

Растительный покров в колониях топориков *Lunda cirrhata* на островах Северной Пацифики

О. А. Мочалова, М. Г. Хорева, Л. А. Зеленская

Mochalova O. A., Khoreva M. G., Zelenskaya L. A. 2006. The vegetation cover in colonies of Tufted Puffin *Lunda cirrhata* on the North Pacific islands // The biology and conservation of the birds of Kamchatka. Moscow, 7: 107–115.

In North Pacific the influence of large sea gulls *Larus* sp. and Tufted Puffin *Lunda cirrhata* on the vegetation cover is the most considerable in compare to other seabirds. The vegetation cover in Tufted Puffin nest sites on the Commander and Tauysk Bay's islands is described in detail. Changes in vegetation cover depend on nesting density and colony age. The digging activity of Tufted Puffins is the most intensive in flat and slightly declined sites with soft ground, peaty as usual, where burrow density is the highest. In large colonies, in sites of the most aggressive excretion, digging and trampling down activity, grasses grow forming dense tussocks and plant coverage is less than 30–40 %. In sites with medium nesting density grasses grow as slightly formed «gramineous tussock» and coverage is 50–70 %. In such places the bluegrass *Poa tatevakiana* dominates on the Commander Islands, reedgrass *Calamagrostis langsdorffii* dominates on Tauysk Bay's islands, and one more but the less abundant species wild rye *Leymus mollis* occurs everywhere. The origin vegetation cover is well preserved in ecotops where nesting density of Tufted Puffin is less and bird pressing is insignificant, but several ornitophylous plant species are locally added. These are grasses and some accompanied plants, and composition of them is specific for each island. In general, the vital activity of Tufted Puffin promotes the pauperization of floristic diversity, at the same time the phytomass of dominating species is usually increased.

ВВЕДЕНИЕ

На формирование растительного покрова на островах влияет множество факторов – от географического положения, размеров островов и разнообразия ландшафтов на них, до численности и видового состава гнездящихся птиц. В местах массового гнездования морских птиц орнитогенное воздействие становится наиболее важным средообразующим фактором. Наиболее сильно это влияние проявляется на малых островах, где плотность гнездования птиц наиболее высокая.

Исследования, посвященные влиянию колониальных птиц на растительные сообщества Арктики и Субарктики, немногочисленны. В России они проводились на островах Кольской Субарктики (Белое и Баренцево моря) И. П. Бреслиной (1979, 1981, 1987) и некоторыми другими исследователями (Татаринкова, 1967, 1975; Парфеньева, 1969; Парфеньева, Бреслина, 1969; Георгиевский, 1988). Растительности о. Булдырь Алеутской гряды, формирующейся при участии большой колонии морских птиц, посвящена статья В. Бёрда (Byrd, 1984). В последние годы появились работы, характеризующие орнитогенные геосистемы о. Старичков на восточном побережье Камчатки (Иванов, 2003, в печати). Нами ранее были охарактеризованы флора и растительность в колониях морских птиц Командорских о-вов (Мочалова и др., 2000; Мочалова, 2001а,б). В северной части Охотского моря изменение растительности под влиянием морских птиц изучалось на о. Шеликан

(Зеленская, Частухина, 1990; Частухина, 1995; Зеленская, 1999; Хорева, 2003; Zelenskaya, Khoreva, 2003) и начато на о-вах Талан (Мочалова, Хорева, 2005) и Умара, а также на Ямских о-вах (Хорева, 2001).

Работая в Северной Пацифике на колониях с разным составом видов морских птиц и соотношением их численности, особенное внимание мы уделяли тому, насколько весомый вклад во влияние на флору и преобразование растительного покрова оказывает жизнедеятельность каждого вида птиц. Как показали наши исследования, наиболее значительное воздействие оказывают крупные чайки рода *Larus* и топорики *Lunda cirrhata*. На Ямских о-вах было отмечено (Хорева, 2001, 2003), что почти каждый из мощно разросшихся на скалах экземпляров родиолы розовой *Rhodiola rosea* служит основанием для гнезда глупыша *Fulmarus glacialis*. Однако изменение растений может быть следствием общего воздействия (через экскреторную деятельность) многомиллионной массы нескольких видов птиц, что требует дополнительных наблюдений.

Выбор именно топорика как модельного вида для анализа орнитогенной трансформации растительного покрова островов, находящихся в Охотском и Беринговом морях, объясняется тем, что можно рассмотреть как характерные именно для этого вида, так и географические особенности процесса взаимодействия птиц и растений. При использовании в качестве модели крупных чаек лишним фактором, усложняющим анализ, будет являться то, что в пределах

региона гнездятся разные виды крупных чаек – возможно, какие-то видовые особенности приводят к различному воздействию их на растительный покров.

Для сравнения нами были выбраны Командоры – океанические острова, расположенные в северной части Тихого океана между 55°25' и 54°31' с. ш., 165°04' и 168°00' в. д., и острова Тауйской губы на севере Охотского моря – шельфовые острова между 59°08' и 59°36' с. ш., 148°57' и 151°50' в. д. Несмотря на разницу в широтном положении, условия обитания морских птиц на этих островах сходны, так как географически более южные Командоры по природно-климатическим условиям из-за суровости погоды (океанический климат, постоянные ветры и т. п.) весьма сходны с охотоморскими. Растительность супралиторали разных частей Северной Пацифики имеет много общих черт. Сходство условий произрастания и легкость расселения вдоль морских побережий обуславливают сходство видового состава растительных сообществ на приморских лугах и склонах. В таких местонахождениях на Командорах и в Северной Охотии произрастает не более 80–100 видов сосудистых растений, и лишь пятая часть из них распространена только на одной из упомянутых территорий.

Численность и распределение птиц достаточно хорошо изучены как на Командорах (Артюхин, 1999; Зеленская, 2001), так и в Тауйской губе (Кондратьев и др., 1992; Голубова, Плещенко, 1997; Zelenskaya, Khoreva, 2003). Флора и растительность островов охарактеризованы в ряде публикаций, обзор которых приводится в последних сводках по флоре Командор (Мочалова, Якубов, 2004) и по флоре островов Северной Охотии (Хорева, 2003).

