

У акова Мари Владимировна

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ, СОВРЕМЕННОЕ
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЗАКРЫТОГНЕЗДЯЩИХСЯ
ЧИСТИКОВЫХ (*ALCIDAЕ*) НА ЮЖНЫХ КУРИЛАХ**

03.00.08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2007

Работа выполнена на кафедре биологической эволюции
Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В.
Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Северцов Алексей Сергеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
профессор Бёме Ирина Рюриковна
доктор биологических наук
Краснов Юрий Владимирович

Ведущая организация: Институт проблем эволюции и экологии им.
А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «15» октября 2007 г. в 17 часов на заседании диссертационного
совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им. М.В.
Ломоносова по адресу: 119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, МГУ им. М.В.
Ломоносова, Биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета
МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «14» сентября 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Южные Курильские острова – территория, уникальная по видовому составу и численности морских птиц и относящаяся к одним из самых слабоизученных районов нашей страны. Данная работа посвящена изучению экологии и распространения тупика-носорога *Cerorhinca monocerata*, топорка *Lunda cirrhata* и очкового чистика *Sepphus carbo* на Южных Курилах. Исследования закрытогнездящихся чистиковых птиц в нашей стране практически не ведутся, биология некоторых видов семейства до сих пор остается не изученной в азиатской части ареала. Кроме того, территория исследования является краем ареала для двух из трех изучаемых видов, а для полного понимания биологии вида необходимо работать как в центральной части ареала, так и на периферии. Наша работа позволяет выяснить влияние края ареала на разные аспекты биологии размножения топорка и тупика-носорога. В связи с катастрофически быстрым сокращением численности топорка и очкового чистика в пограничных к району исследования территориях, выяснение современного распространения и численности этих видов является особенно важным.

Цель и задачи исследования. Цель нашей работы - изучение особенностей экологии размножения, современного распространения и численности закрытогнездящихся чистиковых на Южных Курилах.

В задачи исследования входило:

- описать суточную активность, фенологию, особенности поведения тупика-носорога, топорка, и очкового чистика в каждый из периодов репродуктивного цикла на Южных Курилах;
- выявить существование межпопуляционной изменчивости в экологии размножения каждого из трех видов чистиковых;
- обозначить факторы, определяющие гнездовое распространение топорка и тупика-носорога, особенности их биологии на исследуемой территории;
- изучить возможные предпосылки для возникновения ночного образа жизни тупика-носорога;
- разработать рекомендации по оценке численности топорка, очкового чистика и тупика-носорога в колониях Южных Курил;
- составить каталог колоний каждого вида и оценить численность на гнездовании.

Научная новизна. Впервые изучена суточная активность, а также другие аспекты биологии топорка, тупика-носорога и очкового чистика в период размножения. Представлено наиболее вероятное объяснение причины возникновения ночной активности у тупика-носорога. Показано влияние активности тупика-носорога на трансформацию растительного покрова островов-колоний. Обозначены вероятные факторы, определяющие границы гнездового распространения двух близких видов чистиковых – топорка и тупика-носорога. Впервые для данного региона определена численность видов на гнездовании (с учетом суточной активности), что может служить отправной точкой для последующего мониторинга и определения роли данных видов в функционировании морских экосистем региона.

Практическое значение. На основе данных по суточной активности, а также исследований биотопов гнездования составлены рекомендации по оценке численности этих видов, гнездящихся на Южных Курилах. Наша методика основана на кратких визитах в колонии морских птиц и относительно низкокзатратна. Данные по описанию биотопов гнездования тупика-носорога и о влиянии гнездования норных видов на растительность могут быть использованы при дистанционном мониторинге состояния колоний по аэрофотоснимкам высокого разрешения.

Апробация работы. Результаты работы отражены в докладах на 10-й Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века», на I (IX) Международной Конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге в 2006 г,

на V Всероссийской школе по морской биологии в г. Ростов-на-Дону в 2006 г., заседаниях кафедры Биологической эволюции Биологического факультета МГУ. По теме диссертации опубликованы 9 работ.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 124 страницах машинописного текста и состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения; содержит 30 рисунков и 11 таблиц. В списке литературы 192 наименований, из которых 101 - на иностранных языках.

Благодарности. Эта работа не состоялась бы без постоянной технической, моральной и материальной поддержки моего супруга О.Л. Чудаева. Я выражаю признательность за поддержку и консультации к.б.н. В.А. Зубакину и научному руководителю - д.б.н., профессору А.С. Северцову. Выражаю благодарность за содействие в проведении исследований и сборе материала сотрудникам заповедника "Курильский" и другим местным жителям островов, особенно: И.А. Неведомской, Н.А. Еременко, С. Карпенко, А.В. Архангельскому, Г.Г. Кесаеву, Е.Е. Катюхину. Я благодарна Н.Б. Конюхову за представленные литературные источники по интересующей теме.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** отражены цели и задачи исследований, показана их актуальность, дана краткая история орнитологических исследований Курильских островов.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

1.1. Физико-географическая характеристика района исследований

Рис.1 Район исследования



Южные Курилы – группа островов, расположенные к югу от о. Итуруп (рис. 1). В главе приводится характеристика географического расположения изучаемой территории, рельефа островков, геологического строения, климата. Обзор подготовлен на основе литературных данных (Корсунская, 1958; Еременко, 2004, и др.).

1.2. Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили результаты стационарных и экспедиционных исследований и наблюдений автора на южных Курильских островах, полученные в период 2002-2005 гг. Стационарные суточные наблюдения за тупиком-носорогом, топорком и очковым чистиком осуществлялись в колонии о. Рогачева (о. Кунашир, 44°10,42 с.ш., 146°03,10 в.д.) во все периоды репродуктивного цикла птиц. Присутствие и активность всех указанных видов регистрировались каждые 15 мин, сессиями по 1–4 суток через каждые 10–15 дней. В общей сложности проведено 15 месяцев полевых работ, продолжительность стационарных наблюдений на о. Рогачева - 49 дней. Для изучения ритмики инкубации, успеха размножения, влияния фактора беспокойства и привязанности к месту гнездования тупиков-носорогов под постоянным наблюдением находилось 28 жилых нор тупиков-носорогов в течение периода исследования; 156 птиц помечено металлическими и пластиковыми кольцами. Экспедиционные исследования проходили в акватории Южных Курил с посещением всех доступных для высадки островов. Маршрутные учеты птиц в море между островами Малой Курильской гряды, Кунаширом и Итурупом проводили в мае, июне и августе 2002, 2004 и 2005 гг. с борта катера или лодки. В зависимости от погодных условий и типа плавсредства ширина учетной полосы составляла от 50 до 600 м. Фиксировались все встреченные птицы за каждый 10-минутный промежуток времени при постоянной скорости передвижения судна. Всего нами проведено около 70 маршрутов общей

протяженностью более 2 500 км. Данные о фенологии и гнездовых биотопах получены на о-вах Рогачева, Дёмина и Пико. Для определения распространения и современной численности гнездящихся топорков и очковых чистиков мы использовали собственные данные по суточной активности видов в соответствующую фазу сезона размножения, т.к. прямое отождествление числа птиц на акватории и числа гнездящихся птиц для этих видов не верно. Численность тупика-носорога вычисляли площадочным методом: плотность нор определяли путем случайных бросков металлической рамки в разных типах растительности, затем определяли долю жилых нор. Всего обследовано более 500 нор, описана их морфология. Для анализа предпочтения мест гнездования тупика-носорога составлены геоботанические описания ряда островков. На недоступных для высадки островах численность определяли путем экстраполяции глазомерно определенной плотности нор на склонах этих островов на площадь острова. Мы полагали, что тупик-носорог заселяет всю поверхность малых островов с развитым почвенным покровом даже в том случае, если поверхность острова с воды была видна лишь частично, но на этих участках были видны норы. Процент жилых нор определяли, основываясь на соответствующих данных по заселенности нор в подобных типах растительности на о-вах Рогачева и Демина.

