии дождевых вод из помета выщелачиваются легкорастворимые соединения фосфора, нитраты, сульфаты и хлориды. Быстрое разрушение солей мочевой кислоты и образование щавелевой кислоты увеличивают агрессивность продуктов преобразования помета, что создает предпосылки для формирования кислой среды (Иванов и др., 2009).

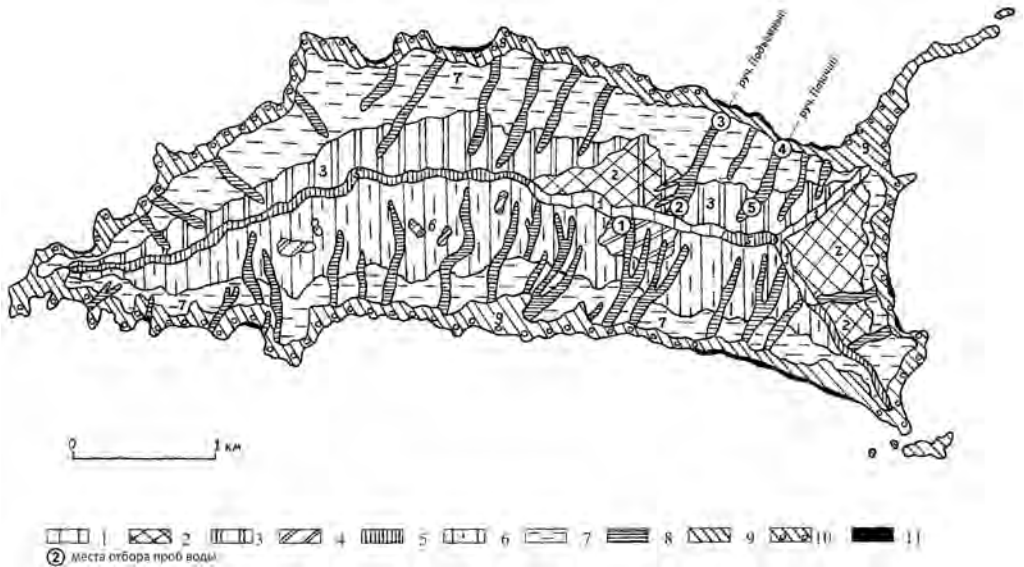
В то же время, погадки, птичий помет и скорлупа яиц являются источниками кальция, что может способствовать незначительному подщелачиванию среды в верхних горизонтах торфяных почв. Эффект подщелачивания отмечается в качестве одной из особенностей почвообразования в местах скопления морских колоннальных птиц на малых островах и в других местах (Бреслина, 1987; Плещенко, 1992). Очевидно, влияние продуктов жизнедеятельности птиц на щелочно-кислотные условия почв орнитогенных геосистем может быть разнонаправленным и проявляться в зависимости от гидротермических условий, интенсивности разложения органического вещества, характера минерального субстрата. Общее

свойство орнитогенных почв о. Матюкиль —увеличение трофности за счет обогащения фосфором, азотом и другими биогенными элементами, влияющими на интенсивность автотрофного биогенеза и водную миграцию элементов.

**Особенности водной миграции элементов.** Крупные скопления птиц существенным образом меняют химический состав поверхностных вод. Для сравнения нами проанализирован ионный состав воды из ручья, вытекающего из снежника (руч. Снежный) на высоте около 600 м и отражающего главным образом гидрохимические особенности азральных потоков, а также вода из двух ручьев (в среднем и нижнем течении), протекающих вблизи колоний птиц (руч. Птичий и Подъемный) (рис. 24). Результаты исследований систематизированы в табличной форме и на диаграмме (табл. 31, рис. 25).

Талые воды характеризуются низкой минерализацией, преобладанием таласофильных элементов (Cl, Na и др.), слабокислой реакцией ( $\text{pH} = 5,98$ ) и незначительным количеством органического углерода (2,2 мг/л). Состав этой воды с определенными допущениями может быть использован как точка отсчета при выявлении основных направлений трансформации поверхностных вод в геохимических ландшафтах острова с колониями птиц.

Воды в среднем и нижнем течении ручьев, протекающих вблизи скоплений морских колониальных птиц, по всем параметрам резко отличаются от талых вод. Основные изменения проявляются в увеличении минерализации и концентрации биогенных элементов. В водах ручьев, протекающих вблизи птичьих колоний, резко возрастают общая сумма ионов, содержание хлоридов натрия и кальция.



**Рис. 24.** Места отбора проб воды на о. Матюкиль; 1–11 – номера выделов на ландшафтной карте (см. рис. 23).

Таблица 31

Химический состав поверхностных вод о. Матюкиль в летний период

Название водотока		Сумма ионов, мг/л	C <sub>орг</sub>	pH	P, мг/л
О-в Матюкиль	Руч. Снежный (проба 1)	45,1	2,2	5,98	0,07
	Руч. Подъемный (пробы 2-3)	116,7–168,3	7,1–7,8	5,0–5,8	0,17–0,18
	Руч. Птичий (пробы 4-5)	280,7–298,4	10,5–12,4	3,4–3,5	1,53–3,16
Реки Охотского побережья		37,9	н/д	6,8–7,4	0,0–0,02

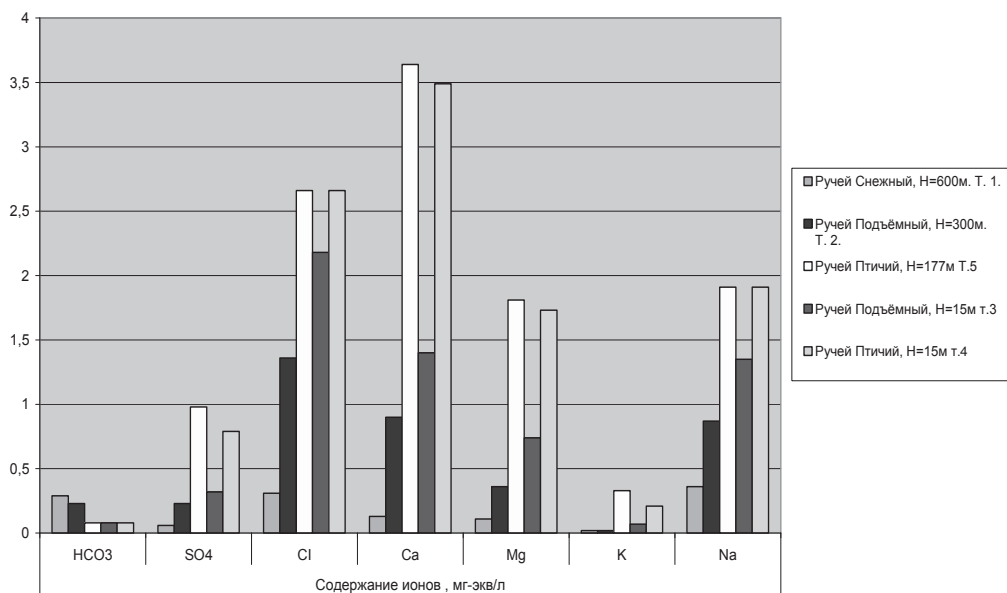


Рис. 25. Ионный состав поверхностных вод о. Матюкиль

Важным источником поступления этих соединений в поверхностные воды являются метаболиты птиц, содержащие значительное количество мочевиной кислоты и ее солей. Наряду с такими биогенными элементами, как К, Са, Mg, в процессы водной миграции вовлекается P, содержание которого повышено в экскрементах птиц (Иванов, Авессаломова, 2008).



Общая тенденция проявляется также в увеличении вниз по течению суммы ионов, хлоридов, сульфатов, содержания щелочных и щелочно-земельных элементов, фосфора. Очевидно, что поступление минеральных веществ в воды связано с выщелачиванием химических элементов из почв, вымыванием из помета и других метаболитов птиц. При приближении к морю возможно увеличение роли импульверизации солей. Существенное значение орнитогенного источника при формировании состава поверхностных вод четко выявляется при сравнении ручьев о. Матгикиль с реками Охотского побережья в районе Магадана (реки Дукча, Каменушка) (Гидрологический ежегодник, 1975). Например, при отсутствии морских колониальных птиц содержание фосфора в этих реках ниже на два порядка (см. табл. 31).

Содержание  $C_{орг}$  в ручьях по сравнению с тальми снеговыми водами возрастает в 3–5 раз, что косвенно подтверждается коричневатым цветом вод и связано, очевидно, с выщелачиванием агрессивных органических кислот (щавелевая и др.) из помета. Максимальное содержание  $C_{орг}$  (как и основных ионов) отмечено в ущелье руч. Птичий, где происходит непосредственный смыв экскрементов и продуктов их разрушения с отвесных склонов. Появление высокого содержания органических кислот сопровождается снижением рН до 3,4–3,5 и свидетельствует об изменении щелочно-кислотной обстановки. Гораздо слабее такая тенденция выражена в ущелье руч. Подъемный, по днущу которого прослеживается полоса вейниковых кочкарников, ограничивающих контакт натечных склоновых вод с водами ручья, где сохраняется слабокислая среда (Иванов, Авессаломова, 2008).

Расчет коэффициента водной миграции ( $K_x$ ) показал, что наибольшей подвижностью в орнитогенных геосистемах отличаются Cl и S, относящиеся к очень подвижным мигрантам (табл. 32), наименьшей – K, его участие в водной миграции ограничивается за счет включения в биологический круговорот. При усилении орнитогенного влияния в средних и нижних частях склонов отмечается рост  $K_x$  большинства макроэлементов. По величине коэффициента контрастности ( $K_c$ ), рассчитанного относительно вод руч. Снежный, они образуют следующий ряд: P (6,7) > Ca (4,2) > S (2,5) = Mg (2,5) > K (2,1) > Cl (1,3) > Na (0,8). Самой высокой контрастностью отличается поведение P; он переходит в группу очень подвижных мигрантов ( $K_x > 10$ ), а его растворимые соединения с водными потоками поступают в море, обеспечивая повышение евтрофности прибрежных аквальных комплексов. Интересно, что в случае отсутствия латеральных биогеохимических барьеров в ущелье руч. Птичий даже K ведет себя как легкоподвижный мигрант.

Таблица 32

**Интенсивность водной миграции элементов в ручьях о. Матгикиль  
(Иванов, Авессаломова, 2008)**

Название водотока	Коэффициенты водной миграции			
	100n	10n	n	0,n
Руч. Снежный	Cl	S	Na, Ca, P, Mg	K
Руч. Подъемный	Cl	S	Na, Ca, Mg, P	K
Руч. Птичий	Cl, S	P	Ca, Na, Mg, K	-



Сравнение гидрохимических параметров показало, что на локальном уровне проявляются различия водной миграции элементов в зависимости от морфологической структуры субдоминантных комплексов. По большинству показателей выделяется руч. Птичий, в его водах обнаружено максимальное содержание биогенных элементов. Этот ручей протекает в ущелье, борта которого заселены птицами, а днище заполнено нагромождениями щебня и глыб. Очевидно, в условиях грубого субстрата и отсутствия латеральных барьеров не действуют природные механизмы, способствующие изъятию элементов из водных потоков. Наоборот, одной из причин более низкой концентрации биогенов в водах руч. Подъемный может быть наличие биогеохимических барьеров, приуроченных к вейниковым кочкарникам в днище, где происходит перехват элементов, которые поступают с натечными склоновыми водами, включение их в биологический круговорот и ограничение поступления в воды.

Орнитогенная геосистема на о. Матькиль во многом является уникальной. Это связано прежде всего с численностью птичьей колонии – самой крупной в Северной Пацифике, многовековым (скорее всего – тысячелетним) воздействием со стороны птиц практически на все островные ПТК, что определяет их основные структурно-функциональные особенности. Крайне необычным является «орнитогенный пояс» из наскальных подушечников родиолы розовой и кочкарных вейниковых лугов, локализованный на высотах от 0 до 300 м и опоясывающий по периметру весь остров. Почвенно-растительный высотный пояс таких размеров, связанный с жизнедеятельностью птиц, ранее не отмечался в научной литературе.

Важно подчеркнуть, что о. Матькиль, несмотря на крупнейшую в Северной Пацифике колонию морских птиц, представляет собой устойчивую стабильно функционирующую геосистему, равновесную в отношении взаимосвязей морских колониальных птиц и других природных компонентов. Дополнительный привнос огромного количества элементов минерального питания со стороны птиц в течение нескольких тысяч лет выступает здесь таким же прямодействующим и стабильным экологическим фактором, как солнечная радиация, тепло, атмосферные осадки (Мочалова, Хорева, 2009). Многовековой орнитогенный пресс изменил на большей части острова почвенно-растительный покров, химический состав поверхностных вод, межкомпонентные связи и, соответственно, островную геосистему в целом.

## II.6. Остров Умара

**Географическое положение.** Остров Умара находится в зал. Одян Тауйской губы Охотского моря (рис. 26) и отделен от побережья неглубоким проливом шириной около 1,5 км. При максимальных отливах (5–6 дней за приливной цикл) в проливе на 1–2 часа обнажается галечная коса, соединяющая юго-восточную часть острова с берегом, т. е. остров на некоторое время превращается в полуостров (фото 19). О. Умара вытянут в долготном направлении, длина его составляет около 900 м, ширина – 300 м, площадь немногим менее 0,3 км<sup>2</sup>, максимальная



Рис. 26. Географическое положение островов Северной Охотии.

высота – 91 м. Географические координаты в центральной части острова –  $59^{\circ}$ ,  $1537992$  с.ш. и  $151^{\circ}$ ,  $7854936$  в.д.

Название острова происходит от эвенкийского «*умар*» – «птичий базар» (Леонтьев, Новикова, 1989). О. Умара необитаем и расположен довольно далеко от населенных пунктов (расстояние до ближайшего поселка около 90 км), поэтому антропогенный пресс на островную геосистему крайне невелик, иногда производится сбор яиц тихоокеанской чайки с проходящих судов. На острове длительное время существует птичий базар, численность населения морских колониальных птиц превышает 30 тыс. особей, при этом в последние годы происходит активный рост птичьей колонии и заселение птицами ранее не освоенных участков (Зеленская, 2006).

**Основные черты природы.** О. Умара сложен вулканогенными породами юрского возраста – андезитами, андезито-базальтами и их туфам. Как и на большинстве изученных островов, на о. Умара выделяется пологоволнистая вершинная поверхность со средней высотой около 80 м и скалистые береговые уступы, особенно выраженные на северной оконечности острова; юго-западные и восточные склоны более пологие, в верхней части их имеются террасовидные уступы, связанные с неоднородным составом слагающих пород.

Из-за небольших размеров острова поверхностные водотоки на нем отсутствуют, иногда встречаются микрозападины, заполненные водой.

Почвенный покров о. Умара достаточно однообразен и состоит из сухоторфяных почв, сухоторфяно-литоземов и подбуров сухоторфяных, а вот растительный покров, несмотря на небольшую площадь острова, весьма разнообразен и мозаи-

чен. Всего во флоре острова обнаружен 151 вид сосудистых растений (Мочалова, 1995). Основу растительного покрова составляют заросли стлаников (кедрового, ольхового и березки Миддендорфа (*Betula middendorffii*) по некрутым участкам склонов и краям вершинного «плато». В травяно-кустарничковом ярусе характерны брусника, багульник, шикша сибирская, линнея северная (*Linnaea borealis*), седмичник европейский, плаун годичный (*Lycopodium annotinum*) и др. Местами, особенно в низкорослых сомкнутых березнячках, травяно-кустарничковый ярус не выражен, а почва покрыта зелеными мхами. Достаточно большую площадь также занимают кустарничковые тундры на вершинной платообразной поверхности острова, вейниково-разнотравные и вейниково-кустарничковые сообщества, представленные небольшими участками по всему острову, в особенности по склонам. Современный растительный покров отчасти восстановленный, так как на острове имеются следы старых пожаров, особенно заметные на северной оконечности, где до сих пор среди горелых стволов стланика доминируют сплошные заросли вейника Лангсдорфа и иван-чая узколистного (Мочалова, 1995). Несмотря на положение острова в области лиственнично-каменноберезовых лесов и широкое распространение на близлежащем побережье полуострова Кони каменноберезняков и лиственничников, о. Умара безлесен. Древесная растительность на острове представлена всего несколькими экземплярами

**Население морских колониальных птиц.** О. Умара интересен тем, что у большинства гнездящихся там видов морских птиц за последние 20 лет значительно выросла численность, а общая численность колонии увеличилась почти в три раза (Зеленская, 2006). Вследствие этого наблюдается экспансия птиц на ранее незаселенную часть острова, что дает возможность наглядно проследить ответную реакцию геосистем на усиление орнитогенного пресса.

Население морских колониальных птиц представлено 9 видами, среди которых наиболее многочисленны моевки, топорки, тихоокеанская чайка, кайры (табл. 33). Общая численность птиц оценивается примерно в 32,5 тыс. особей (Зеленская, 2006). Как и на других островах, наблюдается приуроченность гнездования разных видов птиц к различным видам геосистем. Так, на вершинной платообразной поверхности острова гнездится почти исключительно тихоокеанская чайка. Второй по значению вид морских колониальных птиц, оказывающий заметное влияние на природные геосистемы о. Умара – топорок – гнездится в основном на задернованных береговых склонах. Норы топорков дисперсно распределены почти по всему периметру острова, однако плотность гнездования значительно варьирует на разных участках склонов. Отдельные биогеоценозы с высокой плотностью гнездования (расстояние между норами около 50 см) располагаются мозаично, чередуясь со слабо заселенными (расстояние между гнездами от 3–5 м до 10–15 м) и совсем не заселенными участками склонов. Вместе с норами топорков на склонах часто встречаются и гнезда чаек. Гнезда моевок, кайр и бакланов приурочены в основном к полкам и выступам на скалистых обрывах северного и юго-западного побережья. Очковый чистик гнездится почти исключительно в прибрежных каменистых осыпях.

Таблица 33

## Численность морских птиц, гнездящихся на о. Умара в 1974–2005 гг.

Вид птиц	Годы наблюдений				
	1974	1987	1992	1995	2005
Берингов баклан	500	1374	2000	344	752
Тихоокеанская чайка	<2000	2260	<2000	2078	5964
Моевка	<3000	4170	3000	3178	13996
Тонкоклювая кайра	<100	400	100	950	3929
Толстоклювая кайра	<100	0	6		
Очковый чистик	<100	458	400	614	636
Белобрюшка	0	0	107	194	17
Ипатка	<100	0	30	50	23
Топорок	<6000	2420	>1000	>5000	7122
Всего	11900	11082	8643	12408	32439

Источники: учеты 1974 г. – Велижанин (1977); 1987 – Лейто и др. (1991); 1992 – Голубова, Плещенко (1997); 1995, 2005 гг. – Зеленская (1995, 2006).

Причины резкого увеличения численности птичьей колонии на о. Умара не вполне ясны. По мнению Л.А. Зеленской (2006), численность колонии могла возрасти из-за перемещения на остров птиц с других участков гнездового ареала, поскольку в птичьих колониях на близлежащем материковом побережье отмечено сокращение численности морских птиц (суммарно почти в три раза за 10 лет), возможно, связанное с разрушением приморских скал. Высокая кормовая база в прилегающей к о. Умара акватории способна поддерживать достаточно крупную птичью колонию.

**Влияние птиц на природные компоненты и островную геосистему.** Резкое увеличение численности птичьей колонии и экспансия птиц на ранее не освоенные участки, наблюдающиеся в настоящее время, позволяют эмпирически изучить изменения, происходящие в островной геосистеме под влиянием усиления орнито-генного пресса. Птичий базар на острове, судя по эвенкийскому названию, существует достаточно длительное время. Воздействие разных видов птиц на природные компоненты проявляется в целом так же, как и на других островах. В местах гнездования топорков на о. Умара образуются специфические формы микрорельефа – норы и выбросы из них, злаковые кочки, тропы, «взлетные площадки» и т.п. Однако в целом птицы оказывают относительно слабое воздействие, и видовой состав растительных сообществ не обеднен, как это типично для других изученных островов, а напротив, происходит некоторое пополнение флоры за счет заносных видов,

натурализовавшихся в естественных местообитаниях. На о. Умара такими видами являются резушка сумколистная (*Arabidopsis bursifolia*), дескурения софиевидная (*Descurainia sophioides*) (на материковом побережье – апофиты) и крупка дубравная (*Draba nemorosa*), марь белая (*Chenopodium album*) (на побережье – антропохоры), отмеченные на склонах рядом с птичьими базарами (Хорева, 2003). В целом растительный покров о. Умара отличается большой пестротой и мозаичностью. Это подтверждается и материалами дистанционного зондирования. По результатам анализа космических снимков Landsat-7 за 2000 г., о. Умара среди всех островов Северной Охотии выделяется необычно высокими показателями экосистемного разнообразия (индекс Симпсона – 0,84, индекс Шеннона – 3,07), что характерно для островов с пестрой мозаичной растительностью (Иванов, Крушина, 2006).

Вместе с тем, Л.А. Зеленская (2006), работавшая на острове в разные годы, отмечает, что в 2005 г. по сравнению с 1995 г. значительное увеличение численности чаек на некоторых участках привело к заметному изменению и разрушению растительного покрова. Формируются «проплешины» на лугах, где чайки устраивают «клубы» (фото 20), на ряде участков кустарничковых тундр на вершинном «плато» наблюдается пожелтение и угнетение кустарничков, увеличение доли злаков, появились участки с угнетенным кедровым стлаником (пожелтевшая хвоя, засохшие ветви) и т.п.

Для выявления особенностей структурно-функциональной организации геосистем были заложены две ключевых площадки, расположенных неподалеку в близких ландшафтных условиях на разных участках склонов, один из которых длительное время находится под орнитогенным прессом (площадка 1), а другой только начинает осваиваться птицами (площадка 2) (фото 21, 22).

### **Площадка 1.**

*Название ПТК:* верхняя часть склона крутизной 27° восточной экспозиции под вейниковым кочкарником на сухоторфяно-литоземе. Средняя высота кочек – 60 см, диаметр основания – 65 см, форма кочек близка к цилиндрической.

*Фитоценоз* – вейниковый кочкарный луг, до 10–20% растений вейника повреждено птицами (вытоптано и выщипано).

Высота травостоя – 0,8 м, проективное покрытие – 80–90%.

*Виды:* вейник Лангсдорфа – сор<sub>3</sub>, крапива узколистная – ср, полынь арктическая – сол.

*Запасы надземной травянистой фитомассы* (в сухом весе) – 39 ц/га.

*Почва:* сухоторфяно-литозем.

TJ<sub>1</sub> 0–8 см – желтоватый, рыхлый, из корней и стеблей вейника, очень слабо разложившихся.

TJ<sub>2</sub> 8–18 см – светло-оливково-бурый, уплотненный, слабо разложившийся сухой торф вейника, большое количество дресвы и щебня; рН – 4,00.

TJ<sub>3</sub> 18–25 см – буровато-черный, уплотненный, среднеразложившийся торф вейника, очень большое количество глыб и щебня; рН – 4,09.

С 25–28... см – слабо выветрелые глыбы и щебень подстилающих пород, пустоты между ними заполнены органическим веществом.

## Площадка 2.

*Название ПТК:* верхняя часть склона крутизной 20° восток-юго-восточной экспозиции под вейниково-разнотравным лугом на подбуре сухоторфяном иллювиально-гумусовым. На площадке имеются отдельные вытопанные чайками «проплешины» размером до 0,5 м (около 5% от общей площади) и наблюдается начальная стадия образования вейниковых кочек.

*Фитоценоз* – вейниково-разнотравный луг в начальной стадии орнитогенной трансформации.

*Первый ярус:* высота – 0,8 м, проективное покрытие – 55%. Виды: вейник Лангсдорфа – сор<sub>1</sub>, овсяница алтайская (*Festuca altaica*) – сор, иван-чай узколистный – сор, недоселка копьевидная (*Cacalia hastata*) – сор, герань волосистоцветковая – сол.

*Второй ярус:* высота – 0,15 м, проективное покрытие – 40%. Виды: мятлик крупночашечный (*Poa macrocalyx*) – сор, борец живокостелистный – сор, княженика обыкновенная (*Rubus arcticus*) – сор, крапива узколистная – сор, астрагал холодный (*Astragalus frigidus*) – сол, подмаренник северный (*Galium boreale*) – сол, горец живородящий – сол, дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum*) – сол, осока Гмелина – сол, ива арктическая – гаге.

*Запасы надземной травянистой фитомассы* (в сухом весе) – 105 ц/га.

*Почва:* подбур сухоторфяный

TJ<sub>1</sub> 0–2 см – желтоватый, рыхлый, корни и стебли трав (вейник, иван-чай и др.) очень слабо разложившиеся.

TJ<sub>2</sub> 2–12 см – темно-желтовато-бурый, уплотненный, слабо разложившийся сухой торф вейника с многочисленными корнями разного размера; рН – 4,36.

B<sub>hf</sub> – 12–28... см – темно-бурый, влажный, уплотненный, легкосуглинистый, с большим количеством мелких корней, большое количество включений щебня и глыб с гумусово-железистыми пленками; рН – 4,37.

Таким образом, приняв как допущение, что исходные геосистемы были близки по структурно-функциональным характеристикам, можно сделать вывод, что под влиянием орнитогенного пресса происходят следующие изменения (Иванов, Полякова, 2008):

- заметное сокращение видового разнообразия фитоценозов (с 15 до 3 видов) за счет выпадения мезофильного разнотравья и формирование монодоминантного вейникового луга;
- переход вейника из типичной длиннокорневищной формы роста в кочкообразную форму;
- уменьшение надземной травянистой фитомассы (почти в три раза) и изменение ее фракционной структуры (абсолютное доминирование злаков при выпадении мезофильного разнотравья);
- изменение направленности почвообразования от альфегумусового (подбуры сухоторфяные под кустарничковыми тундрами) к органоаккумулятивному (сухоторфяно-литоземы под вейниковыми лугами);
- подкисление почвы;
- увеличение содержания в почвах органического углерода.



## II.7. Остров Талан

Остров Талан расположен в Тауйской губе Охотского моря, примерно в 150 км к юго-западу от Магадана (рис. 26). От материкового побережья (полуостров Хмитевского) остров отделен проливом шириной 7 км. О. Талан вытянут с северо-запада на юго-восток, протяженность его по длинной оси составляет около 2,3 км, максимальная ширина – 1,1 км, площадь – 1,6 км<sup>2</sup>, максимальная высота над уровнем моря достигает 219,5 м. Географические координаты в центральной части острова – 59°19' с.ш. и 149°15' в.д. На о. Талан существует крупная птичья колония, численность которой по учетам 2008 г. оценивалась в 583–689 тыс. морских птиц (Андреев и др., 2010).

На Талане нет постоянных поселений человека, хотя уже древнее население Мотыклейского залива знало о существовании острова и устраивало здесь летние промысловые стоянки. Археологические раскопки на морской террасе выявили многочисленные артефакты, свидетельствующие о том, что остров многократно посещался представителями токаревской культуры, сложившейся на берегах Охотского моря 2–2,5 тыс. лет назад (Лебединцев, 1992). Представители этой культуры умели делать кожаные байдары, на которых можно было преодолеть 7-километровый пролив, отделяющий остров от материка. В раскопках обнаружены скребки, тесло, отщип и другие предметы, однако в контексте рассматриваемой проблемы наибольший интерес представляет обнаружение 566 птичьих костей, из которых большая часть принадлежала топоркам, и единичные кости – ипаткам, большим конюгам и старикам. Это свидетельствует о том, что уже в то время на острове существовал птичий базар, и структура птичьего населения, вероятно, была близка к современной. Это один из немногих случаев, когда историко-археологический метод позволяет установить возраст птичьей колонии – не менее 2–2,5 тыс. лет. На других изученных островах оказалось очень сложно подобрать метод для установления возраста птичьего базара.

Позднее остров неоднократно посещался береговыми коряками, сменившими представителей токаревской культуры на берегах Охотского моря (700–900 лет назад), артефакты, относящиеся к их культуре, также были обнаружены в раскопках (Лебединцев, 1992). Возможно, что от коряжского слова «тала-к» (*колотить*) происходит название острова (Леонтьев, Новикова, 1989).

В советское время (1960–80-е годы) с открытием навигации в начале июня гнездовья морских птиц подвергались набегам «шаркетного флота», в июле–августе на острове высаживались бригады промысловых товариществ для заготовки сена на лугах морской террасы (Андреев и др., 2010). Жители пос. Балаганного, расположенного в 40 км от острова, и моряки промысловых судов собирали на острове птичьи яйца, ловили в прибрежных водах крабов, камбалу, ерша, косили сено, снимали урожай моршочки (Водно-болотные угодья..., 2001). В 1987 г. для изучения уникальной птичьей колонии на острове была организована полевая станция Института биологических проблем севера ДВО РАН, а в 1991 г. остров объявлен памятником природы федерального значения.



**Основные особенности природы.** В геологическом отношении о. Талан входит в состав Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. Островной массив представляет интрузию позднемелового возраста, сложенную кварцевыми гранодиоритами, содержащими до 20–24% кварца (Плещенко, 1992). Время отделения острова от материка в ходе послеледниковой трансгрессии произошло, вероятно, в интервале 9–11 тыс. л. н. (Остров Завьялова, 2012).

Верхний ярус острова занимает вершинная платообразная поверхность. Центральная часть ее имеет субгоризонтальный характер, в южной части прослеживается уклон 3–5° с падением на восток-юго-восток. По всему вершинному «плато» разбросаны пятна курумов, в совокупности занимающие почти половину поверхности. При переходе вершинной платообразной поверхности в береговые склоны на южной и восточной оконечности «плато» выделяется два скалистых останца, состоящих из крупных глыб гранодиоритов.

Берега острова скалистые, примерно две трети береговых склонов на южном, западном и восточном побережье обрываются к морю отвесными обрывами высотой от 30 до 150 м. Вблизи южного и восточного берегов имеется несколько скал, выступающих в море в виде небольших мысов или кекуров. На большей части скалистого побережья у подножия клифов прослеживается узкая абразионная терраса, сложенная галечниково-валунным материалом, обычно перекрытым крупными глыбами коллювия. В нижней части береговых обрывов часто встречаются ниши, гроты, нависающие уступы, образование которых связано с абразией. Местами береговые обрывы разбиты тектоническими трещинами и прорезаны ущельями. В местах выходов ущелий в береговую зону прослеживаются конусы выноса.

Наибольшей высоты береговые обрывы достигают на южной оконечности острова. На западном и восточном побережье часть площади занимают задернованные береговые склоны крутизной до 45°, среди которых разбросаны пятна курумов и осыпей. Местами на склонах выражены субгоризонтальные террасовидные поверхности, вероятно, связанные с неоднородностью слагающих горных пород.

Северная часть острова имеет другое морфологическое строение. Северный склон имеет выпуклый профиль, отличается меньшей крутизной (в верхней части 15–25°, в нижней части – до 30–35°). Курумы и осыпи здесь также занимают довольно большую площадь. С северной стороны к островному массиву причленена морская терраса высотой от 3–5 м до 6–8 м над уровнем моря, осложненная двумя невысокими буграми пучения с ядрами льдистых грунтов (Зарудный, 1992) и небольшим термокарстовым озером.

Специальные климатические наблюдения на о. Талан не проводились, однако для характеристики островного климата достаточно репрезентативны данные метеостанции на о. Спафарьева, расположенного в 12 км к юго-западу от Талана (Справочник по климату СССР, 1966–1972). Климат о. Талан морской субарктический с избыточным увлажнением, прохладным летом и холодной снежной зимой. Среднегодовая температура воздуха отрицательна (-2,3°C). Самые теплые месяцы года – июль и август (среднемесячная температура в августе +10,6°C). Среднеме-

сячая температура в январе составляет  $-15,8^{\circ}\text{C}$ , абсолютный минимум достигает  $-41^{\circ}\text{C}$ . Устойчивый снежный покров формируется во второй-третьей декаде октября и сохраняется до конца мая. В течение всего года характерна частая повторяемость пасмурного неба (около 180 дней), летом часто бывают туманы (в среднем до 100 дней в году). Как и на большинстве островов, на о. Талан наблюдаются постоянные сильные ветры (среднегодовая скорость ветра  $5,4$  м/с, максимальная – свыше  $40$  м/с). Летом преобладают ветры южных румбов, зимой – северные. Припайный лед в акватории Тауйской губы устанавливается в середине декабря, разрушается в середине мая – начале июня. В феврале–апреле до острова можно добраться пешком или на лыжах. Разрушается ледовый покров в конце апреля – середине мая, важную роль при этом играют весенние штормовые ветры. Если они не возникают, разрушение ледового покрова может затянуться до середины июня, как это было летом 1999 г. (Водно-болотные угодья..., 2001).

Количество осадков и площадь острова достаточны для того, чтобы на нем сформировалась сеть временных водотоков в виде ручьев с расходом воды  $0,1-0,2$  л/с. Характерен подповерхностный сток, ручьи часто текут под завалами глыб в днищах долинообразных понижений, иногда выходя на поверхность. В нижней части северного склона имеет место разгрузка грунтовых вод в виде родника с расходом воды  $0,15$  л/с. На морской террасе есть озеро термокарстового происхождения площадью около  $400$  м<sup>2</sup> и глубиной до  $1,5$  м, не пересыхающее в течение лета. Питание озера происходит в основном за счет талых и дождевых вод, от северного склона к озеру идут несколько эрозионных промоин, по которым происходит сток. Вокруг водоема имеется обширная озерная пойма. Во время снеготаяния весной или затяжных летних дождей прилегающая часть морской террасы заливается водой, и площадь озера может увеличиваться в несколько раз.

На о. Талан встречаются линзы многолетней мерзлоты. Особенно характерны многолетнемерзлые породы для северного макросклона, где снежный покров зимой сдувается или сильно уплотняется ветром. На таких участках грунты могут промерзать до  $4-5$  м, что значительно превышает величину их летнего оттаивания (Томирдиаро, 1970). В июле 2008 г. на северном склоне в почвенных разрезах мерзлые породы начинались уже с глубины  $25-30$  см. На склонах других экспозиций и вершинном «плато» мерзлота встречалась редко.

В островной флоре в настоящее время обнаружено 142 вида сосудистых растений (Хорева, Мочалова, 2009 а). Флора о. Талан отличается обедненностью, связанной с многовековым воздействием птичьей колонии. Выделяется несколько видов растительных сообществ (Голубова, Беркутенко, 1989; Хорева, 2003). Значительную часть площади острова занимает стланиково-тундровая растительность. *Заросли кедрового стланика* рассеяны по всей вершинной платообразной поверхности, также занимают верхнюю часть западного макросклона. Преобладают кустарничково-лишайниковые, кустарничково-моховые, мертвопокровные разновидности кедрового стланика. На вершинной поверхности острова также довольно большую площадь занимает *осоково-кустарничковая тундра* с отдельными кустами и куртинами кедрового стланика и частыми выходами на поверх-

ность крупных глыб гранодиоритов. Видовой состав кустарничков и трав сильно варьирует в зависимости от условий увлажнения и степени орнитогенного пресса.