Для колоний топориков характерно активное раскапывание почвы при строительстве гнездовых нор, что не свойственно другим видам птиц, гнездящимся на изученных островах. В Атлантике эту нишу занимает тупик *Fratercula arctica*, в более южных широтах Пацифики (на Южных Курилах и в Японии) – тупик-носорог *Cerorhinca monocerata*. Топорик может гнездиться не только в норах, но и под камнями, в крупнообломочных осыпях (что довольно часто происходит, например, на о. Талан). Однако в тех же местообитаниях гнездится огромная масса других чистиковых птиц, поэтому невозможно выделить влияние каждого из видов.

Данная статья посвящена характеристике типичных местообитаний топориков на некоторых островах Северной Пацифики и анализу орнитогенных изменений растительного покрова в результате их жизнедеятельности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ботаническое обследование колоний морских птиц на Командорах проводилось в 1999 и 2000 гг. на о-вах Беринга и Топорков, в 2004 г. на о. Медном. Острова в северной части Охотского моря посещались нами неоднократно с начала 1990-х гг., однако только в 2000–2005 гг. целенаправленно исследовал-

ся растительный покров на птичьих базарах. Летом 2005 г. специальное внимание было уделено островам Тауйской губы (Талан, Умара, Шеликан). На обследованных островах были составлены флористические списки и описана растительность на основных колониях морских птиц и на незанятых птицами участках. Проведено GPS-картирование наиболее орнитогенно-трансформированных участков для наблюдений за состоянием растительного покрова и динамикой изменения границ растительных сообществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

ОСОБЕННОСТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ТОПОРИКОВ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Роющая деятельность. Для гнездования топорики обычно роют норы, ежегодно их подновляя, и уже один этот фактор сильно сказывается на состоянии и составе окружающей растительности. Хотя их воздействие достаточно локально и проявляется на небольших участках, эти проявления довольно резко выделяются. Норы топорики роют обычно в торфе и слежавшемся слое многолетнего опада травянистой растительности. При строительстве нор в мелкощебнистых почвах на склонах, топорики обходят крупные камни. Даже гнездясь в крупнообломочных осыпях, они стараются как-то раскопать почву под валунами (судя по перепачканным землей клювам и головам). На о. Топорков они роют норы и в крупном песке на задернованных участках пляжа.

Самый крайний случай максимального воздействия их на почву – образование подземных городков из многочисленных «многоэтажных» нор, что наиболее характерно для колонии на о. Топорков. Многолетние усилия многих поколений топориков по весенней реконструкции нор приводят к истончению свода нор и особенно в гнездовой камере. Так, на о. Топорков слой почвы над «многоэтажными» норами не выдерживает веса взрослого человека. Многослойные «подземные городки» обычно занимают выположенные участки островов или вершины кекуров и их площадь достаточно велика. Наиболее характерными элементами микрорельефа на плотных колониях топориков являются, как известно (Харитонов, 1990), тропинки, ведущие к «взлетным площадкам» по краям обрывов. Далее мы приводим подробное описание «взлетных площадок», «магистральных троп» и небольших площадок непосредственно у входа в норы.

«Взлетные площадки», «магистральные тропы». Так как топорик не может взлететь с ровной поверхности (т. е. от входа в собственную нору), он вынужден пользоваться «взлетными площадками» – плоскими полками на краях обрывов, с которых он бросается вниз. К «взлетным площадкам» ведут тропы от каждой норы, по ходу движения индивидуальные тропинки сливаются в «магистральные тропы», и чем ближе к площадке, тем тропа становится более «натоптанной», широкой и лишенной растительности. Наиболее видоизмененным участком является

«взлетная площадка»: многолетние наслоения помета и постоянное интенсивное вытаптывание делают почву в этом месте настолько плотной, что она напоминает хорошее грунтовое покрытие шоссе.

Даже если норы топориков вырыты в крутых склонах (как, например, на о-вах Умара, Талан), от верхних по склону нор вниз часто ведет хорошо выраженный троп. «Взлетной площадкой» на подобных участках колонии чаще всего служат крупные камни с плоской вершиной, около которых тропы и заканчиваются. Только если норы вырыты на границе травянистых склонов, обрывающихся почти вертикальными обрывами (например, на о. Шеликан), или на очень крутых склонах (обычно на юге о. Беринга), или при гнездовании в крупнообломочных осыпях (часто на о. Талан), топорки взлетают с обрыва или камня непосредственно от собственной норы.

Площадка у входа в нору резко выделяется отсутствием растительности. Однако здесь нет многолетнего наслоения все выжигающего помета. Отсутствие растительности обусловлено присыпанием и утаптыванием грунта, извлеченного из норы. Причем специального «утаптывания» не производится. При возвращении, как правило, топорик приземляется почти у входа в нору и тут же в ней скрывается. При выходе из норы, он, как правило, мало «топчется» у входа, чаще, постояв, переходит на ближайший камень или уходит по тропе к «взлетной площадке», которая также служит топорикам «клубом».

Норы топориков обычно представляют собой горизонтальный, либо сначала ведущий немного вверх по склону, неразветвленный (как правило) ход, относительно короткий (до 1,5 м) и оканчивающийся гнездовой камерой, либо длинный (более 1,5 м, но его дальняя часть птицей в период инкубации не используется). Яйцо откладывается чаще всего за какой-либо естественной преградой в норе (камень, грунтовая кочка, крутой поворот), значительно реже – просто в «коридоре» или в конце норы. По промерам, сделанным нами в 1986 г. на о. Шеликан, длина хода до яйца составляет от 30 до 160, в среднем $82,5 \pm 36,5$ см ($n = 21$). Высота входного отверстия – 8–16, в среднем $13,1 \pm 2,4$ см ($n = 9$). Примерно такие же размеры характерны для гнезд и в других частях ареала топорика (Харитонов, 1990). Выстилка гнезда состояла в 17 из 20 случаев из сухих стеблей прошлогоднего вейника, собранного весной до начала его вегетации. В трех случаях в соломе были небольшие включения либо листьев березы, либо маховых перьев чаек, либо соломенной трухи. Вероятнее всего, все они являются случайными добавками. Толщина выстилки – 1–4, в среднем $2,6 \pm 0,9$ см ($n = 12$).