Глава 2. ТУПИК-НОСОРОГ НА ЮЖНЫХ КУРИЛАХ

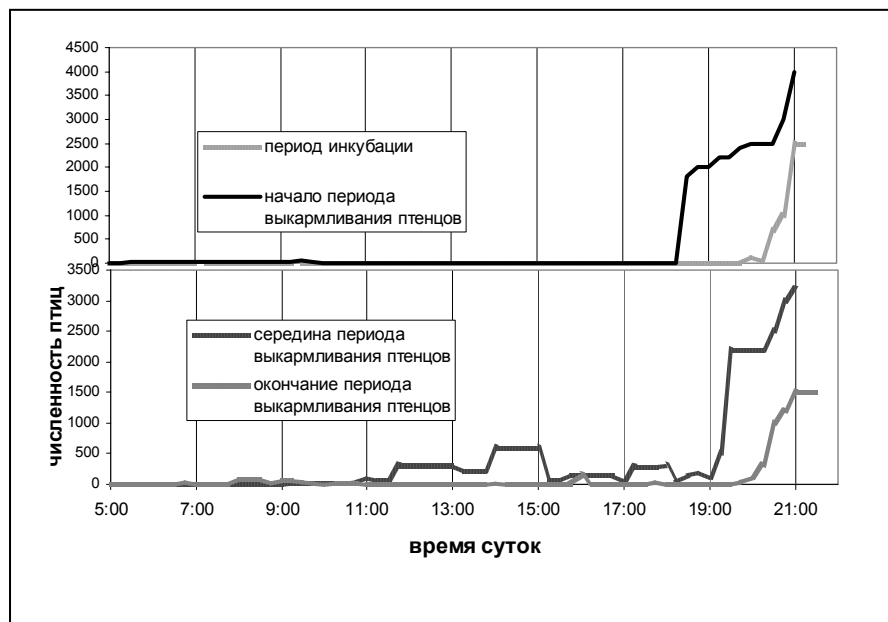
2.1. Особенности биологии размножения тупика-носорога на Южных Курилах
Размножение. Тупик-носорог на Южных Курилах начинает гнездиться раньше других видов закрытогнездящихся чистиковых. На островах птицы появляются в апреле, откладка происходит с начала мая. Первых птенцов мы наблюдали только в III декаде июня, слет птенцов полностью завершается к концу I декады августа. Результаты мечения показали, что тупики-носороги год от года гнездятся на одних и тех же участках колонии, иногда возвращаясь в свою же нору (до 25% возвратов). Расположение нор меняется год от года т.к. почти везде почвенный слой не велик, тонкий свод нор легко разрушается, и птицы вынуждены постоянно реставрировать свои жилища. Ритм смены партнеров во время насиживания изменчив, одна и та же птица может насиживать кладку до 4 дней подряд, либо оставлять ее на 1-3 дня. В начале периода насиживания 67% яиц остается без присмотра как минимум более 1,5 суток – несмотря на то, что в этот период часты ночные заморозки, а дневная температура не превышает 8°C. В середине и конце периода насиживания тупики-носороги также могут оставлять кладку, по крайней мере на сутки, однако подобных случаев мы наблюдали меньше (17%), чем в начале периода насиживания. Впоследствии из большинства яиц появляются птенцы. Вероятно, развитие эмбрионов тупика-носорога в яйце может приостанавливаться на некоторое время даже на поздних этапах развития. Средние размеры яиц тупиков-носорогов на о. Рогачева следующие: длина 68,4 мм (SE=2,1; SD=2,6, lim. 62-73 мм, n=61), ширина 46,5 мм (SE=1,2; SD=1,6; lim. 44-49,5 мм, n=61), на о. Демина: длина 68,7 (SE=1,25; SD=1,5; lim 67-70 мм, n=14), ширина 46,5 (SE=1; SD=1,3; lim 45-48; n=14), что почти не отличается от аналогичных промеров в других популяциях (Шибяев, 1990; Gaston, Dechesne, 1996). Основной причиной гибели кладок было разрушение нор, в результате которого кладки становились доступными для пернатых хищников. Итоговый репродуктивный успех тупиков носорогов за годы исследования был высок – 86-92% от числа отложенных яиц.

Дневная активность на воде у колоний. В прединкубационный период, а также первые две недели периода насиживания птицы прилетали в колонию только в темное время суток и улетали утром также затемно; мы никогда не видели тупиков-носорогов на воде у колоний Южных Курил в дневное время. Начиная примерно с середины периода насиживания мы начали отмечать небольшое число птиц на акватории колонии в утренние часы, причем в отдельные дни птиц не было совсем. В начале

второй половины цикла размножения характер присутствия птиц на воде у колоний изменяется. В течение дня у побережья островов-колоний можно изредка наблюдать отдельных особей. Несмотря на то, что наличие птиц у островов днем в это время свидетельствует о существовании на острове колонии, их численность ни в коей мере не отражает ее размер. В большом числе тупики-носороги собираются здесь в вечерние часы, также характерно и для других популяций (Summers, Drent, 1979; Thoresen, 1983; Watanuki, 1990). Только за час до наступления глубоких сумерек тупики-носороги начинают скапливаться в крупную стаю, и в течение часа и у о. Рогачева собирается стая численностью свыше 2500 особей (что составляет всего около 2,5% от гнездящихся в колонии птиц), причем птицы продолжают постоянно прибывать в наступающей темноте. Следует отметить, что во второй половине периода насиживания птицы появляются у колонии и образуют крупное скопление всего за час до наступления темноты, а в период появления птенцов - за 2,5 часа. Образование вечернего скопления происходит следующим образом: птицы подлетают к острову небольшими стайками со стороны океана, постепенно стаи укрупняются до нескольких тысяч особей, и птицы летают гигантскими кругами вокруг острова низко над водой, образуя т.н. «карусель». При этом часть тупиков-носорогов находится на воде рядом с колонией. С наступлением глубоких сумерек, птицы поднимаются все выше над водой, периодически приближаясь к поверхности острова. Садятся в колонию птицы только в темноте.

Ближе к окончанию периода выкармливания птенцов, перед началом их слета, количество птиц на акватории колонии днем уменьшается, либо птицы отсутствуют вовсе.

Рис. 2. Зависимость числа тупиков-носорогов вблизи колонии о. Рогачева от времени суток в периоды насиживания и выкармливания птенцов



суток в периоды насиживания и выкармливания птенцов

Длительность периода образования вечернего скопления тупиков-носорогов на воде вновь уменьшается (час до наступления темноты), а вечерний пик численности становится не столь высоким. Вероятно, это связано с тем, что с возрастом птенцы уже не нуждаются в столь интенсивном, как раньше, кормлении и, возможно, только один из родителей

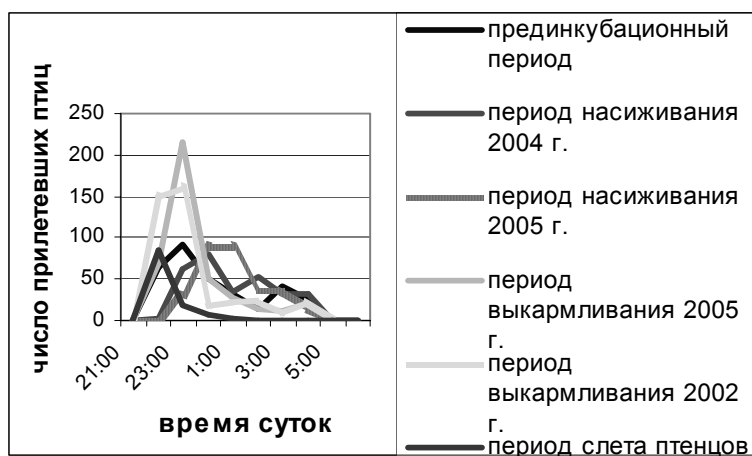
кормит птенца каждую ночь; кроме того, в колонию больше не прилетают неразмножающиеся птицы. В период слета птенцов взрослые птицы уже не держатся у берегов островов-колоний в течение дня и не образуют вечерних и ночных скоплений на акватории. Рисунки активности птиц в колонии в период насиживания и вторую половину периода выкармливания птенцов практически идентичны (рис. 2).

Ночная активность. Активность птиц в колонии в ночное время суток мы исследовали по следующим параметрам: прилет птиц в колонию, вокализация птиц, поведение птиц на поверхности колонии, реакция птиц на освещение и движение, разлет птиц из колонии. Оказалось, что характер активности изменяется в

зависимости от периода репродуктивного цикла (рис. 3). Межгодовые различия невелики.

Прилет птиц в колонию. Во время прединкубационного периода и в первой половине периода насиживания птицы прилетают непосредственно в колонию (не останавливаясь на ее акватории) поодиночке, через 60-80 минут после захода солнца, в полной темноте. При этом прилет продолжается в течение всей ночи, хотя наиболее часто птицы появляются до полуночи (рис. 3). Полет и приземление происходят практически бесшумно, летят птицы низко над водой и землей. В период выкармливания птенцов происходят резкие изменения. Во-первых, тупики-носороги прилетают в колонию в относительно более раннее время в неглубоких сумерках, через 20-30 мин после захода солнца. Во-вторых, птицы прилетают к колонии в крупных стаях (до 10 тысяч особей), и, прежде чем опуститься в колонию, летают над ней кругами всегда по часовой стрелке, в течение от 10 минут до часа, образуя «карусель». «Карусель» при посадке известна как у тупиков-носорогов (Wilson, Manuwal, 1986), так и у многих других мелких чистиковых (Михтарьянц, 1978, 1981; Конюхов, 1990; Зубакин, Зубакина, 1992). Возможно, это явление связано с появлением неразмножающихся особей и необходимостью их ориентации в пространстве – запечатления мест будущего гнездования, поиском таких мест. Молодые птицы, впервые посещающие колонию, вынуждены долго отрабатывать маневры приближения и посадки, т.к. их крыло больше приспособлено к плаванию, чем к полету и маневрам (Gaston, Jones, 1998). Круговые полеты у тупика-носорога отмечены не во всех колониях (Gaston, Dechesne, 1996). Птицы приземляются, как правило, у входа в свою нору, либо на ближайшей свободной от густой растительности площадке (в 1-3 м от норы). Характер приземления в период выкармливания так же существенно отличен от такового в предыдущие периоды. Все птицы приземляются практически под прямым углом к склону, шумно падая. Совместное добывание корма в море (Kuroki et al., 2003), вероятно, служит причиной того, что птицы прилетают с океана крупными стаями. Прилет тупиков-носорогов в колонию на о. Рогачева в период слета птенцов начинается через час после захода солнца, и птицы, как и в периоды насиживания и прединкубационный, появляются не стаями, а поодиночке и практически бесшумно. При статистической обработке данных (ANOVA) был показан высокий уровень значимости числа прилетающих птиц от времени суток и периода цикла; взаимодействие этих факторов также значимо ($p < 0.05$).