Другая разновидность горных тундр – *лишайниково-кустарничковые и щебнистые кустарничковые тундры* с преобладанием ивы арктической, арктоуса альпийского (*Arctous alpina*), рододендрона камчатского (*Rhododendron camtschaticum*) и других видов – занимает наиболее дренированные участки вершинной поверхности острова. В некоторых фитоценозах каменисто-щебнистые участки могут занимать до 10–50% земной поверхности. На участках вершинного «плато» и верхней части восточного макросклона с повышенным увлажнением формируются *кустарничково-моховые (в том числе сфагновые) тундры* с участием багульника, голубики, брусники, шикши.

Стланиково-тундровую растительность можно считать условно-коренной, близкой к растительным сообществам, формирующимся на близлежащем материке, не затронутым орнитогенным прессом. Другая разновидность фитоценозов, испытывающая минимальное воздействие со стороны птиц, – разнотравные и разнотравно-злаковые луга в комплексе с ксерофитными и гемихионофитными сообществами. Наибольшую площадь они занимают на одном из участков юго-западного склона, где птицы не гнездятся, но небольшими фрагментами встречаются по всему западному макросклону, а также на морской террасе. Эти растительные сообщества отличаются наибольшим видовым разнообразием.

В местах сильного орнитогенного пресса формируются *монодоминантные вейниковые луга* из вейника Лангсдорфа, занимающие значительную часть северного и западного макросклонов и образующие несколько линейно вытянутых полос на вершинном «плато». Преобладает вейник с типичной длиннокорневищной формой роста, но часто встречаются и вейниковые кочкарники. Мозаично среди вейниковых лугов распространены папоротниковые (щитовник расширенный) и морошково-папоротниковые сообщества.

В почвенном покрове о. Талан характерно сочетание *тундровых подбуров*, формирующихся на вершинной платообразной поверхности под кустарничковыми тундрами, где воздействие птиц незначительно, и *сухоторфяных почв*, которые формируются под вейниковыми лугами и папоротниково-морошковыми сообществами в местах сильного влияния птиц. Между этими типами почв в зависимости от интенсивности орнитогенного пресса и характера растительности существует несколько переходных разновидностей.

Остров Талан отличается высоким разнообразием и численностью авифауны. Помимо 11 видов морских колониальных птиц, численность и структура которых подробнее проанализирована ниже, всего на острове в разные годы было обнаружено 147 видов птиц, большинство из которых – залетные и мигрирующие (Водно-болотные угодья..., 2001). Гнездование установлено для 19 видов. В отличие от населения птиц, островная териофауна отличается обедненностью, в ее составе насчитывается всего три вида, постоянно живущие на острове – красная полевка, лисица и горностаи. Изредка также регистрируется бурый медведь, переплывающий 7-километровый пролив, отделяющий остров от материка или заходящий на

остров по весеннему льду. Наиболее массовым видом является красная полевка, численность которой в годы вспышек достигает десятков (возможно, сотен тысяч особей). Лисица является наиболее крупным из млекопитающих, постоянно живущих на острове. Ежегодно на острове норится от одной до трех пар этих зверей. Зимой по ледоставу часть зверей, вероятно, откочевывает с острова на материк, что удерживает численность островной популяции на приемлемом уровне. Основу питания лис составляют морские колониальные птицы, особенно гнездящиеся в норах чистиковые (старики, белобрюшки, топорки). Горноста́й питается в основном полевкой, хотя также он может уничтожать яйца мелких чистиковых птиц (Кондратьев и др., 1993).

Особенности морских вод, окружающих о. Талан, определяются сочетанием ряда природных факторов, среди которых необходимо отметить небольшую удаленность от материка, влияние пресноводного стока крупной реки Тауй и ряда других более мелких рек, мощные приливно-отливные течения (4,5–5,0 м), сильную турбулентность. Одна из главных особенностей – высокая биопродуктивность вод, что является одним из факторов существования здесь крупной птичьей колонии. Высокая продуктивность вод, в свою очередь, обусловлена особым сочетанием топографических и гидрографических условий. В формировании высокой продуктивности вод большую роль играют очертания береговой полосы и рельефа дна материкового шельфа, а также расположение ветвей холодного Ямского течения с его стационарными круговоротами и гидрологическими фронтами – своеобразными «ловушками» для планктона (Андреев и др., 2002, 2010). О. Талан расположенный на границе Мотыклейского залива и Тауйской губы, омывается западной ветвью холодного Ямского течения, несущего обогащенные планктоном воды Тауйской губы в открытую часть Охотского моря. Концентрация веслоногих рачков и эвфаузид достигает 3–9 г/м<sup>3</sup>. В составе зоопланктона таланских вод преобладают арктические виды мелких копепод – *Pseudocalanus minus* и *Acartia longiremis* (Пинчук, 1992). На каменистой литорали о. Талан найдено 62 вида морских беспозвоночных, относящихся к 34 отрядам и 19 классам. Среди них наиболее примечательны актинии, полихеты, усонogie и равноногие рачки, а также амфиподы и декаподы. Многочисленны также брюхоногие и двустворчатые моллюски – мидии, литторины, нуцеллы. Наиболее богата беспозвоночными западная литораль (Ильичев, Рязанцева, 1992). Кроме того, в прилегающих к о. Талан водах отмечается постоянное движение нагульных и нерестовых скоплений рыб, среди которых наиболее многочисленны тихоокеанская сельдь, мойва, песчанка, а также молодь тихоокеанских лососей и тресковых. Высокая концентрация зоопланктона и рыб создает хорошую кормовую базу для морских птиц-планктонофагов и ихтиофагов.

**Население птиц.** На о. Талан расположена одна из крупнейших колоний морских птиц Северо-Восточной Азии. В настоящее время численность колонии оценивается от 583 до 689 тыс. особей (Андреев и др., 2010). В структуре населения преобладают чистиковые – большая конюга, топорок, ипатка. Вместе с тем сравнение современных оценок численности птиц с данными конца 1980-х – начала

1990-х годов показывает сокращение популяции морских птиц почти в два раза (табл. 34). Динамика численности у разных видов была неодинаковой, иногда с противоположным знаком, но падение общей численности произошло главным образом за счет популяции большой конюги. Причины этого не вполне ясны, возможно, сокращение численности связано с низкой продуктивностью большой конюги в 1990-х годах, а также повышенной смертностью молодых и взрослых птиц вне сезона размножения (Андреев и др., 2010). Возможно также, что свою роль сыграли региональные изменения климато-океанологической обстановки, влияющие на кормовую базу птиц. Даже небольшие изменения в сроках разрушения ледового покрова, температуры и солености вод существенно влияют на распределение зоопланктона, рыб и могут привести к значительным колебаниям численности морских птиц (Андреев и др., 2002).

Таблица 34

**Численность гнездящихся морских колониальных птиц на о. Талан (в особях)**

Вид	Годы учетов	
	1988-1991	2007-2008
Берингов баклан	220-260	100-134
Тихоокеанская чайка	500-1500	400
Моевка обыкновенная	35000-40000	100000
Кайра тонкоклювая	30000-35000	23000-41000
Кайра толстоклювая	15000	8000-14000
Очковый чистик	30-60	300
Старик обыкновенный	20000-24000	12000-14000
Большая конюга	950000-1200000	260000-300000
Белобрюшка	24000-30000	3000-4000
Ипатка	90000-100000	75000-112000
Топорок	140000	103000
Всего	1300000-1585000	583800-688834

Источники: учеты 1988-1991 гг. – Кондратьев и др. (1992); 2007-2008 гг. – Андреев и др. (2010).

**Ландшафтная структура острова и ее связь с населением птиц**

В геосистемной иерархии о. Талан представляет группу урочищ, сформированную на интрузии гранодиоритов. В составе урочищ преобладают фации четырех видов – кустарничковые тундры, заросли кедрового стланика, вейниковые луга, а также курумы. Эти виды фаций в совокупности занимают более чем 3/4 площади острова. Однако их разнообразные сочетания, присутствие редких и уникальных ПТК обуславливают высокую пестроту и мозаичность ландшафтной структуры (рис. 27, табл. 35).

Верхний ярус, как и на большинстве других изученных островов, занимает платообразная поверхность, четко отделяемая бровками от прибрежных склонов. Большая часть площади вершинного «плато» представляет собой выровненную



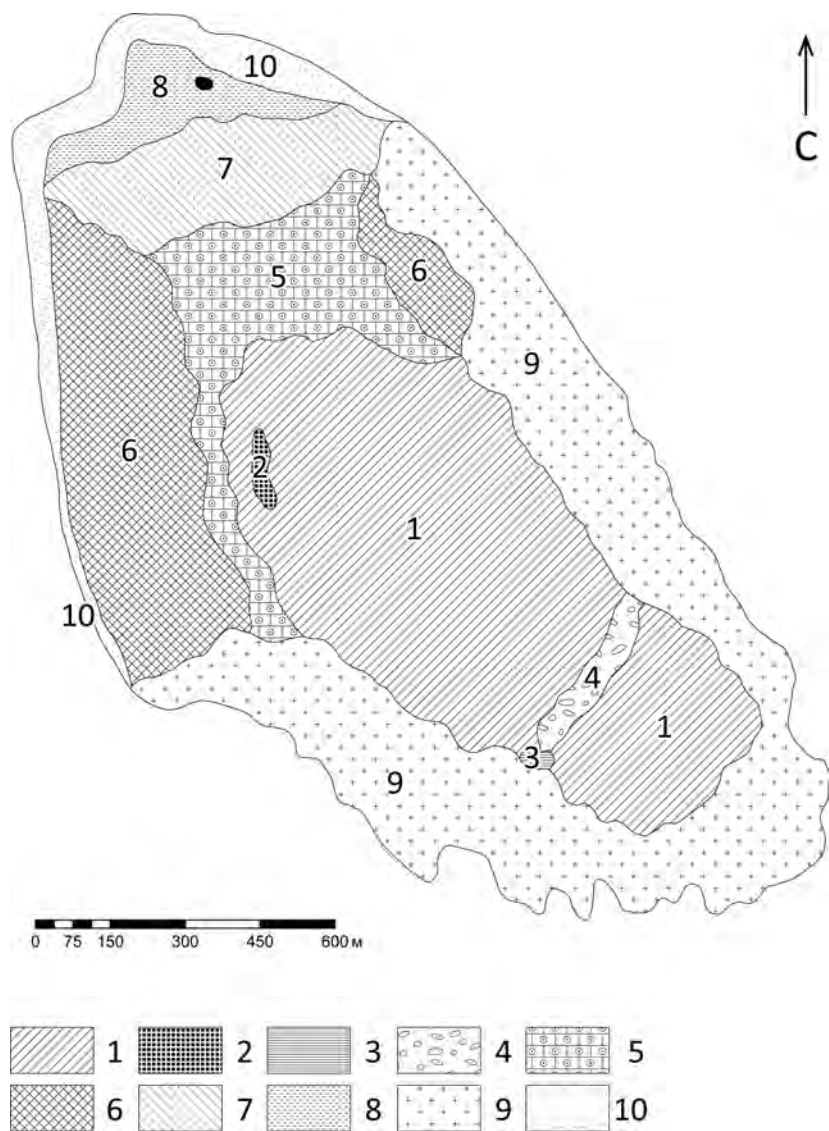


Рис. 27. Ландшафтная карта-схема о. Талан. 1–10 – см. в табл. 35.

Таблица 35

## Легенда к ландшафтной карте-схеме о. Талан

		Роды						суперак- вально- субак- вальные
		автономные		транслювиальные		трансаку- мулятив- ные		
Типы и семейства		Население птиц						пляжи
Сла- никово- тундро- вые	заросли кедро- вого стланика и сухие горные тундры	нет	повы- шения на «пла- то»	скали- стые остан- цы, куру- мы	мор- ские тер- расы	прибрежные скло- ны крутые	бере- говые обры- вы	
	Тундро- вые	нет ипатки, конюги ипатки, конюги	1	3		верхние, средние, нижние части склонов		ложбино- образные пониже- ния
Луговые	Тундрные вейниковые	нет	2			5		
	морозково-щи- товниковые и вейниковые	нет топорки, старики					6	4
Скаль- ные	разнотравно- вейниковые	нет					7	
	несомкнутая растительность скал с участком вейниковых лугов	нет			8			
При- бреж- ные	без почвенно- растительного комплекса	мошки, кайры, бакланы, топор- ки, ипатки					9	
		чистики						10



субгоризонтальную, местами слабоволнистую поверхность под осоково-злаково-разнотравно-кустарничковой тундрой с куртинами кедрового стланика и участками крупноглыбовых курумов (рис. 27, выдел 1; фото 23). Кедровый стланик обычно выступает пионером зарастания курумов, часто под его густо переплетенными стволиками и ветвями «просвечивают» глыбы гранодиоритов. Состав травяно-кустарничкового яруса в тундровых ПТК вершинного «плато» варьирует в зависимости от степени дренированности и интенсивности орнитогенного пресса. Более увлажненные участки обычно занимают кочкарные кустарничково-осоковые тундры, в которых кочкообразователем выступает осока Сочавы, а из кустарничков обычны багульник, брусника, шикша и др. В более дренированных местоположениях формируются лишайниково-мохово-кустарничковые тундры. На участках, где выражено влияние птиц, характерны кустарничково-морошковые сообщества. Морошка на о. Талан является одним из ярко выраженных видов-орнитофилов, при этом листья у морошки, произрастающей по периферии птичьих колоний и в местах стока обогащенных органикой вод, обычно имеют в два-три раза большие размеры по сравнению с морошкой, растущей на фоновых тундровых участках.

Для почвенного покрова тундровых ПТК вершинного «плато» характерны подбуры сухоторфяные с органогенным горизонтом мощностью около 25 см, обычно разделяющимся на несколько подгоризонтов по цвету и степени разложения торфа и расположенным под ним альфегумусовым горизонтом мощностью 10–15 см красновато-бурого цвета.

Орнитогенный пресс в пределах рассматриваемого ПТК выражен фрагментарно и связан с экскрементами пролетающих птиц. А.В. Андреев с соавторами (2010) отмечает, что некоторая часть ипатов селится на вершинном «плато» среди глыб и нагромождений камней, заросших кедровым стлаником, однако в наших исследованиях гнездовья птиц здесь не отмечались.

На севере и юге выровненная поверхность плато осложнена несколькими положительными и отрицательными мезоформами рельефа. В северо-западной части выделяется слабовыпуклое овалообразное повышение длиной около 350 м, шириной до 150 м и относительной высотой над поверхностью «плато» до 20 м (выдел 2). Хорошо дренированная вершинная поверхность этого бугра занята сухой лишайниково-кустарничковой щебнистой тундрой с единичными кустами кедрового стланика, причем не занятые растительностью щебнистые и крупноглыбовые участки занимают от 10 до 50% поверхности. В составе фитоценозов преобладают рододендрон камчатский, арктоус альпийский, спирея Бовера, разреженный травяной ярус образуют зубровка альпийская и вейник Лангсдорфа. Почвы представлены подбурами сухоторфяными маломощными, с глубины 30 см встречалась мерзлота. Птицы в этом ПТК не гнездятся.

В южной части «плато» выделяется скалистый крупноглыбовый останец и протягивающееся от него к восточному макросклону ложбинообразное понижение, вместе образующие очень интересную парадинамическую орнитогенную геосистему. Скалистый останец (выдел 3), на вершине которого находится высшая точка острова (219,5 м), в профиль имеет хорошо выраженный ступенчатый

характер. Несколько выровненных субгоризонтальных «ступеней» шириной до 30–40 м заняты осоково-злаково-разнотравно-кустарничковыми тундрами на подбурях сухоторфяных маломощных. Крутые склоны между «ступенями» занимают крупноглыбовые курумы с зарослями кедрового стланика. Общее покрытие кедрового стланика составляет около 20%, при этом более половины ветвей стланика засохшие и без хвои, у сохранившихся частей наблюдается пожелтение хвои. Это связано с сильным орнитогенным прессом, к которому кедровый стланик неустойчив. В курумах здесь наблюдается очень высокая плотность гнездования ипатки и конюги, а под курумами, так же как и на о. Матькиль, формируются своеобразные почво-грунты с очень высокими концентрациями N, C, S, H (табл. 36). Сток от курумов концентрируется в ложбинообразном понижении (выдел 4), обуславливая там абсолютное доминирование сообществ из видов-орнитофилов.

Ложбинообразное понижение имеет пологие борта крутизной 2–3° и широкое днище, наклоненное к северо-востоку (около 3° в верхней части и 5–6° в низовье), переходящее затем в V-образную долину на восточном макросклоне. В днище ложбины прослеживается несколько русел временных водотоков, по которым весной и после дождей идет сток насыщенных органикой вод. Самое большое «руслевое понижение» выделяется мощными кочками вейника, отдельными бочажинами диаметром до 3 м, заполненными водой, участками голого грунта. Другие понижения индицируются линейно вытянутыми сообществами вейника сфагнового на торфяных почвах и поверхностным уровнем грунтовых вод. Пространство между руслами в верхней части ложбины представляет мозаику вейниковых, папоротниковых, моршковых, дереновых сообществ (монодоминантных или образующих различные сочетания), а в нижней части абсолютно преобладают монодоминантные вейниковые луга на сухоторфяных мощных почвах (фото 24).

Вершинную платообразную поверхность острова с севера, запада и востока окружают склоны, которые делятся на привершинные и береговые. Привершинные склоны (выдел 5) – покатоаклонные (крутизна 5–12°) и заняты преимущественно зарослями кедрового стланика, среди которых встречаются пятна разнотравно-осоково-злаково-кустарничковых тундр на подбурях сухоторфяных, в которых ино-

Таблица 36

**Содержание биогенных элементов в экскрементах птиц, почво-грунтах и донных осадках изученных островов**

Образцы	Содержание элементов, %			C/N
	N	C	S	
Экскременты птиц	12,22	26,34	0,97	2,1
Почво-грунты под курумами с гнездовьями чистиковых	8,88	43,64	0,98	4,9
Донные осадки ручьев	1,13	8,56	0,32	7,6

гда наблюдается мерзлота. В восточной части привершинного склона встречаются фрагменты более влажных кустарничково-моховых (в том числе сфагновых) тундр с багульником, голубикой, брусникой, морошкой. Курумы на привершинных склонах занимают относительно небольшую площадь, в них гнездится ипатка.

Береговые склоны в отличие от привершинных отличаются большей крутизной, в нижней части они часто переходят в обрывы. Склоны разной экспозиции имеют свои особенности. Северо-восточная часть берегового склона (выдел 6) имеет монодоминантную структуру, большую часть площади здесь занимают ПТК склоновых поверхностей крутизной 30–40° с частыми выходами скальных пород под вейниковыми лугами (как кочкарной, так и длиннокорневищной формы) на сухоторфяных мощных почвах. Население птиц представлено преимущественно норными видами (топорок, старик, белобрюшка), а также конюгами и ипатками в курумах и моевками на скалах.

Западный склон при общей схожести с восточным имеет ряд специфических особенностей и в целом более сложную структуру. В верхней части западный склон местами имеет ступенчатый характер, встречаются фрагменты субгоризонтальных выровненных поверхностей, внешне очень похожих на вершинное «плато». Обычно они заняты густыми зарослями кедрового стланика высотой около 1 м (общее покрытие стланика 70–75%) с небольшими фрагментами кустарничковых тундр и вейниковых лугов. На самой большой по площади «ступени» в северо-западной части склона имеется крупноглыбовый останец, плотно заселенный конюгами и ипатками.

В верхней части западного склона крутизной 15–25° до середины лета отмечается большое количество снежников, локализация которых здесь, очевидно, связана с розой ветров в зимний период, на склонах других экспозиций снежников летом, как правило, нет. Вблизи снежников формируются нивальные лужайки. Нижнюю часть западного склона занимают монодоминантные вейниковые луга (как с кочкарной, так и с длиннокорневищной формой роста) с седмичником европейским во втором ярусе на сухоторфяных мощных почвах. В этом ПТК отмечается высокая плотность гнездования топорков, роющих норы в торфе, при этом значительное число нор в настоящее время нежилые. В северо-западной части склона отмечается также высокая плотность гнездования старика, а у самого подножья склона – белобрюшки. В курумах, пятнами встречающихся по всему склону, гнездятся ипатки и конюги.

Наиболее своеобразной структурой отличается северный склон острова (выдел 7). Склон имеет хорошо выраженный выпуклый профиль, для верхней его части крутизной 10–20° характерна полидоминантная фациальная структура. Примерно одинаковые площади здесь занимают заросли кедрового стланика, дерново-морошково-папоротниковые сообщества, вейниковые луга (преимущественно с длиннокорневищной формой роста) на сухоторфяных мерзлотных почвах (мерзлота вскрывается уже с глубины 30 см). Около 10–15% площади выдела занимают курумы, в которых гнездятся ипатки и конюги, однако плотность гнездования заметно меньше, чем в расположенных ниже курумах.

В нижней части северного склона крутизна увеличивается до 25°, также увеличивается площадь курумов (около 30% площади выдела) и возрастает плотность гнездования чистиковых. Курумы здесь плотно заселяют конюги и ипатки, по окраинам осыпей гнездятся белобрюшки, на задернованных склонах роют норы топорки и старики. Увеличение интенсивности орнитогенного пресса отражается на растительном покрове. Кедровый стланик, неустойчивый к геохимическому прессингу со стороны птиц, выпадает из состава растительности, курумы по периферии окружают сообщества щитовника и морошки, а ниже курумов по склону располагаются монодоминантные сообщества из вейника Лангсдорфа, индицирующие путь дождевых и талых вод, обогащенных нитратами. Эта растительность является вторичной орнитогенной, образовавшейся на месте исходной кустарничковой тундры (Хорева, 2003). В сухоторфяных почвах под папоротниковыми и морошковыми сообществами обнаруживаются остатки кустарничков, а в вейниковых сообществах под слабо разложившимися остатками вейника, в свою очередь, находятся остатки папоротника и морошки, т.е. стадии орнитогенной сукцессии растительности здесь могут быть представлены в виде: кустарничковые тундры с кедровым стлаником → сообщества морошки и щитовника с дерном шведским → монодоминантные вейниковые луга.

Очень своеобразным ПТК является сложное урочище морской террасы (выдел 8), причлененное к гранодиоритовому массиву, образующему основу острова, с северной стороны. Формирование морских террас с севера и северо-востока – характерная особенность и других островов Северной Охотии – Завьялова, Спайфарьева, Недоразумения (Хорева, 2003). Основная поверхность террасы имеет высоту всего 2,5–3,0 м над уровнем моря в прилив и отличается очень пестрой и мозаичной структурой, связанной с наложением здесь сразу нескольких процессов различного генезиса – аккумулятивных, эрозионных, криогенных, деятельности моря, а также антропогенного воздействия (терраса – единственное место на острове, пригодное для организации полевого лагеря) (фото 25). Фоновой фацией является субгоризонтальная основная поверхность террасы, местами осложненная нанозападинами диаметром до 1 м и глубиной 20–30 см, занятая вейниковыми и разнотравно-вейниковыми лугами (вейник Лангсдорфа, щитовник расширенный, седмичник европейский, хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), княженика). Вейник в этой фации имеет обычную длиннокорневищную форму роста. Парцеллярная структура растительного покрова весьма пестрая и определяется соотношением в составе фитоценозов вейника и представителей разнотравья. Наряду с природными факторами определенную роль в структуре почвенно-растительного покрова на морской террасе играет прошлая и современная антропогенная деятельность. В настоящее время здесь расположена летняя база Института биологических проблем Севера ДВО РАН, в районе которой сформировано пятно с большим количеством адвентивных растений, список которых перманентно пополняется (Хорева, Мочалова, 2009 а), здесь же располагались стоянки древних коряков и представителей токаревской культуры. Отмечено, что фитоценозы из вейника в сочетании с крупной мохнатой (*Draba hirta*), крапивой узколистной, бахрамчатолепестником

лучистым (*Fimbripetalum radians*) часто маркируют стоянки древних коряжков во многих местах Охотского побережья (Хорева, 2003).

Поверхность морской террасы осложнена несколькими простыми урочищами – буграми пучения, озерной поймой с небольшим термокарстовым озером, делювиально-пролювиальным шлейфом, наложенным на террасу со стороны северного макросклона. Два бугра пучения расположены в центральной части террасы и разделены эрозионным понижением. Высота бугров пучения составляет 2–2,5 м, диаметр у основания – 6–7 м. Вершинные поверхности слабо наклонены к северу (2–3°) и заняты обедненными кустарничковыми тундрами с парцеллами морошки и дерена шведского. Почва – торфяная маломощная, с глубины около 1 м встречена мерзлота.

Склоны бугров пучения имеют крутизну до 15° и мелкобугристый рельеф, связанный с криогенными процессами. Солифлюкционные микротеррасы высотой 0,2–0,3 м и длиной до 0,5 м прослеживаются по всему склону бугров пучения. В составе фитоценозов преобладают дереново-морошково-вейниковые луга с участием щитовника распростертого, иван-чая узколистного, спиреи Бовера на торфяных почвах. В почвенном профиле выделяется два-три подгоризонта, различающихся по цвету и степени разложения торфа, с глубины 97 см встречена мерзлота.

Вблизи бугров пучения расположена система термокарстовых понижений, одно из которых занято озером диаметром 20–25 м. Озеро находится в термокарстовой западине с отвесными органогенными бортиками высотой около 0,4 м из остатков осоки. Воды озера отличаются наибольшими значениями рН на острове (5,29), что, по всей видимости, связано с влиянием моря. Дно озера заполнено толщей сапропеля, прибрежная часть заросла водяной сосенкой (*Hippurus vulgaris*). По периферии берега озера окаймляет полоса осокового луга (*Carex cryptocarpa*) с участием хвоща лесного на торфяной болотной маломощной почве, с глубины около полуметра торф подстилается озерными глинами.

Другие термокарстовые понижения на морской террасе заливаются только во время снеготаяния и сильных дождей, соединяясь с основным озером, тогда площадь водного зеркала увеличивается в несколько раз. Озерная пойма занята осоковыми и вейниковыми лугами с участием хвоща лесного.

Со стороны северного склона на морскую террасу наложен пролювиально-делювиальный шлейф шириной 12–25 м, протягивающийся вдоль всего тылового шва. Поверхность шлейфа имеет наклон к поверхности террасы (4–6°) и характерный волнисто-бугристый рельеф амплитудой до 1,5 м, обусловленный эрозионными и криогенными процессами. Почти вся поверхность шлейфа занята монодоминантными вейниковыми лугами высотой до 0,75 м и проективным покрытием 70–80%, второй ярус изредка образует седмичник европейский высотой 5 см. Почва – сухоторфяная мерзлотная, причем мерзлота вскрывается иногда уже с глубины 20 см.

От пролювиально-делювиального шлейфа к системе озерных понижений на террасе идут несколько эрозионных промоин глубиной 1–1,5 м и шириной 2–2,5 м, по которым происходит сток вод, обогащенных биогенами от гнездящихся выше птиц, во время снеготаяния и дождей. Днище промоин представляет собой цепоч-

ку мочажин с остатками воды, разделенных вейниковыми кочками и парцеллами из видов-орнитофилов (щитовник распростертый, морошка, дерен шведский и др.).

Таким образом, несмотря на небольшие размеры, урочище морской террасы выделяется довольно сложной структурой. Непосредственно на террасе морские птицы не гнездятся, однако геохимический прессинг отчетливо выражен через сток от вышерасположенных гнездовых чистиковых в курумах, а также от пролетающих над террасой птиц.

Большим своеобразием отличаются геосистемы, формирующиеся в береговой зоне. Разнонаправленные потоки вещества и энергии, особый биогеоциркулятор, высокая плотность населения и разнообразие гнездящихся здесь морских колониальных птиц обуславливают выраженную специфику структуры и функционирования береговых геосистем. Примерно две трети периметра о. Талан занимают береговые обрывы (выдел 9), особенно хорошо представленные на южном, юго-западном и восточном побережьях. Высота обрывов может достигать 150–200 м. Местами между отвесными скалами встречаются фрагменты склонов крутизной 60–70°, занятых вейниковыми кочкарниками. На самих обрывах почвенно-растительный комплекс отсутствует или представлен отдельными кочками вейника Лангсдорфа, в нижней части (до высоты 50 м) часто встречаются виды прилиторальной растительности – колосняк мягкий, лигустикум шотландский, реже – дудник Гмелина, очитник синий, лапчатка земляниковидная (*Potentilla fragiformis*). Береговые ПТК выделяются высокой численностью и разнообразием населения морских колониальных птиц (фото 26). На скалистых обрывах гнездятся моевки, кайры, бакланы, чайки, в вейниковых кочкарниках – топорки и ипатки. Наиболее многочисленны моевки, гнезда которых встречаются как в нижней части обрывов немного выше зоны волнового заплеска, так и на высоте 200 м (Андреев и др., 2010). В крупноглыбовых обвально-осыпных шлейфах, прослеживающихся по периметру у подножия береговых обрывов, отмечена высокая плотность гнездования конюги, белобрюшки, очкового чистика. Валунно-галечные пляжи (выдел 10), находящиеся в зоне штормового воздействия, обычно лишены почвенно-растительного покрова, фрагментами здесь встречаются несомкнутые сообщества приморских растений – мертензии морской, колосняка мягкого. Из морских птиц в тыловой части пляжей встречаются гнезда очкового чистика и белобрюшки.

Склоны о. Талан расчленены долинообразными понижениями с сезонными водотоками и преимущественно подповерхностным стоком, не отраженными на ландшафтной карте из-за небольших размеров. В средней части береговых склонов долины имеют обычно V-образный характер со склонами крутизной 35–45°, занятых вейниковыми кочкарниками на сухоторфяных почвах. В нижней части, где долины прорезают береговые скалы, они приобретают характер каньонообразных ущелий с отвесными бортами и узким днищем шириной несколько метров. Борты ущелий, особенно на восточном берегу, часто заселены моевками. Выраженные в рельефе водосборные понижения встречаются достаточно редко и только в северной части острова. Они имеют склоны крутизной 15–25° и заняты вейниковыми лугами (как кочкарной, так и обычной длиннокорневищной



формы роста), морошковыми и папоротниковыми сообществами, разреженными зарослями кедрового стланика. Население птиц незначительно отличается от окружающих ПТК.

### Влияние птиц на природные компоненты и островную геосистему

**Орнитогенный микрорельеф.** На о. Талан численность тихоокеанской чайки – одного из наиболее сильных средообразователей на других островах – относительно невелика (около 400 особей в 2008 г.), при этом чайки гнездятся отдельными парами или небольшими колониями на карнизах скал на южном и восточном склонах (Андреев и др., 2010), т.е. их влияние проявляется в основном на субаквальную часть островной геосистемы. В этих условиях основным орнитогенным агентом рельефообразования на острове являются чистиковые – топорки, большие конюги, ипатки, белобрюшки, старики, гнездящиеся в курумах и на задернованных береговых склонах, а основные формы орнитогенного микрорельефа – злаковые кочки и норы (фото 27).

Норы связаны в основном с жизнедеятельностью топорков и в меньшей степени – стариков. При этом, как уже отмечалось, за последние 20 лет численность топорков сократилась со 140 тыс. особей до 103 тыс., и это привело к тому, что значительная часть нор в настоящее время являются нежилыми, хотя геоморфологический эффект рельефообразования проявляется и в старых норах.

По данным А.В. Андреева и др. (2010), в 1989 г. количество жилых нор на модельных площадках площадью 200 м<sup>2</sup> варьировало от 23 до 35 (в среднем 0,145 жилых нор/м<sup>2</sup>), а в 2008 г. на тех же площадках число жилых нор изменялось от 18 до 28 (в среднем 0,115 жилых нор/м<sup>2</sup>). На четырех других площадках, дополнительно заложенных в 2008 г., количество жилых нор оказалось еще меньше (в среднем 0,06 жилых нор/м<sup>2</sup>). По нашим данным, в июле 2009 г. на пробной площадке размером 5×5 м в нижней части западного макросклона насчитывалось 10 нор, из которых только одна была жилая, а остальные – заброшенные (0,04 жилых нор/м<sup>2</sup>). Средняя длина нор составила 89 см, размер входного отверстия – 16 см, средний объем норы – 0,018 м<sup>3</sup>. Примерно такие же размеры приводятся для нор топорков и в других работах (Харитонов, 1990; Мочалова и др., 2006), поэтому мы будем брать их за основу в дальнейших расчетах. При этом необходимо учитывать, что количество жилых нор чрезвычайно важно для орнитологов, однако геоморфологический эффект деятельности топорков связан как с жилыми, так и нежилыми норами.

Другая важная составляющая орнитогенного микрорельефа на о. Талан – злаковые кочки, образуемые, как и на других островах, вейником Лангсдорфа и колосняком мягким. Вейник, как уже отмечалось, образует монодоминантные луга в местах наиболее сильного орнитогенного пресса. Специфика о. Талан заключается в том, что вейник часто растет как в обычной длиннокорневищной форме, так и в кочкарной форме, при этом закономерности такого распределения не вполне ясны. Кочкарники чаще формируются на склонах, где действуют водно-эрозион-

ные процессы, как бы «моделирующие» кочки, однако и здесь встречаются участки вейника с обычной длиннокорневищной формой роста.

На ключевой площадке размером 5×5 м в среднем насчитывалось 16 кочек, высота их – 63 см, диаметр – 71 см. Возраст торфа, взятый для радиоуглеродного анализа из основания кочки высотой 115 см, составил 130±30 лет (ГИН 14176), т.е. средняя скорость роста кочки около 0,9 см/год (фото 28). Для оценки перемещенного птицами грунта на пробной площадке можно использовать формулу, выведенную ранее для аналогичных расчетов на о. Топорков (Иванов и др., 2010). Эта величина составила 2,4 м<sup>3</sup>/25 м<sup>2</sup>, или почти 0,1 м<sup>3</sup>/м<sup>2</sup>. По расчетам А.В. Андреева и др. (2010), общая площадь вейниковых кочкарников на острове составляет 610983 м<sup>2</sup>, то есть они занимают около 35% островных склонов. Приняв как допущение, что результаты исследования на ключевой площадке репрезентативны для всей площади кочкарников, мы получим, что общий объем перемещенного грунта, связанного с жизнедеятельностью птиц на склонах, занятых вейниковыми кочкарниками (включая жилые и нежилые норы), составляет почти 60 тыс. м<sup>3</sup>, то есть деятельность птиц на острове наряду с водной и ветровой эрозией, морской абразией и аккумуляцией выступает одним из ведущих факторов экзогенного рельефообразования.

**Растительный покров.** В результате многовекового воздействия птиц на острове сформировался своеобразный орнитогенно-трансформированный растительный покров, опоясывающий остров по всему периметру, частично захватывающий и вершинную платообразную поверхность. В целом около половины площади о. Талан занято орнитогенно-трансформированными растительными сообществами (Хорева, 2003; Мочалова, Хорева, 2007).