Различия в воздействии на растительный покров моновидовых и смешанных колоний. Как правило, в моновидовых поселениях топориков плотность гнездования значительно выше, в растительном покрове доминируют злаки. Нередко злаки (вейник, мятлики, колосняк) формируют невысокие кочки или представлены участками плотной дернины, рассеянной тропами. Только в колониях с очень плотным распо-

ложением «многоэтажных» нор (на о. Топорков) формируется «злаковый кочкарник».

По краям таких моновидовых поселений при совместном гнездовании с крупными чайками (большинство известных колоний), растительный покров резко изменяется – появляются пятна более высоких, пышных растений и проплешины, почти лишенные растительности. Формируется «злаковый кочкарник», по-видимому, в первую очередь под влиянием чаек. При этом падает плотность гнездования топориков. Как правило, крупные чайки вытесняют в конце концов топориков. Различия в растительном покрове объясняются спецификой воздействия на него топориков и чаек. Хотя те и другие уничтожают растения и привносят в почву биогены (экскременты, гнездовой материал, трупы птенцов, остатки корма и т. п.), делают они это по-разному.

Крупные чайки почти все свободное время находятся на гнездовом участке и здесь вытаптывают, обкусывают и выщипывают растительность. Топорики же роют норы в почве, почти не повреждая сами растения (исключение – «взлетные площадки» и тропы, к ним ведущие) и почти не топчутся около нор. Однако на о. Талан существует небольшой участок, где около десятка нор топориков расположены среди редких низкорослых кустов ольховника, и где ветки ольховника обломаны в местах подлета топориков.

Чайки все биогенные добавки оставляют на поверхности гнездового участка. Топорики же оставляют все в норах, вне непосредственного контакта с растениями.

Таким образом, крупные чайки воздействуют на растительный покров наиболее интенсивным образом, как в моновидовых (о. Шеликан), так и в смешанных с топориками колониях. Другие виды птиц в смешанных с топориками поселениях не оказывают заметного влияния на растительный покров. Так, на о. Топорков не обнаруживается отличий в растительном покрове участков колонии с топориками, гнездящимися совместно с качурками (*Oceanodroma furcata*, *O. leucorhoa*), и только с топориками. То же можно сказать и про крупнообломочные осыпи на о. Талан: нет различия в видоизмененной растительности ниже осыпей (мощно развитый вейниковый «шлейф») в разных, по процентному соотношению видов колониях чистиковых (топорики, ипатки *Fratercula corniculata*, большие конюги *Aethia cristatella*), гнездящихся в каждой осыпи.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КОЛОНИЙ ТОПОРИКОВ

Колонии топориков Берингова моря и тихоокеанского побережья Камчатки

О. Топорков ($55^{\circ}15'$ с. ш., $165^{\circ}55'$ в. д.). Самая крупная колония топориков на Командорах. На этом плоском островке площадью около $0,4 \text{ км}^2$ и высотой около 10 м над ур. м. гнездятся около 45 тыс. пар морских птиц. Из них более 40 тыс. пар топориков и около 2 тыс. пар серокрылых чаек *Larus glaucescens*.

Однако в течение XX в. численность топориков на острове изменялась в весьма широких пределах: от 10–15 тыс. до 100 тыс. пар (Артюхин, 1989, 1999).

Одной из особенностей колонии топориков на острове можно назвать существование многоярусных нор и очень высокую плотность гнездования. Распределение нор: на плато – максимально плотное, на задернованном пляже в песке и под крупноглыбовыми осыпями – нор немного, на обрывах – нор нет.

Важным фактором, определяющим облик растительного покрова на острове, на наш взгляд, является совместное поселение чаек и топориков. На плато развит однообразный, орнитогенно-трансформированный растительный покров – злаковые (мятликовые) «кочкарники» с участием борщевика. Доминируют мятлик Татеваки *Poa tatewakiana* и борщевик *Heracleum lanatum*, на относительно менее заселенных птицами участках кроме этих видов обычны *Leymus mollis*, *Angelica gmelinii* и *Carex cryptocarpa*. На наиболее заселенных топориками участках проективное покрытие растительности не превышает 30 %. Преобладает «мятливый кочкарник», сформированный неправильно расположенными крупными кочками мятлика Татеваки высотой около 0,5 м. Основания кочек сформированы из плотной, полуразложившейся (но еще не достигшей сухоторфянистой стадии) ветоши злака, особенно сильно уплотненной в центральной части кочек. Между кочками, расположенными на расстоянии 0,5–1 м, – утрамбованная земля или отдельные экземпляры низкорослых зонтичных (*Heracleum lanatum*, *Angelica gmelinii*), а также *Poa annua*, *Cardamine umbellata*. Участки около входов в норы, «взлетные площадки» топориков на краях обрывов и их тропы вообще лишены растительности – это голый утрамбованный, пропитанный экскрементами грунт. Ближе к бровке склонов отмечены своеобразные тропы–«туннели», ограниченные коридором из более низких и плотных, чем на других участках, кочек мятлика и колосняка. На формирование столь своеобразного растительного покрова о. Топорков и, в частности, злакового кочкарника, видимо, повлияло суммарное влияние топориков и чаек при высокой плотности гнездования в течение нескольких столетий.