Рис. 3. Зависимость числа прилетающих на участок колонии о. Рогачева (около 200 м²) тупиков-носорогов от времени суток и периода репродуктивного цикла



Вокализация. Мы исследовали интенсивность вокализации в рамках суточной активности. Время первой вокализации и ее интенсивность в целом - отличительные признаки периодов насиживания и выкармливания. В прединкубационный период и в период насиживания вокализации начинаются через 30-60 минут после прилета первых птиц в колонию, и в течение ночи ее интенсивность невелика, часто

колония затихает полностью. Во время выкармливания птенцов интенсивность вокализации резко увеличивается. Первые вокализации начинаются через 7-12 минут после начала прилета птиц в колонию, и в течение ночи большинство тупиков-

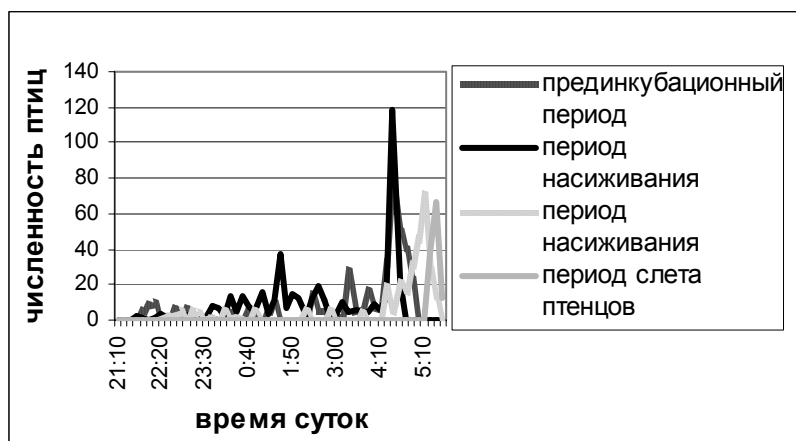
носорогов постоянно вокализируют. Возможно, постоянные вокализации необходимы для поддержания контакта между родителями и птенцами, т.к. взрослые птицы большую часть времени ночью проводят вне своих нор. Однако, постоянных вокализаций со стороны птенцов, которые описаны в литературе (Gaston, Dechesne, 1996), мы не отмечали; скорее это были редкие писки. Еще одной причиной возрастания уровня вокализаций во вторую половину периода выкармливания может быть увеличение числа стычек между размножающимися и неразмножающимися особями, как это было отмечено у малой конюги *Aethia pygmaea* (Зубакин, Конюхов, 1999). Максимальная за ночь интенсивность вокализации, в любой из периодов, отмечается в предутренние часы и предшествует разлету птиц из колонии.

Поведение тупиков-носорогов, в сравнении с другими видами чистиковых, наименее изучено (Gaston, Dechesne, 1996). На Южных Курилах и в большинстве других популяций на поверхности колонии птицы появляются исключительно под покровом темноты. Характер поведения тупиков-носорогов вне нор качественно отличается в зависимости от этапа репродуктивного периода. Во время первой половины цикла, до появления птенцов, птицы, прилетевшие в колонию, заходят в норы и находятся там до полуночи (в прединкубационный период), или до 2 ч – 2 ч 30 мин (во время насиживания). После этого тупики-носороги в массе выходят на поверхность колонии и начинают быстро передвигаться между кочек колосняка *Leymus mollis*; при этом крылья у птиц плотно прижаты к бокам, голова вытянута вперед и наклонена. Никакой общей направленности движения, скоплений птиц в период инкубации мы не наблюдали. Такое поведение продолжается несколько часов, вплоть до раннего рассвета. А.К. Торесен (Thoresen, 1983) в колонии о. Теури крайне редко наблюдал быстро перемещающихся птиц, вероятно из-за того, что его наблюдения проходили в дневное и сумеречное время. Мы же, напротив, в период инкубации редко наблюдали птиц, стоящих неподвижно. Ситуация изменяется вскоре после появления птенцов. Только в период выкармливания мы наблюдали «клубы», состоящие из 3-8 неподвижно стоящих на вытопанных площадках птиц. Демонстративное поведение тупиков-носорогов в клубах выражалось в покачиваниях и трясении головой из стороны в сторону, вытягивании шеи, приседаниях; непосредственных контактов, драк между птицами мы не наблюдали. Детальные описания ряда поз сделаны при наблюдении за тупиками-носорогами, проявляющими дневную активность в колонии о. Теури (Thoresen, 1983); однако все описанные в этой работе позы сопровождалось раскрытием крыльев, чего мы практически не наблюдали. Причины различий поведения в разные периоды репродуктивного цикла требуют дополнительных исследований. Судя по всему, также существуют межпопуляционные различия поведенческих характеристик, свойственные каждому из периодов репродуктивного цикла. Одним из определяющих факторов при этом, на наш взгляд, может быть плотность гнездования. В колониях Южных Курил, в частности на о. Рогачева, плотность везде высока - средняя плотность гнездящихся пар составляет 1,6/м², при этом многие норы - «коммунальные» (в одной норе в соседних камерах гнездятся несколько пар). Мы полагаем, что столь высокая перенаселенность может способствовать увеличению терпимости к соседям. По крайней мере, мы не наблюдали обычных по наблюдениям А.К. Торесена (Thoresen, 1983) драк между птицами, убийства соседями птенцов, зашедших в чужую нору, крайне редко наблюдали демонстрацию агрессивных поз.

Вылет птиц из колонии, несмотря на ряд незначительных различий в зависимости от периода репродуктивного цикла, в целом оказался наименее изменчив. В период инкубации птицы вылетают из колонии постоянно в течение всей ночи, а во время выкармливания птенцов, тупики-носороги ночью редко покидают колонию (рис. 4). В период слета птенцов птицы и вовсе вылетают на море только утром в течение короткого времени. Пик вылета в любой из периодов

репродуктивного цикла приходится на предрассветные часы, как и в других колониях (Wilson, Manuwal, 1986; Gaston, Dechesne, 1996), - хотя отдельные особи в колониях Британской Колумбии, на о. Теури и в других местах могут вылетать и днем. Массовый вылет из колонии продолжается обычно 13-20 минут. О зависимости массового вылета от уровня освещенности говорит тот факт, что массовый вылет всегда начинается на несколько минут раньше на восточном склоне острова.

Рис. 4. Зависимость числа вылетающих из колонии о. Рогачева тупиков-носорогов (участок около 200 м²) от времени суток и периода репродуктивного цикла



В прединкубационный период последние птицы слетают за 40 минут до восхода солнца, во время насиживания и в самом начале выкармливания птенцов - за 55-65 минут, и в течение периодов выкармливания и слета птенцов – за 27-32 минуты до восхода солнца. Вылетая из колонии, птицы обычно низко летят над поверхностью

острова, улетая затем так же низко над водой далеко в океан. В период выкармливания мы иногда наблюдали, как птицы взлетают вверх практически вертикально, и только потом летят к морю. Такое поведение не характерно для тупиков-носорогов, однако в этот период происходит нередко. Время начала массового вылета птиц из колонии совпадает с пиком вокализаций; оба этих процесса начинаются и заканчиваются лишь с небольшой разницей во времени. Перед вылетом и вылетая многие птицы вокализируют, что было ранее отмечено и на о. Теури (Thoresen, 1983). Начало прилета птиц в колонию и вылета из нее практически всегда соответствовало освещению менее 1 люкс, что зависит не только от времени захода или восхода солнца, но и от погодных условий – тумана или облачности. Любопытно, что этому моменту (прилету птиц) всегда соответствовало полное прекращение всякой активности гнездящихся здесь чаек. Таким образом, хорошим маркером начала и завершения активности тупиков-носорогов в колонии всегда являлись прекращения вечерней или, соответственно, начало утренней вокализации чаек.