Первичная орнитогенная растительность, возникающая на участках, прежде лишенных растений, представлена на острове кочками и куртинами вейника Лангсдорфа, которые формируются непосредственно на скалах и курумах. В условиях очень высокой концентрации в почвах **Н** и **Р** и **интенсивного зоомеханогенеза** вейник Лангсдорфа оказывается наиболее конкурентноспособным видом. На береговых скалах в нижнем поясе до высоты примерно 50 м над у. м. с вейником часто содоминирует колосняк мягкий. В первичной орнитогенной растительности на береговых скалах также встречаются другие приморские виды – лигустикум шотландский, лапчатка земляниковидная, очитник синий и др.

Вторичная орнитогенная растительность на о. Талан представлена в основном монодоминантными вейниковыми лугами с небольшим участием других видов. Вейниковые луга занимают значительную часть северного, западного и восточного склонов и часто располагаются ниже курумов и крупнолыбовых осыпей, где гнездятся чистиковые птицы, маркируя таким образом путь дождевых и талых вод, обогащенных биогенными элементами.

К видам-орнитофилам на острове кроме вейника относятся также щитовник расширенный, морощка и дерен шведский, образующие монодоминантные и смешанные сообщества в различных частях острова, но особенно обильные на северном склоне, где заросли вейника чередуются с папоротниковыми и морощковыми сообществами.

В целом для растительности острова на значительной площади характерно смешение компонентов луговых и тундровых сообществ, особенно в местах «наступления» вейника на исходные фитоценозы. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается там, где влияние птиц ослаблено. Своеобразным «флористическим оазисом» является юго-западный склон, не заселенный птицами, где на небольшом пространстве отмечено наибольшее разнообразие видов и сообществ растений (Хорева, 2003; Мочалова, Хорева, 2007).

**Автотрофный биогенез.** В качестве информативных параметров, отражающих особенности автотрофного биогенеза в связи с деятельностью птиц, анализировалась надземная фитомасса травяного яруса и зольность доминирующих в составе фитоценозов видов растений. Фракционная структура травянистой фитомассы и запас зольных элементов в различных ПТК приведены на рис. 28 и в табл. 37.

Самая низкая травянистая фитомасса зафиксирована в осоково-злаково-разнотравно-кустарничковых и олуговельных тундрах вершинного «плато» (5,4–13,2 ц/га), что, тем не менее, несколько выше значений для горных тундр Приохотоморья (Базилевич, 1993; Пугачев, 2009). В этих автономных ПТК при слабом воздействии орнитогенного пресса отмечается усложнение фракционной структуры травянистой фитомассы, в формировании которой участвуют осоки, злаки и разнотравье. В то же время, рядом с курумами, где гнездятся ипатки и конюги, параллельно с усилением геохимической составляющей орнитогенного давления наблюдается рост травянистой фитомассы при упрощении фракционной структуры за счет выпадения орнитофобных и регрессирующих видов. Наиболее резко эти изменения проявляются в днище ложбинообразного понижения с монодоминантными вейниковыми лугами. Несмотря на относительно невысокую зольность вейника Лангсдорфа, супераквальные комплексы отличаются максимальными запасами минеральных веществ в травяном ярусе (см. табл. 37). Это четко показывает стимулирующую роль орнитогенного фактора при активизации продукционного процесса.

На островных склонах, где влияние птиц очень сильное, формируются вейниковые кочкарные луга, а также своеобразные дереново-морозково-щитовниковые и морозково-щитовниковые сообщества, в составе которых наряду с тундровыми встречаются орнитофильные виды. Однако у некоторых видов здесь отмечены эковиоморфы, выражающиеся чаще всего в чрезмерном развитии вегетативных органов (морозка, иван-чай узколистный и др.). Это отражает разнонаправленность тенденций функционирования орнитогенных геосистем: в них одновременно действуют факторы, обеспечивающие рост продуктивности фитоценозов (привнос N, P, микроэлементов), но способные вызвать морфологические изменения и негативные реакции у растений (подкисление почв, химические ожоги растений экскрементами птиц, избыток N, P, зоомеханогенез и т.п.), которые создают предпосылки для обеднения видового состава фитоценозов.

Вариабельность травянистой фитомассы на морской террасе отражает контрастность соседствующих ПТК, формирующихся на делювиально-пролювиальном шлейфе и основной поверхности террасы. По величине продукции вейнико-

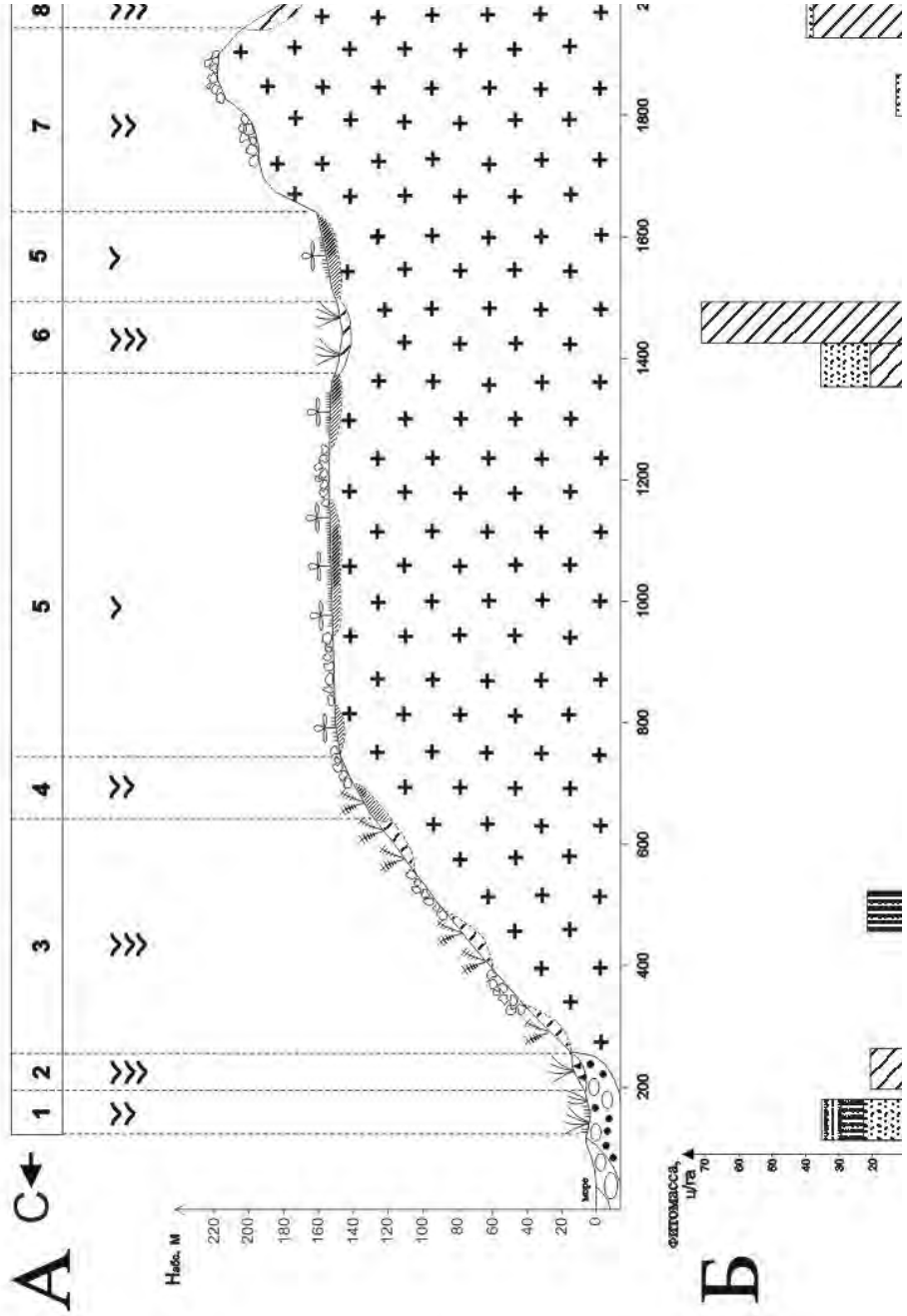



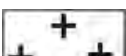



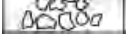








Рис. 28. Схематический ландшафтный профиль через о. Талан

Условные обозначения к рис. 28

1,2...10	Номера ПТК	<b>А. ПТК и их компоненты</b>
		<i>Степень влияния птиц</i>
	Слабая	
	Средняя	
	Сильная	
		<i>Литогенная основа</i>
	Гранодиориты	
	Валунно-галечниковый пляж	
	Галечниково-песчано-суглинистая терраса	
	Проловиально-делювиальный шлейф	
	Курумы	
		<i>Почвы</i>
	Сухоторфяные	
	Подбуры	
		<i>Растительность</i>
	Кустарничковые тундры	
	Папоротниковые, морошковые сообщества	
	Разнотравно-вейниковые луга	
	Вейниковые луга	

**Б. Запасы надземной травянистой фитомассы и ее фракционная структура**

	Злаки
	Осоки
	Разнотравье
	Папоротники
	Хвощи

Таблица 37

**Травянистая фитомасса и запас зольных элементов в тундровых и луговых ПТК о. Талан**

ПТК	Влияние птиц	Сухая надземная травянистая фитомасса, ц/га	Запас минеральных веществ, ц/га
Вершинное «плато» с осоково-злаково-кустарничковыми и олуговельными тундрами	Слабое и очень слабое	5,4–13,2	0,14–0,39
Днища и пологие склоны ложбинообразных понижений на плато с вейниковыми лугами вблизи гнездовой птиц в курумах	Очень сильное	35,8–69,6	1,09–2,76
Крутые склоны с вейниковыми кочкарниками и дереново-морозково-щитовниковыми сообществами	Сильное и очень сильное	22,0–39,2	0,99–1,5
Днища долинообразных понижений на склонах и делювиально-пролювиальные шлейфы у их подножий с вейниковыми кочкарниками	Очень сильное	20,8–22,6	0,82–1,2
Морская терраса с папоротниково-хвоцево-вейниковыми лугами	Среднее	36,0	1,57

вые луга на шлейфе близки к сходным фитоценозам по днищам ложбинообразных понижений на склонах. Это показывает, что при сильном влиянии птиц формирование сообществ из орнитофильных видов способствует выравниванию продукционного процесса в разных ПТК. В то же время, на морской террасе, осложненной буграми пучения и термокарстовыми понижениями, где орнитогенный пресс ниже, сформировались более богатые по флористическому составу луга. По продуктивности они близки к лугам тундровой зоны (Базилевич, 1993) и в сравнении с другими фитоценозами о. Талан отличаются наиболее сложной фракционной структурой травянистой фитомассы, в которой наряду со злаками и разнотравьем принимают участие папоротники и хвощи. В целом можно констатировать, что в орнитогенных геосистемах о. Талан положительный эффект увеличения биологической продуктивности находится в противоречии с видовым разнообразием и необходимостью сохранения полезного генофонда. Это сопровождается трансформацией и упрощением фракционной структуры фитомассы, особенно в вейниковых кочкарниках, и увеличением роли орнитофильных видов в вовлечении химических элементов в биологический круговорот (Авессаломова, Иванов, 2011).

Для выявления биогеохимических особенностей геосистем о. Талан в табл. 38 приведены данные о доминирующих видах. В их число вошли повсеместно распространенный вейник Лангсдорфа и виды, обычно доминирующие в разнотрав-



**Таблица 38**

**Биогеохимическая специализация растений о. Талан (по данным 56 проб)  
(Авессаломова, Иванов, 2011)**

Название растения	Зольность, %	Коэффициент накопления микроэлементов, R	Интенсивность биологического поглощения микроэлементов, по КК	
			10n	n
Вейник Лангсдорфа	3,75	2,2	Ag, Zn	B, Mn, Mo, Cu
Осока блестящая	2,77	1,8	Ag, Zn	B, Mn, Cu, Mo
Морошка	3,64	4,6	Ag, B, Zn	Mn, Cu, Pb
Дерен шведский	5,03	3,5	Ag, B	Sr, Zn, Cu, Ba
Щитовник расширенный	3,41	3,1	Ag, B	Zn, Mn, Cu, Ba
Хвощ лесной	7,12	2,8	Ag	B, Zn, Mo, Sr, Cu
Фукус sp.	27,3	3,0	Ag, B, Sr	-

но-папоротниковых фитоценозах при высокой орнитогенной нагрузке (морошка, дерен шведский, щитовник расширенный). В целом растения-доминанты характеризуются невысокой зольностью; по увеличению зольности они образуют следующий ряд, составленный по осредненным значениям: злаки и осоки (2,8–3,7%) – разнотравье и папоротники (3,4–5,0%) – хвощи (7,1%). По этому показателю наземные растения резко отличаются от водорослей прибрежной полосы в зоне прилива–отлива, где содержание минеральных веществ у фукусов достигает 27,3%. В то же время, зольность конкретных видов отличается определенной вариабельностью. Возможность увеличения минеральных веществ в растениях на островах с птичьими базарами была ранее выявлена при изучении атоллов (Добровольский, 1998). На о. Талан проявляется тенденция к увеличению зольности вейника Лангсдорфа в орнитогенных вейниковых кочкарниках на склонах и по днищам ложбинообразных понижений (4,0–6,3%) по сравнению с ее значением у этого вида в олуговельных тундрах вершинного «плато». За счет синергических эффектов, когда рост зольности этого доминанта происходит параллельно с увеличением количества его фитомассы, повышается емкость фитобарьера вейниковых кочкарников. Об этом свидетельствует увеличение запасов зольных элементов, накопленных в их фитотягсе (до 1,5–2,8 ц/га).

Биогеохимическая специализация растений проявляется в интенсивности биологического поглощения микроэлементов. Для ее характеристики использованы значения кларка концентрации (КК) элементов в золе растений, рассчитанные относительно кларков литосферы. По величине коэффициента накопления (R), при определении которого учтены КК для 18 микроэлементов, наиболее активный вид – морошка (R=4,6), что согласуется с нашими данными о орнитогенных геосистемах о. Матыкиль. Наиболее низкая активность поглощения микроэлементов – у осок и злаков (R=1,8–2,2). Положение конкретных элементов в рядах

биологического поглощения, построенных по значениям КК в золе, отражает как общие закономерности микроэлементного состава наземной растительности и специализацию отдельных видов, так и региональные отличия. Так, выделяется круг элементов биологического накопления ( $КК > 1$ ), **выполняющих важные физиологические функции (Zn, B, Mn, Cu, Mo)**, и элементов, слабо вовлекаемых в биологический круговорот (**Ni, Cr, Co, V, Ti**); **пониженная активность к поглощению В** отмечена у злаков, осок и хвощей; фиксируется интенсивное накопление Sr фукусом, что характерно для морских водорослей (Авессаломова, Иванов, 2011).

Своеобразие микроэлементного состава растений о. Талан заключается в том, что на первое место в рядах биологического поглощения у всех изученных видов выходит Ag, а у злаков, осок и морошки также отмечается высокая концентрация Zn. Предпосылки активного накопления этих элементов различны: 1) повышенный региональный литогеохимический фон Ag, что характерно для металлогении Охотско-Чукотского вулканогенного пояса; 2) вовлечение в орнитогенный перенос с моря элементов, связанных с составом пищевых ресурсов птиц. Значительную долю в их питании составляют морские организмы, в частности беспозвоночные, высокоактивные к поглощению Ag, Zn, Cu, Cd и ряда других микроэлементов, а содержание Ag в морских животных и растениях значительно превышает их концентрацию у большинства наземных представителей фауны и флоры (Иванов, 1997; Морозов, 1983). Орнитогенное поступление Zn и Cd на острова с колониями птиц отмечено и на коралловых островах Тихого океана (Добровольский, 1998). Исследованиями сотрудников Института биологических проблем Севера ДВО РАН установлено, что на о. Талан ежегодно с продуктами жизнедеятельности морских птиц поступают десятки килограммов Zn и других микроэлементов (Л.А. Зеленская, устн. сообщ.). Возможно, определенную роль играет повышенное содержание ряда тяжелых металлов, в частности Zn, в океанических аэрозолях и поступление его с атмосферными осадками на остров преимущественно в растворимой форме.

Пространственная изменчивость содержания этих микроэлементов в разных растениях о. Талан не позволяет однозначно выявить ведущий фактор, определяющий увеличение интенсивности биологического поглощения, так как соотношение и значимость факторов меняются в разных ПТК. Тенденция к активному накоплению Ag и Zn **зафиксирована у растений с разной филогенетической специализацией**, причем как у тундровых видов (морошка), активно поглощающих катионогенные элементы, так и у злаков (вейник Лангсдорфа), у которых эта способность обычно понижена. Максимальное накопление Zn у вейника (1500 мг/кг,  $КК=18$ ) отмечено при сильном влиянии орнитогенного фактора в вейниковых кочкарниках в верхней части южного макросклона острова, где в составе птичьего населения преобладают топорки и ипатки, а на береговых обрывах гнездятся моевки, кайры и бакланы. У морошки активность поглощения Zn увеличивается в нижних частях северного макросклона острова, где в курумах гнездятся конюги, ипатки, белобрюшки (2000 мг/кг,  $КК=24$ ), и снижается на морской террасе (400 мг/кг,  $КК=5$ ), где влияние птиц ослаблено.

В то же время, повышенное накопление Ag вейником, морошкой (КК более 100) и папоротником (КК>50) встречается в природных комплексах с разной орнитогенной нагрузкой, что позволяет предположить участие комплекса факторов, определяющих его биогенную миграцию. Основной концентратор Cd на о. Талан – морошка, в золе которой его содержание (10–30 мг/кг) значительно выше кларкового (кларк литосферы 0,13 мг/кг), чему способствует подвижность Cd в кислой среде. Это свидетельствует, что в орнитогенных геосистемах существуют условия для включения в биологический круговорот (БИК) элементов с высокой деструкционной активностью. О возможности закрепления Cd на биогеохимическом барьере свидетельствует его высокое содержание в торфе, особенно в нижних частях склонов и на делювиальном шлейфе в гетерономных звеньях катен.

Для сухоторфяных почв орнитогенных геосистем о. Талан, формирующихся на элюво-делювии гранодиоритов, характерны процессы детритогенеза, кислая среда и накопление в органогенных горизонтах подвижных форм N и P (Плещенко, 1992). Торфяные горизонты отличаются очень низкой зольностью (в среднем 1,8%): на северных склонах с многолетней мерзлотой и дереново-морошково-щитовниковыми сообществами она составляет 0,65–1,22%, увеличиваясь до 3,62% на делювиальных шлейфах, где в трансаккумулятивных позициях возможен латеральный приток вещества из верхних звеньев катен. По сравнению с торфом орнитофильные растения отличаются более высокой зольностью. Это может быть связано как с выносом биогенов из органогенных горизонтов, так и с возможностью внекорневого поглощения растениями элементов, поступающих при разбрызгивании продуктов метаболизма птиц или при импальверизации морских солей. В то же время, коэффициент накопления микроэлементов в торфах ( $R=4,4$ ) выше, чем в большинстве растений. При этом общность парагенных ассоциаций в фито- и мортмассах проявляется в накоплении Ag, Zn, Cu, B, Mo и некоторых талассофильных элементов (Sr), а различия – в повышении в торфах КК микроэлементов, мало вовлекаемых в БИК (Pb, Sn, V, Cr, Ni, Co, Zr, Ti). Их роль увеличивается в донных отложениях ручьев, а также в озерах на террасе (Авессаломова, Иванов, 2011).

В целом при функционировании орнитогенных геосистем в результате автоτροφного и гетеротрофного биогенеза формируются два класса радиальных биогеохимических барьеров: 1) фитобарьер, на котором накапливаются катионогенные элементы (Ag, Zn, Mn, Cu), а также B и Mo; 2) биогеохимический барьер в торфяных горизонтах почв, где наряду с указанными закрепляются элементы с низкой биофильностью (Sn, Pb и др.).

**Почвенный покров.** В почвенном покрове о. Талан выделяется несколько видов почв, при этом их распространение коррелирует с интенсивностью орнитогенного пресса. На основной поверхности вершинного «плато», где влияние птиц минимально, под злаково-осоково-разнотравно-кустарничковой тундрой формируются типичные сухоторфяно-подбуры, морфологический профиль которых в целом аналогичен материковым разновидностям, влияние птичьего населения проявляется лишь в изменении некоторых химических свойств почв (Плещенко, 1992). Приведем описание одного из почвенных разрезов на вершинной поверхности.

*О 0–3 см.* Очень темный красновато-бурый, свежий, уплотненный, слаборазложившиеся остатки корней, стеблей трав и кустарничков.

*TJ 3–24 см.* Очень темный красновато-бурый с черноватым оттенком, свежий, уплотненный (плотнее предыдущего), среднеразложившийся торф, в нижней части близкий к перегною, переход ясный, граница слабоволнистая.

*B<sub>HF</sub> 24–35 см.* Темно-бурый с кофейно-коричневым оттенком, влажный, непрочно-комковатый, супесчаный, с гумусово-железистыми пленками на поверхности минеральных зерен, плотный, с включениями дресвы и щебня гранодиоритов, количество которых возрастает в нижней части, переход постепенный, граница волнистая.

*BC 35–40... см.* Глыбы гранодиоритов с супесчаным наполнителем, окрашенным в темно-бурые тона.

На другом «полюсе» в местах наиболее сильного орнитогенного пресса формируются монодоминантные кочкарные вейниковые луга, где почвенный покров отличается комплексностью и представляет пеструю мозаику из сухоторфяных почв, формирующихся под кочками вейника, и литоземов (сухоторфяных и грубогумусовых), формирующихся в межкочечном пространстве. Приведем описание подобных почв в нижней части западного макросклона крутизной 25° в вейниковом кочкарнике с высокой плотностью гнездования топорков и ипатов.

*О 0–5 см.* Желтовато-бурый, свежий, рыхлый, почти не разложившиеся листья, стебли, корни вейника, переход ясный, граница слабоволнистая.

*TJ<sub>1</sub> 5–28 см.* Темно-желтовато-бурый, влажный, уплотненный, слаборазложившийся торф с большим количеством корней, стеблей и листьев вейника диаметром до 1–1,5 мм, переход постепенный, граница ровная.

*TJ<sub>2</sub> 28–47 см.* Очень темный красновато-бурый, влажный, уплотненный (плотнее предыдущего), слабо- и среднеразложившийся торф из вейника, переход постепенный, граница ровная.

*TJ<sub>3</sub> 47–81 см.* Черновато-бурый, влажный, уплотненный (близкий к плотному), хорошо разложившийся торф вейника.

*D 81 см...* Элювий (глыбы) гранодиоритов.

Мощность сухоторфяной почвы зависит от высоты вейниковой кочки и на о. Талан может достигать 120–130 см. Площадь, которую занимают кочки (и, соответственно, сухоторфяные почвы), на ключевых площадках составляла от 20 до 30% от площади площадки.

В межкочечном пространстве отмечены две разновидности почв – сухоторфяно-литоземы, формирующиеся в местах, где накапливается опад вейника, и грубогумусовые литоземы (последние распространены больше). Мощность органогенного горизонта зависит от интенсивности эрозионных процессов в межкочечном пространстве и степени вытоптанности птицами, но обычно не превышает 30 см.

Подобные комплексы сухоторфяных почв под кочками и литоземов в межкочечном пространстве формируются под злаковыми (вейниковыми и колосняковыми) кочкарниками и занимают около 35% площади о. Талан. В местах со средним уровнем орнитогенного пресса формируются своеобразные почвы с переходными свойствами между сухоторфяно-подбурами и сухоторфяными разновидностями почв.

**Орнитогенные сукцессии.** На о. Талан, как ни на одном из других изученных островов, хорошо выражены разные стадии орнитогенной сукцессии. Хотя практически все геосистемы на острове испытывают то или иное воздействие со стороны птиц, однако интенсивность его существенно различается в разных участках острова, и на местности прослеживаются переходные стадии.

Близкие к олиготрофным комплексы занимают большую часть вершинной платообразной поверхности. Птицы здесь практически не гнездятся, и орнитогенное влияние проявляется только в попадании некоторой части экскрементов от пролетающих над островом птиц. Фонowymi видами геосистем являются заросли кедрового стланика на курумах и разновидности тундр – лишайниково-кустарничковые, кустарничково-моховые, осоково-кустарничковые. Влияние птиц проявляется в примешивании к фоновым растительным сообществам некоторых видов-орнитофилов – вейника Лагсдорфа, морошки, спиреи Бовера и др. Под этой растительностью формируются типичные сухоторфяные подбуры, в профиле которых выделяется органогенный горизонт мощностью до 20–25 см, ниже которого лежит иллювиально-гумусово-железистый горизонт.

На следующей стадии по мере усиления орнитогенного пресса формируются олуговелые тундры. Самый значительный по площади участок, где наблюдается смешение компонентов луговой и тундровой растительности, занимает юго-восточную часть вершинной платообразной поверхности, однако пятнами подобные олуговелые тундры распространены по всему вершинному «плато» и верхних частях склонов. Куртины кедрового стланика встречаются довольно часто, однако у стланика наблюдается пожелтение хвои и засохшие ветви. В структуре фитоценозов в качестве одного из доминантов присутствует вейник Лангсдорфа, также активно разрастаются другие виды-орнитофилы (морошка, дерен шведский и др.). Кустарнички, судя по количеству отмерших частей, заметно угнетены и вместе с осокой Сочавы покрывают до 20–30% площади (Хорева, 2003). Почва – переходная от подбура сухоторфяного к сухоторфяно-литоземам.

На третьей стадии по мере усиления орнитогенного пресса наблюдается переход количества в качество и соответствующие изменения в почвенно-растительном покрове. Кедровый стланик и тундровые растения почти полностью выпадают из состава фитоценозов и замещаются луговой растительностью, состоящей почти исключительно из видов-орнитофилов. Наиболее типичны на третьей стадии орнитогенной сукцессии фитоценозы с участием папоротника распростертого, морошки, дерена шведского, седмичника европейского и вейника Лангсдорфа. Указанные виды могут формировать как монодоминантные, так и смешанные фитоценозы. Наиболее типичны они для северного склона, где окаймляют по периферии курумы, плотно заселенные большой конюгой, ипаткой, белобрюшкой и топорком. Также подобные фитоценозы распространены на вершинном «плато» по краям ложбинообразного понижения, по которому происходит сток насыщенных биогенными элементами вод от курумов, заселенных ипатками. В почвенном покрове под этими растительными сообществами распространены своеобразные почвы, переходные от сухоторфяных подбуров к типичным сухоторфяным почвам и сухоторфяно-литоземам.

Наконец, на четвертой стадии сукцессии в условиях наиболее сильного на острове орнитогенного пресса формируются монодоминантные луга из вейника Лангсдорфа. Этот вид, как и на других островах, оказывается наиболее устойчивым к аномально высоким концентрациям азота, фосфора и других элементов в почвах и механическим повреждениям со стороны птиц. Вейник при этом может расти как в типичной длиннокорневищной форме, так и формировать кочкарную форму. Высота отдельных кочек достигает 120–130 см. Подобные монодоминантные вейниковые луга распространены по всему о. Талан в местах наиболее сильного орнитогенного пресса: по всей нижней части северного склона и пролювиально-делювиальном шлейфе, куда идет сток от курумов, заселенных чистиковыми; на западном и восточном склонах в местах гнездования топороков; прослеживается узкой полосой в днище ложбинообразного понижения на вершинном «плато» и в днищах каньонообразных ущелий, прорезающих береговые склоны, где концентрируется сток насыщенных биогенами вод. Под вейниковыми лугами в местах развития кочкарников формируется мозаичный почвенный покров, состоящий из сухоторфяных мощных почв под кочками вейника и сухоторфяно-литоземов в межкочечном пространстве.

Графическая схема, в обобщенном виде иллюстрирующая стадии орнитогенной сукцессии, представлена на рис. 29.

**Особенности водной миграции элементов.** Для характеристики водной миграции элементов проведено гидрохимическое опробование ручьев на склонах с разной интенсивностью орнитогенного пресса, а также воды из родника в нижней части склона и термокарстового озера на морской террасе (рис. 30). Определение ионного состава воды и содержания органического вещества выполнено в аналитической лаборатории ВНИИ-1 г. Магадана.

Анализ полученных данных выявил высокую пространственную изменчивость гидрохимических параметров в зависимости от положения точек отбора проб в ландшафтных катенах, близости к морю, а также интенсивности орнитогенного пресса (табл. 39). В более удаленных от моря трансэлювиальных ПТК верхних частей склонов с невысокой численностью населения птиц ультрапресные талые воды ручьев, вытекающих из снежников, отличаются пониженным содержанием большинства ионов. Общая тенденция – увеличение их концентрации в поверхностных водах гетерономных звеньев катен, а также в грунтовых водах из родников, выходящих в нижних частях склонов. Латеральная миграция элементов осуществляется, таким образом, как с поверхностными, так и с грунтовыми водными потоками. Рост содержания фосфатов, нитратов, сульфатов и хлоридов наблюдается в родниках и ручьях, которые пересекают трансэлювиальные ПТК с курумами, в которых гнездятся конюги, ипатки и другие птицы. Увеличение содержания ионов связано с выщелачиванием из продуктов метаболизма морских птиц этих легкорастворимых форм. В связи с агрессивностью продуктов преобразования птичьих экскрементов (разрушение солей мочевой кислоты, образование щавелевой кислоты и др.) зафиксировано подкисление вод ручьев вниз по течению и смена слабокислой среды на сильнокислую. Высокой кислотностью ( $\text{pH} = 3,5$ ) отличаются и родниковые воды.





Рис. 29. Схема орнитогенной сукцессии на о. Талан

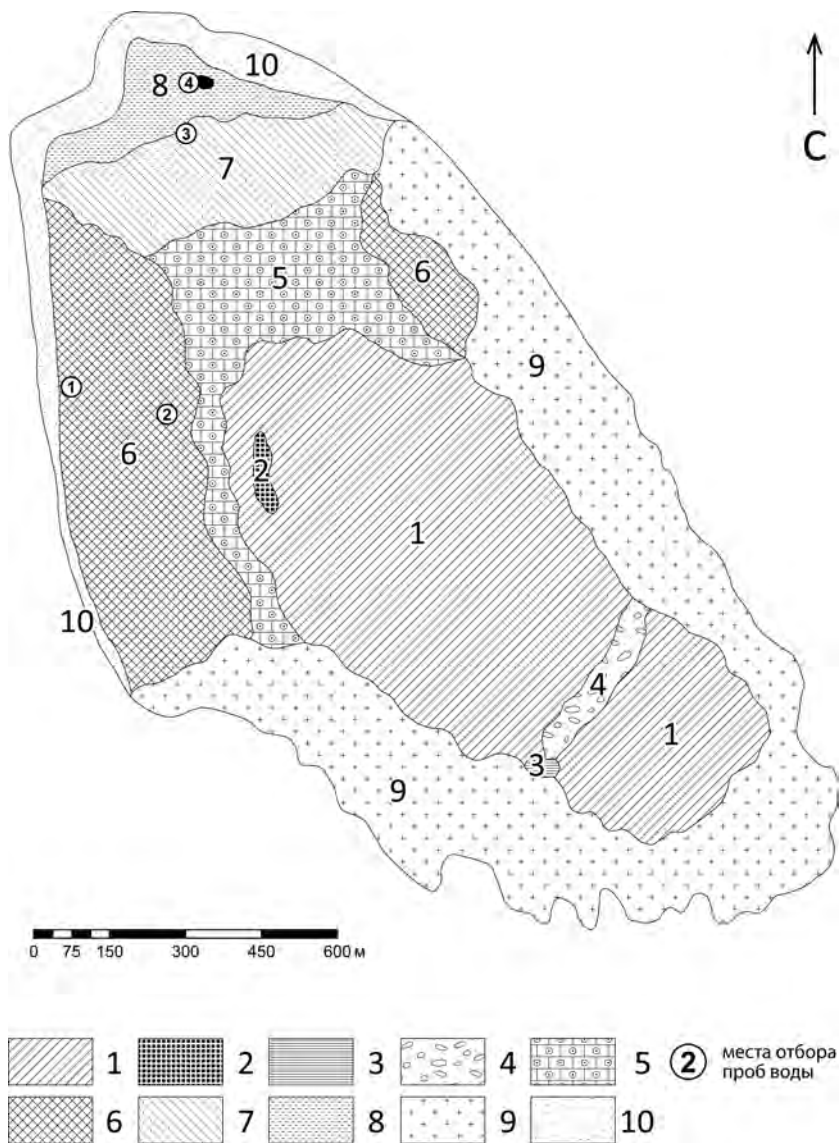


Рис. 30. Места отбора проб воды на о. Талан. 1–10 – см. в табл. 35.

**Таблица 39**  
**Ионный состав и интенсивность водной миграции элементов в поверхностных и грунтовых водах о. Талан**

Место отбора проб воды	Сухой остаток, мг/л	Содержание ионов, мг/л						pH	Ряды водной миграции, по К <sub>x</sub>				Органическое вещество, мг/100 мг сухого вещества
		Cl <sup>-</sup>	Na <sup>+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	K <sup>+</sup>		100n	10n	n	0,n	
Ручей из снежника, Н <sub>абс</sub> 80 м	35	11,3	5,7	2,9	4,0	1,1	1,03	4,3	Cl, N	S, P	Na, K	-	4,57
Ручей в нижней части склона, Н <sub>абс</sub> 2 м	79	24,4	7,1	4,9	14,5	5,7	2,22	3,87	N, Cl	S, P	Na, K	-	3,4
Родник в нижней части склона, Н <sub>абс</sub> 16 м	223	22,3	12,3	9,9	50,5	5,3	6,3	3,51	N, Cl	S	P, Na, K	-	5,43
Озеро на морской террасе, Н <sub>абс</sub> 2 м	88	37,5	12,4	2,5	1,5	4,4	1,53	5,29	Cl, N	S, P	Na	K	3,98

Расчет значений коэффициента водной миграции показал, что к числу очень подвижных мигрантов относятся С1 и N, причем в орнитогенных геосистемах N даже опережает С1. Значительная часть биогенов мигрирует с грунтовыми водами – содержание нитратов в них в 12, фосфатов в 5, калия в 6 раз выше по сравнению с тальми водами в верховьях ручьев. В то же время, снижение миграционной способности калия, который относится к подвижным мигрантам, связано, очевидно, с его включением в биологический круговорот (Авессаломова, Иванов, 2011).

Набор факторов, участвующих в формировании ионного состава вод, различается в разных частях катен. Так, в водах термокарстового озера, расположенного на низкой морской террасе, рост содержания хлора и натрия может быть связан не только с их поступлением из вышерасположенных ландшафтов и при разбрызгивании метаболитов птиц, но и с импульверизацией талассофильных ионов, особенно во время приливов. Именно в озерных водах установлены наибольшие значения рН, отражающие снижение их кислотности при возможном контакте с морскими водами.