О. Беринга. Наиболее крупные поселения топориков существуют на вершинах плоских кекуров на юго-западе острова и на м. Островном (54°57' с. ш., 166°15' в. д.). Самая крупная колония расположена на отдельно стоящем кекуре на м. Островном – 2050 пар (Зеленская, 2001). Растительный покров беден и во многом сходен с таковым на вершинном плато о. Топорков. На этом кекуре преобладает мощный злаковый травостой из мятлика *Poa tatewakiana* и колосняка *Leymus mollis* с куртинами *Heracleum lanatum* и *Angelica gmelinii*. Около 30 % площади приходится на голый грунт и участки с отдельными растениями, покрытие которыми не превышает 5 %. Для мятлика и колосняка характерен «кочкарный рост», как на о. Топорков, особенно по бровке склонов. На плато основной части м. Островного, соединенного галечной косой с побережьем, в настоящее время практически не заселенной топориками, также

наблюдается крупнокочкарный микрорельеф, образованный мятликом, колосняком и вейником. В составе этого «злакового кочкарника», визуальное очень похожего на кочкарник на кекуре, произрастает еще около двух десятков других видов растений. Однако участки голого грунта на не заселенной топориками вершине отсутствуют. Отметим, что, по мнению Н. Н. Скоковой (1962), орнитогенно-трансформированная растительность на месте заброшенных колоний тупиков на Айновых о-вах остается десятки лет и только позднее начинается очень медленное восстановление шикшиевой тундры (с *Empetrum nigrum*).

О. Медный. Здесь колонии топориков существуют только на кекурах и редких задернованных «балконах» на обрывистых прибрежных скалах. Наиболее крупная колония располагается на кекурах у мысов Черного – более 600 пар, Саклов и Матвея – более 250 пар на каждом (Зеленская, 2004). Плотность гнездования птиц здесь очень высокая. По нашим наблюдениям 2004 г., ранней весной до начала гнездового периода расстояние между птицами, сидящими около нор, не превышало 10 см. Детально колонии топориков на отдельно стоящих кекурах не описывались из-за труднодоступности, а их рекогносцировочное обследование показало доминирующую роль злаков (*Leymus mollis*, *Poa turnerii*, *P. tatewakiana*) и участие зонтичных (*Angelica gmelinii*, *Heracleum lanatum*) на плоских или слабонаклонных участках кекуров. В колониях на м. Черном общее проективное покрытие растительности 70–80 %, а вытоптаный голый грунт сконцентрирован на верхней кромке обрывов.

О. Старичков (52°47' с. ш., 155°38' в. д.). Описание орнитогенных геосистем (почвенно-ландшафтных комплексов) о. Старичков, расположенного на выходе из Авачинской губы, опубликовано А. Н. Ивановым (2003, 2006). На острове площадью 0,4 км² (максимальная высота – 147 м) гнездятся около 26 тыс. пар птиц, преобладают старик *Synthliboramphus antiquus* и топорик; численность топориков составляет 16 тыс. пар. Возраст птичьего базара насчитывает как минимум несколько веков.

Один из наиболее заметных видов воздействия топориков на литогенную основу – многоярусные «подземные города», образовавшиеся в результате их роющей деятельности. На о. Старичков они наиболее представлены на тихоокеанском склоне. 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 длительным пребыванием топориков на участке колонии вне нор. На о. Старичков в орнитогенных растительных сообществах отмечено обеднение видового состава, к видам-орнитофилам отнесены *Calamagrostis langsdorffii*, *Artemisia opulenta*, *Heracleum lanatum*, *Aconitum maximum*, *Carex gmelinii* (Иванов, 2003, 2006).

Нами колонии птиц и растительный покров о. Старичков не обследовались. Следует отметить, что в списке видов отсутствует мятлик Татеваки, и

доминирующий злак – вейник Лангсдорфа, что сближает колонию топориков о. Старичков с колониями в северной части Охотского моря. Вероятно, это объясняется происхождением островов (шельфовые, а не океанические, как Командоры).

Колонии топориков на островах Северного Охотоморья

Колонии топориков на материковом побережье в северной части Охотского моря весьма немногочисленны, что объясняется, вероятно, прессом наземных хищников. Две самые крупные колонии расположены на кекурах на южном побережье п-ова Кони, численность топориков составляет 2 тыс. и 600 пар (Голубова, Плещенко, 1997), что значительно меньше, чем на островах.

О. Талан (59°18' с. ш., 149°05' в. д.). Максимальная высота острова – 221 м, площадь – 1,6 км². Здесь находится крупнейшая в Тауйской губе колония морских птиц – более 1 млн. особей, из них около 70 тыс. пар топориков (Кондратьев и др., 1992).

По данным С. П. Харитоновой (1990), на о. Талан среднее расстояние между норами – 83 см (n = 342), минимальное – 15 см; максимальная плотность гнездования – 182 норы на 200 м², т. е. 0,91 нор/м². Распределение нор по площади колонии при максимальных плотностях достоверно равномерное.

Основные места гнездования топориков на этом острове можно подразделить на 2 группы: поселения с преобладанием топориков на относительно пологих, обычно задернованных вейником участках склонов (плотность около 20 пар на 10 м²) и смешанные поселения ипаток, больших конюг и топориков на крутых крупнокаменистых склонах (плотность топориков около 0,3 пары на 10 м²).

Поселения первого типа обычно расположены на задернованных участках склонов, в верхней части мелких распадков. Для них характерны вейниковые заросли с проективным покрытием 50–90 %, в составе которых отмечены *Leymus mollis*, *Angelica gmelinii*, *Dryopteris expansa*, *Veratrum oxysepalum*, *Rubus arcticus*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis arctica* и редко *Potentilla fragiformis*. Вейник представлен двумя основными экобиоморфами: растения с «кочкарным ростом» и с нормальным побегообразованием, что определяет выраженный бугристо-кочкарный микрорельеф на поселениях топориков. Вытоптанные участки занимают 10–20 % площади в основном рядом с норами. Разнообразные по форме «кочки» вейника преобладают именно рядом с вытоптанностями пятнами. В западинах и в особенности по конусам выноса под такими склонами развиты мощные сплошные заросли вейника высотой около 1 м. Кроме того, по периферии колоний топориков обычны несомкнутые разнотравно-вейниковые луга с проективным покрытием 50–60 % (Мочалова, Хорева, 2005).