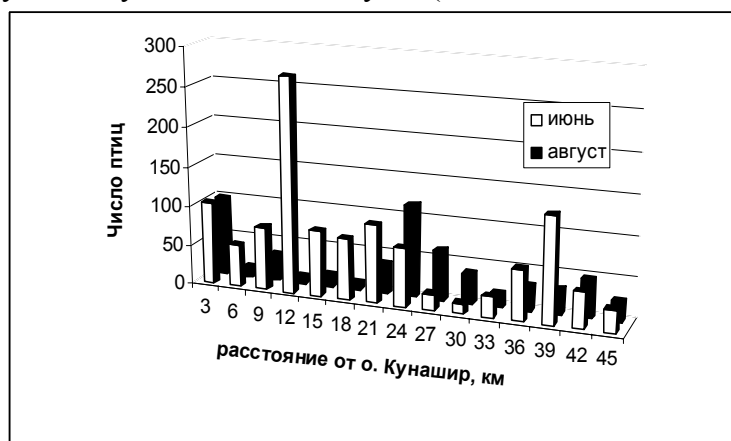
Межвидовые взаимодействия. Влияние хищничества птиц на активность тупиков-носорогов в ряде колоний существенно (Kaiser, 1989; Watanuki, 1990; Litvinenko, Shibaev, 1991). Основными видами пернатых хищников на Южных Курилах являются орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*, большеклювая *Corvus macrorhynchos* и черная вороны *C. corone* и сапсан *Falco peregrinus*. В колониях Японии и Приморья, так же, как и на Курилах, тихоокеанские и чернохвостые чайки часто кормятся слетками тупиков-носорогов, подкарауливая их у нор (Watanuki, 1987; Litvinenko, Shibaev, 1991). Пернатые хищники начинают посещать колонии тупиков-носорогов практически с самого начала гнездования последних. Наибольшая численность орланов-белохвостов, ворон и чаек на колониях отмечалась в раннеутренние часы, когда высока вероятность поймать тупиков-носорогов при выходе их из нор. Основными объектами добычи птиц были оброненная взрослыми тупиками-носорогами мелкая рыба, находящиеся поблизости от выходов или провалов нор яйца или птенцы.

Распределение птиц в море. Если не считать многотысячные стаи кочующих трубконосых, тупик-носорог - самый многочисленный вид птиц, встречающийся в зоне

шельфа островов Южных Курил. Вдоль океанского побережья Кунашира, в 1-3 км от береговой линии, в летний период тупики-носороги встречаются с плотностью от 0 до 60 особей/км², при подходе к побережью косяков мелкой рыбы к побережью средняя плотность птиц вдоль океанского побережья может возрастать до 90 особей/км². Далее 3 км от побережья в районе Малой Курильской гряды плотность тупиков-носорогов в летний период составляет от 17,3-51,8 особей/км² (рис. 5).

Тем не менее, между островами Кунашир (бухта Южно-Курильская) и Шикотан плотность тупиков-носорогов в море была близкой к нулю независимо от времени учета.

Рис. 5. Распределение птиц в море между о. Юрий и о. Кунашир (п-ов Весловский) при учете с судна в июне и августе (24.06.2005 г. и 15.08.2002 г.)



Реакция птиц на вмешательство человека.

Изучение биологии размножения роющих птиц требует нарушения целостности норы. В свою очередь, разрушение местообитания приводит к повышенному беспокойству птиц, изменению естественного хода событий. В ряде колоний эффект вмешательства биологов заметен в течение 10-20 лет. По данным большинства исследователей,

тупики-носороги крайне чувствительны к непосредственному вмешательству человека и отлов взрослых птиц в норе во время инкубации почти всегда приводит к ее прекращению (Vermeer, Cullen, 1979; Wilson, 1986; Watanuki, 1987). Тем не менее, на о. Рогачева, после нашей «деятельности» в гнездах (кольцевание птиц, измерение кладки и др.), в том числе на ранней стадии насиживания, птицы кладку не бросали. Реакция птиц, находящихся в колонии ночью, на освещение и движение изменяется в зависимости от фазы размножения. По устному сообщению Н.Б. Конюхова, тупики-носороги из американских колоний крайне чувствительны к любому беспокойству и в каждый из периодов наблюдений в сезон размножения реакцией на освещение поверхности колонии ночью непременно был слет птиц в море. Реакция одновременного массового вылета в ответ на освещение (а так же движение) на о. Рогачева сильно выражена в прединкубационный период, периодах инкубации и слета птенцов. Во время выкармливания птенцов птицы обычно вообще не реагируют ни на освещение, ни на движение, часто даже не пытаются уйти в темноту. Эти факты, вкуче с межпопуляционными различиями в реакциях птиц на беспокойство ночью, говорят о существовании некоторых факторов, влияющих на чувствительность птиц к беспокойству. Одним из таких факторов является стадия репродуктивного цикла птиц: на поздних стадиях насиживания и после появления птенцов птицы во всех колониях более терпимы к беспокойству со стороны человека (Vermeer, Cullen, 1979). Различия в степени пугливости птиц между популяциями независимо от этапа репродуктивного периода говорят о существовании и других влияющих на нее причин. Можно предположить, что причиной повышенной чувствительности к фактору беспокойства может быть наличие большого числа хищников, кормящихся в колонии. Однако, на о. Рогачева хищников достаточно, тем не менее, по сравнению с описанными в литературе популяциями тупиков-носорогов, эта популяция наиболее устойчива к беспокойству. Мы предполагаем, что фактором изменения чувствительности птиц, вероятно, может быть некая критическая плотность гнездования, что может приводить к уменьшению агрессивности у птиц. С другой

стороны, на наш взгляд, повышенная плотность гнездования может уменьшать чувствительность птиц и к внешним раздражителям.

2.2. Современное распределение, численность и биотопическая приуроченность колоний тупика-носорога на Южных Курилах

Тупик-носорог - самый многочисленный вид гнездящихся морских птиц на Южных Курилах. Тем не менее, здесь проходит северная граница его гнездового ареала в Азии. Все известные сообщения по численности тупика-носорога на Курилах дают численность 10-18 тысяч особей, однако эти значения были основаны на результатах учета птиц, встреченных у берегов колоний. Численность же тупиков-носорогов в колонии невозможно определить, опираясь на наблюдения числа птиц на акватории, т.к. птицы крайне редко присутствуют на воде около колоний; к тому же, основная масса птиц прилетают в колонии только в ночные часы. В результате многие колонии были пропущены исследователями, а численность учтенных около колоний птиц совершенно не соответствовала числу гнездящихся.

Мы применяли методы обследования колоний тупика-носорога с суши, и на основании этих данных составили рекомендации для оценки численности тупиков-носорогов с воды для тех колоний, высадка на которые невозможна. Кроме того, мы исследовали связь плотности гнездования вида с типами растительных сообществ островов, а также изменения последних под воздействием птиц. На Южных Курилах тупики-носороги гнездятся на всех покрытых почвой мелких островках, лишенных наземных хищников. На островках до 10 га тупики-носороги заселяют всю поверхность, на более крупных плосковершинных островах – гнездятся вдоль кромки обрывов. Практически всюду тупики-носороги гнездятся с максимально возможной плотностью, о чем свидетельствуют тонкие стенки нор и, соответственно, высокая степень их «коммунальности». Основным требованием для гнездования тупика-носорога является отсутствие в надпочвенном ярусе плотной дернины (образованной, например, бамбучником *Sasa* sp. или колосняком). На островах Демина очень хорошо видно, что тупик-носорог никогда не строит норы на задерненных участках. Поверхность островков с любой другой растительностью, не образующей дернину, во всех случаях плотно заселена тупиками-носорогами. Плотность нор и процент жилых среди них зависят от мощности почвенного слоя и типа растительного сообщества.

Рис. 6. Колония тупиков-носорогов в мятликово-колосняковом растительном сообществе с одиночными кочками (о. Рогачева)



Так, наиболее плотно тупики-носороги гнездятся в *полянно-мятликово-колосняковом растительном сообществе*, (сообщество *Artemisia montana*, *Poa annua*, *Leymus mollis*) и в ассоциациях мятлика - $3,35 \pm 0,63$ нор/м²; доля жилых нор здесь достигает 92%. Проективное покрытие этих участков около 60%, а высота растительного покрова не превышает 50 см. Норы располагаются приповерхностно, толщина свода нор всего 10-15 см. Норы на этих участках довольно хорошо видны издали и удобны для

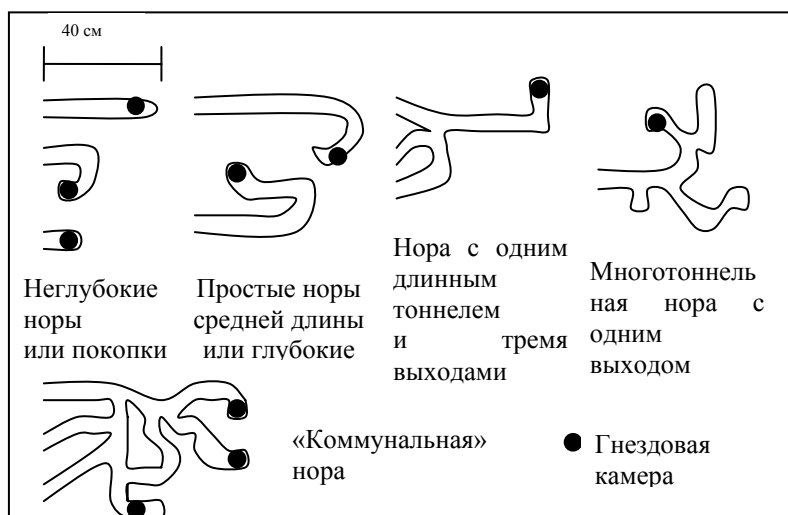
дистанционных учетов с судна (рис. 6). Другим распространенным на островах-колониях растительным сообществом является борщевиково-бодяково-дудниковое (сообщество *Heracleum lanatum*, *Cirsium kamtschaticum*, *Angelica gmelinii*). Высота растений здесь может достигать 80 см, проективное покрытие – 90%. Жилых нор на острове Рогачева здесь всего 54%, однако на о-вах Демина в том же растительном сообществе этот показатель близок к 100%. Различие легко объясняется мощностью

почвенного слоя. Так, на о. Рогачева почвенный слой мал, на участках, занятых этим видом растительности, почва каменистая. На о-вах Демина (как и на других подобных по форме и размеру островах) почвенный слой мощный, большинство нор заселены птицами (близко к 100%).