В целом вариабельность гидрохимических параметров отражает изменение обстановки и интенсивности водной миграции элементов в орнитогенных геосистемах о. Талан. Роль орнитогенного фактора проявляется в нижних частях склонов в изменении щелочно-кислотных условий и активном включении в водную миграцию биогенных элементов, связанных с метаболитами птиц. Увеличение миграционной способности наиболее ярко проявляется для N и P, значения коэффициента контрастности ( $K_c$ ) которых, рассчитанные относительно снеговых вод, оказались наиболее высокими ( $K_c$  от 1,7 до 2,1) по сравнению с остальными элементами ( $K_c$  от 0,3 до 0,9). Содержание нитратного азота и фосфатов в поверхностных и грунтовых водах орнитогенных геосистем о. Талан на один-два порядка выше по сравнению с водами рек в окрестностях Магадана (Гидрологический ежегодник, 1975).

**Прилегающая акватория.** Влияние крупного многовекового скопления птиц, безусловно, должно сказываться и на прилегающей акватории, куда поступает значительная часть экскрементов морских птиц непосредственно, а также со стоком с острова, однако материалы для оценки этого воздействия немногочисленны. А.И. Пинчук (1992) при сравнительном анализе видового состава зоопланктона в акватории, прилегающей к о. Талан, а также в фоновых участках открытого моря и Мотыклейского залива отмечает выраженную обедненность зоопланктона вблизи о. Талан и объясняет это постоянным прессингом соединений азота, поступающих от колонии морских птиц и не успевающих быстро вымываться ветровыми и приливно-отливными течениями. По его мнению, формирование фауны зоопланктона вблизи о. Талан происходит за счет обеднения исходного морского комплекса с возрастанием роли двух видов (*Pseudocalanus minus* и *Acartia longiremis*), приспособившихся к высоким концентрациям азотистых соединений в условиях мелководья на островном шельфе.

В целом о. Талан представляет классический пример орнитогенной геосистемы, у которой основные особенности структурно-функциональной организации определяются жизнедеятельностью птиц. Локализация крупной колонии морских

птиц на острове связана с высокой биопродуктивностью прилегающих вод, наличием подходящих местообитаний для гнездования (курумы, задернованные склоны, береговые обрывы), отсутствием постоянных поселений человека, невысокой численностью наземных хищников. Высокая первичная продуктивность вод, обусловленная особым сочетанием рельефа дна и гидрологической циркуляции, приводит к высокой численности зоопланктона и крупным нагульным и нерестовым скоплениям рыб, которые служат кормовой базой для птиц-планктонофагов и ихтиофагов. Для поддержания жизнедеятельности этой огромной птичьей колонии требуется ежедневно более 80 тонн рыбы и 110 тонн морских беспозвоночных. Более 100 тонн органического вещества вносится ежедневно в почвы и прибрежные воды острова обитателями птичьих базаров только в виде экскрементов (Кондратьев, 1992). По приблизительным оценкам, с продуктами жизнедеятельности птиц в островную геосистему ежегодно поступает 12–30 т С, 0,48–1,0 т Са, 0,11–0,24 т Mg, 0,05–0,10 т S, 0,19–0,40 т К, 0,57–1,2 т Р, 0,38–0,8 т N, а также значительное количество микроэлементов – примерно 4,9–10,4 кг Mg, 7,2–15,2 кг Zn, 0,5–1,1 кг Cu, 57–120 кг Fe и др. (Л.А. Зеленская, фондовые материалы Института биологических проблем Севера ДВО РАН).

Этот сильнейший геохимический прессинг, наряду с зоомеханогенезом действующий в течение тысяч лет, привел к формированию особого орнитогенного микрорельефа, занимающего более 35% площади острова, замене на значительной части площади исходных кустарничковых тундр и зарослей кедрового стланика на луговые растительные сообщества, состоящие из ограниченного числа видов-орнитофилов (вейник Лангсдорфа, морошка, щитовник расширенный, дерен шведский), смене подбуров на сухоторфяные почвы, изменении химического состава поверхностных и грунтовых вод, формированию специфического биогеохимического круговорота и т.п. Сложившаяся таким образом структура природных компонентов и островной геосистемы в целом находится в равновесном состоянии и определяется именно жизнедеятельностью птиц, которые выступают системообразующим фактором. При уменьшении численности птиц и общей интенсивности орнитогенного пресса, как это происходит в последние 20 лет (Андреев и др., 2010), можно ожидать ответной реакции островной геосистемы, что обуславливает необходимость мониторинговых исследований.

## II.8. Остров Шеликан

Остров Шеликан расположен в Амахтонском заливе Тауйской губы Охотского моря, примерно в 4,5 км от устья р. Тауй и в 1,8 км от материкового побережья (см. рис. 25). Длина острова около 400 м, ширина 330 м, максимальная высота 71,2 м, площадь 8 га. Географические координаты в центральной части острова 59°35' с.ш. и 149°09' в.д.

О. Шеликан примечателен тем, что на сравнительно небольшой площади здесь гнездится более 20 тыс. морских колониальных птиц, в том числе находится

крупнейшая в Охотском море колония тихоокеанской чайки. При этом начиная с конца 1980-х годов отмечается значительное увеличение численности чаек, которые среди других морских колониальных птиц выделяются тем, что являются сильными эдификаторами. В связи с увеличением птичьей колонии на острове наблюдается площадная деградация почвенно-растительного покрова и сильнейшая эрозия, что и явилось основным предметом наших исследований (фото 29).

**Основные особенности природы.** О. Шеликан представляет собой скалистый останец, сложенный кварцевыми гранодиоритами, с крутыми, часто обрывистыми в нижней части склонами. Вершинная поверхность на большей части острова имеет характер гребня шириной 5–10 м, и только в южной части расширяется до 10–20 м. В береговой зоне в нескольких местах выражены узкие валунно-галечниково-песчаные пляжи, но на большей части сформированы береговые уступы, отпрепарированные абразией. Морских террас на острове нет. В северо-западном направлении к побережью отходит длинная узкая коса, обнажающаяся в отлив. В шельфовой части острова выделяется большая зона литорали, являющаяся одной из основных кормовых баз для птичьей колонии.

Из-за небольших размеров постоянных водотоков на острове нет, эрозионные формы прослеживаются только в виде мелких промоин на склонах. В середине XX в. большая часть о. Шеликан была занята смешанным лиственнично-каменноберезовым лесом с густым подлеском из кедрового стланика, березки Миддендорфа, рябины бузинолистной. Склоны на большей части были задернованы лугами из вейника Лангсдорфа, в нижней части – колосняка мягкого (Зеленская, Хорева, 2006). К настоящему времени из-за влияния птиц на острове произошли кардинальные изменения почвенно-растительного покрова. Большая часть острова занята открытыми группировками вейника с разрушающимся почвенным покровом на месте лесных участков с сухими стволами мертвых берез и лиственниц (фото 30).

**Население птиц.** Данные о численности, структуре и динамике населения морских колониальных птиц представлены в табл. 40.

Наиболее примечательной особенностью является более чем трехкратное увеличение численности тихоокеанской чайки, обыкновенной моевки и берингова баклана за 23-летний период наблюдений. Рост колонии идет как за счет увеличения плотности в старых поселениях, так и появления новых субколоний. Причины столь резкого роста численности птиц не вполне ясны. Необходимо отметить, что колония чаек на о. Шеликан относительно молодая, по опросам старожилов с. Балаганного, расположенного относительно недалеко на материке, в послевоенные годы XX в. гнезд чаек на о. Шеликан не было (Зеленская, 2008). Возможно, что молодость колонии, которая еще не достигла максимально возможной численности исходя из кормовой базы и наличия местообитаний для гнездования, является одним из факторов роста. Известно, что для колоний серебристой чайки прирост численности до 20% в год не является аномалией, а может быть нормой в благоприятных условиях среды обитания (Зеленская, Хорева, 2006).

Другим фактором глобального масштаба может являться общая тенденция увеличения численности крупных чаек в конце XX в., отмечаемая во многих рай-

Таблица 40

**Численность морских колониальных птиц на о. Шеликан  
(в особях, по Зеленской (2008) и др.)**

Вид птиц	Год и время учета					
	23.07.1986	25.06.1987	20.07.1997	01.06.2000	14.08.2003	14.07.2009
Чайка тихоокеанская	Около 4000	Около 4000	Более 6600	Около 6800	Около 12000	12732
Моевка обыкновенная	Около 2200	Около 2000	-	Более 3000	7046	9278
Берингов баклан	220	316	-	444	596	846
Топорок	Более 200	Около 200	-	98	40	48
Ипатка	46	40	-	0	6	12
Всего	Более 6666	Около 6556	Более 6600	Более 10342	Около 19688	22916

онах. Тихоокеанская чайка отреагировала на потепление климата и изменение кормовой обстановки бурным ростом численности в 1970–1980-х годах с пиком в начале и середине 1990-х годов, в дальнейшем численность стабилизировалась (Зеленская, 2008). К числу факторов местного уровня относится обильная кормовая база, основой которой является широчайшая зона осушки в период отливов (до нескольких сотен метров). Чайки добывают здесь оставшихся в литоральных ваннах морских беспозвоночных и придонных рыб, икру сельди и саму сельдь в период нереста, а также лососей в устье расположенной недалеко р. Тауй и т.д. Причины бурного роста птичьей колонии до конца не ясны, однако сам факт бесспорен, и сильнейший орнитогенный прессинг в последние десятилетия привел к значительным изменениям всей островной геосистемы.

**Влияние птиц на природные компоненты и островную геосистему.** Из пяти видов морских колониальных птиц, гнездящихся на о. Шеликан, решающая роль в изменении природы острова принадлежит тихоокеанской чайке – как по причине наибольшей численности, так и особенностям поведения. Отличительной особенностью этих птиц является то, что до 70% времени они проводят на гнездовом участке или (при беспокойстве) в воздухе над ним (Татаринкова, 1975), вследствие чего большая часть экскрементов попадает на почву, а не в море. По разным оценкам, только одна пара чаек с потомством за гнездовой период оставляет от 85 кг (Татаринкова, 1975) до 170 кг (Бызова и др., 1986) экскрементов. Если взять среднее значение (127,5 кг), то современная популяция чаек вносит в островную геосистему о. Шеликан за гнездовой период (4,5 месяца) не менее 810 тонн экскрементов. Поскольку на субаэральную часть о. Шеликан оказывают воздействие практически только чайки, можно рассчитать количество различных химических элементов, попадающих на земную поверхность. Семьдесят процентов



от 810 т составляют 567 т – такое количество экскрементов попадает в наземную часть острова, что составляет 7,1 кг/м<sup>2</sup>. Зная содержание С, N, S в экскрементах чаек (см. табл. 36), а также ряда тяжелых металлов (Otero-Perez, 1998), получается, что ежегодно за гнездовой период на 1 м<sup>2</sup> островной суши чайками вносится 1870 г С, 866 г N, 69 г S, 2,2 г Zn, 0,4 г Cu, 0,3 г Pb, 0,07 г Cr и 0,04 г Cd.

Кроме сильнейшего геохимического прессинга также происходит механическое уничтожение растительности и вытаптывание почвы. У каждого птенца есть определенный маршрут к месту укрытия, а у каждого из родителей – к месту отдыха. Вдоль птичьих троп наблюдается сплошное вытаптывание травяной растительности. Кроме того, выдергивание растительности входит в комплекс демонстративного поведения чаек при охране гнездового участка (Зеленская, 2008). Для постройки массивных гнезд чайки выдергивают и собирают растения вблизи гнездовой площадки. Использование верхушек лиственниц и ветвей каменной березы в качестве присад приводит к обламыванию и в конечном итоге к усыханию деревьев. В совокупности все это приводит к значительным изменениям природных компонентов и островной геосистемы в целом (фото 31).

**Орнитогенный микрорельеф.** Формы орнитогенного микрорельефа, создаваемые чайками на о. Шеликан, те же, что и на других островах – гнездовые площадки, тропы, клубы, злаковые кочкарники. Отличие заключается в том, что на Шеликане эти формы занимают почти весь остров, и их формирование сопровождается сильнейшей эрозией.

Самая распространенная форма орнитогенного микрорельефа – *злаковые кочки*, образованные вейником Лангсдорфа, а вблизи побережья – колосняком мягким. Значительная часть межкочечного пространства вытоптана птицами, поэтому отдельно стоящие кочки резко выделяются на фоне обнаженной почвы. По наблюдениям М.Г. Хоревой (устн. сообщ.), наблюдается увеличение размеров вейниковых кочек. Если при обследовании о. Шеликан в 2006 г. на вершинной поверхности острова общая высота кочек с побегами составляла около 90 см, то в 2009 г. – от 100 до 130 см. Увеличение высоты кочек относительно земной поверхности происходит, вероятно, как за счет ускоренного роста вейника вследствие «подкормки» азотом и фосфором со стороны птиц, так и за счет вытаптывания чайками пространства между кочками, вследствие чего понижается общий уровень поверхности. Вместе с тем, на некоторых участках с наиболее сильным орнитогенным прессом и развитием эрозии происходит разрушение кочек, а при ослаблении нагрузки на пологих участках в верхней части острова отмечается слияние кочек из-за накопления большого количества ветоши и сухого торфа в межкочечном пространстве.

На вершинной поверхности острова и на склонах, где сохранилась лесная, кустарниковая или сомкнутая луговая растительность, хорошо выражена *сеть троп*, протоптанных чайками. Тропы имеют ширину до 30–35 см, углублены относительно прилегающей поверхности на 15–20 см и как правило полностью лишены травянистой растительности и подстилочно-сухоторфяного горизонта. Однако на значительной части склонов, где почвенно-растительный покров уже полностью

уничтожен, тропы также исчезли, поскольку чайкам нет необходимости протоптывать тропы, так как нет препятствий для перемещения.

Почти на всех пригодных для гнездования чаек местообитаниях имеются их *гнездовые площадки*, размеры которых составляют, как правило, первые квадратные метры. На этих площадках птицы проводят много времени, у каждого птенца или взрослой особи есть любимые места для отдыха, укрытия, «присады» и пр., вследствие чего на площадках формируется сеть микротроп и пестрая мозаика в разной степени измененного почвенно-растительного покрова (Зеленская, Частухина, 1990).

Необходимо отметить, что происходящий в настоящее время бурный рост колонии может лимитироваться числом подходящих мест для гнездования. Чайки избегают гнездиться на совершенно открытых площадках, где успех размножения снижается за счет возрастания пресса внутривидового хищничества и частых пограничных конфликтов (Зеленская, 2008). Кроме того, полная деградация растительного покрова, сильнейшая эрозия на склонах, осыпание мелкозема, развитие микрооползней делают почти невозможным устройство там гнезд. Между тем площадь таких участков в последние годы значительно выросла. Поэтому в настоящее время чайки интенсивно осваивают оставшиеся фрагменты древесно-кустарниковой растительности, по периферии которых имеются благоприятные условия для устройства гнезд.

**Растительный покров.** О. Шеликан представляет уникальную возможность наблюдать процесс утраты видового разнообразия сосудистых растений под влиянием орнитогенного пресса, причем скорость этого процесса документально зафиксирована, поскольку регулярные ботанические наблюдения на острове проводятся с 1986 г., то есть с начала времени роста колонии. В это время на острове произрастал 61 вид сосудистых растений, относящихся к 49 родам и 27 семействам (Зеленская, Хорева, 2006). К 2009 г. осталось 37 видов, то есть утрата видового разнообразия за 23 года составила 24 вида, или 39%. Данные о числе видов в разные годы представлены в табл. 41.

Все исчезнувшие виды – растения-орнитофобы. К ним относится голубика, которая еще в 1986 г. была представлена немногочисленными угнетенными экземплярами, а также княженика, недоспелка копьевидная, ирис щетинистый (*Iris setosa*) и др.

**Таблица 41**

**Изменение числа видов сосудистых растений на о. Шеликан под влиянием роста птичьей колонии**

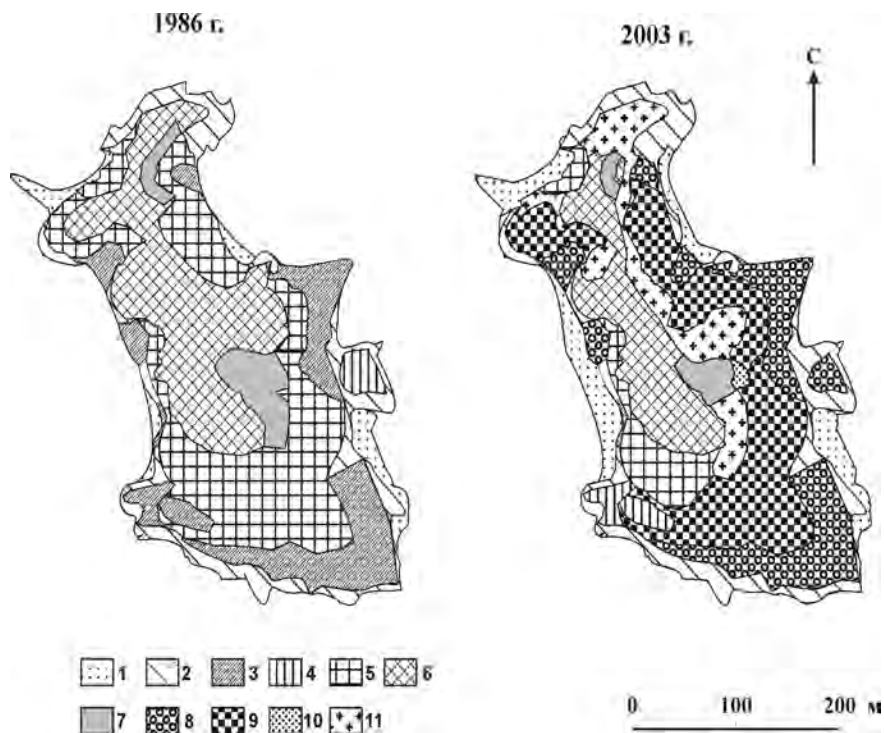
Остров Шеликан	Годы наблюдений				
	1986 (Частухина, 1995)	1997 (Хорева, 2003)	2000 (Зеленская, 2008)	2003 (Зеленская, Хорева, 2006)	2009 (Хорева, устн. сообщ.)
Число видов	61	46	44	40	37

Необходимо отметить, что наряду с массовым исчезновением растений-орнитофобов на острове успешно натурализовались два адвентивных вида – марь белая и звездчатка средняя, а также ненадолго появлялись, но затем исчезали несколько других заносных видов (Зеленская, Хорева, 2006). Их появление, вероятно, опять же связано со спецификой тихоокеанской чайки, которая в отличие от большинства других морских колониальных птиц является полифагом, кормится в том числе в поселках и на зверофермах на близлежащем материковом побережье, и таким образом могла занести эти виды растений, однако утрата видового разнообразия идет гораздо интенсивнее.

В условиях сильного орнитогенного пресса у некоторых видов растений образуются экобиоморфы. Наиболее ярко выраженной экобиоморфой являются уже упоминавшиеся кочки вейника, который на о. Шеликан имеет в основном кочкарную, а не типично длиннокорневищную форму роста, причем при умеренном орнитогенном прессе наблюдается увеличение размеров кочек, а при сильном они начинают разрушаться. Другие изменения внешнего облика растений нельзя отнести к экобиоморфам, так как нет выраженного адаптивного характера изменений, а имеется реакция на повышенное содержание **N** и **P** в почве. К таким изменениям внешнего облика относится увеличение размеров листьев березы и чемерицы остродольной в два-три раза; стерильность седмичника европейского, у которого регулярно отмечается развитие дополнительной мутовки листьев вместо цветка; удлинение ауксибластов у лиственницы, то есть появление «плакучей» формы; удлинение междоузлий у очитка синего (*Sedum cyaneum*), в результате чего обычно компактные ортотропные побеги очитка становятся полегающими и повисающими (Хорева, 2003).

Для площадной характеристики изменений растительности на о. Шеликан М.Г. Хоревой составлено несколько карт, отражающих динамику растительного покрова (рис. 31). Сравнительный анализ карт показывает, что за 23 года произошло исчезновение двух растительных сообществ: а) исчезли сомкнутые злаково-разнотравные луга и заросли вейника, описанные С.А. Частухиной (1995) (выдел 3 на карте 1986 г.), уже в 2003 г. на их месте сформировались открытые разреженные группировки вейника Лангсдорфа с фрагментами вейниковых кочкарников на эродированных осыпающихся склонах, а в 2009 г. их площадь еще больше расширилась; б) заросли иван-чая узколистного в сухом кедровом стланике (выдел 10 на карте 2003 г.), вероятно, представляли одну из кратковременных сукцессионных стадий развития растительности, и в 2009 г. уже не были отмечены.

Другие растительные сообщества сохранились, но кардинальным образом изменились их площадные соотношения. Наиболее ярко выраженная тенденция – смена лесной и кустарниковой растительности луговыми сообществами. Когда-то единый лесной массив, занимавший большую часть острова, в настоящее время разбит на отдельные фрагменты, испытывающие максимальный пресс со стороны птиц по периферии, где наиболее интенсивно отмирают деревья. В первую очередь отмирает лиственница, которой на острове осталось всего несколько живых экземпляров, каменная береза оказалась несколько более устойчивой к орнито-



**Рис. 31.** Карта-схема растительности о. Шеликан в 1986 и 2003 гг. (Зеленская, Хорева, 2006)

1 – галечно-песчаные пляжи с единичными сосудистыми растениями; 2 – скалистые обрывы, крутые каменистые склоны, развалы каменных глыб с открытыми группировками сосудистых растений; 3 – заросли вейника и злаково-разнотравные луга; 4 – вейниковый кочкарник; 5 – каменоберезняки; 6 – березово-лиственничный лес с подростом; 7 – заросли кустарников (кедрового стланика и березы Миддендорфа); 8 – открытые группировки вейника с разрушающимся почвенным покровом; 9 – открытые группировки вейника на месте лесных участков со стволами мертвых берез или лиственниц с участками вейникового кочкарника; 10 – заросли иван-чая в сухом стланике; 11 – лесные и кустарниковые сообщества в стадии активной деградации с несомкнутым ярусом вейника.

генному прессингу, однако и у березы в настоящее время большинство стволов сухие. В процесс деградации в 2009 г. оказался вовлечен каменоберезняк на северном склоне, ранее почти не затронутый птицами.

Существенно увеличилась площадь полностью уничтоженной чайками растительности. В настоящее время это большая часть островных склонов, в особенности восточный и южный склоны, в том числе там, где в 2003 г. лесные сообщества были в стадии усыхания, но еще встречались живые деревья. Сейчас там рас-

тельность полностью отсутствует, встречаются лишь открытые разреженные группировки вейника с фрагментами вейникового кочкарника. Почвенный покров присутствует в виде маломощного слоя сухого торфа, обычно утрамбован и пропитан экскрементами чаек. Часто встречаются фрагменты свежих выходов коренных пород, в том числе на месте лесных участков с сухими стволами деревьев, и свежие осыпи.

Наблюдается прогрессирующее развитие осыпных склонов на наиболее крутых участках западного и восточного побережий, в меньшей степени – на северном. Почвенный покров здесь практически полностью эродирован, и теперь в процессы разрушения и перемещения материала вовлекаются подпочвенные слои мелкозема. Делювиальные отложения перекрывают почву и уничтожают травянистую растительность в нижней части склонов. Параллельно наблюдаются процессы зарастания пионерной растительностью образовавшихся эродированных склонов, причем виды растений-пионеров зависят от экспозиции склонов. На западном склоне преобладают вейник Лангсдорфа, дудник Гмелина, иван-чай узколистный, крестовник ложноарниковый, на северном склоне распространены в основном вейник и дудник, а на восточном кроме них обычна еще звездчатка средняя. Пионерные группировки отмеченных растений могут быть высокорослыми (до 80–90 см) и относительно сомкнутыми, особенно на западном склоне, но остановить процессы эрозии они пока не в состоянии.

**Автотрофный биогеоз.** Наряду с резким сокращением видового разнообразия растительности на о. Шеликан отмечено значительное уменьшение продуктивности фитоценозов. Средние значения надземной травянистой фитомассы на острове составляют около 3,5 ц/га, что является наименьшим значением среди всех изученных островов и на порядок меньше, чем на расположенном относительно недалеко о. Талан с миллионной колонией птиц. Основной фактор – очень высокая плотность гнездования, площадное вытаптывание травостоя чайками, а также сильнейшая почвенная эрозия. За счет этого проективное покрытие травостоя в фитоценозах на значительной площади не превышает 5–10%, а на эродированных склонах приближается к нулю. Вместе с тем очень характерна высокая вариабельность запасов надземной травянистой фитомассы, даже внутри одного фитоценоза. Вдали от птичьих троп и участков площадного вытаптывания фоновый вид – вейник Лангсдорфа – за счет богатого азотно-фосфорного питания достигает высоты 1,8 м, общее проективное покрытие (вместе с орнитофильным разнотравьем) составляет 75–80%, а продуктивность – 11 ц/га. На участках с вытоптаным травостоем, а также там, где вейник и орнитофильное крупнотравье (дудник Гмелина, иван-чай узколистный и др.) не представлены в составе фитоценозов, продуктивность надземной травянистой фитомассы снижается до 0,5 ц/га и менее. Близкие значения продуктивности лугов характерны и для эродированных склонов за счет дисперсно разбросанных редких кочек вейника или отдельных представителей пионерного разнотравья.

Для расчета запасов минеральных веществ в фитомассе использованы данные по зольности, которая в растениях о. Шеликан повышена по сравнению с анало-

гичными видами на о. Талан, где орнитогенный пресс не такой сильный (для вейника Лангсдорфа соответственно 5,4–6,4% против 3,1–4,2%, для разнотравья 6,95 по сравнению с 3,67% и т.д.). Однако несмотря на повышенную зольность, общие запасы минеральных веществ в травянистом ярусе в связи с низким проективным покрытием крайне незначительны (0,01–0,47 ц/га), в то время как на о. Талан в вейниковых кочкарниках они составляют от 0,8 до 2,8 ц/га.

В то же время, коэффициенты накопления микроэлементов в золе растений на обоих островах близки, хотя прослеживается незначительно выраженная тенденция к снижению активности биологического накопления у вейника Лангсдорфа на о. Шеликан ( $R=1,1-1,4$ ) по сравнению с этим видом на о. Талан ( $R=1,9-2,5$ ). Напротив, разнотравье о. Шеликан по биогеохимической активности ( $R=5,97$ ) опережает разнотравье о. Талан ( $R=4,1$ ). Это связано главным образом с увеличением активности поглощения  $Mn$  травами в березовом криволесье и согласуется с катионофильной специализацией бореальных видов.

В рядах биологического поглощения, так же как и на других островах, на о. Шеликан к числу элементов биологического накопления относится  $Zn$ , причем его накопление в злаках стимулируется, очевидно, привносом с океана в связи с жизнедеятельностью птиц (табл. 42).

Таблица 42

## Биогеохимические параметры травяного покрова о. Шеликан

ПТК	Надземная травянистая фитомасса, ц/га	Зольность, %	Запас минеральных веществ, ц/га	Коэффициент накопления микроэлементов (R)	Кларк концентрации $Zn$
Привершинная поверхность под засыхающим каменноберезняком вейниковым	8,7	5,44	0,47	1,4	12,05
Верхняя часть склона СВ экспозиции крутизной 40° под мертвым каменноберезняком с отдельными кочками вейника	1,1	6,40	0,01	1,1	3,6
Верхняя часть склона ЮЗ экспозиции крутизной 20° под засыхающим каменноберезняком кедровостланиковым мертвопокровным	0,22	6,95	0,02	5,97	4,82



**Почвенный покров.** В почвенном покрове о. Шеликан, несмотря на небольшую площадь острова, сформированы почвы нескольких отделов – альфегумусовые, литоземы, слаборазвитые и органогенные, для которых характерна очень высокая пестрота и мозаичность, во многом связанные с орнитогенным прессом.

Ранее фоновыми почвами, занимавшими большую часть острова, являлись дерново-альфегумусовые иллювиально-железистые, фрагменты которых сохранились в настоящее время под лесной растительностью вне вытопанных чайками участков. Для этих почв характерна достаточно мощная лесная подстилка (до 7 см), состоящая из опада каменной березы и кедрового стланика, под которым залегает буровато-серый гумусовый горизонт мощностью около 10 см и содержанием гумуса 3%, сменяющийся иллювиально-железистым горизонтом красно-бурого цвета. Эти почвы, как уже отмечалось, сохранились фрагментарно и на значительной части площади замещены сухоторфяными почвами, формирующимися под кочкарными формами вейника Лангсдорфа и колосняка мягкого, а также сухоторфяно-литоземами, занимающими большую часть площади между кочками. Мощность сухоторфяных почв коррелирует с высотой кочек и иногда превышает 100 см. Мощность органогенного горизонта в сухоторфяно-литоземах зависит от интенсивности орнитогенного пресса, проявляющегося через вытаптывание: чем оно сильнее, тем меньше мощность горизонта. На участках с наиболее сильным воздействием чаек мощность подстильно-сухоторфяного горизонта не превышает 10–15 см, и он распадается на отдельные фрагменты. Эти сухоторфяно-подстильные почвенные фрагменты (которые, вероятно, можно отнести к слаборазвитым почвам – петроземам) в дальнейшем довольно быстро разрушаются процессами водной и ветровой эрозии, и на дневную поверхность оказывается выведен элюво-делювий почвообразующих пород. В настоящее время такие полностью эродированные склоны занимают большую часть островной площади (фото 32).

На привершинной поверхности острова сохранились фрагменты исходных почв, своеобразные «почвенные останцы», возвышающиеся над эродированной поверхностью примерно на 25 см ( $\pm 5$  см), из чего можно сделать вывод, что уровень исходной поверхности в верхнем ярусе острова за счет эрозии понизился в среднем на 25 см. Эродированный материал накапливается у подножия склонов, где в почвенных профилях хорошо выражена система намывных горизонтов. Приведем описание одной из таких почв.

*Местонахождение почвенного разреза:* нижняя часть склона крутизной 30° западной экспозиции, превышение над пляжем – 2,5 м. Фитоценоз – разреженное вейниково-дудниковое сообщество с отдельными парцеллами иван-чая узколистного и пижмы бореальной.

0–2 см: светло-палевый, супесь с включениями дресвы и щебня (10%) гранодиоритов;

2–12 см: коричнево-палевый, темнее предыдущего, состоит из почти не окатанной дресвы (90%) размером 1–3 мм с супесчаным заполнителем;

12–15 см: слой неокатанного щебня (80%) с обломками размером до 3 см и гравийным заполнителем;

15–33 см: коричневато-бурый прослой дресвы и щебня (80%), иногда слабоокатанных, с супесчаным заполнителем;

33–48 см: темно-серая хорошо гумусированная супесь с большим количеством дресвы и щебня (40%) гранодиоритов, неокатанных;

48–97... см: [A<sub>1</sub>] темно-серый, однородно окрашенный, влажный, супесчаный, зернисто-мелкокомковатый, среднее число включений дресвы гранодиоритов (20%) размером 1–2 мм.

Из описания видно, что погребенная почва перекрыта слоем наносов почти полуметровой мощности, при этом с глубиной увеличивается интенсивность прокраски горизонтов гумусом, а снизу вверх нарастает число включений и их размерность. Таким образом, вначале сносилась обогащенная гумусом и хорошо структурированная почва, сформированная в верхней части склона под лесной растительностью (дерново-альфегумусовая), к настоящему времени она уже полностью эродирована, и сверху поступает практически не гумусированные щебень и дресва гранодиоритов с супесчаным заполнителем.

**Стадии орнитогенной сукцессии.** На о. Шеликан хорошо выражены стадии орнитогенной сукцессии, в обобщенном виде представленные на рис. 32. Однако в отличие от о. Талан орнитогенная геосистема о. Шеликан находится не в равновесной стадии, а там продолжается деградация почвенно-растительного покрова. Вероятно, численность популяции тихоокеанской чайки на о. Шеликан будет и дальше возрастать, пока птицам будет хватать кормов и мест, пригодных для гнездования (Зеленская, 2008). В этих условиях следует ожидать, что при продолжающейся экспансии чаек сохранившаяся лесная растительность на о. Шеликан полностью деградирует в ближайшее десятилетие, и дальнейшее сокращение флористического разнообразия будет продолжаться соответственно увеличению численности чаек, пока геосистема не придет к равновесному состоянию. Вероятно, в итоге на о. Шеликан останутся 6–10 наиболее устойчивых к прессингу со стороны птиц видов-орнитофилов, таких как вейник Лангсдорфа, колосняк мягкий, дудник Гмелина, лапчатка земляниковидная, крапива узколистная, звездчатка средняя, марь белая, лигустикум шотландский и, возможно, еще 10–15 видов, от-



Рис. 32. Схема орнитогенной сукцессии на о. Шеликан

носителем индифферентных к орнитогенному прессу (Зеленская, Хорева, 2006). Крайний пример подобной орнитогенной геосистемы с минимальным флористическим разнообразием представляет имеющий такую же площадь (8 га) о. Ионы в центральной части Охотского моря, где гнездится около 300 тысяч птиц (Харитонов, 1980) и флора сосудистых растений представлена всего двумя видами-орнитофилами – дудником Гмелина и колосняком мягким (Машинов, 1996).

Из всех изученных островов Шеликан уникален тем, что здесь можно эмпирически наблюдать процесс деградации почвенно-растительного покрова, происходящего под влиянием увеличивающейся птичьей колонии, занимающей все новые и новые участки. В отличие от других изученных островов, находящихся в равновесном состоянии, на Шеликане островная геосистема выведена из состояния равновесия под воздействием птиц. После стабилизации численности птичьей колонии, очевидно, будут происходить процессы «притирки» природных компонентов друг к другу, пока не будет достигнуто новое равновесное состояние с другими свойствами природных компонентов. Орнитогенные геосистемы, подобные о. Шеликан, редко встречаются в природе, поэтому крайне необходимым представляется мониторинг состояния островной геосистемы.

## Глава III

# СКОПЛЕНИЯ МОРСКИХ КОЛОНИАЛЬНЫХ ПТИЦ КАК ЛАНДШАФТООБРАЗУЮЩИЙ ФАКТОР

В предыдущем разделе были проанализированы особенности влияния крупных скоплений морских колониальных птиц на геосистемы семи островов Северной Пацифики. В этом разделе поставлена задача выделить основные закономерности структурно-функциональной организации орнитогенных геосистем, общие для всех изученных островов, а также сравнить полученные результаты с исследованиями в других районах Мирового океана, чтобы выявить, носят ли они региональный характер или же их можно считать характерными для большинства островов со скоплениями морских колониальных птиц в Мировом океане. Общая схема структурно-функциональной организации орнитогенной геосистемы приведена на рис. 33.

### III.1. Классификация морских колониальных птиц по силе воздействия на природные геосистемы

Всего на изученных островах отмечено гнездование 16 видов морских колониальных птиц. Разные виды птиц вследствие своих размеров, особенностей экологии и поведения оказывают существенно разное влияние на островные геосистемы. Наиболее сильные виды-эдификаторы – крупные чайки рода *Larus* и топорки (Мочалова и др., 2006). Основные составляющие их влияния – зоомеханогенез и геохимический прессинг, однако механизм воздействия различен.