Крупнокаменистые осыпи представлены на о. Талан участками склонов крутизной до 60° с закрепленными крупными валунами, расположенными в среднем на расстоянии 0,5–1 м, которые чередуются

с более мелкими плотно лежащими камнями. В щелях между камнями гнездятся ипатки, большие конюги и топорики. Проективное покрытие сосудистыми растениями минимально – на открытых участках между камнями преобладает голый грунт с отдельными экземплярами *Trientalis arctica* и *Moehringia lateriflora*. Местами между редко расположенными крупными камнями (на расстоянии более 1,5 м) развиты группы «кочек» вейника, с основанием, сложенным очень плотной, но слабо разложившейся ветошью злака. Среди кочек, расстояние между которыми от 0,3 до 0,8 м, произрастают отдельные растения *Trientalis arctica*, *Dryopteris expansa*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др.

В нижней части северного склона на о. Талан развиты моноклимачные вейниковые луга (покрытие *Calamagrostis langsdorffii* достигает 100 %, высота растений до 1,6 м). Эти луга строго приурочены к участкам склонов, располагающимся ниже крупнокаменистых осыпей, где гнездятся чистиковые птицы, и отмечают путь поверхностных и грунтовых вод, обогащенных органикой. Крупнокаменистые осыпи чередуются с моновидовыми и смешанными зарослями папоротника *Dryopteris expansa* и морошки *Rubus chamaemorus*, которые образуют резкую границу с расположенными ниже зарослями вейника (Хорева, 2003). Эта граница сообществ на переходе склона в приморскую террасу напоминает синусоидальную кривую.

Таким образом, растительный покров типичных колоний топориков на о. Талан образован вейником с незначительным участием других видов, из которых наиболее обычны седмичник и щитовник. Вейник в большинстве случаев имеет плотнoderновинное или кочкарное строение. Для всех колоний топориков на о. Талан характерно обилие зеленых одноклеточных водорослей *Desmococcus vulgaris* (плеврококковые), покрывающих сплошной пленкой пропитанную экскрементами почву у входа в норы и на тропах. Также на склонах и на вершинном плато нередки участки с несколькими близко расположенными норами. Изменения в растительном покрове здесь незначительны и наблюдаются только непосредственно у входов в норы.

Характеризуя средообразующую роль топориков, нельзя не отметить предположение С. В. Плещенко (1992), что сухоторфяные субарктические почвы колоний морских птиц образовались в результате длительного процесса почвообразования под вейниковыми травянистыми сообществами. Высокая продуктивность вейниковых сообществ и интенсивное накопление своеобразного сухого торфа обусловлено постоянным поступлением в почву большого количества экскрементов птиц.

О. Умара (58°20' с. ш., 152°60' в. д.). Это крупнейшая колония морских птиц в зал. Одыя Тауйской губы. Наибольшая высота острова – 93 м, его площадь – около 0,2 км². На острове гнездится более 14 тыс. пар морских птиц, из них более 3,5 тыс. пар топориков.

На острове поселения топориков располагаются как на пологих, так и на крутых участках склонов,

обычно заканчивающихся приморскими скалами или обрывистыми осыпями. Плотность поселения топориков значительно варьирует на разных склонах. Пятна с различной плотностью нор расположены мозаично, перемежаясь с почти незаселенными и совсем незаселенными участками склонов с неизменной растительностью, поэтому орнитогенно-трансформированный растительный покров выявлен только на нескольких участках в центральных частях наиболее плотных скоплений.

Некоторые (небольшие по площади) участки склона выглядят «седыми» от экскрементов, плотность гнездования здесь наиболее высока: расстояние между норами – около 0,3 м. На крутых склонах (уклон почти 70°) с вейниково-полынными (с *Artemisia leucophylla*) группировками расстояние между норами – 0,5–1 м, а на более пологом участке с доминированием вейника в середине западного макросклона расстояние между норами – 1–2 м. Явной зависимости между плотностью нор и участием вейника не выявлено. Вейник с единичными плотными дернинами колосняка обычно покрывает от 30 до 60 % площади и формирует неплотные «кочки-куртины». Основания кочек высотой 0,2–0,3 м образованы слаборазложившейся ветошью вейника (или колосняка), такой, что в основании кочки возможно различить фрагменты слагающего его растения (листья, стебли). Для сравнения повторим, что на о. Топорков мятлик и колосняк формируют настоящие кочки с разложившимся сухоторфянистым основанием. Пятнами на колонии встречаются мономинантные сомкнутые заросли вейника, не образующего кочек.

У колоний топориков на о. Умара имеется своеобразная, достаточно четкая граница – они оконтурены мономинантными зарослями вейника или вейника и иван-чая *Chamaenerion angustifolium* высотой более 1 м и сомкнутостью 80–100 %, где топорики не гнездятся. Вейник отделяет колонии от окружающей растительности – разнотравно-вейниковых или разнотравных лугов на склонах острова.

Наиболее распространены по острову мелкие дисперсные поселения топориков с вейниковым или вейниково-полынным растительным покровом, где вдоль троп и «взлетных площадок» расстояние между норами небольшое – 1,5–2 м, а на остальной части поселения – 3–5 м.

На крутых участках склонов (сухоторфянистых осыпях) норы в местах наибольшей плотности располагаются на расстоянии около 1–2 м. Здесь доминирует колосняк *Leymus mollis*, проективное покрытие которого около 40–50 %, обычны *Artemisia leucophylla*, *Angelica gmelinii*, *Calamagrostis langdorffii*.

Таким образом, на поселениях топориков о. Умара преобладают злаки (колосняк и/или вейник) и полынь белolistная. Так же, как и на Талане, вейник нередко образует неплотные кочки, а сплошные (не кочкарные) вейниковые заросли окружают колонии, отмечая зоны сноса обогащенных органикой вод.