Самое специфическое на островках растительное сообщество – колосняковый кочкарник. Общее проективное покрытие этих участков около 90%, а проективное покрытие кочек без учета живых растений - около 70%. Важно отметить, что норы обычно располагаются под кочками или прямо в них, а между кочками находится лишённая растительности уплотнённая почва. Эти участки, несмотря на достаточно высокую плотность норных отверстий (2.3 ± 1.0), наименее заселены. Здесь преобладают неглубокие норы, поковки (рис. 7); доля жилых нор равна 7%. Большая часть нор пронизывают кочки насквозь, образуя арки и создавая видимость плотной заселенности.

Плотность расположения норных отверстий достоверно различается на участках с разной растительностью ($p < 0,01$). Плотность жилых нор в колонии на о. Рогачева в зависимости от типа растительности в условиях каменистого грунта и тонкого почвенного слоя составляет от 0,1 до 1.93 на квадратный метр. В основном норы расположены с максимально возможной плотностью.

Рис. 7. Схема строения нор тупика-носорога



Средние высота и ширина отверстия норы тупика-носорога на о. Рогачева составляет 11,1 см ($SE=1,07$; $SD=1,32$; $n=17$) и 16,1 см ($SE=0,91$; $SD=1,47$; $n=17$).

Для вычисления численности населения тупика-носорога в описанных выше типах растительного сообщества для островов 1-го типа необходимо учитывать, что число входных отверстий в каждую жилую нору в среднем составляет 1.6 (коэффициент

1.6). Данные по гнездованию вида только в определенных типах растительных сообществ и по трансформации последних на островах возможно использовать для дистанционного мониторинга состояния колоний тупика-носорога по аэрофотоснимкам высокого разрешения, которые, вероятно, будут доступны орнитологам в ближайшем будущем.

Общее число островов с колониями на южных Курильских островах составляет не менее 25, при этом общая численность гнездящихся тупиков-носорогов превышает 375 тысяч пар, что на порядок выше, чем считалось ранее. Популяция тупиков-носорогов Южных Курил по нашим данным является одной из крупнейших в мире, наряду с популяциями о. Теури и Британской Колумбии.

2.3. Влияние гнездования тупиков-носорогов на растительный покров островов

На всех плотно заселенных тупиками-носорогами колониях Южных Курил присутствуют орнитогенные нарушенные сообщества - кочкарники, образованные колосняком мягким *Leymus mollis*. На северных колониях морских птиц, в Кольской субарктике, на Командорских и Алеутских островах также известны эти редкие, специфические сообщества (Бреслина, 1979, 1981), о происхождении которых до настоящего времени нет единого мнения. Выдвигались разные версии причин

возникновения кочек. Предполагалось, что растительные остатки скапливаются на поверхности почвы, т.к. не успевают разлагаться благодаря особенностям климата; чайки, годами гнездящиеся на возвышениях, добавляют гнездовой материал и спрессовывают его, образуя кочку и способствуя ее росту. Рыхлые кочки образуются, вероятно, путем изоляции растений тропами чаек (Бреслина, Карпович, 1979; Бреслина, 1981). Кочкарники на островах известны только в местах колониального поселения птиц. Кочки на островах - колониях Южных Курил представляют собой очень плотные сферообразные образования, состоящие из отмерших остатков колосняка и живых укороченных корневищ. Высота зеленых растений над вершиной кочки может достигать 70 см. Диаметр кочек варьирует, очевидно, в зависимости от возраста кочки от 30 до 80 см, причем диаметр основания кочки, как правило, не более, а местами и менее диаметра ее средней части. Расстояние между основаниями кочек может быть различно, чаще около 50 см. На некоторых участках колонии колосняк в угнетенном состоянии растет отдельными растениями, не образуя кочек, либо формируя маленькие кочки (рис. 6). С другой стороны, на молодых и слабозаселенных колониях тупиков-носорогов, таких как острова Демина, на участках, где нет колоний, колосняк образует плотную сплошную дернину на поверхности почвы. Такой же тип роста свойственен колосняку на не заселенных птицами островах. Судя по всему, это его естественное состояние.

Тупики-носороги ночью постоянно перемещаются по поверхности колонии между кочками. Если учесть плотность гнездования и численность птиц – более 10 тысяч пар на гектар (без неразмножающихся особей, также прилетающих в колонию), то влияние вытаптывания на растительный покров очень существенно. При движении в колонии тупики-носороги используют постоянные, возможно, индивидуальные тропы. Это может способствовать образованию куртин из нескольких растений, и, впоследствии, кочек, из-за невозможности горизонтального разрастания корневищ в переуплотненной и плохо аэрируемой почве. Помимо вытаптывания, при строительстве и реставрации огромного числа нор глубиной до 2 м, корневища, при помощи которых размножается колосняк, разрываются. Это приводит к образованию коротких корневищ у растений и плотного расположения боковых побегов в зоне возобновления. Иначе говоря, растения «вынуждены» расти вне чьей либо тропы на возвышениях, образованных мертвыми остатками растений. Следует добавить, что такой тип растительного сообщества, как злаковый кочкарник, описан только в колониях крупных чаек и роющих норы чистиковых: на севере это тупики и топорки, южнее - тупики-носороги. На о. Булдырь (Алеутские острова), колосняк также формирует кочкарники в местах гнездования алеутского пыжика (*Ptychoramphus aleuticus*) (устное сообщение Н.Б. Конюхова). Другими словами, кочкарники на островах служат маркерами существования колонии роющих морских птиц. Острова, на которых кочкарники занимают большую площадь, вероятно, являются старыми колониями, результатом длительного воздействия птиц. Гнездование тупиков-носорогов на островах - фактор, вызывающий вторичную сукцессию растительности на них.

2.4. Адаптивное значение ночного образа жизни тупика-носорога

Под ночным образом жизни закрытогнездящихся чистиковых мы понимаем любую активность, проявляемую на поверхности колонии ночью, а не только кормление птенцов. При этом сам процесс поиска корма в море может происходить как ночью, так и днем, независимо от проявления характера активности в колонии. Основное значение в выборе ночного времени активности в колонии имеет именно покров темноты, поэтому в высоких широтах из-за полярного дня почти все виды являются дневными. Тупик-носорог считается видом, который в одних колониях может быть ночным, в других – дневным. На наш взгляд эта точка зрения не верна, и вид везде – ночной в колонии. В большинстве колоний на всем протяжении своего ареала

тупики-носороги появляются только в темное время суток, через 1,5-2 часа после захода солнца, и покидают их строго в предрассветные часы. Несмотря на факты присутствия тупиков-носорогов в некоторых южных колониях (штаты Вашингтон, Орегон, Калифорния, о. Хоккайдо) днем (Scott et al., 1974; Thoresen, 1980, 1983), активность птиц там в целом остается ночной. Встречи единичных особей в колонии днем являются скорее исключениями, возможными, вероятно, благодаря отсутствию хищничества в этих колониях. Например, данные о том, что основная масса птиц прилетают в колонию о. Теури (о. Хоккайдо) через 30 мин после заката и улетает до восхода солнца (Watanuki, 1990), ясно указывает на ночной образ жизни этой колонии, хотя эта популяция тупиков-носорогов считается дневной. Существует целый ряд гипотез о причинах возникновения ночного образа жизни у разных видов чистиковых. К каждой из них можно найти как подтверждающие ее факты, так и идущие с ней вразрез; существует немало примеров, когда ночной образ жизни не находит объяснения (Manuval, 1974; Warham, 1990; McNeil et al., 1993). Единого мнения о причинах ночной активности тупика-носорога до сих пор нет, вероятно существует воздействие одновременно нескольких факторов. Большинство авторов считают, что основная причина адаптивности ночного образа жизни чистиковых - избегание клептопаразитизма и хищничества. Однако клептопаразитизм по отношению к чистиковым отсутствует во многих колониях (Scott et al., 1974; Wehle, 1983; Nettleship, 1972). На Южных Курилах мы также никогда не наблюдали случаев клептопаразитизма по отношению к тупикам-носорогам. При наличии в районе колоний ночных хищников, тупики-носороги являются их основной пищей, благодаря своему обилию, размеру и ночной социальной активности (Hayward et al., 1993). Мелкие дневные виды чистиковых также очень уязвимы по отношению к пернатым хищникам, однако большинство их колоний гигантские по численности, что позволяет им переносить пресс хищничества без особого ущерба для популяции (Gaston, Jones, 1998), к тому же эти колонии расположены в северных широтах, где ночи нет. Известно, что высокий уровень хищничества изменяет образ жизни и у других ночных видов, чему есть несколько подтверждений на Галапагосских островах (Harris, 1969). С другой стороны, возникает вопрос, почему на одни виды чистиковых, например на топорков и чистиков хищничество не оказывает заметного влияния, а активность тупика-носорога оно сдвигает в ночь?