Физическое воздействие со стороны топорков проявляется прежде всего за счет того, что при гнездовании они ежегодно роют норы или обновляют и расчищают старые, перемещая при этом большой объем грунта, формируя иногда настоящие «подземные города» из нескольких «этажей», а также за счет вытаптывания создают сеть троп и «взлетных площадок». Чайки оказывают влияние на микрорельеф и почвенно-растительный покров прежде всего за счет вытаптывания и строительства гнезд.

Состав органического вещества, поступающего в островную геосистему от чаек и топорков, его объем и особенности разложения также существенно раз-

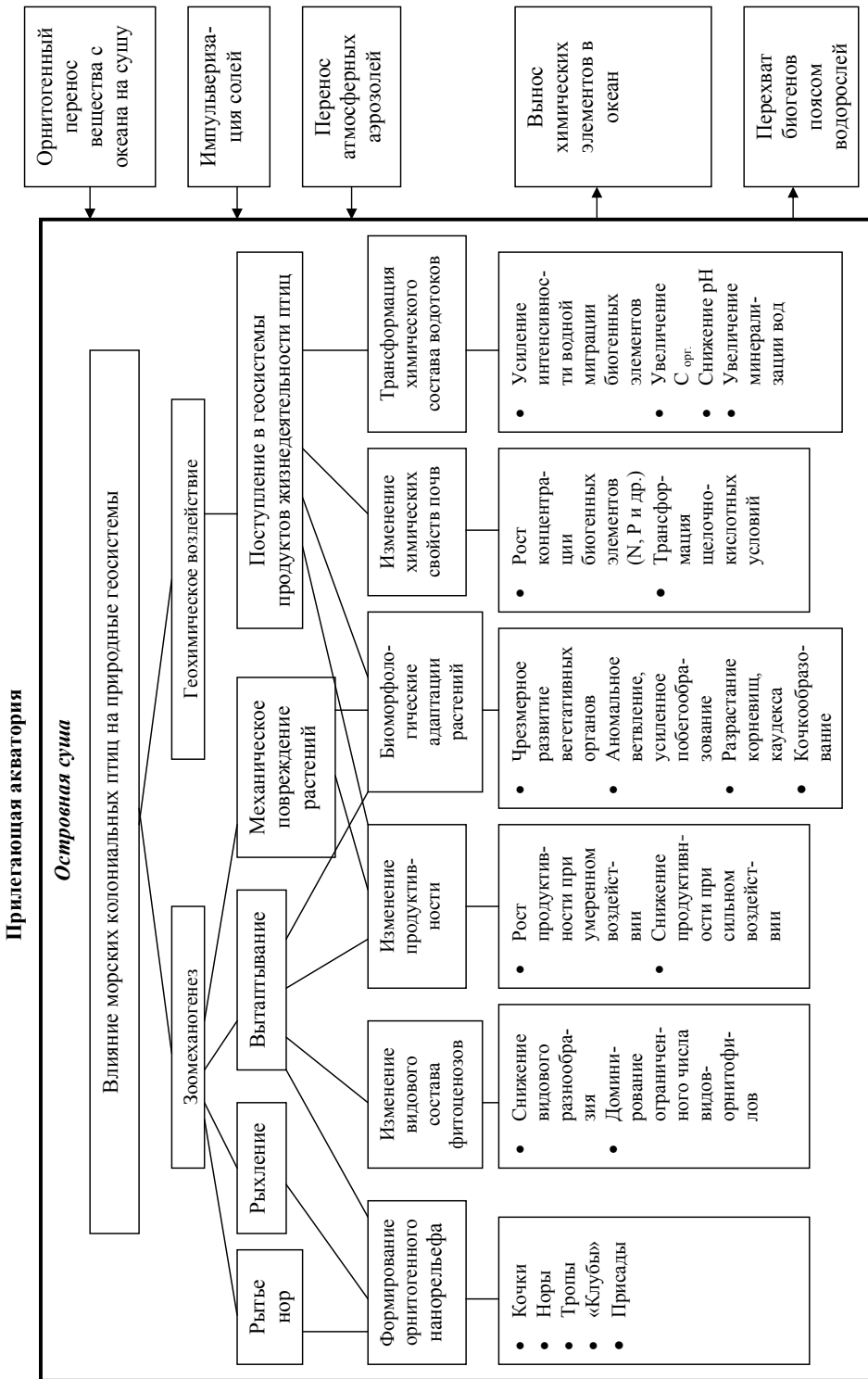


Рис. 33. Структурно-функциональная организация орнитогенных геосистем (Иванов, Авессаломова, 2008).

личаются. Топорки оставляют в основном экскременты, немного остатков пищи и растительной ветоши, причем в норах, т.е. в толще сухого торфа или грунта. В результате жизнедеятельности чаек вся органика (значительно больший, чем у топорков, объем остатков пищи, трупы погибших особей, помет, огромный объем строительного материала гнезд) концентрируется и разлагается на поверхности (Лобков, 2009). Чайки, которые являются полифагами и часто кормятся на близлежащем материке, также могут приносить на остров пыльцу или семена новых видов растений, отсутствующих в островной флоре. У других видов птиц – ихтиофагов и планктонофагов, добывающих корм только в море, этот аспект влияния не проявляется.

Ряд видов птиц при высокой численности также способны оказывать сильное средообразующее влияние – это прежде всего некоторые виды чистиковых (конюги, ипатки, белобрюшки), гнездящиеся в осыпях и курумах. Их воздействие проявляется только через геохимическую составляющую, однако на некоторых изученных островах (Матыкиль, Талан) с большим количеством курумов и высокой численностью птиц вокруг осыпей и курумов формируются ландшафтно-геохимические зоны влияния, ориентированные вниз по склону и в совокупности занимающие большую площадь (до 30–40% островных склонов).

У других норных видов птиц, гнездящихся на суше (старики, качурки), вследствие особенностей их экологии и поведения влияние на природные геосистемы сравнительно невелико даже при высокой численности. Для морских колониальных птиц, предпочитающих гнездиться на береговых обрывах (кайры, моевки, бакланы) или в обвально-осыпных шлейфах в тыловой части пляжей (чистики), воздействие проявляется в основном на субаквальную часть островной геосистемы.

Поскольку все птицы значительную часть времени проводят в море и туда же попадает большая часть экскрементов, то на подводную часть островов влияют все виды морских колониальных птиц, формируя там обширные зоны биогеохимического влияния, как правило, значительно превышающие по площади сами острова (на о. Старичков – примерно в 20 раз).

В табл. 43 систематизированы данные о влиянии на островные геосистемы 16 видов морских колониальных птиц, гнездящихся на изученных островах.

## **III.2. Ландшафтная структура островов и население птиц**

На всех островах выявлена достаточно четкая корреляция между численностью и видовым составом населения птиц и ландшафтной структурой острова. Разные виды птиц предпочитают для гнездования разные виды геосистем, вследствие чего остров часто может быть заселен практически полностью. Из этого следует несколько важных методических выводов:

- В отличие от материковых ландшафтов, где из-за присутствия наземных хищников и человека морские колониальные птицы гнездятся только на береговых обрывах, на островах влияние птиц площадное и распространяется



Таблица 43

**Классификация морских колониальных птиц по силе и видам воздействия на островные геосистемы**

Виды морских колониальных птиц	Влияние на природные территориальные комплексы			Влияние на природные аквальные и донные природные комплексы
	зоомеханогенез	геохимический прессинг	привнос диаспор растений	изъятие рыбы и морских беспозвоночных, поступление продуктов метаболизма в акваторию
Глупыш	±	±	-	+
Бакланы (берингов и краснолицый)	-	±	-	+
Чайки (тихоокеанская и серокрылая)	+	+	+	+
Моевка обыкновенная	-	-	-	+
Кайры (тонкоклювая и толстоклювая)	-	-	-	+
Чистики (обыкновенный, тихоокеанский)	-	-	-	+
Старик	±	±	-	+
Топорок	+	+	-	+
Белобрюшка	-	+	-	+
Ипатка	-	+	-	+
Конюги (большая, крошка)	-	+	-	+

+ воздействие выражено; ± воздействие ослаблено или не всегда характерно; - воздействие отсутствует или проявляется слабо.

практически на весь остров. Это обстоятельство помимо других факторов позволяет рассматривать воздействие птиц как ландшафтообразующее, затрагивающее всю островную геосистему.

- Приуроченность разных видов птиц к различным ландшафтным выделам обуславливает необходимость введения в легенды ландшафтных карт и ландшафтных профилей в подобных орнитогенных геосистемах населения птиц как важнейшей составляющей, оказывающей сильное влияние на свойства других природных компонентов и взаимосвязи между ними.

- Выявленная корреляция между населением птиц и ландшафтной структурой дает также возможность использовать ландшафтные карты при решении весьма сложной задачи – учета морских колониальных птиц. Заложение ключевых площадок в разных ландшафтных контурах и последующая экстраполяция данных на весь контур позволяют в отличие от компонентных карт более точно выявить численность и структуру птичьего населения, поскольку гнездование птиц определяется всем комплексом природных условий (рельеф, состав отложений, экспозиция, гигротоп, почвенно-растительный покров), а не только каким-то одним природным компонентом.

### Ш.3. Орнитогенный микрорельеф

В биологической литературе при анализе средообразующей роли животных иногда встречаются упоминания о том, что создавать зоогенные формы микро- и нанорельефа способны только млекопитающие (Втюрина, 2003). Это утверждение не совсем верно, поскольку одни из наиболее крупных форм зоогенного микрорельефа – термитники, достигающие высоты 6–7 м (по некоторым данным и более), – создаются насекомыми. Наши исследования показали, что важным агентом рельефообразования могут также выступать морские колониальные птицы. На семи изученных островах выявлено несколько типов и разновидностей форм и групп форм микрорельефа, связанных с жизнедеятельностью птиц: кочки, норы, тропы, гнездовые и «взлетные» площадки, присады, «клубы», «лифты». Наибольшее разнообразие форм рельефа обусловлено вытаптыванием, однако самый сильный геоморфологический эффект связан с рытьем нор и поступлением в ландшафт продуктов метаболизма птиц (Иванов и др., 2010).

Самые распространенные по частоте встречаемости и по площади формы микрорельефа, в образовании которых птицы играют ведущую роль, – кочки. Кочкарные луга в местах птичьих базаров описаны на островах Кольской Субарктики (Бреслина, 1987), Северной Охотии (Хорева, 2003), Южных Курил (Ушакова, 2007), островах Субантарктики (Smith, 1978; Smith et al., 2001; Vidal et al., 2003) и в других регионах. Кочки характерны для всех тундровых и луговых побережий Дальнего Востока от Чукотки до Сахалина, но на изученных островах отличаются рядом особенностей, в первую очередь размерами и строением. Кочки образуют в основном злаки – *вейник* Лангсдорфа, *колосняк* мягкий, *мятлик* Татеваки, реже – *осоки*. Все изученные кочки не имеют минерального ядра и состоят из корней, стеблей и листьев злаков в разной степени разложения. Нижние части кочек образованы отмершими (частично или полностью) плотно переплетенными стеблями и побегами, которые густо пронизаны корнями, а верхняя часть состоит из плотно расположенных и переплетенных между собой узлов кущения и сильно укороченных междоузлий (Мочалова, Хорева, 2009). На всех исследованных островах на 30 ключевых площадках число кочек меняется от 12 до 34 шт./25 м<sup>2</sup>, кочки в среднем занимают 20–25% площадок, средняя высота их колеблется в пределах 23–65

см, диаметр – 37–77 см (табл. 44). Максимальный размер кочек, обнаруженный на о. Матыкиль, достигает 1,6 м, т.е. орнитогенные кочки могут иногда превышать по размерам формы микрорельефа иного происхождения, например, бугры пучения, байджеяхи и др. Радиоуглеродный анализ образца торфа, взятый на о. Талан из основания кочки высотой 115 см, показал возраст  $130 \pm 30$  лет (ГИН-14176), т.е. средняя скорость роста кочки составляет около 0,9 см/год (Иванов, Романенко, 2010).

Механизм формирования кочек не вполне ясен, однако, судя по всему, одним из главных факторов кочкообразования является аномально высокое содержание азота и фосфора в почвах, стимулирующее более активный рост и кущение злаков. Геохимическое воздействие продуктов метаболизма птиц сочетается с механическим – вытаптыванием межкочечного пространства птицами в местах гнездования, а также водно-эрозионными процессами на склонах, «моделирующими» кочки. Существует также предположение, что кочки могут формироваться при гнездовании чаек на одних и тех же местах за счет накопления гнездового материала (Бреслина, 1987; Лобков, 2009).

Необходимо отметить важное индикаторное значение злаковых кочкарников, формирующихся на островах с большими скоплениями морских колониальных птиц. Вследствие относительно крупных размеров кочки достаточно хорошо различаются на космических снимках со сверхвысоким разрешением за счет характерного мелкоячеистого рисунка. Наличие такой текстуры космического изображения на острове позволяет предположить присутствие крупной и существующей достаточно длительное время колонии морских птиц. Это позволяет использовать материалы дистанционного зондирования для поиска неизвестных птичьих колоний на изолированных и труднодоступных островах.

Все изученные орнитогенные формы рельефа, согласно систематике биогенного рельефа (Болысов, 2006), соответствуют современным зоогенным микро- и наноформам, преимущественно денудационным. Детализируя, среди них можно выделить две группы (рис. 34):

- формы, образование которых наследует (использует) особенности первичного рельефа, лишь подчёркивая их, и создающиеся в основном вытаптыванием («взлётные площадки», «клубы», «лифты», присады, тропы);
- формы, которые создаются заново и усложняют земную поверхность за счёт роющей деятельности птиц (норы).

Таблица 44

## Морфометрические характеристики орнитогенных кочкарников

Осредненные характеристики	Острова			
	Старичков	Топорков	Матыкиль	Талан
Число кочек на 25 м <sup>2</sup>	12	34	24	16
Высота, см	33	23	65	63
Диаметр, см	40	37	77	71

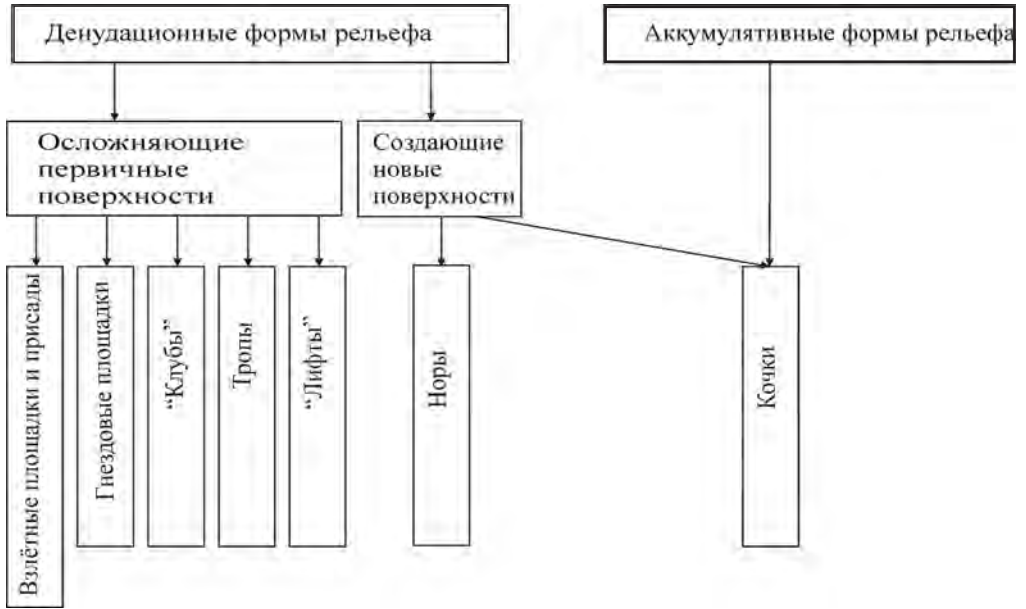


Рис. 34. Классификация форм орнитогенного микрорельефа (Иванов и др., 2010).

Кочки, по-видимому, следует относить к формам биогенного аккумулятивно-денудационного рельефа, так как, с одной стороны, они создаются за счет усиленного метаболизмом пернатых кушения злаков, но, с другой стороны, иногда дифференцируются вытаптыванием. Период существования описанных форм микрорельефа определяется длительностью жизни птичьих колоний, о которой можно уверенно говорить, что она достигает нескольких сотен лет, возможно – первых тысячелетий. Орнитогенный микрорельеф как бы «накладывается» на первичный рельеф таких островов, обуславливая их специфический внешний облик. В совокупности все формы орнитогенного микрорельефа занимают от 15–30% площади изученных островов до 80–90% островной площади, а объем перемещенного птицами грунта достигает 0,1–0,2 м<sup>3</sup>/м<sup>2</sup>. Это позволяет утверждать, что в настоящее время в подобных орнитогенных геосистемах именно птицы выступают одним из главных экзогенных агентов рельефообразования.

### III.4. Растительный покров

Под влиянием орнитогенного пресса, как правило, происходит сокращение видового разнообразия растительности. Почти на всех изученных островах четко выражена тенденция обеднения флоры, то есть число видов сосудистых растений на островах со скоплениями морских колониальных птиц оказалось значительно

ниже, чем на аналогичных островах без птиц. Основные факторы снижения видового разнообразия – постоянное механическое повреждение растений птицами (общипывание, обламывание, вытаптывание и т.п.), а также избыточное содержание в почвах азота, фосфора и, возможно, тяжелых металлов. На всех изученных островах четко проявляется тенденция смены исходных тундровых, стланиковых, лесных сообществ на луговые, состоящие из ограниченного числа видов-орнитофилов.

Из состава фитоценозов в первую очередь выпадают виды-орнитофобы – деревья (лиственница Каяндера, береза каменная), кедровый стланик, вересковые кустарнички, травянистые виды из семейства норичниковых и др. Наибольшее развитие на островах получают всего несколько видов, способных выносить перманентное механическое воздействие со стороны птиц и геохимический прессинг. На большинстве изученных островов наиболее характерны луга из вейника Лангсдорфа с минимальным участием сопутствующих видов. Другие орнитофильные виды, формирующие в тех или иных сочетаниях орнитогенные сообщества – колосняк мягкий, мятлик Татеваки, дудник Гмелина, борщевик шерстистый, полыни белolistная и мощная, крапива узколистная, лапчатка земляниковидная, морошка, лигустикум шведский, щитовник расширенный, дерен шведский и некоторые другие (Хорева, Мочалова, 2009б). В целом на семи изученных островах всего 12–18 видов могут действительно адаптироваться к необычным условиям гнездовых колоний и выступать в качестве доминантов или субдоминантов в фитоценозах (табл. 45).

Все виды растений-орнитофилов, приведенные в таблице, можно объединить в четыре группы:

1. Массовые виды, встречающиеся в орнитогенных геосистемах всех изученных островов и обычно выступающие доминантами в фитоценозах. К этой группе относятся злаки – вейник Лангсдорфа и колосняк мягкий.

2. Виды, которые не имеют повсеместного распространения, но присутствуют на большинстве островов и чаще всего также являются доминантами в фитоценозах. К этой группе относятся представители крупнотравья – дудник Гмелина и борщевик шерстистый.

3. Виды, которые выходят на уровень доминантов на одном или двух островах («локальные орнитофилы») – мятлик Татеваки, осока скрытоплодная, полынь мощная, крапива узколистная, щитовник расширенный, морошка, родиола розовая.

4. Виды, которые обычно присутствуют в орнитогенных геосистемах, но чаще всего являются субдоминантами – лапчатка земляниковидная, иван-чай узколистный, седмичник европейский, лигустикум шотландский, осока Гмелина.

Отметим, что часть видов растений на островах Северной Пацифики совпадает с аналогичными видами-орнитофилами, активно положительно реагирующими на весь специфический комплекс экологических факторов, обусловленных жизнедеятельностью морских колониальных птиц в Кандалакшском заповеднике (Парфентьева, 1969; Бреслина, 1987). К таким видам-орнитофилам относятся иван-чай узколистный, морошка, родиола розовая, седмичник европейский, лигустикум шотландский и некоторые другие.

Таблица 45  
Орнитофильные виды растений на островах Северной Пацифики

Виды	Острова									
	Старичков	Топорков	Островной	Матыкиль	Умара	Талан	Шеликан			
Вейник Лангсдорфа	+++	++	++	+++	+++	+++	+++			
Колосняк мягкий	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++			
Мятлик Татеваки	-	+++	+++	-	-	-	-			
Морошка	-	-	-	++	+	++	-			
Лапчатка земляникоподобная	+	+	+	+	++	++	-			
Иван-чай узколистный	+	-	-	+	++	++	++			
Лигустикум шотландский	++	+	+	+	+	+	++			
Дудник Гмелина	+++	+++	++	+	++	++	+++			
Седмичник европейский (арктический)	+	-	-	-	++	+++	++			
Крапива узколистная	-	-	-	++	++	+	++			
Крапива плосколистная	+++	-	-	-	-	-	-			
Борщевик шерстистый	+++	+++	++	+	-	-	-			
Полынь пышная	+++	-	-	-	-	-	-			
Полынь белолетная	-	-	-	+	+++	-	-			
Родиола розовая	-	-	-	+++	-	-	-			
Осока Гмелина	+	-	+	+	+	+	-			
Осока скрытоплодная	-	+++	-	-	-	+	-			
Щитовник расширенный	+	+	-	++	-	++	-			



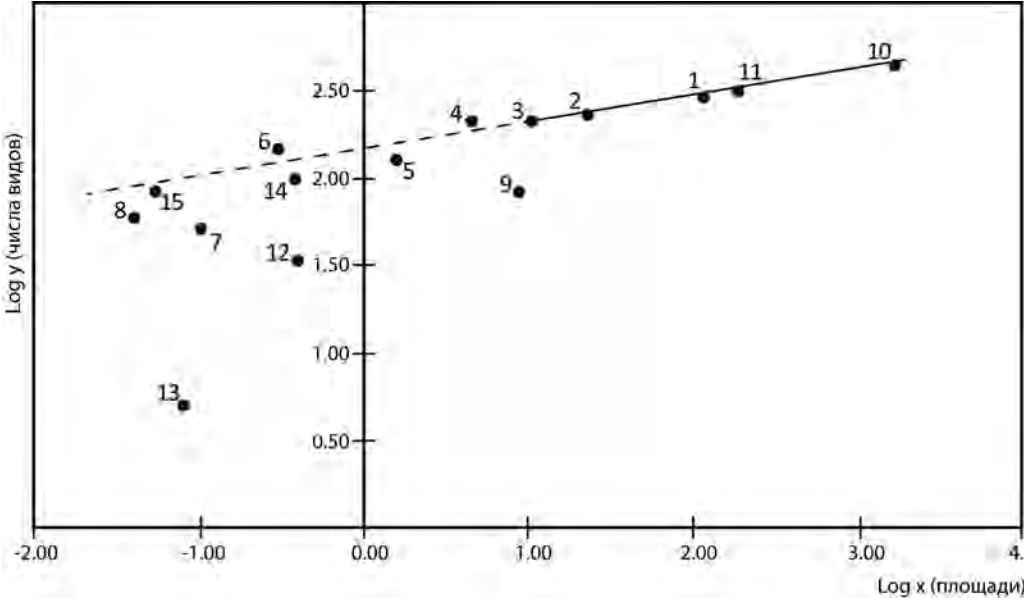
Обеднение видового состава растительности на островах с крупными птичьими колониями хорошо иллюстрирует график зависимости числа видов сосудистых растений от площади (рис. 35). Эта зависимость выражается уравнением  $y=ax^z$ , где  $y$  – число видов растений,  $x$  – площадь острова,  $a$  – удельный вес видового богатства,  $z$  – показатель пространственного разнообразия флоры (MacArthur, Wilson, 1967). В логарифмической шкале уравнение имеет вид  $\log y = \log a + z \log x$ , что дает линейную зависимость. Однако четкая линейная зависимость наблюдается лишь для крупных островов (Завьялова, Спафарьева, Беринга, Медный), где морские птицы гнездятся только на береговых обрывах и их площадное влияние отсутствует. Наибольшее отклонение от расчетного количества видов в сторону уменьшения наблюдается именно на островах, флора которых максимально обеднена в результате воздействия птиц – Матыкиль, Талан, Шеликан, Топорков и др. (Мочалова, Хорева, 2005).

Вместе с тем, на одном из исследованных островов – Умара – отмечается некоторое увеличение видового богатства. По всей видимости, это связано с тем, что тихоокеанская чайка – один из наиболее сильных видов-эдификаторов – оказывает здесь пока довольно слабое воздействие на растительный покров вследствие относительно небольшой численности и особенностей расположения колоний на острове. Поэтому видовой состав растительных сообществ пока не обеднен, а напротив, происходит некоторое пополнение островной флоры за счет заносных видов, натурализовавшихся в естественных местообитаниях (Хорева, 2003).

Таким образом, в большинстве случаев наблюдается снижение видового разнообразия растительности под влиянием скоплений морских колониальных птиц, однако в некоторых случаях видовое богатство может возрасть. К аналогичному выводу пришла Ж.С. Эллис (Ellis, 2005), которая провела обзор англоязычных исследований по этой проблеме. Из 12 работ, в которых была проведена количественная оценка видового богатства вблизи колоний морских птиц и фоновых участках, в шести исследованиях было отмечено снижение видового разнообразия растительности в птичьих колониях, в двух работах – увеличение видового богатства, и в четырех работах зависимость оказалась неоднозначной.

Механизм сокращения видового разнообразия в целом представляется понятным, основные составляющие его – механическое воздействие на растения со стороны птиц и геохимический прессинг. Чем сильнее проявляются эти факторы, тем быстрее идет выпадение видов, пока не устанавливается некоторое равновесное состояние (из исследованных нами островов самый яркий пример исчезновения видов растений, происходящий на глазах, – о. Шеликан).

Увеличение видового разнообразия растительности в птичьих колониях в обеих работах, приводимых в обзоре Ж.С. Эллис (Ellis, 2005) – (Magnusson, Magnusson, 2000; Zelenskaya, 1995), оказалось связанным с гнездованием чаек, как и в наших исследованиях на о. Умара. Чайки летают за пищей на большие расстояния, часто кормятся в не характерных для островов биотопах, при наличии поселений человека – на мусорных свалках, и диаспоры растений, попадая на остров на оперении птиц или с экскрементами, способны прорасти, приводя к увеличению



**Рис. 35.** Зависимость между числом видов сосудистых растений и площадью острова (Мочалова, Хорева, 2005, с дополнениями).

Номерами на рисунке обозначены острова: 1 – Завьялова; 2 – Спафарьева (сев.); 3 – Спафарьева (южн.); 4 – Недоразумения; 5 – Талан; 6 – Умара; 7 – Шеликан; 8 – Вдовушка; 9 – Маткиль; 10 – Беринга; 11 – Медный; 12 – Топорков; 13 – Арий Камень; 14 – Старичков; 15 – м. Островной.

видового разнообразия островной флоры. Другие виды морских колониальных птиц (ихтиофаги и планктонофаги) не приносят новые виды растений на острова. Появляющиеся на островах растения, как правило, относятся к однолетникам, рудеральным или космополитическим видам. Аналогичное возрастание видового богатства под влиянием чаек с умеренной плотностью гнездования отмечено на островах Балтийского моря (Ребасоо, 1972), на о. Орлова в Черном море (Ардамацкая, 1967).

В четырех работах в обзоре Ж.С. Эллис (Ellis, 2005) зависимость между колониями птиц и видовым богатством растительности оказалась более сложной. Е.Г. Хогг и Дж.К. Мортон (Hogg, Morton, 1983), исследуя в течение нескольких лет растительность на небольших островах Великих озер с колониями чаек, обнаружили, что изначально видовое богатство было выше на ненарушенных участках по сравнению с колониями чаек. Однако во второй год исследований, когда некоторые колонии оказались заброшены, видовое богатство в них оказалось выше фоновых участков. Авторы объясняют это тем, что в почвах заброшенных колоний сохранился повышенный уровень питательных веществ, но отсутствовало вытаптывание со стороны чаек, которое является одним из основных факторов

снижения видового разнообразия. К аналогичному выводу пришли Е. Видал с коллегами (Vidal et al., 2003), которые показали, что видовое богатство было низким вблизи и вдали от колоний пингвинов в архипелаге Крозет в Субантарктике, но возрастало на промежуточном расстоянии, где уровень питательных веществ был повышен, но вытаптывание было не таким сильным.

В двух других исследованиях отмечено, что на уровень видового богатства островов с птичьими колониями также влияет площадь острова, но выводы при этом оказались противоположными. Е.Г. Хогг с соавторами (Hogg et al., 1989) показали, что на крупных островах с колониями чаек видовое разнообразие растительности оказалось выше, чем на аналогичных по площади островах без чаек. Основная причина этого, по мнению авторов, заключается в том, что под влиянием умеренного орнитогенного пресса создаются новые для островов местообитания, увеличивается гетерогенность и разнообразие ландшафтного покрова, что приводит к возрастанию видового богатства растительности. На мелких островах подобный эффект не прослеживался.

Напротив, Е. Видал и др. (Vidal et al., 1998 а,б, 2000) обнаружили, что видовое богатство растительности увеличилось на малых островах и снизилось на крупных после увеличения численности гнездящихся там чаек. Эту тенденцию авторы объясняют тем, что экосистемы малых островов, как правило, более уязвимы к внешним воздействиям, в том числе к вторжению новых видов.

Таким образом, если добавить к нашим исследованиям обзор (Ellis, 2005), а также русскоязычные и англоязычные работы, не попавшие в этот обзор, в которых есть оценка изменения видового разнообразия растительности под влиянием морских колониальных птиц, то получится, что из 28 работ в 17 случаях (61%) отмечено снижение видового разнообразия, в семи случаях (25%) – увеличение числа видов, и в четырех случаях (14%) зависимость была неоднозначной. Влияние морских колониальных птиц на видовой состав фитоценозов также имеет зональную специфику. В арктических ландшафтах увеличение трофности местообитаний почти всегда приводит к увеличению видового богатства, в наших исследованиях в Субарктике преобладающая тенденция – снижение видового разнообразия.

### **III.5. Биоморфологические адаптации растений к воздействию птиц**

Биморфологические адаптации представляют собой ответную реакцию растений, позволяющую им существовать в экстремальных условиях гнездовых колоний птиц (Хорева, Мочалова, 2009 б). Постоянная органическая подкормка в виде экскрементов, погадок из непереваренных остатков пищи, выпавших при линьке перьев, неиспользованной пищи, скорлупы, останков птенцов и взрослых птиц приводит у большинства видов растений, произрастающих на колониях, к чрезмерному развитию вегетативных органов, аномальному ветвлению, усиленному побегообразованию, значительному разрастанию корневищ, каудекса. Так, у седмичника арктического на о. Шеликан регулярно наблюдается образование

дополнительных мутовок листьев на месте цветка (Хорева, 2003). На островах Матыкиль и Талан листья у морозки и папоротника расширенного, произрастающих по периферии птичьих колоний и по местам стока обогащенных органикой вод, обычно имеют в два-три раза большие размеры по сравнению с видами, растущими на фоновых тундровых участках. Аналогичные биоморфологические изменения растений (увеличение вегетативных органов, в некоторых случаях – генеративных образований) отмечены для островов с птичьими колониями в Балтийском море (Glazkova, 2007).

Крайне своеобразную экобиоморфу образует родиола розовая на о. Матыкиль. Здесь на береговых обрывах высотой 200–300 м, опоясывающих по периметру весь остров, формируется необычный высотный «родиоловый пояс»: все скалы усыпаны шарообразными или эллипсоидальными подушками диаметром 20–30 см, используемыми глупышами для устройства гнезд. Аналогов подобного «родиолового пояса» в литературе нами не встречено. Родиоловые подушки представляют собой адаптационные экобиоморфы, существующие в условиях многолетнего орнитогенного пресса. Их образование связано с отмиранием верхушечной почки в результате избыточного поступления биогенов и многократным боковым ветвлением каудекса (Мочалова, Хорева, 2007).

Наиболее заметными и широко распространенными экобиоморфами также являются уже упоминавшиеся кочкарники, формируемые вейником Лангсдорфа, колосняком мягким, мятликом Татеваки и осоками. Подобные кочкарники в местах птичьих колоний отмечают многие исследователи в разных регионах.

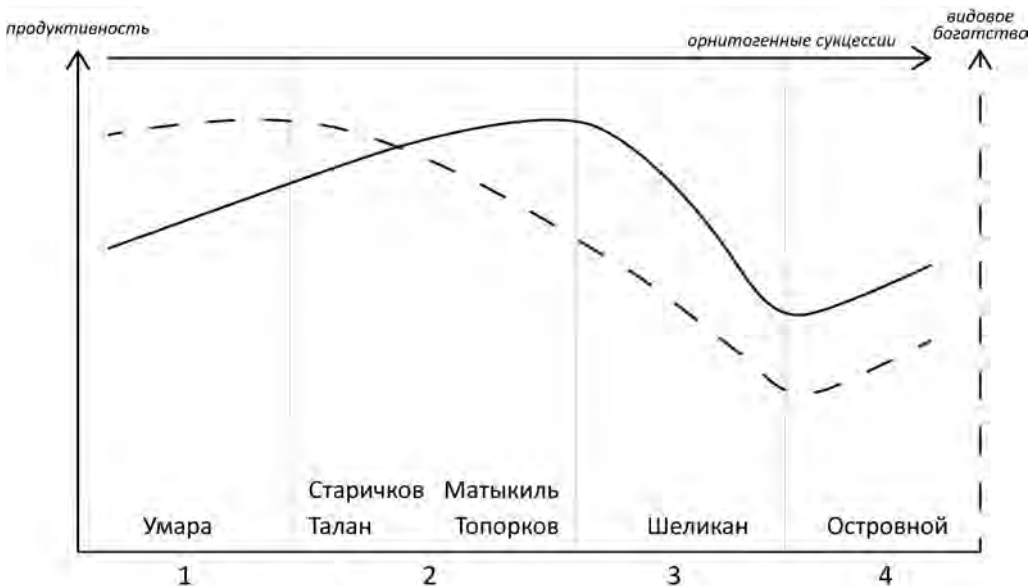
### III.6. Автотрофный биогенез

В функционировании орнитогенных геосистем важную роль играют процессы автотрофного биогенеза, развивающегося в специфических условиях большой плотности птичьего населения.