О. Шеликан (59°35' с. ш., 149°09' в. д.) расположен в Амахтонском заливе Тауйской губы Охотского моря. Остров высотой 71,2 м, площадью около

0,08 км². В 1980–1990-х гг. вершина острова была покрыта смешанным лесом (*Betula lanata*, *Larix cajanderii*) с густым подлеском из кустарников (*Pinus pumila*, *Betula middendorffii*, *Sorbus sambucifolia*), склоны были задернованы вейником, а в нижней части – колосняком. В настоящее время на острове гнездится более 10 тыс. пар морских птиц, преобладает тихоокеанская чайка, численность которой за последние 20 лет увеличилась в 3 раза. Это привело к необычной по своей стремительности обвальнo-деградирующей сукцессии растительности, частичной гибели деревьев и кустарников, бурному развитию процессов почвенной эрозии на склонах.

Даже в конце 1980-х гг., когда топорики гнездились не только по краям обрывов в зарослях вейника, но и на северном склоне, ныне полностью заселенном тихоокеанскими чайками, их численность на острове была невелика – порядка 100 пар (Зеленская, 1991). Сейчас их не более нескольких десятков пар, поскольку под воздействием чаек деградирует не только растительный, но и почвенный покров, т. е. сокращается площадь подходящих для топориков биотопов. Отмечена и прямая агрессия со стороны чаек, вытесняющих топориков с гнездовой территории.

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние топориков (на европейском Севере – тупиков) на ландшафт и растительный покров в местах их массового гнездования наиболее ярко проявляется в образовании в результате их роющей деятельности системы нор, иногда многоярусных. С норами неразрывно связано формирование пятен голого грунта у входа в норы, сильно утрамбованного и пропитанного экскрементами. На этот аспект указывают многие исследователи (Скокова, 1962, Бреслина, 1987, Иванов, 2003). Рытье и ежегодное обновление нор отражается на механических и химических свойствах почвы: изменяется влажность и мерзлотный режим, меняется режим аэрации, улучшается дренаж. Почвы обогащаются органическими веществами за счет обилия экскрементов, содержание азота и фосфора в почвах становится аномально высоким (Иванов, 2003). Исследование местообитаний топориков в Северной Пацифике показало, что роющая деятельность этих птиц наиболее интенсивно проявляется на плоских или слабонаклонных участках с мягкими грунтами, обычно торфянистыми, где плотность гнездования наиболее высокая – например на о. Топорков и на юго-восточной оконечности о. Талан.

Растительность в колониях тупиков и топориков в разных регионах также приобретает сходный облик. На беломорских островах Кольской Субарктики И. П. Бреслиной (1981, 1987) были описаны колонии тупиков с многоярусными норами, пятнами вытоптанного и пропитанного экскрементами грунта. На средненарушенных участках колоний тупиков растительный покров представлял собой чередование пятен вытоптанного грунта с зарослями *Tripleurospermum hookeri* и/или *Cochlearia officinalis*, менее обильны *Rumex tenuifolius*, *R. acetosa*, *Festuca*

rubra. Обычным видом в колониях тупиков является морошка и, на слабо нарушенных участках, – шикша. На Айновых о-вах в Баренцевом море на колониях с активно расчищаемыми норами обильна ромашка *Tripleurospermum hookeri* – сорняк, быстро заселяющий свеженарушенные почвы. На участках с частично брошенными норами появляются еще *Rumex acetosa* и *Melandrium rubra*. На заброшенных колониях через несколько лет формируется морошково-папоротниковая или морошково-шикшиевая растительность, а завершающей стадией восстановления заброшенных десятки лет назад колоний являются шикшиевая тундра (Скокова, 1962). По наблюдениям Н. Н. Скоковой, растительные ассоциации на месте заброшенных колоний тупиков служат индикатором их возраста, а в жилых колониях – показателем их заселенности.

Сравнивая эти сведения с нашими данными, можно сделать вывод о том, что воздействие топориков на растительный покров в Северной Пацифике выражено в более сильной степени, чем в Кольской Субарктике. Так, олиготрофных видов растений (шикши, морошки) нет на участках, заселенных птицами, что говорит о давности трансформации растительного покрова. Заносные сорные виды не произрастают в колониях топориков, но довольно типичны для колоний чаек, т. е. встречаются иногда в смешанных поселениях.

Заброшенная колония известна только одна – на м. Островном на о. Беринга, где растительный покров лишь незначительно отличается от жилой колонии, расположенной на ближайшем кекуре: больше процент проективного покрытия, больше видов-ассектаторов при сохранении доминирующих злаков и кочкарного микрорельефа. Резкое сокращение численности колонии топориков связано с поселением здесь песцов, по-видимому, в последнее столетие.

По материалам М. В. Ушаковой (2005), на колониях Южных Курил растительный покров может служить индикатором плотности гнездования тупика-носорога. Наиболее благоприятные для гнездования участки – мятликовые и разнотравно-полынные, с проективным покрытием 50 % и менее. Колосняковые кочкарники и борщевиково-бодяковые сообщества, несмотря на высокую плотность норных отверстий, слабо заселены тупиками-носорогами – только 7 % жилых нор. Интересно, что топорики в местах совместного обитания с тупиком-носорогом на Южных Курилах селятся на более крутых участках склонов с уклоном более 70° (Ушакова, 2005). В этой связи не вполне понятно происхождение «колосняковых кочкарников» на Курилах – возможно, первоначально эти участки были заселены топориками или чайками.

Можно проследить изменения в растительном покрове в зависимости от плотности гнездования топориков и возраста колоний на островах Северной Пацифики.

Орнитогенное воздействие на растительность и ландшафт наблюдается только в колониальных поселениях, существующих относительно долго. На не-

давно образовавшихся участках колоний топориков растительность слабо отличается от окружающей.