Тупик-носорог посещает здесь свои гнездовые колонии исключительно в темное время суток, и в течение практически всего темного времени суток проявляют высокую социальную активность на поверхности. Через 12-15 дней после вылупления птенцы начинают подходить к выходам из нор после наступления густых сумерек, поджидая родителей с кормом; в утренние часы они также находятся близко к поверхности. Птенцы постарше ночью часто выходят из нор и перемещаются в радиусе нескольких метров от них. В предрассветные часы птенцы находятся в норах, но близко от поверхности. Время, проводимое взрослыми птицами на поверхности колонии, составляет 4-6 часов за ночь. У дневных же видов, гнездящихся в тех же широтах, что и тупик-носорог, активность взрослых и птенцов на суше низка. Очевидно, подобную высокую наземную активность как взрослых, так и птенцов без ущерба для жизни возможно проявлять только в темное время суток, вне доступности для многочисленных хищников. Поэтому ночной образ жизни тупика-носорога кажется нам единственно возможным для успешного размножения.

2.5. Заключение

В главе резюмированы основные данные, полученные нами по биологии и распространению тупика-носорога на Южных Курилах. На Южных Курилах обнаружен феномен высокой численности и плотности тупика-носорога, хотя острова считаются северной границей азиатской части ареала вида.

Глава 3. ДРУГИЕ ВИДЫ ЗАКРЫТОГНЕЗДЯЩИХСЯ ЧИСТИКОВЫХ ПТИЦ ЮЖНЫХ КУРИЛ

3.1. Современное распределение, численность и некоторые особенности размножения топорка на Южных Курилах

На Южных Курилах топорок гнездится разрозненно и неравномерно, исключительно на обрывистых участках мелких островков, в норах или в естественных скальных расселинах. Топорки предпочитают селиться на обращенных к морю склонах островков, что облегчает им посадку при малой маневренности полета. Норы топорков обнаружены нами на участках, занятых колосняковым кочкарником, на оголенной почве обрывов, подверженных эрозии, и в скальных расщелинах, где основное значение имеет наличие подходящих пустот для гнездования. Внешне норы топорков глазомерно отличаются от нор тупиков-носорогов линейными размерами: высота их в среднем 16 см, ширина в среднем 20 см (n=5). Эти размеры значительно превосходят описанные А.И. Гизенко (1955), у которого линейные размеры нор топорка соответствуют размерам нор тупика-носорога, полученные нами на о. Рогачева. Около половины всех топорков о. Рогачева гнездятся в расщелинах скал. Если принять за признак вида предпочтение гнездиться именно в норах (Wehle, 1980; Piatt et al., 1997), то, вероятно, такой большой процент гнездования в расщелинах - результат проигрыша в борьбе за место с доминирующим здесь тупиком-носорогом, гнездящимся на о. Рогачева исключительно в норах. Так как топорки гнездятся только на обрывистых склонах, я крайне редко наблюдала перемещения этих птиц по поверхности колонии: обычно топорки после приземления неподвижно стояли у входа в нору. Практически все заметные движения птиц сводились лишь к заходу в нору или перемещению к взлетно-посадочным площадкам, которые расположены либо у входа в нору, либо не далее метра от нее.

Первые топорки в море вблизи Южных Курил отмечены в начале мая, что несколько позже первых встреч остальных видов гнездящихся здесь чистиковых. Прединкубационный период у него на Южных Курилах растянут и продолжается более месяца. Эти данные несколько разнятся с литературными, где указывается период около 3 недель (Sealy, 1973). Откладка яиц происходит только во II декаде июня. Птенцы начинают появляться с III декады июля, гораздо позже, чем у других обитателей острова – тупиков-носорогов и очковых чистиков.

Суточная активность. *Прединкубационный период* характеризуется утренним пиком активности птиц около колонии (рис. 8). В утренние и дневные часы птицы собираются на воде у побережья, держась небольшими стайками или отдельными парами, периодически вокализируя. Топорки долгое время проводят высоко в воздухе, летая в разных направлениях вокруг острова и рядом с ним, приближаясь к поверхности колонии, но не садясь на нее. Обычных для топорков северных колоний драк за норы мы никогда не отмечали, как и каких-либо элементов охраны гнездовой территории и наличия клубов, свойственных виду в северных колониях (Михтарьянц, 1977, 1978; Харитонов, 1990). Вероятно, это связано с малой плотностью гнездования и расположением гнезд исключительно на крутых склонах. Время, проводимое птицами на поверхности колонии, минимально; оно редко превышает несколько минут (обычно секунды). Всю вторую половину дня (после 13-14 ч) птиц не видно ни на воде у колонии, ни на поверхности острова. Ночь топорки проводят в море вдали от колоний. Утром - еще до восхода солнца, - топорки начинают подлетать со стороны океана низко над водой и садиться на воду у острова. Подобный характер утренней активности птиц мы наблюдали в разные годы и дни прединкубационного периода как на о. Рогачева, так и на других островах. Причем, в более поздние сроки этого периода птицы присутствуют у колонии несколько дольше (до 15 ч), а к концу прединкубационного периода, в начале июня, немногочисленные особи могут

встречаться на акватории колонии и в вечернее время. Спаривание топорков происходит обычно в утренние часы на воде.

Период инкубации. Перед началом инкубации птицы больше времени начинают проводить в колонии, в дневные часы постоянно садятся на склон острова и слетают спустя несколько секунд. Во время инкубации активность птиц на акватории колонии начинается вскоре после рассвета и заканчивается в вечерние часы. Характер присутствия птиц на воде может отличаться в разные дни временем пиков численности, которых обычно бывает до четырех в течение дня. Однако, как и в предшествующий период, в первой половине дня птиц на воде больше и пики численности выше, чем во вторую половину дня (рис. 8). В течение дня высота полетов топорков меняется: утром они обычно летают над островом, днем - ниже, на уровне середины высоты острова, а во второй половине дня чаще летают над самой водой.

Существуют нередкие исключения из этого правила, но общая тенденция четко прослеживается в каждый из дней наблюдения. Также любопытно, что основное направление круговых полетов у топорков - полет против часовой стрелки. Непосредственно на поверхности колонии птиц можно наблюдать очень редко и не дольше нескольких минут, как и ранее; при этом топорки в большинстве случаев стоят парами у своих нор.

Рис. 8. Зависимость числа топорков у колонии от времени суток и фазы размножения

Период выкармливания птенцов. Кормление птенцов происходит, как правило,



всего 3 раза в день каждым родителем, что отражают 3 пика активности вне нор в течение дня (рис 8). В период выкармливания (по крайней мере, в первую его половину) топорки длительное время проводят в норах с птенцами, однако и на поверхности колонии их можно наблюдать относительно дольше прежнего, до 2-5 минут непрерывно.

Характер распределения птиц на акватории.

Во время размножения, вне зависимости от его периода, топорки находятся не далее 500 м от своих колоний (исключая ранний прединкубационный период). Обычно птицы держатся на воде на расстоянии от 30 до 300 м от острова. Вдали от побережий птиц мы никогда не встречали. При низкой численности гнездования в «рыбных» районах за кормом не нужно отлетать далеко от колонии, что мы и наблюдаем на Южных Курилах, хотя для топорка в норме характерны кормежки вдали от берегов (Харитонов, 1990; Gaston, Jones, 1998). Низкой численностью гнездящихся пар вкуче с достаточностью кормовой базы на акватории колоний мы объясняем и отсутствие известных по северным колониям циклов отлетов топорков от колоний в море на несколько суток (Михтарьянц, 1978).