**Изменение продуктивности растительных сообществ.** С учетом доминирования лугов на исследованных островах для характеристики биологической продуктивности использованы данные о наземной травянистой фитомассе (в расчете на сухое вещество) в период максимальной вегетации и ее фракционной структуре. Результаты исследований показывают, что средние запасы надземной травянистой фитомассы в среднем возрастают примерно в 1,5–2,5 раза относительно фоновых условий. Более высокая продуктивность луговых сообществ, очевидно, связана с повышенным поступлением биогенных элементов, прежде всего соединений азота и фосфора, от гнездящихся морских колониальных птиц. Однако зависимость при этом не линейная, а имеет более сложный характер. Увеличение надземной травянистой фитомассы наиболее ярко проявляется при слабом или умеренном воздействии со стороны птиц, в этом случае эффект увеличения продуктивности луговых сообществ наиболее выражен (острова Умара, Старичков, Талан, Матыкиль). Одновременно наблюдается уменьшение видового разнообра-

зия фитоценозов и доминирование ограниченного числа видов-орнитофилов. Однако дальнейшее усиление орнитогенного пресса вызывает дезорганизацию биоты и снижение запасов фитомассы, что наблюдается на значительной площади о. Топорков в мятликовых кочкарниках, а резкое увеличение численности птиц приводит к катастрофическому разрушению растительного покрова, при котором показатели наземной продуктивности становятся минимальными или вообще стремятся к нулю (о. Шеликан). При снятии орнитогенного пресса наблюдается постепенное восстановление видового богатства лугов и увеличение продуктивности фитоценозов, поскольку в почвах еще сохраняются повышенные запасы питательных веществ (м. Островной). Графическая схема, иллюстрирующая изменение видового богатства и продуктивности растительных сообществ при разном уровне орнитогенного пресса, приведена на рис. 36.

**Высокая пространственная вариабельность наземной травянистой фитомассы.** На рис. 36 отражены общие закономерности изменения биологической продуктивности, связанные с воздействием птиц. Однако внутри орнитогенных геосистем, как правило, наблюдаются очень высокие локальные контрасты запасов фитомассы, которые могут быть как существенно выше, так и значительно ниже средних значений. Так, для о. Матыкиль коэффициент вариации по 11 площадкам составил почти 50%, а дисперсия оказалась равна 21,8 ц/га при среднем значении фитомассы 43,8 ц/га. Один из основных факторов, обуславливающих



**Рис. 36.** Изменение видового разнообразия и продуктивности растительности на разных стадиях орнитогенного пресса (по Мочалова, Хорева, 2009, с дополнениями) Градации по силе воздействия орнитогенного фактора на растительный покров: 1 – умеренное; 2 – сильное; 3 – разрушительное; 4 – восстановление.

высокую вариабельность переменных биопродуктивности (наряду с интенсивностью орнитогенного пресса на конкретном участке), – положение в ландшафтно-геохимической катене. Наибольшие запасы травянистой фитомассы фиксируются в трансаккумулятивных ПТК – нижних частях склонов, днищах долинообразных понижений, куда со стоком поступают питательные вещества от расположенных выше гнездовых птиц. Одна из характерных особенностей орнитогенных геосистем – формирование в трансаккумулятивных звеньях катен полосы кочкарных вейниковых лугов, часто опоясывающих по периметру нижнюю часть островных склонов. Монодоминантные вейниковые луга отличаются очень невысоким видовым разнообразием фитоценозов, но большой высотой травостоя и высоким проективным покрытием. Интенсивное развитие вейника в условиях повышенного азотного питания в нижних звеньях катен сопровождается ростом продуктивности в 3,0–3,5 раза относительно фоновых значений. Однако при избыточном содержании химических элементов в почвах и интенсивном зоомеханогенезе и здесь наблюдается снижение продукционного процесса.

**Изменение фракционной структуры фитомассы.** Параллельно с изменением продуктивности фитоценозов наблюдается изменение фракционной структуры травянистой фитомассы. Основная тенденция – усложнение фракционной структуры при относительно слабом влиянии птиц (в этом случае в формировании фитомассы травяного яруса принимают участие злаки, осоки, разнотравье, иногда – папоротники) и упрощение фракционной структуры за счет выпадения орнитофобных и регрессирующих видов по мере усиления орнитогенного пресса. На участках с наиболее сильным воздействием птиц в составе фитомассы обычно присутствуют лишь злаки (вейник Лангсдорфа, колосняк мягкий) и/или немногочисленные представители орнитофильного разнотравья.

**Увеличение зольности растений и запасов минеральных веществ в фитоярuse.** Растения в орнитогенных геосистемах отличаются повышенной зольностью, отмечаемой у большинства видов растений разных систематических групп. Рост зольности обеспечивается, вероятно, за счет увеличения трофности местобитаний, а также в связи с вероятностью внекорневого поглощения элементов, поступающих с продуктами метаболизма птиц и аэральными потоками с моря. Растительность вблизи птичьих базаров обильно обрызгивается пометом пролетающих птиц, также она запыляется мельчайшими минеральными частичками (Иванов и др., 2009). Повышенная зольность видов-орнитофилов в сочетании с их высокой фитомассой способствует росту запасов минеральных веществ в травяном ярусе и емкости фитобарьеров. Это свидетельствует о том, что на всех изученных островах на единицу продуцируемого органического вещества тратится больше химических элементов, чем это отмечается для большинства растений гумидных регионов. При этом содержание минеральных веществ наиболее высоко у папоротников, хвощей, разнотравья, несколько ниже у осок и злаков (табл. 46).

При сравнении зольности растений одного вида четко выражена тенденция к увеличению запасов минеральных веществ по мере усиления орнитогенного пресса. Например, зольность вейника Лангсдорфа на о. Матыкиль варьирует от 7



Таблица 46

**Содержание минеральных веществ в растениях-орнитофилах разных систематических групп**

Название растения (в скобках – число проб)	Зольность растений на изученных островах, осредненные значения, %	Зольность в материковых ландшафтах, % (Сергеев, 1970)
Вейник Лангсдорфа (15)	10,10	6,84
Колосняк мягкий (14)	6,86	нет данных
Мяглик Татеваки (12)	4,76	нет данных
Осоки (10)	6,57	6,36
Родиола розовая (3)	18,20	нет данных
Полынь мощная (10)	16,73	10,89
Крапива узколистная (11)	22,34	17,57
Иван-чай узколистный (5)	26,45	7,62
Морошка (7)	21,19	7,03
Борщевик шерстистый (5)	21,27	9,76
Дудник Гмелина (9)	11,03	9,85
Щитовник расширенный (6)	20,18	6,60

до 35% с максимальными значениями на участках с наиболее сильным влиянием птиц. У колосняка мягкого в верхней части склонов со снежниками в кустарничковой тундре с разреженным травяным ярусом и низкой численностью птиц зольность составила 3,12%, а в трансаккумулятивных позициях с разнотравно-злаковыми лугами, где наряду с улучшением трофности местообитаний усиливается орнитогенный пресс на природные комплексы, – 19,14%.

Пространственная вариабельность запасов минеральных веществ в травяном ярусе согласуется с изменением надземной фитомассы и ее фракционной структуры, а также с увеличением зольности растений. Полоса вейниковых кочкарных лугов, опоясывающих по периметру большинство изученных островов в нижней части склонов, выполняет в орнитогенных геосистемах функции диффузного латерального фитобарьера, задерживающего значительное количество элементов.

**Биогеохимическая специализация растений.** Биогеохимическая специализация растений проявляется в интенсивности биологического поглощения микроэлементов. Для ее характеристики использованы значения кларка концентрации (КК) элементов в золе растений, рассчитанные относительно кларков литосферы. По величине коэффициента накопления одним из наиболее активных видов на всех изученных островах оказалась морошка ( $R=4,6-10,9$ ). Высокие значения коэффициента накопления микроэлементов отмечены также у иван-чая узколистного ( $R=7,4$ ) и у родиолы розовой ( $R=8,4$ ). Более низкой активностью поглощения микроэлементов отличаются осоки и злаки. Для вейника Лангсдорфа, колосняка

мягкого и других видов растений установлена тенденция повышения интенсивности поглощения микроэлементов на островах с более высоким уровнем орнитогенного пресса, т.е. чем сильнее влияние птиц, тем интенсивнее растения накапливают микроэлементы (Авессаломова, Иванов, 2010б, 2011).

Положение конкретных элементов в рядах биологического поглощения, построенных по их кларкам концентрации (КК) в золе, отражает как общие закономерности микроэлементного состава наземной растительности и специализацию отдельных видов, так и региональные отличия. Так, выделяется круг элементов биологического накопления (КК более 1), выполняющих важные физиологические функции (Zn, B, Mn, Cu, Mo), и элементов, слабо вовлекаемых в биологический круговорот (Ni, Cr, Co, V, Ti); пониженная активность к поглощению В отмечена у злаков, осок и хвощей по сравнению с другими систематическими группами; интенсивное накопление Sr фукусом, что характерно для морских водорослей.

Примечательно, что в рядах биологического поглощения на одно из ведущих мест среди элементов интенсивного накопления выходит Zn, что не характерно для наземной растительности в материковых ландшафтах. Очевидно, что на островах с высоким разнообразием птиц и большой плотностью гнездования это связано с орнитогенным привносом этого элемента при его активном накоплении у морских беспозвоночных, являющихся важным пищевым ресурсом птиц. Кларк концентрации Zn в рядах биологического поглощения орнитогенных геосистем составляет 12–78, в то время как в фоновых геохимических ландшафтах он переходит в группу элементов слабого накопления (кларк концентрации от 2 до 12) (Авессаломова, Иванов, 2010 а,б).

Выявленные закономерности показателей автотрофного биогенеза в орнитогенных геосистемах в целом соответствуют отрывочным данным, имеющимся на этот счет в литературе. Так, увеличение продуктивности лугов при умеренном орнитогенном прессинге и уменьшение биологической продуктивности при очень сильном влиянии птиц отмечено целым рядом исследователей (Скокова, 1962; Бреслина, 1987; Хорева, Мочалова, 2009 б; Smith, 1976 а; Joly et al., 1987; Anderson, Polis, 1999; Sanchez-Pinero, Polis, 2000; Ellis, 2005). Высокое содержание нерастворимого остатка в золе растений (до 20% у злаков) выявлено на атоллах тропического пояса с птичьими базарами (Добровольский, 2009). Орнитогенное поступление Zn и Cd на острова с колониями птиц отмечено на коралловых островах Тихого океана (Елпатьевский, Таргульян, 1985).

### III.7. Почвенный покров

Поступление на земную поверхность большого количества метаболитов птиц, зоомеханогенез, трансформация растительности обуславливают площадные изменения почвенного покрова в орнитогенных геосистемах. Это приводит к изменениям физико-химических свойств почв, а также общей направленности почвообразования. К числу физико-химических показателей, изменяющихся под воз-

действием птиц, относятся рН, содержание в почвах  $C_{\text{орг}}$ , N, P, K, Mg, Ca, тяжелых металлов, суммы солей, а также влажности и объемного веса почвы.

**Кислотность почв.** Как правило, в орнитогенных геосистемах наблюдается подкисление почв с уменьшением рН относительно фоновых значений на 1–1,5 единицы. Эта тенденция выражена практически на всех изученных островах и связана с поступлением в почву большого количества экскрементов птиц. Необходимо отметить, что помет птиц существенно отличается от экскрементов млекопитающих. Птичий помет содержит значительно больше мочевой кислоты и хлоридов, следствием чего является существенная разница в физиологическом воздействии экскрементов на растительность и почвы (Glazkova, 2007). Хотя сами экскременты птиц, как правило, имеют щелочную реакцию (Gillham, 1956; Blake-mog, Gibbs, 1968), процесс разложения экскрементов в почве обычно приводит к увеличению кислотности. В состав помета входят разные органические соединения и соли мочевой и минеральных кислот: фосфорнокислые соли, мочевокислый и щавелевокислый аммоний и др. При воздействии дождевых вод из помета выщелачиваются легкорастворимые соединения фосфора, нитраты, сульфаты и хлориды. Быстрое разрушение солей мочевой кислоты и образование щавелевой кислоты увеличивают агрессивность продуктов преобразования помета, что создает предпосылки для формирования кислой среды (Иванов, Авессаломова, 2008). Это подтверждается и литературными данными. В частности, яркое геохимическое своеобразие коралловых островов с колониями птиц в Тихом океане объясняется помимо прочего поступлением в почву большого количества экскрементов птиц, следствием чего является высокая кислотность органогенных горизонтов почв на рифовых известняках, появление контрастной щелочно-кислотной зональности, перераспределение Fe в почвенном профиле, развитие карстовых процессов, образование атолловых фосфатов и т.п. (Елпатьевский, Таргульян, 1985; Добровольский, 1998).

Вместе с тем, подкисление почв в орнитогенных геосистемах наблюдается не во всех случаях. В обзоре (Ellis, 2005) из восьми проанализированных работ, в которых определялось изменение рН под воздействием птиц, в пяти случаях было зафиксировано подкисление почв, в двух случаях значения рН оказались близкими к фоновым значениям, а в одном случае (Gillham, 1956) значения рН сместились в сторону более щелочной реакции. По мнению М. Гиллхэм, это может быть связано с импульверизацией морских солей. Возможно также, что погадки и скорлупа яиц, являющиеся источниками Ca, способствуют незначительному подщелачиванию среды на некоторых участках в верхних горизонтах торфяных почв. Такая тенденция отмечена для участков с орнитогенной растительностью на островах Кольской Субарктики (Бреслина, 1987) и для сухоторфяных почв о. Талан в Северном Охотоморье (Плещенко, 1992).

**Изменение содержания отдельных химических элементов.** Одно из главных следствий влияния птиц на почву, связанное с поступлением большого количества экскрементов – увеличение в них содержания  $C_{\text{орг}}$ , причем это проявляется по всему почвенному профилю. Так, если в верхнем горизонте сухоторфяных

почв в орнитогенных геосистемах содержание  $C_{\text{орг}}$  возрастает примерно на 15% по сравнению с фоновыми почвами, составляя там 69%, то даже на глубине 70–75 см содержание  $C_{\text{орг}}$  достигает значительной величины (48,5%), в то время как в фоновых сухоторфяных почвах этот показатель резко падает с глубиной (Иванов, 2008 а,б). Аналогичное увеличение содержания  $C_{\text{орг}}$  было получено и в других исследованиях (Magnusson, Magnusson, 2000; Garsia et al., 2002).

Во всех аналогичных исследованиях (Ellis, 2005) также выявляется увеличение содержания в почвах орнитогенных геосистем N, P, K, Mg, Ca, а также общей суммы солей, разница заключается лишь в количественных пределах этих изменений. В наибольшей степени экскреторная деятельность птиц обогащает почву соединениями N и P. Как правило, увеличение содержания этих элементов укладывается в интервале от 2 до 10 раз. Величина изменений зависит прежде всего от численности и видового состава птиц, поставляющих в почвы экскременты, а также продолжительности воздействия. Так, на о. Фуругельма в заливе Петра Великого в почвах старых гнездовых чернохвостой чайки содержание P в верхних почвенных горизонтах было в 11 раз выше, чем в исходных продуктах выветривания гранитов, а в более молодых гнездовых содержание P оказалось выше в дватри раза (Елпатьевский, 1997), то есть четко проявляется тенденция накопления со временем в почвах орнитогенных геосистем фосфора.

**Увеличение концентрации тяжелых металлов.** Один из интересных и недостаточно изученных аспектов влияния птиц на почвы – обогащение их тяжелыми металлами. По всей видимости, это связано с высокой концентрацией тяжелых металлов как в экскрементах птиц, так и в их перьевом покрове. Среди тяжелых металлов в экскрементах желтоногой чайки наиболее высокая концентрация обнаружилась у Zn (305 мг/кг), далее следовали Cu (60 мг/кг), Pb (40 мг/кг), Cr (9,8 мг/кг) и Cd (5,8 мг/кг) (Otero-Perez, 1998).

Другой фактор – поступление тяжелых металлов с перьями птиц в период линьки. Перья выполняют особую функцию «экскреции» из организма птиц ряда соединений, в том числе тяжелых металлов. Известны случаи, когда при нарушении механизма линьки птицы погибали от интоксикации организма тяжелыми металлами (Лебедева, 1999).

Накопление тяжелых металлов в сухоторфяных горизонтах почв отмечено на всех исследованных островах и приводит к формированию там особого класса биогеохимических барьеров, на которых накапливаются катионногенные элементы (Ag, Zn, Mn, Cu), а также элементы с низкой биофильностью, слабо вовлекаемые в биологический круговорот (Sn, Pb, Ni, Co, Ti и др.) (Авессаломова, Иванов, 2010 а,б).

Результаты наших исследований подтверждаются и литературными данными. Увеличение концентрации тяжелых металлов в почвах в местах гнездования отмечено как для морских колониальных птиц на островах Средиземноморья (Otero-Perez, 1998; Garsia et al., 2002), так и в местах гнездования врановых птиц на Восточно-Европейской равнине (Втюрина, 2003).

**Изменение физических свойств почв.** В местах гнездования некоторых видов птиц отмечается увеличение плотности почвы. Особенно это выражено на

участках гнездования чаек и топорков, которые много перемещаются по земной поверхности, формируя сеть тропинок. Изменения физических свойств почв вдоль птичьих тропинок и вблизи них в целом аналогичны тем, которые происходят при рекреационной дигрессии (Чижова, 2011). Наряду с этим топорки и тупики, роющие для гнездования довольно глубокие норы (подчиненную роющую роль играют старики и качурки), перекапывают верхний горизонт почв на глубину до 50 см, вследствие чего почва приобретает своеобразную мелкокамерную структуру, улучшается дренаж и аэрация. По подсчетам Е.Г. Лобкова (2009), на о. Старичков примерно 0,2% объема почв (суммарно это более 300 м<sup>3</sup>) составляют полости, связанные с норами топорков.

В некоторых работах также было исследовано изменение влажности почв в местах гнездования морских колониальных птиц, однако общие закономерности здесь не проявляются. А. Ишида (Ishida, 1997) и Дж.В. МакКейн (McCain, 1975) констатировали более высокую влажность почв в колониях чаек по сравнению с фоновыми участками, но не объяснили этот эффект. Л.В. Гарсия с соавторами (Garsia et al., 2002) также обнаружили более высокий водоудерживающий потенциал в почвах с колониями чаек и связали это с большим количеством органического вещества, поступающего от птиц. В исследовании М. Гиллхэма (Gillham, 1956), напротив, влажность почв в колониях морских птиц оказалась ниже контрольных участков, и это было объяснено тем, что органические вещества экскрементов птиц менее эффективно удерживают влагу по сравнению с органическими веществами растительного происхождения. В некоторых исследованиях была обнаружена более низкая влажность почв в местах гнездования роющих норы птиц относительно контрольных участков, однако осталось неясно, связано ли это с роющей деятельностью птиц (улучшение дренажа) или же просто птицы предпочитали гнездиться в более сухих почвах (Smith, 1976 a, b; Walsh et al., 1997).

**Изменение направленности почвообразования.** Трансформация физико-химических свойств почв под воздействие птиц – процесс достаточно очевидный, более сложным представляется вопрос об изменении общей направленности почвообразования. «Зональными» на изученных островах (за исключением о. Старичков) являются альфегумусовые почвы – преимущественно подбуры сухоторфянистые и глеевые (последние – на островах с мерзлыми грунтами), формирующиеся под кустарничковыми тундрами. Под зарослями кедрового стланика формируются подзолы иллювиально-гумусовые и надмерзлотно-глееватые. Это соответствует литературным данным, согласно которым вблизи побережий Северо-Востока России распространены альфегумусовые почвы (Таргульян, 1971; Игнатенко, Хавкина, 1980; Игнатенко и др., 1980; Почвенная карта РСФСР, 1989; Пугачев, 2009 и др.). Отметим, что подзолы, за исключением кедровостланиковых зарослей, на изученных островах нам ни разу не встречались, хотя в горных тундрах охотоморского побережья они распространены. Смена растительности (кустарничковых тундр на луговые сообщества с орнитофильными видами), а также геохимический прессинг со стороны птиц отражается на процессах почвообразо-

вания и в конечном итоге приводит к смене почв. Имеющиеся материалы не позволяют с достаточной точностью и полнотой построить модель эволюции почв под влиянием этих процессов, однако в самом общем виде она представляется следующей.

Вначале на первых стадиях развития по мере «олуговения» тундр исходные подбуры сухоторфяные и глеевые сменяются почвами, по всей видимости, отсутствующими в современной «Классификации и диагностике почв России» (2004), но близкими по ряду свойств к грубогумусовым литоземам, в которых, однако, присутствует и сухоторфяный горизонт. В дальнейшем, когда в растительном покрове начинают доминировать орнитогенные (преимущественно вейниковые) луга, формируются сухоторфяно-литоземы с мощностью органо-аккумулятивных горизонтов, обычно не превышающей 30 см. По мере развития вейниковых лугов, образования кочкарных форм формируется пятнистый комплексный почвенный покров, состоящий из мощных сухоторфяных почв под кочками вейника (мощность этих почв может достигать 120–130 см) и сухоторфяно-литоземов в межкочечном пространстве. Площадные соотношения между этими почвами, измеренные на ключевых участках, составляют 15–35% сухоторфяных почв под кочками и 65–85% сухоторфяно-литоземов между кочками. Подобный пятнистый комплексный почвенный покров наиболее распространен в орнитогенных геосистемах изученных островов, он соответствует устойчивой стадии развития орнитогенных геосистем и может существовать неопределенно долгое время. Однако в случае усиления орнитогенного пресса сухоторфяные почвы начинают разрушаться, формируя под влиянием водной и ветровой эрозии, вытаптывания птицами своеобразные «почвенные останцы», состоящие из плотной сухоторфяной массы, а в дальнейшем сухоторфяные почвы могут полностью разрушаться с выходом на поверхность элювия почвообразующих пород. Такова предварительная общая схема эволюции почв в орнитогенных геосистемах Северной Пацифики, нуждающаяся в дальнейших исследованиях.

### **III.8. Особенности водной миграции элементов**

На всех островах, где имеются временные или постоянные водотоки, характерно увеличение минерализации поверхностных вод и концентрации биогенных элементов по сравнению с фоновыми водотоками. Общая тенденция – увеличение суммы ионов, хлоридов, сульфатов, содержания щелочных и щелочноземельных элементов, фосфора (Иванов, Авессаломова, 2008; Авессаломова, Иванов, 2011). Поступление минеральных веществ в воды, очевидно, связано с выщелачиванием химических элементов из почв, вымыванием из помета и других метаболитов птиц. Содержание нитратного азота и фосфатов в поверхностных и грунтовых водах орнитогенных геосистем изученных островов на один-два порядка выше по сравнению с водами рек на прилегающей части материка. Содержание  $C_{\text{орг}}$  возрастает в 3–5 раз. В связи с агрессивностью продуктов преобразования птичьих



экскрементов (разрушение солей мочевой кислоты, образование щавелевой кислоты и др.) фиксируется подкисление вод ручьев вниз по течению и наблюдается изменение щелочно-кислотной обстановки, смена слабокислой среды на сильноокислую со снижением рН до 3,4–3,5 (острова Матькиль и Талан). На о. Старичков, который сложен преимущественно основными породами, значения рН выше, однако и там наблюдается снижение рН с 7,45 до 6,68 при увеличении орнитогенного пресса. Несмотря на общие закономерности формирования химического состава вод в условиях орнитогенного привноса вещества с океана и его последующего вовлечения в биогенную и водную миграцию, степень трансформации вод по сравнению с фоновыми на разных островах неодинакова. Причины этих различий связаны с географическим положением островов, их ландшафтной структурой, численностью птичьего населения (Иванов, Авессаломова, 2012 а).

Расчет коэффициентов водной миграции показал, что к числу очень подвижных мигрантов на всех островах относятся Cl, N и S, причем по интенсивности водной миграции в орнитогенных геосистемах N даже опережает Cl. Наименьшей подвижностью отличается K, снижение его миграционной способности связано, очевидно, с включением в биологический круговорот. Значительная часть биогенов мигрирует с грунтовыми водами, содержание нитратов в них в 12 раз, а фосфатов в 5 раз выше по сравнению с тальми водами в верховьях ручьев. При усилении орнитогенного влияния в средних и нижних частях склонов отмечается рост коэффициента водной миграции большинства макроэлементов.

Расчет коэффициентов контрастности показал, что самой высокой контрастностью отличается поведение P; иногда он может переходить в группу очень подвижных мигрантов, а его растворимые соединения с водными потоками поступают в море, обеспечивая повышение эвтрофности прибрежных вод.

При оценке влияния орнитогенного фактора на химизм поверхностных и грунтовых вод в качестве индикаторов целесообразно использование биогенных элементов (N, P, S, K), связанных с метаболитами птиц и продуктами их преобразования в островных экосистемах. Степень трансформации вод фиксируется по изменению щелочно-кислотной обстановки, контрастности поведения биогенных элементов и интенсивности их вовлечения в водные потоки.

Наряду с увеличением миграционной способности биогенных элементов с водными потоками в орнитогенных геосистемах формируются биогеохимические барьеры в торфяных горизонтах почв и травяном ярусе фитоценозов. При наличии подобных барьеров в днищах долинообразных понижений с ручьями они перехватывают часть элементов, поступающих с метаболитами птиц. Вследствие этого в водах ручьев, протекающих в скалистых ущельях, борта которых заселены птицами, а в днище отсутствует почвенно-растительный покров, наблюдаются чрезвычайно высокие концентрации биогенных элементов. При наличии почвенно-растительного покрова в днище происходит перехват элементов и включение их в биологический круговорот, вследствие чего концентрация биогенных элементов в водах таких ручьев заметно ниже.

Растворимые соединения биогенных элементов с водными потоками поступают в прилегающую к островам морскую акваторию. Наиболее высокие концентрации биогенных элементов наблюдаются в небольших изолированных бухтах, где происходит разгрузка ручьев.

### **III.9. Подходы к созданию модели круговорота вещества и энергии в орнитогенных геосистемах**

Под влиянием морских колониальных птиц вблизи их крупных гнездовых колоний формируется очень специфический биогеохимический круговорот. Наши исследования и существующие в настоящее время в научной литературе представления позволяют охарактеризовать лишь в общих чертах основные потоки вещества и энергии в подобных геосистемах, причем преимущественно на качественном уровне, доступные количественные характеристики весьма ограничены, и создание полной модели биогеохимического круговорота – задача до настоящего времени не решенная.

В основе существования птичьих базаров на островах, как правило, лежит повышенная первичная продуктивность морских вод в прилегающей акватории. Часто это бывает связано с особенностями гидрологической циркуляции – подъемом глубинных вод, обогащенных биогенными элементами в районах апвеллингов, морскими течениями с разной температурой и соленостью воды, стационарными круговоротами, гидрологическими фронтами, выступающими своеобразными «ловушками» планктона. Подобные участки возникают также в районах свала глубин на материковом шельфе, где происходит подъем глубинных вод, богатых биогенными элементами, вблизи вулканических островов, где к поднимающимся с глубин вдоль склонов водам примешиваются минеральные вещества, поступающие из вулканического пепла (Белопольский, 1979). Возникающая трофическая цепочка «биогенные элементы – фитопланктон – зоопланктон – ихтиопланктон – птицы» при наличии подходящих мест для гнездования приводит к формированию вблизи подобных участков птичьих базаров.

Основу питания морских колониальных птиц составляют зоопланктон, рыбы, моллюски и т.п. Птицы собирают корм на обширной акватории, улетая за пищей на расстояние, как правило, от нескольких километров до десятков километров от мест гнездования. На о. Старичков, например, птицы летают за кормом до устья р. Налычева на севере и бухты Русской на юге, то есть на расстояние 30–40 км (Лобков, 2009). Площадь акватории, прилегающей к о. Талан, где кормятся морские птицы, составляет 1,5 тыс. км<sup>2</sup> (Кондратьев, 1992). Однако, постоянно возвращаясь к местам гнездования, птицы концентрируют продукты своего рациона на ограниченной территории гнездовой колонии. В рассматриваемом контексте важны две особенности, связанные с жизнедеятельностью птиц: а) очень своеобразный химический состав продуктов питания, обогащенность их талассофильными и другими элементами. По данным Н.П. Морозова (1983), общее свойство

морских кормов – высокое содержание N, P, S, а также целой группы микроэлементов (Cu, Ag, Au, Zn, Cd, Fe, Al, Mn, Co, Ni и др.); б) высокий коэффициент метаболизма у морских рыбоядных птиц, варьирующий в интервале 8,2–9,0 (Головкин, 1982). Высокий коэффициент метаболизма приводит к тому, что только одна пара чаек с потомством за гнездовой период поставляет в островную геосистему от 85 до 170 кг продуктов метаболизма, обогащенных химическими элементами, не характерными для наземных экосистем (Татаринкова, 1975; Бызова и др., 1986). Кроме экскрементов в субаэральную часть островной геосистемы поступают остатки пищи, погадки, скорлупа яиц, перья, обогащенные тяжелыми металлами (линька у птиц – один из механизмов выведения из организма излишков тяжелых металлов (Лебедева, 1999), останки птенцов и взрослых птиц и др. Однако основу продуктов метаболизма составляют экскременты птиц. Данные об экскреторной деятельности некоторых видов птиц представлены в табл. 47.

Большая часть экскрементов птиц попадает в море. По данным А.Н. Головкина (1982), лишь 8–25% экскрементов остается на суше, остальные поступают в морскую акваторию, хотя этот показатель сильно зависит от экологии конкретного вида. Например, чайки в гнездовой период около 70% времени проводят на своих гнездовых площадках, и большая часть экскрементов остается именно там (Татаринкова, 1975). Дальнейшее вовлечение метаболитов морских птиц в биогеохимический круговорот происходит разными путями.

В море растворимая часть птичьих экскрементов растворяется в морской воде, а нерастворимые соединения опускаются на дно, где служат пищей для бентоса и попадают в донные осадки. Так, в донных осадках губы Грибовой на Новой Земле, где находится птичий базар с численностью более 100 тыс. особей, отмечена повышенная концентрация  $C_{орг}$  и фосфора, значительно превышающая фоновые значения (Бадюков, 2001).

В морской воде из 1 мг птичьих экскрементов растворяется 0,161 мг фосфатного и 0,549 мг органического фосфора, 0,036 мг нитратного и 1,856 мг органического азота (Головкин, 1982). Основным лимитирующим фактором для

Таблица 47

**Потребление органического вещества (рыбы и беспозвоночные) и выделение экскрементов морскими колониальными птицами**

Виды птиц	Средняя суточная потребность в пище взрослой птицы (г)	Кол-во экскрементов (г/сутки)	Источник
Баклан большой	465	285	Скокова (1962)
Чайка большая морская	450	270	Татаринкова (1975)
Моевка обыкновенная	120	73	Головкин (1972)
Кайра толстоклювая	300	185	Головкин (1972)

развития фитопланктона является содержание фосфора. При растворении в 1 м<sup>3</sup> морской воды 50 г экскретов птиц концентрация фосфатов в ней увеличивается на 100 мкг Р/л (Головкин, Позднякова, 1965). Необходимо отметить, что хотя в экскрементах птиц соотношение азота и фосфора (N/P) близко к 9:13, в морской воде растворение соединений фосфора происходит не полностью, и это соотношение нарушается. Анализ растворимой части экскрементов морских птиц показал, что минеральные соединения составляют в экскрементах лишь 17%, а большая часть находится в органической форме – 90% азота и 58% фосфора (Галкина, 1974).

Степень влияния биогенных элементов на морские животные и растения зависит от особенностей гидрологической циркуляции и концентрации веществ. Если скорость прибрежных течений достаточна, чтобы воспрепятствовать накоплению биогенных элементов в поверхностных водах акватории и вовлечению их в трофические цепи, то зона повышенной биопродуктивности вблизи птичьих базаров может не образовываться. Однако наличие халистатических областей в прибрежных водах, где значительно замедляются вдольбереговые течения, или замкнутых (полузамкнутых) бухт с замедленным водообменом, куда поступает сток от птичьих базаров, способствует задержке выноса экскрементов в пелагиаль и вовлечению их в трофические цепи.

Влияние повышенной концентрации биогенов на видовой состав и продуктивность подводной биоты может быть разнонаправленным, так же как и на суше. В экспериментальных работах А.Н. Головкина (1967) и В.Н. Галкиной (1977) показано, что добавление в воду органического вещества в концентрации 0,5–0,7 мг/л увеличивало темпы деления клеток водорослей в 2–5 раз. Однако дальнейшее повышение концентрации снижало это влияние, а при содержании суммарных органических веществ в концентрации 10 мг/л происходило угнетение роста водорослей. Помимо продуктивности высокая концентрация органических веществ влияет и на видовой состав подводных биоценозов. Так, видовой состав зоопланктона в акватории о. Талан, где гнездится около миллиона птиц, представляет обедненный вариант сообществ, распространенных в Охотском море, с доминированием двух видов (*Pseudocalanus minus* и *Acartia longiremis*), которые по аналогии с наземными фитоценозами можно назвать подводными видами-орнитофилами. Вместе с тем, подводная биота о. Старичков, наоборот, отличается очень высоким разнообразием (Биота..., 2009). Исследования, проводившиеся ранее у берегов Новой Земли и Восточного Мурмана, показали сходные результаты. Было установлено, что в прилегающей к птичьим базарам акватории метаболиты морских птиц увеличивают продуктивность диатомовых и перидиниевых водорослей, а также мелких жгутиковых, т.е. групп, составляющих основу питания растительного зоопланктона. Вблизи колоний морских птиц также часто отмечается повышенная численность усоногих рачков, аномально высокие показатели биомассы бентоса, развиваются специфические «гуанофильные» виды водорослей рода *Prasiola* (Особенности..., 1972; Головкин, 1982, 1991). Вероятно также, что у подводных организмов в ответ на геохимический прессинг, так же как у наземных растений, могут формироваться специфические экобиоморфы, однако этот вопрос изучен недостаточно.

В наземные геосистемы экскременты птиц попадают несколькими путями. Часть из них поступает непосредственно на земную поверхность (все виды птиц), другая часть остается в норах (топорки и другие виды норных птиц), третья – формирует специфические почво-грунты под осыпями и курумами, в которых гнездятся некоторые виды чистиковых (конюги, ипатки, белобрюшки). Однако все соединения экскрементов в конечном итоге вовлекаются в биогеохимический круговорот. Наиболее очевидные следствия – подкисление почв в результате разрушения солей мочево́й кислоты и образования щавелевой кислоты, а также возрастание в почвах содержания  $C_{\text{орг}}$ , N, P, K, что вызывает изменение продуктивности фитоценозов и выпадение из их состава орнитофобных видов, чувствительных к повышенной концентрации этих элементов.

Часть элементов задерживается на биогеохимических барьерах – в фитоярусе и в сухоторфяных горизонтах почв. Накопление высоких запасов минеральных веществ в растениях – одна из важных особенностей орнитогенных геосистем, характерная почти для всех изученных островов и подтверждаемая литературными данными (Елпатьевский, Таргульян, 1985; Добровольский, 2009). При этом зольность растений одного вида в разных местообитаниях возрастает по мере усиления орнитогенного пресса. Синергические эффекты, когда рост зольности происходит параллельно с возрастанием фитомассы, приводят к увеличению емкости фитобарьера вейниковых кочкарников, распространенных в нижних и средних частях склонов большинства изученных островов (Авессаломова, Иванов, 2011).