На слабо заселенных колониях (расстояние между норами – более 3 м), обычно на периферии, или же на молодых поселениях на неизрытых участках сохраняется изначальный растительный покров. Однако локально появляются злаки (вейник, колосняк или мятлик), а также другие орнитофильные растения, которые на каждом из исследованных островов различны (*Artemisia leucophylla* – о. Умара, *Potentilla fragiformis* – о. Талан, *Heracleum lanatum* – о. Беринга). У произрастающих на колонии растений обычно увеличивается количество угнетенных и поврежденных экземпляров, хотя у некоторых из них, наоборот, наблюдается усиленный рост.

Участки со средней плотностью гнездования топориков (норы на расстоянии 0,5–3 м друг от друга) обычно покрыты злаковой или разнотравно-злаковой растительностью. На наш взгляд, эта стадия наиболее распространена на колониях топориков исследованных островов.

На таких колониях вытопанные участки занимают 20–50 %, это площадки у нор и тропинки к «взлетным площадкам». Злаки (вейник, колосняк) более крупные и мощные, чем на соседних участках, для них характерно как нормальное побегообразование, так и формирование кочек, плотных дернин. Виды разнотравья можно разделить на 2 группы: орнитофильные – более обильные на колониях, в сравнении с их обилием в окружающем растительном покрове (зонтичные, полынь), и толерантные – растения, способные расти в условиях механических нагрузок и повышенного содержания азота и фосфора. Среди них встречаются как нормально развитые, так и угнетенные растения (с неправильным ветвлением, пожелтевшими листьями) – седмичник, щитовник, дерен, морошка и др.

На последней стадии трансформации растительности в местах, где гнездится особенно много топориков и где норы удалены друг от друга менее чем на 0,5–1 м, первостепенное значение приобретает вытаптывание. Сильное механическое воздействие птиц на почву в сочетании с внесением большого количества помета приводит к уничтожению растительности, проективное покрытие которой обычно не превышает 30–40 %. На территории колоний преобладают участки утрамбованного грунта, мозаично чередующиеся со «злаковым кочкарником». Злаки, доминирующие на колониях в Субарктике, изменяют свой габитус, у них формируется своеобразная экоморфа – «злаковая кочка», которая в зависимости от нагрузки и возраста может быть очень плотной и высокой либо неплотной (промежуточной между плотной дерновиной и кочкой). Наиболее характерен такой растительный покров для о. Топорков и плоскостных колоний на о. Беринга, а на исследованных нами островах в Северной Охотии этой последней стадии орнитогенной деградации на колониях топориков нами пока не обнаружено.

Большая часть растений, встречающихся в орнитогенных местообитаниях, отличается от видов окружающих сообществ своими размерами, жизнен-

ной формой и состоянием. Состояние растений сильно варьирует в зависимости от близости к птичьим тропам и норам. Так, на о. Талан средняя высота наземной части вейника в топориковых колониях на юго-восточной оконечности – 0,7–0,8 м при плотнодерновинной форме роста (высота ветоши, формирующей основание дерновины, – 0,2–0,4 м, а высота вегетирующей части – 0,3–0,5 м). Высота вейника в сплошных одновидовых зарослях по ложбинам стока обогащенных органикой вод – 1,1–1,6 м, а в составе разнотравного луга на не заселенном птицами склоне – около 1 м. У растений со средне- и сильнонарушенных участков наблюдается обилие сухой неразложившейся ветоши, за счет которой у вейника и других злаков образуются «кочки». Под травянистым ярусом на топориковых колониях практически отсутствует опад, что, видимо, связано с постоянным смывом и с сильными ветрами.

На охотоморских колониях топориков сроки прохождения фенологических фаз растений отличаются большим разбросом по сравнению с соседними участками склонов. Норы остаются долго забитыми снегом и льдом, и, как следствие, на норах (видимо, над забитыми снегом ходами) вейник и другие виды начинают вегетировать позже. Однако рядом с пятнами голой земли, в особенности на бровках склонов и рядом с тропами, вегетация начинается раньше.

В целом, жизнедеятельность топориков способствует обеднению видового состава растительных сообществ в колониях, что характерно для всех изученных островов. Эта тенденция противоположна отмеченному большинством исследователей обогащению видового состава растений в зоогенных ассоциациях – на лемминговых колониях (Тихомиров, 1959; Кирющенко, 1978) и песчовых норах (Данилов, 1958; Тихомиров, 1959; Скробов, Широковская, 1967) в тундрах Арктики и Субарктики. По-видимому, воздействие млекопитающих на растительный покров менее значительно и по силе проявления соответствует лишь слабо заселенным участкам колоний топориков.

Важно отметить, что воздействие топориков на ландшафты и растительный покров в большинстве случаев хорошо заметно, и поэтому в разной степени отмечалось специалистами. Однако растительный покров также влияет на гнездование птиц. Возможно, именно густые заросли вейника на о-вах Талан и Умара препятствуют заселению топориками многих подходящих для гнездования участков склонов. Высокий и сомкнутый травянистый покров препятствует как взлету птиц, так и выкапыванию нор. Также на о. Талан в нескольких местах, где норы топориков располагались рядом с невысокими кустами ольховника, ветки были обломаны именно над тропами, с которых птицы взлетали. Рядом с несколькими жилыми норами расположено около десяти брошенных нор. Именно эта сторона взаимодействия колониальных птиц и растений практически не исследована и нуждается в целенаправленном изучении. Необходимо учитывать, что выбор птицами мест для гнездования суммируется с достаточно быстрой трансформацией первоначального растительного покрова

и формированием местообитаний с совсем новыми свойствами, что обычно способствует расширению экологической ниши.