Южные Курилы находятся у южной границы азиатской части гнездового ареала топорка, поэтому численность его здесь невелика и в наибольшей степени зависит от внешних факторов. Так, топорок, по сравнению с другими видами чистиковых, наиболее подвержен воздействию промышленного рыболовства, и в Японии он на настоящий момент фактически исчез (Ogi, 1984; Osa, Watanuki, 2002). В районах повышенного беспокойства птицы позже откладывают яйца, птенцы развиваются медленнее, репродуктивный успех уменьшается в несколько раз (Pierce, Simons,

1986). На Южных Курилах, ставших фактически южной границей распространения топорка в Азии, прибрежное рыболовство в местах расположения колоний не ведется благодаря существованию охранной зоны заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы». Тем не менее, уровень беспокойства птиц со стороны моторных лодок и транзитных промысловых судов велик. Вид встречается повсеместно на подходящих для гнездования участках, но численность его невелика. На настоящий момент на Южных Курилах топорок гнездится на 17 островках, общая численность встреченных при несистематических наблюдениях у этих колоний птиц не превышает 900 особей. Полученные нами сведения дополняют и уточняют результаты предыдущих исследований (Гизенко, 1955; Велижанин, 1972; Артюхин и др., 2001), что особенно актуально ввиду быстрого сокращения численности топорка в Японии. К сожалению, невозможно проследить четкую динамику изменения численности, т.к. в приведенных выше публикациях не указано время суток при проведении учетов. Тем не менее, при сопоставлении данных очевидно существенное снижение численности. По нашим данным в 2002-2005 гг. на о. Кунашир гнездилось 200 пар, о. Шикотан – около 450 пар, на других островах Малой Курильской гряды – не менее 170 пар. Итого по данным 2002-2005 гг. в Южно-Курильском районе гнездилось около 800 пар, что примерно в 6 раз меньше, чем в 1960-х-1970-х гг., и также меньше, чем было учтено в 2000 г. (Велижанин, 1972; Артюхин и др., 2001). Причиной некоторого уменьшения численности топорка на Южных Курилах может быть как влияние промышленного рыболовства на популяцию вне периода размножения, так и увеличение численности и, соответственно, плотности гнездования тупика-носорога, занимающего тот же биотоп, что и топорок. Помимо этого, возможно существование негативного влияния климато-океанологических факторов (Шунтов, 1998).

3.2. Современное распределение, численность и некоторые особенности размножения очкового чистика на Южных Курилах

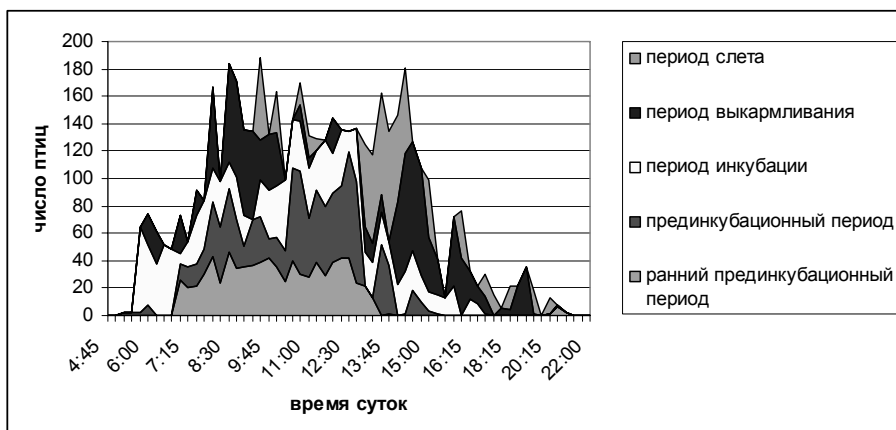
Очковые чистики на Южных Курилах гнездятся практически повсеместно в естественных пустотах - скальных расщелинах и внутри крупнообломочных каменистых осыпей. Основным ограничивающим размер колоний фактором является наличие пригодных для гнездования участков. Как и для остальных видов чистиковых, наиболее подходящими местами для гнездования вида служат островки площадью от 0,1 до 10 га или крупно и среднеобломочные каменистые осыпи на крупных островах, где гнезда птиц недоступны для лисицы *Vulpes vulpes*. Наличие таких мест с большой степенью вероятности говорит о существовании гнездовой колонии очковых чистиков. На мелких островках большую площадь занимают обрывистые скальные участки, где в расщелинах и гнездятся очковые чистики, причем гнезда могут располагаться как высоко, так и низко над уровнем моря, в зоне супралиторали. Следует отметить потенциальную возможность конкуренции с топорком за места гнездования, т.к. около половины популяции топорков на Южных Курилах гнездятся в расщелинах скал. Например, мы находили гнезда топорков и очковых чистиков в практически идентичных по расположению и строению нишах скал, в нескольких метрах друг от друга. Однако чаще гнезда очковых чистиков и топорков территориально разобщены. Большая часть гнезд чистиков расположена в нижней и средней частях островков, на высоте от 2 до 10 м над уровнем моря. Плотность гнездования примерно равна одной паре на 100 м².

Самые ранние встречи очкового чистика в море отмечены в середине апреля. Прединкубационный период продолжается более месяца. Откладка яиц на о. Рогачева происходит с конца мая по II декаду июня. Первые птенцы появляются в первую декаду июля. Молодые птицы острова Рогачева покидают гнезда в первую и вторую декады августа.

Суточная активность. Прединкубационный период характерен утренним пиком активности птиц около колонии, куда птицы прилетают с моря на рассвете. В утренние

и дневные часы чистики находятся на воде около колонии или сидят на скалах, держась небольшими стайками или отдельными парами; в этот период заметны брачные демонстрации и драки на воде, что детально описано Ю.В. Шибеевым (1990). После полудня все птицы улетали на кормежку далеко в море до следующего утра, причем ближе к окончанию прединкубационного периода время отлета постепенно сдвигалось к более позднему (рис. 9). Любопытно, что характер дневной активности очкового чистика в этот период полностью соответствует таковому у топорка. На воде очковые чистики держатся в основном в зоне прибоя, меньшая часть птиц отмечается на расстоянии до 100 м от колоний. В период инкубации длительность присутствия птиц на воде несколько увеличивается относительно предыдущего периода, однако общая картина не меняется, и во второй половине дня птиц рядом с колонией нет (рис. 9). Вблизи колоний иногда можно наблюдать неразмножающихся особей, которых обычно не более 10-15 % от находящихся около колонии гнездящихся птиц. Спад численности птиц на воде между пиками можно отнести за счет того, что часть их улетает на кормежку, а часть находится в гнездовых камерах или на скалах у гнезд, где они менее заметны. В период выкармливания птенцов у чистиков, как и у других видов, происходят резкие изменения в характере присутствия птиц около колоний: они здесь держатся в течение почти всего дня (рис. 9). Всего мы отмечали три пика присутствия птиц, первый из которых – максимальный – наблюдается утром. Это соответствует данным Ю.В. Шибеева (1990), однако после 10 ч по результатам наблюдений того же автора все птицы улетали на кормежку в море, иногда возвращаясь на короткое время. В колонии о. Рогачева, очковые чистики редко улетают далеко от колоний, кормясь на акватории по соседству. Поведение птиц около колонии меняется, очковые чистики вновь начинают летать парами, пронзительно кричать, проявляя элементы агрессивного поведения на суше и воде. Любопытно, что только в период выкармливания мы отмечали постоянные ночные свисты очковых чистиков. Многие птицы охотятся непосредственно на акватории колонии, часто можно длительное время наблюдать чистиков, спокойно плавающих с добычей. Это свидетельствует о достаточности кормового ресурса и отсутствии реакции защиты от клептопаразитизма со стороны гнездящихся здесь же тихоокеанских чаек. Основное отличие периодов выкармливания и начала слета птенцов от предыдущих периодов репродуктивного цикла в почти постоянном присутствии достаточно большого числа птиц на акватории колоний. Следовательно, в это время место расположение колоний наиболее заметно. Около небольшой колонии очковых чистиков на о. Геммерлинга, расположенной вблизи о. Рогачева, изменения присутствия птиц на акватории происходили синхронно с тем, что мы наблюдали на о. Рогачева.

Рис. 9. Зависимость числа очковых чистиков у колонии о. Рогачева от времени суток и фазы размножения



Данные, собранные при несистематических наблюдениях на других островах региона, позволяют предположить, что описанный выше рисунок активности очкового чистика характерен и для всех этих островов. При описании активности очкового чистика в период выкармливания

на о. Теури (Thoresen, 1984) также показано преобладание утренней активности. В период слета птенцов на о. Теури характер присутствия птиц меняется - уже преобладает вечерняя активность, и в целом характер присутствия птиц вблизи колонии существенно отличается от описанного нами на о. Рогачева. Следовательно, у очкового чистика существуют географические различия в суточной активности вида, как это показано и для других чистиковых (Myrberget, 1959; Ashcroft, 1976; Зубакин и др., 1992; Кондратьев и др., 1992; Anker-Nilssen, Rostad, 1993; Harding et al., 2002; Копуихов, 2004 и др.). Подобные различия, возможно, зависят как от внешних условий (количество доступного кормового ресурса, пернатые хищники), так и от характеристик колоний (площадь колонии, ее численность). Последний фактор, как и доступность кормового ресурса, может быть решающим для крупных колоний. Возможно, рисунок суточной активности одной той же колонии может изменяться при резких изменениях доступности кормового ресурса. Однако, активность близкого вида, тихоокеанского чистика, практически не изменяется в течение всего периода размножения (Drent, 1965; Конюхов, 1993).