В целом при функционировании орнитогенных геосистем в результате автотрофного и гетеротрофного биогенеза на островах формируются два класса радиальных биогеохимических барьеров: 1) фитобарьер, на котором накапливаются Ag, Zn, Mg, Cu, Mo, B, Sr; 2) биогеохимический барьер в торфяных горизонтах почв, где наряду с указанными закрепляются элементы с низкой биофильностью (Sn, Pb, V, Co, Li, Ti и др.), а также накапливаются C, N, P, K. Таким образом, цепочки островов с крупными скоплениями морских колониальных птиц (например, Алеутская или Курильская островные дуги) или архипелаги (Ямской архипелаг в Охотском море) выступают как своеобразные диффузные латеральные биогеохимические барьерные зоны в океане, задерживающие выход тяжелых металлов и других элементов из миграционных циклов (Авессаломова, Иванов, 2010 б).

Наряду с закреплением части элементов на биогеохимических барьерах в орнитогенных геосистемах проявляется и противоположная тенденция – активное включение биогенных элементов в водную миграцию и формирование латеральных потоков, направленных с островов в океан. Часть биогенных элементов, очевидно, перехватывается водорослевым поясом, существующим вокруг большинства островов Северной Пацифики. Однако значительная часть биогенов поступает в прилегающую акваторию, увеличивая трофность вод. В подобных геосистемах имеет место положительная обратная связь, когда один процесс (повышенная биопродуктивность морских вод) усиливается другим (поступление биогенных элементов от птичьего базара). В результате формируется нуклеарная орнитогенная геосистема с ядром, в качестве которого выступает остров с птичьим базаром,

и обширным полем биогеохимического влияния в прилегающей акватории. Одним из главных факторов, обуславливающих функциональную целостность геосистемы, является специфический ускоренный круговорот вещества и энергии, связанный с морскими птицами.

Поступление экскрементов морских птиц непосредственно в акваторию, а также со стоком с мест гнездования приводит к формированию вокруг птичьих базаров обширных зон биогеохимического влияния. В работах А.Н. Головкина (1972, 1982 и др.) установлено, что на Мурмане за гнездовой сезон в непосредственной близости от колоний птиц средний уровень содержания в воде фосфатов и нитратов заметно выше (в 3,8 раза) такового в контрольных участках, удаленных от колоний. При этом с середины мая и до середины августа вблизи колоний кайр и моевок трижды было отмечено резкое увеличение содержания в воде биогенных веществ, по времени совпавшее с периодами вылупления птенцов у моевок и кайр, а также слетом птенцов с гнездовых карнизов. Превышение содержания в воде биогенных веществ у подножия скал, где размещаются птичьи базары, превышала фоновые значения от 4 до 132 раз. Максимальная концентрация азота составляла более 1000 мкг/л, фосфатов – более 210 мкг/л. При этом чаще всего превышение фиксировалось в верхних слоях воды до глубины 25 м, но в непосредственной близости от колоний также были обогащены и придонные слои. Также было обнаружено, что зона влияния делится на две части: меньшая, образующаяся в непосредственной близости от колонии в результате смыва экскрементов с суши и дефекаций, с более высокой концентрацией органических веществ, и большая, удаленная от суши, возникающая в местах кормежки птиц, где концентрация биогенных элементов была ниже.

В подобных зонах влияния помимо гидрохимических изменений отмечается увеличение продуктивности фито- и зоопланктона. Размеры зон биогеохимического влияния зависят от численности птичьей колонии и характера гидрологической циркуляции. Вблизи колоний, объединяющих тысячи – первые десятки тысяч птиц, размерность зон влияния измеряется в масштабе 1–10 км. Вблизи более крупных колоний, объединяющих сотни тысяч птиц, зоны влияния занимают площадь в десятки и сотни квадратных километров (Головкин и др., 1972). Для прибрежных вод Новой Земли, где гнездится около 2 млн. птиц, суммарная площадь акваторий, обогащенных биогенами, составляет более 3 тыс. км<sup>2</sup> (Головкин, 1972), если же учитывать только воды, где содержание фосфора превышает 10 мкг/л, то площадь зоны влияния уменьшается до 1226 км<sup>2</sup> (Бадюков, 2001). Размерность зон биогеохимического влияния на прилегающую акваторию, достигающая сотен и тысяч квадратных километров, вероятно, выводит их на региональный уровень физико-географической дифференциации в Мировом океане.

Таким образом, несмотря на небольшие размеры и локальный уровень в геосистемной иерархии, орнитогенные геосистемы обладают очень высоким вещество-энергетическим и информационным потенциалом, и их роль в структурно-функциональной организации биосферы может оказаться более значительной, чем это вытекает из небольших размеров и ограниченного распространения. Осо-



бенно это касается значения орнитогенных геосистем в биогеохимических циклах в биосфере. С одной стороны, в подобных геосистемах значительно ускоряется круговорот вещества и энергии относительно фоновых участков Мирового океана, связанный с изъятием большого количества рыбы и беспозвоночных из прилегающей акватории, концентрацией метаболитов птиц в местах гнездования, их трансформацией, выносом в океан. По расчетам А.Н. Головкина (1991), количество только минеральных соединений Р и N, попадающих в воду с экскрементами птиц, составляет 3,9% и 19% суммарного выноса этих веществ реками в Мировой океан. С другой стороны, орнитогенные геосистемы изымают из природных циклов и закрепляют на биогеохимических барьерах значительное количество С, N, P, K, а также целую группу тяжелых металлов, препятствуя таким образом их поступлению в глубоководные осадки (Иванов, Авессаломова, 2012 а,б).

### **III. 10. Возраст орнитогенных геосистем. Стадии сукцессии. Равновесно-неравновесные состояния**

Проблема установления возраста орнитогенных геосистем (ГС) относится к числу не до конца решенных, поскольку сложно подобрать методы, которые позволили бы установить, когда именно на том или ином острове появился птичий базар. Для некоторых из изученных нами островов имеются литературные источники (приведенные при характеристике отдельных островов), позволяющие предположить, что птичьи базары на о. Старичков и о. Топорков существуют не менее 200–300 лет, хотя скорее всего они существовали и раньше. На о. Талан археологические исследования на морской террасе вскрыли культурный слой с остатками птичьих костей, относящийся к «токаревской культуре», существовавшей на охотском побережье 2,0–2,5 тыс. лет назад (Лебединцев, 1992). Не меньший возраст, вероятно, имеет орнитогенная геосистема о. Матькиль в Охотском море. Таким образом, можно предположить, что время существования орнитогенных геосистем может достигать первых тысяч лет. За это время они могут проходить несколько стадий орнитогенных сукцессий, продолжительность которых составляет десятки–сотни лет.

*На первой стадии* отмечается появление отдельных гнездовых площадок, тропинок, нор, начальная стадия формирования злаковых кочкарников. Орнитогенные формы микрорельефа занимают до 10% площади острова. Наблюдаются изменения химического состава почв (некоторое увеличение содержания  $C_{\text{орг}}$ , N, P, K), возрастание продуктивности фитоценозов; видовой состав растительности – без выраженных изменений или даже отмечается небольшое увеличение числа видов. Примером из исследованных нами островов, находящихся на первой стадии орнитогенной сукцессии, является о. Умара.

*На второй стадии* орнитогенные формы микрорельефа занимают уже до 20–40% площади острова. Отмечается изменение химических свойств почв с увеличением содержания  $C_{\text{орг}}$ , N, P, K. Альфегумусовый процесс почвообразования,

характерный для зональных почв, начинает меняться на органо-аккумулятивный. Злаковые кочкарники достигают полного развития. Происходит сокращение видового разнообразия фитоценозов, доминирование ограниченного числа видов-орнитофилов, формирование экобиоморф у растений. Продуктивность фитоценозов выше фоновой в 1,5–3,0 раза при очень высокой степени вариабельности, зависящей от состава растительных сообществ, положения в ландшафтно-геохимической катене, интенсивности орнитогенного пресса. Примерами исследованных островов, находящихся на второй стадии сукцессии, являются острова Матыкиль, Талан, Старичков.

На *третьей стадии* орнитогенные формы микрорельефа занимают уже более половины площади острова, представлены все разновидности форм. Наблюдается обеднение флоры, однообразная орнитогенно-трансформированная растительность из ограниченного числа видов-орнитофилов, формирование экобиоморф. Продуктивность фитоценозов близка к фоновой, но может быть и выше и ниже при очень высоких локальных контрастах. В почвах доминирует органо-аккумулятивный процесс, в почвенном покрове фон образуют сухоторфяные почвы. Примером орнитогенной геосистемы, находящейся на третьей стадии сукцессии, является о. Топорков.

Наконец, на *четвертой стадии* сукцессии орнитогенные формы микрорельефа занимают почти весь остров. Наблюдается сильная эрозия, разрушение злаковых кочкарников, уменьшение мощности почвенных профилей, на значительной части склонов почвы смыты полностью. Одновременно происходит деградация древесно-кустарниковой растительности, резкое сокращение видового разнообразия и продуктивности фитоценозов. Примером является орнитогенная геосистема о. Шеликан.

Вторая и третья стадии сукцессий представляют собой равновесные состояния геосистем. Многовековой орнитогенный пресс является здесь таким же прямым действующим и относительно стабильным экологическим фактором как свет, тепло, атмосферные осадки (Хорева, Мочалова, 2009 б). В прошлом, очевидно, происходил процесс утраты некоторых видов растений, изменений свойств почв и т.п., но сейчас подобные геосистемы находятся в состоянии устойчивого равновесия, причем это равновесие поддерживается именно скоплениями птиц. Такие геосистемы могут существовать неопределенно долгое время (сотни, может быть, даже первые тысячи лет), пока за счет каких-либо внешних или внутренних факторов геосистема не окажется выведенной из состояния равновесия. Таким фактором для о. Шеликан стало резкое увеличение численности колонии тихоокеанской чайки, которая является очень сильным средообразующим агентом.

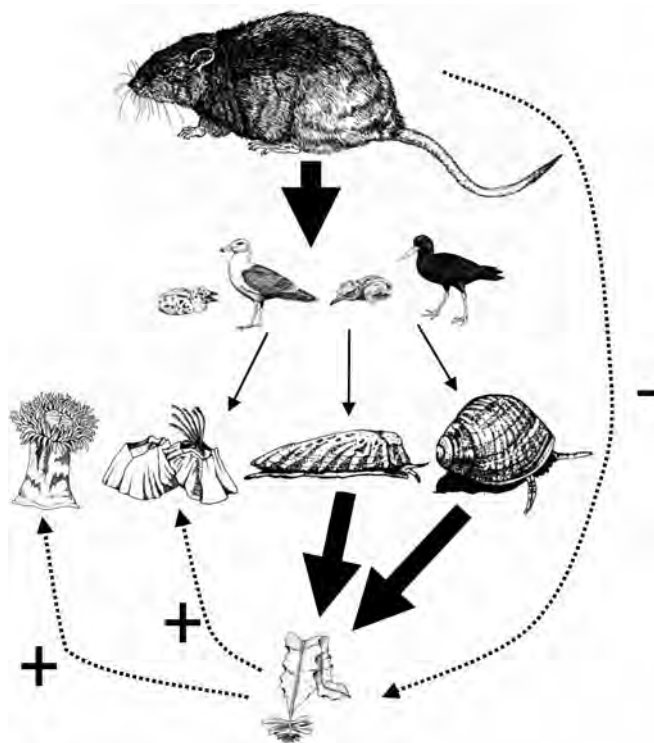
Противоположный пример – мыс Островной, где после присоединения к о. Беринга и появления песцов птицы перестали гнездиться не менее 70–100 лет назад. За это время здесь исчезли все формы орнитогенного микрорельефа, за исключением злаковых кочек, которые постепенно теряют цилиндрическую форму и оседают, становятся более распластанными. Также в фитоценозах здесь успел сформироваться второй травяной ярус с видами, не характерными для орнитоген-

ных геосистем. Таким образом, эффект последствия птичьих колоний сохраняется в растительном покрове десятки лет, а в микрорельефе – более 100 лет.

Появление на островах, заселенных морскими птицами, наземных хищников и следовавшее за этим резкое сокращение численности или исчезновение морских птиц и соответствующие изменения в структуре и функционировании островных геосистем неоднократно отмечалось и в других регионах. Д. Кролл с соавторами (Croll et al., 2005) пришли к выводу, что интродукция песка (*Alopecurus lagopus*) на некоторых островах Алеутской гряды вызвала перестройку всей островной экосистемы. Появление песцов привело к резкому сокращению или исчезновению морских колониальных птиц на острове, что в свою очередь вызвало уменьшение поступления объема питательных веществ, перемещаемых птицами с океана на острова. Это привело к постепенной смене луговой растительности, характерной для орнитогенных геосистем и состоящей из ограниченного числа видов-орнитофилов, на зональные кустарничковые тундры. Аналогичный эффект связан с появлением на Алеутских островах крыс. С. Кул с соавторами (Kurle et al., 2008) сравнили структуру и функционирование 17 островов Алеутской гряды, на которых обитала непреднамеренно интродуцированная норвежская крыса, и 15 островов без крыс, и показала, что сокращение или исчезновение морских птиц из-за появления крыс затрагивает и субаквальную часть островной геосистемы (рис. 37). Чайки и другие морские птицы кормятся на литорали, добывая там в отлив различных моллюсков и других морских беспозвоночных. После исчезновения птиц была отмечена вспышка численности морских беспозвоночных, которые уничтожили почти все водоросли на литорали, что привело к нарушению экологического равновесия в островной геосистеме в целом (Kurle et al., 2008).

### III. 11. Орнитогенные геосистемы малых островов

Исходная гипотеза о том, что при определенных условиях морские колониальные птицы могут выступать системообразующим фактором, определяющим основные черты структуры и функционирования всей островной геосистемы, подтвердилась. Наиболее ярко этот эффект выражен на небольших по площади островах с крупными многовековыми птичьими колониями. При отсутствии наземных хищников (или их небольшой численности), а также отсутствии постоянных поселений человека птицы способны заселять весь остров, формируя своеобразные «орнитогенные мегаполисы» с численностью населения в несколько миллионов птиц, участками повышенной плотности птичьего населения в наиболее удобных местообитаниях и пониженной плотностью в менее благоприятных условиях, своеобразной социальной структурой и сложными взаимоотношениями между птицами разных видов, часто возникающими территориальными конфликтами, клептопаразитизмом и т.п. Напрашивается определенная аналогия между городскими ландшафтами, существующими в том или ином месте в течение многих веков (тысячелетий), и подобными орнитогенными геосистемами. И в том и



**Рис. 37.** Изменение орнитогенных экосистем Алеутских островов после интродукции норвежской крысы (Kurle et al., 2008).

в другом случае человек или птицы существенным образом трансформируют исходный природный ландшафт, при этом изменениям подвергается большая часть природных компонентов. Основной механизм воздействия со стороны птиц – это зоомеханогенез (рытье нор, вытаптывание, рыхление почвы, выщипывание травы и пр.), а также сильнейший геохимический прессинг.

Особое значение в структурно-функциональной организации биосферы подобные орнитогенные геосистемы имеют в арктическом и субарктическом поясах. Морские экосистемы, расположенные в высоких широтах, отличаются высокой биопродуктивностью, а для наземных экосистем, наоборот, характерен бедный органический мир. Морские колониальные птицы, гнездящиеся на суше, но добывающие корм в море, выступают, таким образом, основным транспортным агентом между богатыми питательными веществами морскими водами и обедненными наземными геосистемами. Возникающий поток вещества и энергии с моря на сушу субсидирует бедные питательными веществами наземные геосистемы и значительно влияет на их структурно-функциональные особенности. Гуано, де-

понированное в крупных колониях морских птиц – единственный известный богатый источник поступления аммиака в атмосферу в полярных регионах, вносящий также существенный вклад в региональный баланс азота (Wilson et al., 2004). При увеличении азотного питания мхи и лишайники, играющие основную роль в наземном покрове высокоширотных геосистем, начинают вытесняться травами. Пышно развитая травянистая растительность вблизи птичьих колоний напоминает своеобразные «оазисы» в бедных арктических тундрах и служит основным местом для поиска пищи, укрытия и размножения мелких травоядных животных, вблизи птичьих колоний также возрастает число хищников и падальщиков (Stempniewicz et al., 2007).

Количество биогенных солей, депонированных за единицу времени на единицу островной площади, зависит от суточного производства экскрементов, которое, в свою очередь, является функцией от размера колонии, отрезка времени, в течение которого птицы остаются в колонии, вида птиц и размера их тела. Состав экскрементов зависит от кормовых предпочтений птиц (зоопланктон, рыба, двустворчатые моллюски и др.) и отличается различными пропорциями органических и неорганических фракций и составом минеральных солей (Галкина, 1974, 1977).

Удобной методологической основой для изучения подобных объектов является концепция нуклеарных геосистем – хорионов и сфрагид (Ретеюм, 1988). Любое гнездо представляет собой минисистему – ядро, вокруг которого формируется несколько оболочек, пронизанных вещественно-энергетическими потоками и связанных с жизнедеятельностью птиц. Совокупность этих «гнезд-ядер» образует геосистему следующего уровня, занимающую зачастую весь остров, вокруг которой в прилегающей акватории также формируется биогеохимическое поле – зона влияния птичьего базара. В наших исследованиях имеются примеры того, как птицы могут заселять несколько островов, формируя в пределах архипелага и окружающих вод геосистему следующего иерархического уровня (Ямской архипелаг с прилегающей акваторией). Подобные орнитогенные геосистемы обладают очень высоким вещественно-энергетическим и информационным потенциалом. В структурно-генетическом ландшафтоведении иерархический уровень орнитогенных геосистем чаще всего соответствует сложным урочищам или группам урочищ. Таксономический уровень группы островов, лежащих на небольшом расстоянии друг от друга и рассматриваемых как единое целое, остается дискуссионным. Важно подчеркнуть, что морские птицы в подобных случаях являются фактором, оказывающим сильнейшее влияние на структуру и функционирование островной геосистемы в целом. Деятельность морских птиц, существующая на протяжении сотен и тысяч лет, поддерживает сложившиеся отношения между природными компонентами и устойчивое состояние островной геосистемы как функционально целостного образования. При исчезновении птичьего базара (хориона) вследствие тех или иных причин состояние равновесия нарушается, но эффект последствия остается (на месте хорионов формируются сфрагиды), а островная геосистема стремится перейти в новое состояние с другими характеристиками.

## Латинские названия растений

### Деревья и кустарники

береза повислая (*Betula pendula*)  
березка Миддендорфа (*Betula middendorffii*)  
березка тощая (*Betula exilis*)  
береза Эрмана (каменная) (*Betula ermanii*)  
ива арктическая (*Salix arctica*)  
ива удская (*Salix udensis*)  
кедровый стланик (*Pinus pumila*)  
лиственница Каяндера (*Larix cajanderi*)  
можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica*)  
ольховый стланик (*Alnus fruticosa*)  
рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*)  
рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*)

### Кустарнички и травы

анемонаструм сибирский (*Anemonastrum sibiricum*)  
арктоус альпийский (*Arctous alpina* (L.) Nied.)  
арункус двудомный (*Aruncus dioicus*)  
астрагал холодный (*Astragalus frigidus* (L.) A. Gray)  
багульник (*Lédum palústre*)  
бахрамчатолепестник лучистый (*Fimbripetalum radians*)  
бодяк камчатский (*Cirsium kamtschaticum* Ledeb)  
бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.)  
борец большой (*Aconitum maximum*)  
борец живокостolistный (*Aconitum delphinifolium*)  
борщевик шерстистый (*Heracleum lanatum*)  
брусника (*Vaccínium vitis-idaéa*)  
вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*)  
вейник незамечаемый (*Calamagrostis neglecta*)  
ветреница сибирская (*Anemonastrum sibiricum*)



водяная сосенка (*Hippurus vulgaris*)  
волжанка двудомная (*Aruncus dioicus*)  
герань пушистоцветковая (*Geranium erianthum*)  
голубика (*Vaccinium uliginosum*)  
гирчовник китайский (*Conioselinum chinense*)  
горец живородящий (*Polygonum viviparum*)  
горец трехкрылоплодный (*Polygonum tripterocarpum*)  
дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum*)  
дескурения софиевидная (*Descurainia sophioides*)  
диапенсия обратнойцевидная (*Diapensia obovata*)  
дрема красная (*Melandrium rubrum*)  
дудник Гмелина (*Angelica gmelinii*)  
звездчатка средняя (*Stellaria media*)  
звездчатка чашечкоцветковая (*Stellaria calycantha*)  
звездчатка Эдвардса (*Stellaria Edwardsii*)  
змеевик живородящий (*Bistorta vivipara*)  
змеевик эллиптический (*Bistorta elliptica*)  
зубровка альпийская (*Hierochloë alpina*)  
иван-чай узколистый (*Chamerion angustifolium*)  
ирис щетинистый (*Iris setosa*)  
камнеломка прицветниковая (*Saxifraga bracteata*)  
камнеломка шерлериовидная (*Saxifraga cherlerioides*)  
клайтония сибирская (*Claytonia sibirica*)  
клайтония остролистная (*Claytonia acutifolia*)  
княженика (*Rubus arcticus*)  
колосняк мягкий (*Leymus mollis*)  
кострец сибирский (*Bromopsis pumpelliana*)  
кочедыжник американский (*Athyrium americanum*)  
крапива двудомная (*Urtica dioica*)  
крапива плосколистная (*Urtica platyphylla*)  
крапива узколистная (*Urtica angustifolia*)  
крестовник коноплеволистный (*Senecio cannabifolius*)  
крестовник ложноарниковый (*Senecio pseudoarnica*)  
крупка дубравная (*Draba nemorosa*)  
крупка мохнатая (*Draba hirta*)  
купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*)  
лапчатка земляниковидная (*Potentilla fragiformis*)  
лапчатка мохнатая (*P. villosa*)  
лапчатка побегоносная (*P. stolonifera*)  
лебеда татарская (*Atriplex tatarica* L.)  
лепидотека душистая (*Lepidotheca suaveolens*)  
лигустикум шотландский (*Ligusticum scoticum*)  
линнея северная (*Linnaea borealis* L.)

ложечница лекарственная (*Cochelaria officinalis*)  
луазелеурия лежачая (*Loiseleuria procumbens*)  
лук скорода (*Allium schoenoprasum*)  
лютик ползучий (*Ranunculus repens*)  
марь белая (*Chenopodium album*)  
мертензия морская (*Mertensia maritima*)  
монция ключевая (*Montia fontana*)  
морощка (*Rubus chamaemorus*)  
мятлик арктический (*Poa arctica*)  
мятлик высокогорный (*Poa alpigena*)  
мятлик крупночашечный (*Poa macrocalyx*)  
мятлик однолетний (*Poa annua*)  
мятлик Татеваки (*Poa tatewakiana*)  
мятлик мягкоцветковый (*Poa malacantha*)  
недоспелка камчатская (*Cacalia kamtschatica*)  
недоспелка копьевидная (*Cacalia hastate*)  
незабудка душистая (*Myosotis suaveolens*)  
овсяница алтайская (*Festuca altissima* All.)  
овсяница арктическая (*Festuca rubra* ssp. *Arctica*)  
овсяница луговая (*Festuca pratensis*)  
одуванчик тощий (*Taraxacum macilentum*)  
ожика спутанная (*Luzula confusa*)  
осока блестящая (*Carex lugens*)  
осока Гмелина (*Carex gmelinii*)  
осока карагинская (*Carex koraginensis*)  
осока скрытоплодная (*Carex cryptocarpa*)  
осока Сочавы (*Carex soczavaeana* Gorodk)  
очитник синий (*Hylotelephium cyaneum*)  
пепельник тундровый (*Tephrosieris tundricola*)  
плаун годичный (*Lycopodium annotinum*)  
подмаренник северный (*Galium boreale*)  
полынь арктическая (*Artemisia arctica*)  
полынь белolistная (*Artemisia leucophylla*)  
полынь пышная (мощная) (*Artemisia opulenta*)  
полынь Тилезиуса (*Artemisia tilesii*)  
пушица узколистная (*Eriophorium angustifolium*)  
пырей ползучий (*Elytrigia repens*)  
резушка сумколистная (*Arabidopsis bursifolia*)  
родиола арктическая (*Rhodiola arctica*)  
родиола розовая (*Rhodiola rosea*)  
ромашка крупноцветковая (*Matricaria grandiflora*)  
рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*)  
рододендрон камчатский (*Rhododendron camtschaticum*)

рябчик камчатский (*Fritillaria camschatcensis*)  
седмичник европейский (*Trientalis europea*)  
сердечник зонтичный (*Cardamine umbellata*)  
сосюра голая (*Saussurea nuda*)  
спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*)  
стрептопус стеблеобъемлющий (*Streptopus amplexifolius*)  
трищетинник сибирский (*Trisetum sibiricum*)  
хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.)  
фиалка Селькирка (*Viola selkirkii*)  
филлодоце голубая (*Phyllodoce caerulea*)  
чемерица остродольная (*Veratrum oxyspalum*)  
шеломайник (лабазник камчатский) (*Filipendula camschatica*)  
шикша сибирская (вороника) (*Empetrum nigrum*)  
щавель кислый (*Rumex acetosa*)  
щавель конский (*Rumex confertus*)  
щавель курчавый (*Rumex crispus*)  
щавель лапландский (*Rumex lapponica*)  
щитовник расширенный (*Dryopteris expansa*)

## Латинские названия морских колониальных птиц

белобрюшка (*Cyclorhynchus psittacula*)  
берингов баклан (*Phalacrocorax pelagicus*)  
глупыш (*Fulmarus glacialis*)  
ипатка (*Fratercula corniculata*)  
кайра толстоклювая (*Uria lomvia*)  
кайра тонкоклювая (*Uria aalge*)  
конюга большая (*Aethia cristatella*)  
конюга крошка (*Aethia pusilla*)  
краснолицый баклан (*Phalacrocorax urile*)  
красноногая говорушка (*Rissa brevirostris*)  
моевка обыкновенная (*Rissa tridactyla*)  
северная качурка (*Oceanodroma leucorhoa*)  
серокрылая чайка (*Larus glaucescens*)  
сизая качурка (*Oceanodroma furcata*)  
старик (*Synthliboramphus antiquus*)  
тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*)  
топорок (*Lunda cirrhata*)  
чистик обыкновенный (*Cephus grylle*)  
чистик тихоокеанский (*Cephus columba*)

## Литература

- Абакумов Е.В.* Источники и состав гумуса некоторых почв западной Антарктики // Почвоведение. 2010. № 5. С. 538-547.
- Абатуров Б.Д.* Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 285 с.
- Авессаломова И.А.* Биогеохимия ландшафтов. М.: МГУ, 2007. 169 с.
- Авессаломова И.А., Иванов А.Н.* Биологическая продуктивность островных ландшафтов со скоплениями морских колониальных птиц // География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов: к 100-летию проф. Н. И. Базилевич. Мат-лы Междунар. научн. конф-ции, Пущино, 19-22 апр. 2010 г. М.: ИГ РАН, 2010 а. Ч. 2. С. 179-183.
- Авессаломова И.А., Иванов А.Н.* Тяжелые металлы на геохимических барьерах в орнитогенных геосистемах Северной Пацифики // Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде. Мат-лы IV Междунар. научно-практич. конф-ции. Семипалатинск, 2010 б. Т. 1. С. 86-89.
- Авессаломова И.А., Иванов А.Н.* Геохимические особенности функционирования орнитогенных ландшафтов острова Талан (Охотское море) // Вестник МГУ. Сер. География. 2011. №4. С. 78-85.
- Андреев В.Н.* Типы тундр запада Большой земли // Тр. Ботанич. музея. Т. 25. Л.: Изд-во: АН СССР, 1932. С. 34-57.
- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Китайский А.С.* Колонии морских птиц острова Талан: разрешающая сила постоянства // Природа. 2002. № 10. С. 41-50.
- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.А.* и др. Численность морских птиц в колониях острова Талан: двадцатилетний тренд // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 2. С. 30-42.
- Ардамацкая Т.Б.* Влияние массовых колоний птиц на растительность и животное население острова Орлова // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: МОИП, ИГ АН СССР, 1967. С. 113-114.
- Артюхин Ю.Б.* Морские колониальные птицы о. Топорков (Командорские острова) // Промысловая фауна Северной Пацифики. Киров: ВНИИОЗ, 1989. С. 25-31.
- Артюхин Ю.Б.* Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 1. М.: Диалог-МГУ, 1999. С. 25-35.
- Артюхин Ю.Б., Зеленская Л.А.* Командорская популяция серокрылой чайки *Larus glaucescens*: программа мониторинга и первые результаты ее выполнения //

- Докл. VIII межд. научн. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. С. 16-35.
- Бадюков Д.Д.* Птичьи базары как компонент прибрежно-морской экосистемы Новой Земли // Территориальные системы природопользования. Анализ и синтез. М.: Географ. фак. МГУ, 2001. С. 205-213.
- Базилевич Н.И.* Продуктивность, энергетика и биогеохимия наземных экосистем Тихоокеанского кольца // Вопросы географии. Сб. 117. Геофизика ландшафта. М.: Мысль, 1981. С. 146-207.
- Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 292 с.
- Бездедев А.Б., Безделева Т.А.* Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Белопольский Л.О.* Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.-Л.: АН СССР, 1957. 460 с.
- Белопольский Л.О.* Анализ факторов, определяющих массовые концентрации морских птиц в открытом море, на побережьях и островах океана // ДАН СССР. 1979. Т. 249. № 5. С. 1266-1269.
- Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории. Тр. Камч. фил-ла Тихоокеанск. ин-та географии. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. 350 с.
- Большов С.И.* Биогенное рельефообразование на суше. М.: ГЕОС, 2006. Т. 1. 269 с. 2007. Т. 2. 467 с.
- Бородин П.Л.* Влияние ценообразующей деятельности барсука на почвообразование под пологом леса // Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск: Мордовский ун-т, 1983. С. 5-15.
- Бреслина И.П.* Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской Субарктики. Л.: Наука, 1987. 200 с.
- Бреслина И.П., Карпович В.Н.* Распределение морских колониальных птиц по ландшафтам и их влияние на становление и состав растительности // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: МОИП, ИГ АН СССР, 1967. С. 108-110.
- Бреслина И.П., Карпович В.Н.* Развитие растительности под влиянием жизнедеятельности колониальных птиц // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. № 5. С. 690-698.
- Бызова Ю.Б., Уварова А.В., Губина В.Г.* и др. Влияние жизнедеятельности птиц на растительность островов // Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986. С. 17-19.
- Велижанин А.Г.* Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205-207.
- Велижанин А.Г.* Новые сведения о морских птицах Дальнего Востока // Зоологический журнал. 1977. Т. 35. № 7. С. 1051-1058.
- Виноградов Б.В.* Зоогенные пространственные комплексы в наземных экосистемах // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 5-25.

- Водно-болотные угодья Северо-Востока России. М.: Wetlands International, 2001. 296 с.
- Воронов А.Г.* Роль животного населения в формировании структур биогеоценозов // Бюлл. МОИП. 1968. Т. 73. Вып. 1. С. 85-92.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн.1. 479 с.
- Втюрина Т.П.* Влияние гнездовых скоплений грачей на растительный покров // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат. Международн. научн. конф. Казань, 2001. С. 151-152.
- Втюрина Т.П.* Изменение химического состава почвы в колониях грачей и поливидовых ночевках врановых // Врановые птицы: экология, поведение, фольклор. Саранск: Мордовск. гос. пед. ин-т, 2002. С. 11-19.
- Втюрина Т.П.* Средообразующая деятельность врановых птиц в местах их массовых скоплений. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.
- Вяткин П.С.* Материалы по орнитофауне острова Старичков // Биология и промысел охотничьих животных. Тр. Пермск. с-х. ин-та. Пермь, 1983. С. 8-14.
- Вяткин П.С.* Кадастр гнездовой колониальной птиц Камчатской области // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: 1986. С. 20-36.
- Вяткин П.С.* Кадастр гнездовой колониальной морских птиц Корякского нагорья и восточного побережья Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 2. М.: ЦОДП, 2000. С. 7-15.
- Галкина В.Н.* О химическом составе растворимых веществ экскрементов морских рыбоядных птиц // Экология. 1974. № 5. С. 23-27.
- Галкина В.Н.* Воздействие растворимых органических соединений экскрементов морских колониальных птиц на фотосинтез фитопланктона // Экология. 1977. № 5. С. 77-82.
- Георгиевский А.Б.* Орнитогенные смены в растительном покрове острова Вешняк в Баренцовом море // Экология. 1988. № 3. С. 11-19.
- Гидрологический ежегодник. Магадан: Гидрометеоздат, 1975. Т. 9. Вып. 7.
- Головкин А.Н.* Влияние морских колониальных птиц на развитие фитопланктона // Океанология. 1967. Т. 7. № 4. С. 672-682.
- Головкин А.Н.* Птичьи базары Новой Земли // Особенности биологической продуктивности вод вблизи птичьих базаров севера Новой Земли. Л.: Наука, 1972. С. 84-91.
- Головкин А.Н.* Роль птиц в морских экосистемах // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1982. С. 97-157.
- Головкин А.Н.* Колониальные птицы в системе морских биоценозов. Автореф. дисс. докт. биол. наук. М., 1991. 48 с.
- Головкин А.Н., Позднякова Л.Е.* Влияние морских колониальных птиц на режим биогенных солей в прибрежных водах Мурмана // Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. М.: Наука, 1965. С. 210-230.
- Головкин А.Н., Широколов В.Н., Гаркавая Г.П.* Особенности распределения биогенных элементов в районе птичьих базаров севера Новой Земли // Особенно-



- сти биологической продуктивности вод вблизи птичьих базаров севера Новой Земли. Л.: Наука, 1972. С. 42-62.
- Голубова Е.Ю., Беркутенко А.Н.* Флора и растительность острова Талан (Охотское море) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 9. С. 1302-1309.
- Голубова Е.Ю., Плеценко С. В.* Колонии морских птиц северной части Охотского моря // Видовое разнообразие и состояние популяций околководных птиц Северо-Востока Азии. Магадан, 1997. С. 141-162.
- Горшков П.К.* Влияние барсука на почву в лесах Татарии // Проблемы почвенной зоологии. Минск, 1978. С. 66-67.
- Горячкин С.В.* Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология). М.: ГЕОС, 2010. 414 с.
- Грачев А.И., Бурканов В.Н.* Предварительные результаты исследований сивуча на репродуктивном лежбище о. Матыкиль (Ямские острова) в 2005 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. VI Межд. научн. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2005. С. 236-239.
- Григорьев А.А.* Субарктика. М.: Географгиз, 1956. 223 с.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г.* Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока.* М.: Наука, 1982. 240 с.
- Добровольский В.В.* Основы биогеохимии. М.: Высшая школа, 1998. 413 с.
- Добровольский В.В.* Геохимия почв и ландшафтов: избр. труды. Т. 2. М.: Научный мир, 2009. 751 с.
- Дьяконов К.Н., Пузаченко Ю.Г.* Теоретические вопросы островного ландшафтоведения // Горизонты географии. К 100-летию К.К. Маркова. М.: МГУ, 2005. С. 14-17.
- Елпатьевский П.В.* Орнитогенные почвы // III Дальневосточная конф. по заповед. делу. Тез. докл. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 44.
- Елпатьевский П.В., Таргульян В.О.* Геохимические парадоксы коралловых островов Тихого океана // Известия АН СССР. Сер. География. 1985. № 4. С. 34-46.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А.* и др. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Зарудный В.В.* Краткое физико-географическое описание острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 7-13.
- Захарихина Л.В., Литвиненко Ю.С.* Генетические и геохимические особенности почв Камчатки. М.: Наука, 2011. 245 с.
- Зеленская Л.А.* Состояние колонии морских птиц о. Умара в 1995 г. // Морские птицы Берингии. Магадан, 1995. С. 46-47.
- Зеленская Л.А.* Распределение и численность морских колониальных птиц на Командорских островах в 1999–2000 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 3. М.: ЦОДП, 2001 а. С. 64-71.
- Зеленская Л.А.* Состояние колонии морских птиц о. Шеликан // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Тез. докл. Межд. научн. конф. Апатиты: КНЦ РАН, 2001 б. С. 89-92.