Изучение растительного покрова на колониях топориков позволило выявить некоторые специфические особенности, характерные для них в различных районах севера Дальнего Востока. В крупных колониях, в местах наиболее интенсивной экскреторной, роющей и вытаптывающей деятельности, произрастают злаки, формирующие кочки или плотные дерновины. В местообитаниях, где плотность топориков невысокая и нагрузка незначительная, сохраняется естественный растительный покров, к которому локально добавляются несколько орнитофильных видов растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

На Командорских о-вах в 2000 г. исследования проводились в ходе комплексного мониторинга морских колониальных птиц в рамках проекта «Monitoring of the Commander Islands sea otter population and marine birds colony», поддержанного фондом «100 % Fund Flora and Fauna Conservation», в остальные годы работы финансировались ГПБЗ «Командорский». На островах Северной Охотии в 2005 г. исследования поддержаны грантом РФФИ – 05-04-48304-а. Работы на о. Умара проводились при поддержке экспедиционного гранта ДВО РАН – 05-ШЕ-06-017.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюхин Ю. Б. 1989. Морские колониальные птицы о. Топорков (Командорские острова) // Промысловая фауна Северной Пацифики. Киров: 25–31.
- Артюхин Ю. Б. 1999. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М., 1: 25–35, 139–144.
- Бреслина И. П. 1979. Орнитофильная флора островов Кандакшского залива Белого моря // Экология 2: 42–52.
- Бреслина И. П. 1981. Роль морских колониальных птиц в становлении флоры и растительности мелких островов Кандакшского залива Белого моря // Проблемы биосферы (информ. мат-лы). М., 2: 15–23.
- Бреслина И. П. 1987. Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской Субарктики. Л.: 1–199.
- Георгиевский А. Б. 1988. Орнитогенные смены в растительном покрове острова Вешняк в Баренцевом море // Экология 3: 11–19.
- Голубова Е. Ю., Плещенко С. В. 1997. Колонии морских птиц северной части Охотского моря // Видовое разнообразие и состояние популяций околоводных птиц Северо-Востока Азии. Магадан: 141–162.
- Данилов Д. Н. 1958. Места норения песка (*Alopex lagopus*) в восточной части Большеземельской тундры // Проблемы Севера. М., 2: 212–218.

- Зеленская Л. А. 1991. Численность и распределение морских птиц на острове Шеликан // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Магадан: 9–11.
- Зеленская Л. А. 1999. Остров Шеликан: десять лет спустя // Морские птицы Беринги. Магадан, 4: 15–16.
- Зеленская Л. А. 2001. Распределение и численность морских колониальных птиц на Командорских островах в 1999–2000 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М., 3: 64–71.
- Зеленская Л. А. 2004. Результаты учетов морских колониальных и гусеобразных птиц на побережье острова Медного, Командорские острова // Там же. М., 6: 79–84.
- Зеленская Л. А., Частухина С. А. 1990. Влияние гнездования тихоокеанской морской чайки на растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) // Экология, продуктивность и генезис травяных экосистем Дальнего Востока. Владивосток: 129–137.
- Иванов А. Н. 2003. Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы 4 науч. конф. Петропавловск-Камчатский: 47–51.
- Иванов А. Н. 2006. Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики // Изв. геогр. общ. В печати.
- Кирющенко С. П. 1978. Влияние роющей деятельности копытных леммингов на растительный покров арктической тундры о. Врангеля // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 83(2): 28–35.
- Кондратьев А. Я., Зубакин В. А., Голубова Е. Ю., Кондратьева Л. Ф., Харитонов С. П., Китайский А. С. 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: 72–108.
- Мочалова О. А. 2001а. Флора и растительность в колониях морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М., 3: 72–80.
- Мочалова О. А. 2001б. Флора и растительность о. Топорков и о. Арий Камень (Командорские острова) // Флора и растительность Северной Пацифики. Магадан: 35–47.
- Мочалова О. А., Хорева М. Г. 2005. Трансформация растительного покрова в колониях морских птиц на о. Талан Охотского моря // Сохранение морской биоты: Мат-лы Дальневост. конф. Владивосток: 40–43.
- Мочалова О. А., Хорева М. Г., Зеленская Л. А. 2000. Флора и растительность о. Топорков (Командорские острова) // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Петропавловск-Камчатский: 19–21.
- Мочалова О. А., Якубов В. В. 2004. Флора Командорских островов. Владивосток: 1–119.
- Парфентьева Н. С. 1969. Растительность Айновых островов // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск, 7: 413–424.
- Парфентьева Н. С., Бреслина И. П. 1969. Флора Айновых островов // Там же. Мурманск, 7: 390–412.
- Плещенко С. В. 1992. Некоторые особенности почвообразования в местах массовых поселений морских колониальных птиц на острове Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: 109–115.
- Скокова Н. Н. 1962. Тупик на Айновых островах // Орнитология 5: 7–12.
- Скробов В. Д., Широковская Е. А. 1967. Роль песка в улучшении растительного покрова тундры // Проблемы Севера. М., 11: 107–113.
- Татаринкова И. П. 1967. О влиянии птиц на растительность острова Большого Айнова (Западный Мурман) // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: 111–112.
- Татаринкова И. П. 1975. Количественная характеристика экскреторной деятельности крупных чаек и ее влияние на растительность // Роль животных в функционировании экосистем. М.: 107–110.
- Тихомиров Б. А. 1959. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.; Л.: 1–104.
- Ушакова М. В. 2005. Влияние растительного покрова на плотность гнездовых поселений тупика-носорога (*Cerorhinus monocerata*) на колониях Южных Курил // Сохранение морской биоты: Мат-лы Дальневост. конф. Владивосток: 54–55.
- Харитонов С. П. 1990. Топорки // Птицы СССР. Чистиковые. М.: 173–182.
- Хорева М. Г. 2001. Особенности флоры Ямских островов // Флора и климатические условия Северной Пацифики. Магадан: 48–62.
- Хорева М. Г. 2003. Флора островов Северной Охотии. Магадан: 1–173.
- Частухина С. А. 1995. Растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) и ее изменения под воздействием тихоокеанской чайки // Бот. ж. 80(4): 84–89.
- Byrd G. V. 1984. Vascular vegetation on Buldir Island, Aleutian Islands, Alaska, compared to another Aleutian Island // Arctic 37(1): 37–48.
- Zelenskaya L. A., Khoreva M. G. 2003. Shelikan Island, Sea of Okhotsk: the more gulls, the less vascular plant diversity // Pacific Seabirds 30(2): 80–82.