- Зеленская Л.А. Динамика изменений в колонии морских птиц на острове Умара, Северное Охотоморье // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 7. М.: ЦОДП, 2006. С. 100-106.
- Зеленская Л.А. Тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus* Stejneger, 1884). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. 213 с.
- Зеленская Л.А. Численность и распределение птиц на острове Матюкиль (Ямские острова, Охотское море) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 5. С. 546-555.
- Зеленская Л.А. Морские птицы острова Старичков (Авачинский залив) // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 9. М.: ЦОДП, 2010. С. 82-90.
- Зеленская Л.А., Хорева М.Г. Увеличение численности гнездовой колонии тихоокеанской чайки (*Larus schistisagus*) и деградация растительного покрова на о. Шеликан (Тауйская губа, Охотское море) // Экология. 2006. № 2. С. 140-148.
- Зеленская Л.А., Частухина С.А. Влияние гнездования тихоокеанской морской чайки (*Larus schistisagus* Stejneger) на о. Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) // Экология, продуктивность и генезис травянистых экосистем Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 129-137.
- Иванов В.В. Экологическая геохимия элементов: справочник. Т. 5. М.: Экология, 1997. 304 с.
- Иванов А.В. Почвы острова Беринга. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М., 2001. 22 с.
- Иванов А.Н. Орнитогенные экосистемы малых островов Северной Пацифики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. IV Межд. научн. конф. Петропвловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2003. С. 47-51.
- Иванов А.Н. Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики // Вестник МГУ. Сер. География. 2006. № 3. С. 31-39.
- Иванов А.Н. Орнитогенные геосистемы Ямских островов (Охотское море) // Изв. Русск. Географ. Общ. 2007 а. Т. 139. Вып. 5. С. 66-71.
- Иванов А.Н. Ямские острова – феномен Северной Пацифики // Наука в России. 2007 б. № 2. С. 106-112.
- Иванов А.Н. Зоогенные геосистемы в ландшафтоведении // Изв. Русск. Географ. Общ. 2008 а. Т. 140. Вып. 2. С. 1-6.
- Иванов А.Н. Скопления морских колониальных птиц как ландшафтообразующий фактор (на примере острова Матюкиль, Ямской архипелаг) // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 8. М.: ЦОДП, 2008 б. С. 3-11.
- Иванов А.Н. Проблемы изучения ландшафтов островов // Изв. Русск. Географ. Общ. 2009. Т. 141. Вып. 4. С. 4-11.
- Иванов А.Н., Авессаломова И.А. Ландшафтно-геохимические особенности орнитогенных геосистем Ямских островов (Охотское море) // Вестник МГУ. Сер. География. 2008. № 2. С. 35-42.
- Иванов А.Н., Авессаломова И.А. Водная миграция элементов в орнитогенных экосистемах островов Северной Пацифики // Экологическая химия. 2012 а. Т. 21. № 1. С. 17-26.
- Иванов А.Н., Авессаломова И.А. Орнитогенные экосистемы – геохимические феномены биосферы // Биосфера. 2012 б. Т. 4. № 4. С. 435-446.

- Иванов А.Н., Крушина Ю.В.* Ландшафтное разнообразие и методы его измерения // Ландшафтоведение: материалы, методы, региональные исследования, практика. Мат-лы XI Межд. ландшафтной конф. М.: Географ. фак. МГУ, 2006. С. 99-101.
- Иванов А.Н., Полякова Ю.А.* Изменение растительности и почв под влиянием птичьего населения на островах Матькиль и Умара (Охотское море) // Чтения памяти А. П. Хохрякова: Мат. Всеросс. Научн. конф., Магадан, 28-29 октября 2008 г. Магадан: Ноосфера, 2008. С. 229-233.
- Иванов А.Н., Романенко Ф.А.* Роль морских колониальных птиц в формировании микрорельефа островов Северной Пацифики // Геоморфологические процессы и их прикладные аспекты. VI Щукинские чтения. М.: Географ. фак. МГУ, 2010. С. 292-294.
- Иванов А.Н., Булочникова А.С., Полякова Ю.А., Тришин А.Ю.* Влияние морских птиц на геосистемы малых островов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. IX Межд. научн. конф. Петропвловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. С. 142-145.
- Иванов А.Н., Авессаломова И.А., Хрусталева М.А.* Биогеохимия орнитогенных геосистем Ямских островов (Охотское море) // География и природные ресурсы. 2009. № 4. С. 100-106.
- Иванов А.Н., Булочникова А.С., Романенко Ф.А.* Скопления морских колониальных птиц как рельефообразующий фактор // Геоморфология. 2010. № 1. С. 7-15.
- Игнатенко И.В., Хавкина Н.В.* Подбуры Крайнего Северо-Востока России // География и генезис почв Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 93-117.
- Игнатенко И.В., Богданов И.Е., Пугачев А.А.* Подзолистые Al-Fe-гумусовые почвы Магаданской области // География и генезис почв Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 123-142.
- Игнатъев Г.М.* Тропические острова Тихого океана. М.: Мысль, 1979. 270 с.
- Ильичев А.В., Рязанцева И.А.* Животный мир литорали острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья: остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 48-71.
- Исаченкова Л.Б.* Предварительная геохимическая характеристика ландшафтов Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов (запасы, состояние, вопросы охраны и использования). М.: МГУ, 1991. С. 37-43.
- Исаченкова Л.Б., Пономарева Е.О.* Почвы Командорских островов // Региональные проблемы экологии, географии и картографии почв. К 100-летию со дня рождения Ю.А. Ливеровского. М.-Смоленск, 1998. С. 143-153.
- Карпович В.Н., Пилипас Н.И.* Участие крупных чаек в формировании почвы на скалистых островах Мурмана // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 110-113.
- Кирющенко С.П.* Влияние роющей деятельности копытных леммингов на растительный покров арктической тундры острова Врангеля // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 28-35.

- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Клочкова Н.Г., Королева Т.А., Кусиди А.Э.* Видовой состав и особенности вегетации водорослей-макрофитов у о. Старичков // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 67-198.
- Кондратьев А.Я.* Предисловие // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья: остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 3-4.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю.* и др. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья: остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 72-108.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Харитонов С.П.* и др. Изучение птичьих базаров островов Матыкиль и Коконце (Ямские острова) и полуострова Пьягина // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 21-31.
- Крашенников С.П.* Описание земли Камчатки. М.: ЭКСМО, 2010. 475 с.
- Кудерина Т.М., Тертицкий Г.М.* Влияние колоний морских птиц на геохимию ландшафтов о. Западный Шпицберген // Международный Полярный год. 2007. № 8. С. 15.
- Лебедева Н.В.* Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М.: Наука, 1999. 199 с.
- Лебедева Н.В.* Роль морских птиц в формировании флоры и фауны островов Арктики // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц. Мат. V Всерос. школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2007. С. 153-170.
- Лебедева Н.В., Кривоуцкий Д.А.* Распространение почвенных микроартропод птицами на острова Арктики // Докл. РАН. 2003. Т. 391. № 6. С. 845-848.
- Лебединцев А.И.* Древняя стоянка на острове Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья: остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 215-222.
- Лейто А., Мянд Р., Оя Т.* и др. Исследование экосистем полуострова Кони (Магаданский заповедник). Таллин, 1991. С. 163-167.
- Леонтьев В.А., Новикова К.А.* Топонимический словарь Северо-Востока России. Магадан, 1989. 456 с.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В.* и др. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.
- Лобков Е.Г.* Фауна, население птиц и их роль в экосистеме острова Старичков // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 280-340.
- Лымарев В.И.* Основы острововедения. Архангельск: Поморский ун-т, 2002. 189 с.
- Мараков С.В.* Природа и животный мир Командор. М.: Наука, 1972. 185 с.
- Мараков С.В., Пономарева Е.О., Яницкая Т.О.* Растительность Командорских островов: современное состояние и вопросы использования // Рациональное природопользование на Командорских островах. М.: МГУ, 1987. С. 137-143.

- Мартыненко В.П.* Остров Старичков // Камчатский берег. Историческая лоция. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. книжн. изд-во, 1991. С. 32-33.
- Мартынов А.В., Коришунова Т.А., Санамян Н.П., Санамян К.Э.* Заднежаберные моллюски (Gastropoda: Opisthobranchia) прибрежных вод острова Старичков // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 227-240.
- Матюшкин Е.Н.* Деятельность копытных как фактор преобразования природных комплексов зверовых солонцов // Избранные труды. М.: КМК, 2005. С. 527-532.
- Махинов А.Н.* Остров Ионы // Природа. 1996. № 1. С. 34-39.
- Мильков Ф.Н.* Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1972. 292 с.
- Мильков Ф.Н.* Общее землеведение. М.: Высшая школа, 1990. 334 с.
- Модестов В.М.* Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги) // Тр. Кандалакшского заповедника. Вып. 5. М.: Лесная пром., 1967. С. 49-154.
- Морозов Н.П.* Химические элементы в гидробионтах и пищевых цепях // Биогеохимия океана. М.: Наука, 1983. С. 127-165.
- Морозов В.Л., Белая Г.А.* Экология дальневосточного крупнотравья. М.: Наука, 1988. 255 с.
- Мочалова О.А.* Флора сосудистых растений острова Умара (Охотское море) // Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 2. С. 65-75.
- Мочалова О.А.* Флора и растительность о. Топорков и о. Арий Камень (Командорские острова) // Флора и климатические условия Северной Пацифики. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. С. 35-47.
- Мочалова О.А.* Флора и растительность в зоогенных местообитаниях на Командорских островах // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15. № 2. С. 289-301.
- Мочалова О.А., Зеленская Л.А.* Растительный покров и морские колониальные птицы мыса Островного (о. Беринга, Командорские острова) // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: ЦОДП, 2010. Вып. 9. С. 74-81.
- Мочалова О.А., Хорева М.Г.* Трансформация растительного покрова в колониях морских колониальных птиц на острове Талан Охотского моря // Сохранение морской биоты. Мат. Дальневосточной конф. Владивосток, 2005. С. 40-43.
- Мочалова О.А., Хорева М.Г.* Биоморфологические адаптации сосудистых растений в колониях морских птиц Северной Охотии // Мат. межд. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике». Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2007. С. 309-313.
- Мочалова О.А., Хорева М.Г.* Флора и растительность о. Матыкиль (Охотское море), их особенности в связи с воздействием морских колониальных птиц // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2009. № 4. С. 35-47.
- Мочалова О.А., Хорева М.Г., Зеленская Л.А.* Растительный покров в колониях топорков *Lunda cirrhata* на островах Северной Пацифики // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: ЦОДП, 2006. Вып. 7. С. 107-115.



- Мочалова О.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А. Флора и растительность острова Старичков // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 263-279.
- Нагайцева Ю.Н. Влияние скопы *Pandion haliaetus* на биогеоценозы ее гнездовых местообитаний // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14. Экспресс-вып. 293. С. 634-642.
- Недосекин А.А. Изменения в распределении растительного покрова под гнездами в колонии серых цапель в Тульских Засаках // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань, 2001. С. 467-468.
- Недосекин А.А. Колония серых цапель как фактор, локально влияющий на химический состав почвы // Тр. МГПУ. Серия Естественные науки. М.: Прометей, 2003. С. 319-322
- Никаноров А.М. Гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 351 с.
- Особенности биологической продуктивности вод вблизи птичьих базаров севера Новой Земли. Л.: Наука, 1972. 122 с.
- Остров Завьялова (геология, геоморфология, история, археология, флора и фауна). М.: ГЕОС, 2012. 212 с.
- Парфентьева Н.С. Растительность Айновых островов // Тр. Кандалакшского запов. Мурманск, 1969. Вып. 7. С. 413-424.
- Парфентьева Н.С., Бреслина И.П. Флора Айновых островов // Тр. Кандалакшского запов. Мурманск. 1969. Вып. 7. С. 390-412.
- Пинчук А.И. К вопросу о мелкомасштабной дифференциации видового состава прибрежного зоопланктона // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья: остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 14-21.
- Плещенко С.В. Некоторые особенности почвообразования в местах массовых поселений морских колониальных птиц на острове Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья: остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1992. С. 109-115.
- Почвенная карта РСФСР. М-6 1:2500000. М.: ГУГК, 1989.
- Пугачев А.А. Биологический круговорот и почвообразование в ландшафтах крайнего Северо-Востока России. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 116 с.
- Разжигаева Н.Г., Гребенникова Т.А., Мохова Л.М. и др. Плейстоценовое осадконакопление в береговой зоне острова Беринга (Командорские острова) // Тихоокеанская геология. 1997. Т. 16. № 3. С. 51-62.
- Рахилин В.К. О средообразующей роли птиц фауны СССР // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970. С. 15-18.
- Рибасоо Х.-Э.А. Формирование растительного покрова морских островков Западной Эстонии // Ботанический журнал. 1972. Т. 57. № 12. С. 1525-1532.
- Ретеюм А.Ю. Земные миры. М.: Мысль, 1988. 266 с.
- Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. 220 с.
- Руднева Е.Н., Тонконогов В.Д., Смирнова Г.Я. Некоторые особенности почвообразования Айновых островов // Химия, генезис и картографирование почв. М.: Наука, 1968. С. 208-211.



- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: ВНИРО, 2003. 202 с.
- Савенко А.В., Горин С.Л.* Гидролого-гидрохимическая структура эстуария реки Большой Вилюй на восточном побережье Камчатки // Физические проблемы экологии. 2011. № 17. С. 356-363.
- Санамян К.Э., Санамян Н.П.* Асцидии (Tunicata: Ascidiacea) прибрежных вод острова Старичков // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 241-249.
- Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г.* Морские водоросли-макрофиты прибрежных вод острова Старичков // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 25-57.
- Сергеев А.В.* Особенности химизма растений Северо-Востока СССР // Тр. Магадан. зональн. НИИ сельского хозяйства Северо-Востока. 1970. Вып. 1. С. 255-262.
- Скокова Н.Н.* Тупик на Айновых островах // Орнитология. М.: МГУ, 1962. Вып. 5. С. 7-12.
- Солнцев Н.А. Учение о ландшафте. Избранные тр. М.: МГУ, 2001. 384 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 33. Чукотский национальный округ и Магаданская область. М.: Гидрометеиздат, 1966-1972. Ч. 1-6.
- Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970. 101 с.
- Ставровский Д.Д.* Бобры Березинского биосферного заповедника. Минск: Ураджай, 1986. 111 с.
- Стеллер Г.В.* Описание земли Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 1999. 287 с.
- Степанова К.Д.* Луга Камчатской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, Биол.-почвен. ин-т, 1985. 236 с.
- Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: МОИП, ИГ АН СССР. 1967. 158 с.
- Сыроечковский Е.Е.* Роль животных в образовании первичных почв в условиях приполярной области земного шара (на примере Антарктики) // Зоологический журнал. 1959. Т. 38. Вып. 12. С. 1770-1775.
- Тараненко Л.И.* Влияние колониального гнездования грачей на окружающую среду // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 104-106.
- Таргульян В.О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука, 1971. 268 с.
- Татаринкова И.П.* О влиянии птиц на растительность острова Большого Айнова (Западный Мурман) // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: МОИП, ИГ АН СССР, 1967. С. 111-112.
- Татаринкова И.П.* Количественная характеристика экскреторной деятельности крупных чаек и влияние ее на растительность // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 107-110.

- Тихомиров Б.А.* Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.-Л.: АН СССР, 1959. 104 с.
- Тишков А.А.* Экосистемы западного побережья Шпицбергена (архипелаг Свальбард) // Изв. РАН. Сер. География. 1983. № 6. С. 99-109.
- Томирдиаро С.В.* Многолетняя мерзлота // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 133-149.
- Успенский С.М.* Птицы в биогеоценозах Крайнего Севера // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972. С. 117-120.
- Ушакова М.В.* Колонии и численность тупика-носорога (*Cerorhinca monocerata*) на Южных Курилах // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 8. С. 955-965.
- Фадеев Е.В.* Бобр и ландшафт // Природа и сельскохозяйственное районирование СССР. М., 1981. С. 110-113.
- Фазлуллин С.М., Бажин А.Г., Степанов В.Г.* Подводный экотуризм на охраняемых природных акваториях юго-восточной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. IX Межд. научн. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008 а. С. 194-198.
- Фазлуллин С.М., Лебедев М.В., Уколова Т.К., Иванов А.Н.* Биогенные элементы в акватории острова Старичков (Авачинский залив, Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. IX Межд. научн. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008 б. С. 276-279.
- Харитонов С.П.* Топорок // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука, 1990. С. 173-182.
- Хорева М.Г.* Флора островов Северной Охотии и островной эффект // Природа. 2002. № 10. С. 51-58.
- Хорева М.Г.* Флора островов Северной Охотии. Магадан: Ин-т биол. проблем Севера ДВО РАН, 2003. 173 с.
- Хорева М.Г., Мочалова О.А.* Дополнения к флоре острова Талан (Тауйская губа, Охотское море) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. X межд. научн. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009 а. С. 382-384.
- Хорева М.Г., Мочалова О.А.* Растения и птицы на берегах Охотского моря: равновесие, кризис, адаптация // Сибирский экологический журнал. 2009 б. № 1. С. 119-125.
- Хорева М.Г., Мочалова О.А.* Растительный покров в колониях морских птиц в Северной Пацифике // Чтения памяти акад. К.В. Симакова, Магадан, 25-27 ноября 2009. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009 в. С. 210-211.
- Хрусталева М.А.* Аналитические методы исследований в ландшафтоведении. М.: Технополиграфцентр, 2003. 88 с.
- Частухина С.А.* Растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) и ее изменения под воздействием тихоокеанской чайки // Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 4. С. 84-89.
- Чижова В.П.* Рекреационные ландшафты: устойчивость, нормирование, управление. Смоленск: Ойкумена, 2011. 176 с.

- Чубарь Е.А. Итоги инвентаризации флоры островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 3. С. 360-377.
- Чуян Г.Н. Физико-географическая характеристика острова Старичков и прилегающих к нему участков шельфа // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива. Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. Вып. VIII. С. 9-20.
- Шеймович В.С. Пояснительная записка к госуд. геологич. карте РФ. Масштаб 1:200000. Лист N-57-XXVII. 1996 г.
- Шуинов А.Б., Абрамова Л.А. Изменения флоры островов Кемь-Лудского архипелага (1962-2004) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2006. № 1. С. 45-56.
- Шмидт О.А. Тектоника Командорских островов и структура Алеутской дуги. М.: Наука, 1978. 100 с.
- Эрлих Э.Н., Мелекесцев И.В. Командорские острова // Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука, 1974. С. 327-337.
- Aho K., Huntly N., Moen J. et al. Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem // Oecologia. 1998. Vol. 114. P. 405-409
- Allaway W.G., Ashford A.E. Nutrient input by seabirds to the forest on a coral island of the Great Barrier Reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 19. P. 297-298.
- Anderson W.B., Polis G.A. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands // Oecologia. 1999. Vol. 118. P. 324-332.
- Andrzej T., Andrzej M. Soils and vegetation in abandoned penguin rookeries (Maritime Antarctic) // Pros. NIPR Symp. Polar. Biol. 1989. № 2. P. 181-189.
- Bailey A.M., Sorensen J.H. Subantarctic Campbell Island // Denver Mus. Nat. Hist. 1962.
- Bancroft W.J., Roberts J.D., Garkaklis M.J. Burrow entrance attrition rate in wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus* colonies on Rottneest Island, Western Australia // Marine Ornithology. 2005. Vol. 33. P. 23-26.
- Blakemore L.C., Gibbs H.S. Effects of gannets on soil at Cape Kidnappers, Hawke's Bay // New Zealand J. Sci. 1968. Vol. 11. P. 54-62.
- Bosman A.L., Hockey P.A.R. Seabird guano as a determinant of rocky intertidal community structure // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 32. P. 247-257.
- Burger A.E., Lindeboom H.J., Williams A.J. The mineral and energy contributions of guano of selected species of birds to the Marion Island terrestrial ecosystems // S. Afr. J. Antarctic Res. 1978. Vol. 8. P. 59-70.
- Cocks M., Harris J., Steele W. et al. The influence of ornithogenic products on the nutrient status of soils surrounding nests on nunatacs in Dronning Maud Land, Antarctica // Polar Res. 1999. Vol. 18. № 1. P. 19-26.
- Croll D.A., Maron J.L., Estes J.A. et al. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra // Science. 2005. Vol. 307. № 5717. P. 1959-1961.
- Diamond A.W., Devlin C.M. Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on Machias Seal Island // Environ. Monit. Assess. 2003. Vol. 88. № 1-3. P. 53-75.
- Ellis J.C. Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness and community composition in seabird colonies // Plant Ecology. 2005. Vol. 181. P. 227-241.

- Ellis J.C., Farina J.M., Witman J.D.* Nutrient transfer from sea to land: the case of gulls and cormorants in the Gulf of Maine // *Journal of Animal Ecology*. 2006. Vol. 75. P. 565-574.
- Erskine P.D., Bergstrom D.M., Schmidt S. et al.* Subantarctic Macquarie Island – a model ecosystem for studying animal-derived nitrogen sources using N<sup>15</sup> natural abundance // *Oecologia*. 1998. Vol. 117. P. 187-193.
- Eurola S., Hakala A.V.K.* The bird cliff vegetation of Svalbard // *Aquilo*. Ser. Bot. 1977. Vol. 15. P. 1-5.
- Fang W., Chen X., Lin Q. et al.* Effect of colonial breeding of Chinese Egret (*Egretta eulophotes*) on the heavy metal accumulation in heronry soil // *Chinese Birds*. 2010. № 1. P. 124-131.
- Garcia L.V., Maranon T., Ojeda F. et al.* Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid Mediterranean islands // *Oikos*. 2002. Vol. 98. P. 75–86.
- García L.V, Ramo C., Aponte C. et al.* Protected wading bird species threaten relict centenarian cork oaks in a Mediterranean Biosphere Reserve: A conservation management conflict // *Biological Conservation*. 2011. Vol. 144. P. 764-771.
- Gillham M.E.* Ecology of the Pembrokeshire Islands. IV. Effects of treading and burrowing by birds and mammals. V. Manuring by the colonial seabirds and mammals, with a note on seed distribution by gulls // *J. Ecol.* 1956. Vol. 44. P. 429–454.
- Gillham M.E.* Destruction of indigenous heath vegetation in Victorian sea-bird colonies // *Aust. J. Bot.* 1960. Vol. 8. P. 277–317.
- Gillham M.E.* Alteration of the breeding habitat by sea-birds and seals in Western Australia // *J. Ecol.* 1961a. Vol. 49. P. 289 – 300.
- Gillham M.E.* Modification of sub-antarctic flora on Macquarie Island by sea birds and sea elephants // *Proc. Roy. Soc. Victoria*. New Ser. 1961 b. Vol. 74. P. 1–12.
- Gillham M.E.* Some interactions of plants, rabbits and sea-birds on South African islands // *J. Ecol.* 1963. Vol. 51. P. 275–294.
- Glazkova E.A.* The impact of colonial sea birds on the vegetation cover of the islands in the gulf of Finland (Within Russia) // *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 2007. Vol. 7. № 2. P. 121-128.
- Golovkin A.N.* Seabird metabolites: a special form of the relationship between birds and marine ecosystems // XVIII Congressus Ornithologicus. Abstracts. Moscow: Nauka, 1982. P. 136.
- Heatwole H.* Marine-dependent terrestrial biotic communities on some cays in the coral sea // *Ecology*. 1971. Vol. 52. P. 363–366.
- Heatwole H., Walker T.A.* Dispersal of alien plants to coral cays (in Notes and Comments) // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 787–790.
- Hogg E.H., Morton J.K.* The effects of nesting gulls on the vegetation and soil of islands in the Great Lakes // *Canad. J. Botan.* 1983. Vol. 61. P. 3240–3254.
- Hogg E.H., Morton J.K., Venn J.M.* Biogeography of island floras in the Great Lakes. I. Species richness and composition in relation to gull nesting activities // *Canadian Journal of Botany*. 1989. Vol. 67. № 4. P. 961-969.

- Ishida A.* Seed germination and seedling survival in a colony of the common cormorant, *Phalacrocorax carbo* // Ecol. Res. 1987. Vol. 12. P. 249–256.
- Ivanov A.N.* Ornithogenic geosystems of the islands of Northern Pacific and the problem of their evolution // Environment development of East Asia in Pleistocene-Holocene (boundaries, factors, stages of human mastering). Vladivostok: Dalnauka, 2009. P. 98-100.
- Joly Y., Frenot Y., Vernon P.* Environmental modifications of a subantarctic peat-bog by the wandering albatross (*Diomedea exulans*): a preliminary study // Polar. Biology. 1987. Vol. 8. № 1. P. 61-72.
- Kimble J.* (ed.). Cryosols. Berlin: Springer-Verlag. 2004. 726 p.
- Kurle C.M., Croll D.A., Tershy B.R.* Introduced rats indirectly change marine rocky intertidal communities from algae- to invertebrate-dominated // PNAS. 2008. Vol. 105. № 10. P. 3800-3804.
- Låg J.* Humus accumulation and soil formation in Svalbard // Joint Russian-American seminar on creopedology and Global Change, November 15-16, 1991. Pushchino, 1993. P. 291-297.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univer. Press, 1967. 203 p.
- Magnusson B., Magnusson S.H.* Vegetation succession on Surtsey, Iceland, during 1990–1998 under the influence of breeding gulls // Surtsey Res. 2000. Vol. 11. P. 9-20.
- Marcwell T.J., Daugherty C.H.* Soil nitrogen on seabird-inhabited islands // New Zealand Journal of Ecology. 2003. Vol. 27. № 3.
- McCain J.W.A.* vegetational study of the vascular plants of the Kent Island group, Grand Manan, New Brunswick // Rhodora. 1975. Vol. 77. P. 196–209.
- Moors P.J., Speir T.W., Lyon G.L.* Soil Analyses and  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios identify sites of deserted rockhopper penguin colonies // Auk. 1988. Vol. 105. P. 796-799.
- Niemi A.* Hemerophilous plants on gull skerries in the archipelago SW of Helsingfors // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. Ny ser. 1967. Vol. 43. S. 8–16.
- Norton D.A., Delange P.J., Garnock-Jones P.J.* The role of seabirds and seals in the survival of coastal plants: lessons from New Zealand *Lepidium* (Brassicaceae) // Biodiversity and Conservation. 1997. № 6. P. 765-785.
- Odasz A.M.* Nitrate reductase activity in vegetation below an arctic bird cliff, Svalbard, Norway // Journal of Vegetation Science. 1994. Vol. 5. № 6. P. 913–920.
- Otero Pérez X.L.* Effects of nesting yellow-legged gulls (*Larus cachinnans* Pallas) on the heavy metal content of soils in the Cies Islands (Galicia, North-west Spain) // Marine Pollution Bulletin. 1998. Vol. 36. Issue 4. P. 267-272.
- Paine R.T.* A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 211-223.
- Polunin N.* The vegetation of Akpatok Island. Part II // J. Ecol. 1935. Vol. 23. P. 161-209.
- Rakusa-Suszczewski S.* Functioning of the geoecosystem for the west side of Admiralty Bay (King George Island, Antarctica): outline of research at Arctowski Station // Ocean and Polar Res. 2003. Vol. 25. P. 653-662.



- Rajakaruna N., Pope N., Perez-Orozko J., Harris T.B.* Ornithocoprophilous plants of mount desert rock, a remote bird-nesting island in the gulf of Maine, U. S. A. // RHODORA. 2009. Vol. 111. № 948. P. 417-447.
- Ratas U., Nilson E. et al.* Development of landscapes on the islands of the Kolga Bay // Year-Book of the Estonian Naturalists' Society. 1995. Vol. 76: Nature of the Islands of the Gulf of Finland. P. 137-163.
- Reichman O.J., Seabloom E.W.* The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers // Trend Ecol. Evol. 2002. Vol. 17. P. 44-49.
- Russell R.S., Wellington P.S.* Physiological and ecological studies on an arctic vegetation: P. I. The vegetation of Jan Mayen Island // J. Ecol. 1940. Vol. 28. P. 153-179.
- Russell R.S., Cutler S.E., Jacobs A.K. et al.* Physiological and ecological studies on an arctic vegetation: P. II. The development of vegetation in relation to nitrogen supply and soil micro-organisms on Jan Mayen Island // J. Ecol. 1940. Vol. 28. P. 269-288.
- Ryan P.G., Watkins B.P.* The influence of physical factors and ornithogenic products on plant arthropat abundance at an inland nunatak group in Antarctica // Polar Biol. 1989. Vol. 10. № 2. P. 151-160.
- Sanchez-Pinero F., Polis G.A.* Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands // Ecology. 2000. Vol. 81. P. 3117-3132.
- Sanderson E., Redford K., Veder A. et al.* A conceptual model based on landscape species requirements // Landscape and Urban Planning. 2002. Vol. 58. P. 41-56.
- Sernander R.* Studier ofver lafvarnes biologi. Nitrofila lafvar // Svensk Botanisk Tidsskrift. 1912. Vol. 6. № 3.
- Simas F.N.B. et al.* Ornithogenic cryosols from Maritime Antarctica: Phosphatization as a soil forming process // Geoderma. 2007. Vol. 138. P. 191-203.
- Simas F.N.B. et al.* Genesis, properties and classification of cryosols from Admiralty Bay maritime Antarctica // Geoderma. 2008. Vol. 144. P. 116-122.
- Smith V.R.* Standing crop and nutrient status of Marion Island (sub-antarctic) vegetation // J. South African Bot. 1976 a. Vol. 42. № 2. P. 231-263.
- Smith V.R.* The effect of burrowing species of Procellariidae on the nutrient status of inland tussock grasslands on Marion Island // J. South. African. Bot. 1976 b. Vol. 42. № 2. P. 265-272.
- Smith V.R.* Animal-plant-soil nutrient relationships on Marion Island (subantartic) // Oecologia. 1978. Vol. 32. P. 239-253.
- Smith V.R.* Soil respiration and its determinants on a subAntartic island // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35. P. 77-91.
- Smith V.R., Steenkamp M.* Classification of the terrestrial habitats on Marion Island based on vegetation and soil chemistry // J. Veget. Sci. 2001. Vol. 12. P. 181-198.
- Smith V.R., Steenkamp M., Gremmen N.J.M.* Terrestrial habitats on sub-Antarctic Marion Island their: vegetation, edaphic attributes, distribution and response to climate change // South African J. Bot. 2001. Vol. 67. P. 641-654.
- Sobey D.G., Kenworthy J.B.* The relationship between herring gulls and the vegetation of their breeding colonies // J. Ecol. 1979. Vol. 67. P. 469-496.



- Springer A.M., Byrd G.V, Iverson S.J.* Hot oceanography: planktivorous seabirds reveal ecosystem responses to warming of the Bering Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007. Vol. 352. P. 289-297.
- Stempniewicz L.* Keystone species and ecosystem functioning. Seabirds in polar ecosystems // *Ecological Questions.* 2005. Vol. 6. P. 129-134.
- Stempniewicz L., Błachowiak-Samołyk K., Węśławski J.M.* Impact of climate change on zooplankton communities, seabird populations and arctic terrestrial ecosystem— A scenario // *Effects of Climate Variability on Sub-Arctic Marine Ecosystems – A GLOBEC Symposium.* 2007. Vol. 54. Iss. 23-26. P. 2934-2945.
- Summerhayes V.S., Elton C.S.* Further contributions to the ecology of Spitzbergen // *J. Ecol.* 1928. Vol. 16. P. 193–268.
- Tatur A., Myrcha A.* Ornithogenic soils on King George Island, South Shetland Islands (Maritime Antarctic Zone) // *Polish Polar Res.* 1984. Vol. 5. P. 31-60.
- Verbeek N., Boasson R.* Lokal alteration of alpine calcicolous vegetation by birds: do the birds create hummoks ? // *Arctic and Alpine Res.* 1984. Vol. 16. № 3. P. 337-341.
- Vidal E., Medail F., Tatoni T. et al.* Impact of gull colonies on the flora of the Riou Archipelago (Mediterranean islands of south-east France) // *Biol. Conserv.* 1998 a. Vol. 84. P. 235-243.
- Vidal E., Medail F., Tatoni T. et al.* Functional analysis of the newly established plants induced by nesting gulls in Riou archipelago (Marseille, France) // *Acta Oecologia.* 1998 b. Vol. 19. P. 241-250.
- Vidal E., Medail F., Tatoni T. et al.* Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa // *Oecologia.* 2000. Vol. 122. P. 427-434.
- Vidal E., Jouventin P., Frenot Y.* Contribution of alien and indigenous species to plant-community assemblages near penguin rookeries at Crozet archipelago // *Polar. Biol.* 2003. Vol. 26. P. 432-437.
- Vincke S., Van de Vijver B., Ledeganck P. et al.* Testacean communities in perturbed soils: the influence of the wandering albatross // *Polar. Biol.* 2007. Vol. 30. P. 395-406.
- Walsh D., Kirkpatrick J.B., Skira I.J.* Vegetation patterns, environmental correlates and vegetation change in a *Puffinus tenuirostris* breeding colony at Cape Queen Elizabeth, Tasmania // *Aust. J. Bot.* 1997. Vol. 1. P. 71–79.
- Wilson L.G., Bacon P.J., Bull J. et al.* Modelling the spatial distribution of ammonia emissions from seabird colonies // *Environmental Pollution.* 2004. Vol. 131. P. 173-185.
- Zelenskaya L.A.* Influence of settlements of large gulls on the vegetation of maritime tundra // *Russian J. Ecol.* 1995. Vol. 26. P. 367-371.

Научное издание

**Андрей Николаевич Иванов**

**Орнитогенные геосистемы  
островов Северной Пацифики**

ООО «Издательство «Научный мир»

Тел./факс: +7 (499) 973-2670; +7 (499) 973-2513

E-mail: [naumir@naumir.ru](mailto:naumir@naumir.ru)

Internet: <http://www.naumir.ru>

127055, Москва, Тихвинский переулок, д. 10/12, корп. 4, офис 91

Подписано к печати 22.07.2013

Формат 70×100/16

Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Печ. л. 19,7

тираж 250 экз. Заказ 555

Издание отпечатано в типографии

ООО «Галлея-Принт»

111024, Москва Москва, ул. 5-я Кабельная, 2-б