Распределение в море. На Южных Курилах в сезон размножения, вне зависимости от его периода, очковые чистики держатся в основном непосредственно у колоний. Они, в отличие от других чистиковых, топорков и тупиков-носорогов, как правило, находятся на воде близко к зоне прибоя, от 1 до 30 м от берега, реже дальше. Мы не наблюдали птиц далее 3 км от побережий островов, обычно разрозненные стайки или отдельные особи встречены лишь вдоль побережья островов и в проливах с плотностью 0-5 особей/км². Как и в случае с топорком, при относительно низкой численности и плотности гнездования в «рыбных» районах, за кормом не нужно отлетать далеко от колоний, что мы и наблюдаем на Южных Курилах.

Численность вида. Практически всюду в пределах ареала численность вида невелика и в настоящее время, из-за ее быстрого сокращения, неизвестна. На Хоккайдо осталось всего около 100 гнездящихся пар, хотя несколько десятилетий назад их было несколько тысяч (Osa, Watanuki, 2002). Вероятные причины этого - высокий уровень беспокойства и рыбного промысла, поскольку чистики очень чувствительны к тому и к другому. Список колоний, составленный по данным предыдущих исследователей не вполне подробен, а данные по численности гнездования на Южных Курилах получены при разовых экспедиционных посещениях колоний (Велижанин, 1978; Артюхин и др., 2001), что без учета суточной активности вида могло привести к результату, далекому от действительности. Из-за закрытого способа гнездования, размер колоний очкового чистика можно оценивать только на основании числа птиц, находящихся у колоний. Для этого, так же как для оценки численности топорка, мы использовали данные по суточной активности очкового чистика.

В районе о. Кунашир очковый чистик немногочислен, т.к. большая часть побережья непригодна для гнездования, и отмечен нами лишь в 6 точках. Большинство птиц гнездится на Малой Курильской гряде. Наиболее крупные колонии расположены на о-вах Лисьих (400 пар) и островах Демина (более 800 пар). Плотность гнездования очковых чистиков по побережью о. Шикотан относительно выше, чем в других районах обитания. Так, в окрестностях о. Шикотан в 2005 г. нами отмечено более 27 небольших колоний размером от 2 до более 132 пар. Самыми крупными являются колонии на островках Дальний, Грига и Девятый Вал. Непосредственно на побережье Шикотана относительно крупные и многочисленные колонии отмечены в районе бухт Малый и Большой Горобец, Анамы, на участке от мыса Непокорного до бухты Димитрова. К сожалению, невозможно проследить динамику изменения численности на Южных Курилах за последние десятилетия, т.к. стационарных исследований здесь не проводилось. Всего в 2002-2005 на о. Кунашир

отмечено более 130 пар, на о. Шикотан – около 950 пар, на иных островах - более 1200 пар. На Южных Курилах очковый чистик гнездится более чем в 38 точках, общая численность гнездящихся пар превышает 2300. Гнездовая численность очкового чистика в 2002-2005 гг., по нашим данным, втрое выше, чем было учтено в 2000 г. (Артюхин и др., 2001), и в 1,5 раза выше численности, полученной в 1963 г. Велижаниным (1971).

3.3. Заключение

Несмотря на сходные условия среды, экология размножения топорка на южной границе своего ареала претерпевает существенные изменения по сравнению с популяциями Камчатки и Командорских островов. Так, вероятно из-за низкой численности и плотности гнездования, отсутствуют агрессия по отношению к особям своего вида, не выражено территориальное поведение. Благодаря низкой плотности гнездования и нахождению гнезд на крутых склонах, активность на суше существенно редуцирована, отсутствуют «клубы», птицы редко и недолго находятся на поверхности, перемещаясь в радиусе не более одного метра от гнезда до места взлета. Гнездятся топорки только на обрывистых участках мелких островков как в норах, так и в расщелинах примерно в равных соотношениях, что в целом не характерно для вида. Другая отличительная особенность экологии топорка на Южных Курилах - характер присутствия птиц в колонии и на акватории поблизости от нее. Он существенно отличается в разные периоды репродуктивного цикла, однако в целом преобладает утренняя активность. Многодневных циклов присутствия и отсутствия птиц, характерных для популяции Командорских островов (Михтарьянц, 1978), мы не обнаружили - вероятно из-за того, что кормового ресурса акваторий колоний достаточно для обеспечения пищей небольшого количества птиц, и нет необходимости удаляться надолго в море для поисков корма (тупики-носороги, массово гнездящиеся на той же территории, для поисков пищи улетают далеко в море). Весь сезон размножения, исключая ранний прединкубационный период, топорки держатся и кормятся вблизи своих колоний, редко удаляясь далее 300 м от берега, что не характерно для вида в других районах обитания. Численность топорка на Южных Курилах по сравнению с 1960-1970 гг. снизилась в шесть раз, ареал сократился.

Биология очкового чистика на Южных Курилах в период размножения не характеризуется особенными отличительными чертами по сравнению с другими популяциями, описанными в литературе. К тому же на этот вид не оказывает влияние пограничное положение (в отличие от топорка и тупика-носорога), т.к. Южные Курилы не являются краем ареала очкового чистика.

Глава 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ АСПЕКТОВ ЭКОЛОГИИ ЗАКРЫТОГНЕЗДЯЩИХСЯ ЧИСТИКОВЫХ ЮЖНЫХ КУРИЛ И МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ НИМИ

Только на Южных Курилах совместно гнездятся топорок, очковый чистик и тупик-носорог. Изучая особенности биологии размножения здесь этих видов, мы старались понять, какие собственно факторы их определяют. Так, поиск корма у одних видов чистиковых происходит вдали от побережий, в то время как у других - в непосредственной близости от колоний, и это считалось видовым признаком, связанным со степенью колониальности вида (Lack, 1968; Ashmole, 1971). Нами показана внутривидовая изменчивость данной характеристики у топорка, что, видимо, связано с тем, что топорок может быть как высоко колониальным, так и гнездиться диффузно в небольшом числе (как на Южных Курилах). Мы объясняем это тем, что кормового ресурса в непосредственной близости от островков вполне достаточно, чтобы прокормить небольшую популяцию топорков. Соответственно, при наличии корма около колоний, именно низкая плотность и численность гнездящихся птиц в данном случае определяют стратегию выбора места кормежки. Тупики-носороги на о.

Рогачева гнездятся с большой плотностью, общая численность вида высока. Кормятся они, соответственно, вдали от колонии, распределяясь более или менее равномерно в богатой рыбой шельфовой зоне островов. Таким образом, вероятно, существует некоторая критическая численность вида в колонии, которая может определять стратегию его кормодобывающего поведения. Ограничением выявленной закономерности является достаточность корма вблизи колонии.

Все виды закрытогнездящихся чистиков на Южных Курилах показывают четкое разграничение своих гнездовых биотопов. Плотность нор в крупных колониях каждого вида зависит от типа растительности, крутизны склона, наличия других роющих видов. По литературным данным, предпочитаемый диапазон гнездования топорка – склоны, крутизной 35-50 градусов, у тупика-носорога - 0-60 градусов (Vermeer, 1979b; Piatt et al., 1997). В колониях Южных Курил все норы топорков были отмечены только на крутых или отвесных склонах уклоном более 70 градусов, а норы тупика-носорога - повсеместно. При совместном гнездовании топорка и тупика-носорога, первый, как более сильный, гнездится только в норах в почве, вытесняя тупика-носорога к скалистым участкам, где последний начинает гнездиться в естественных укрытиях (Gaston, Dechesne, 1996). На острове Рогачева мы наблюдаем обратное – топорки гнездятся как в норах, так и в естественных укрытиях, в то время как тупик-носорог - исключительно в норах, что говорит о его преимущественном положении. Тупик-носорог занимает на островках Южных Курил все возможные для гнездования участки, плотность гнездования его столь высока, что перекрытия между норами часто разрушаются, и птицы оказываются соседями внутри одной норы. Несомненно, возможность для вида гнездиться столь плотно позволяет ему занимать все пригодные места для гнездования и не пускать в них топорков. Следовательно, высокая плотность гнездования тупикам-носорогам необходима для успешного гнездования в условиях конкуренции за места с более крупным топорком. Вероятно, поэтому мы не наблюдаем постепенного снижения численности гнездования тупика-носорога на северной границе ареала. Напротив, птицы селятся с максимально возможной плотностью, оставляя для топорков менее благоприятные биотопы – крутые склоны, естественные расщелины. Севернее топорки сами многочисленны и гнездятся плотно, не оставляя возможности для гнездования тупикам-носорогам. Действительно, на Северных Курилах колоний тупиков-носорогов пока не обнаружено (хотя, вероятно, там существуют небольшие колонии, т.к. в летний период были встречи птиц (Артюхин и др., 2001)).

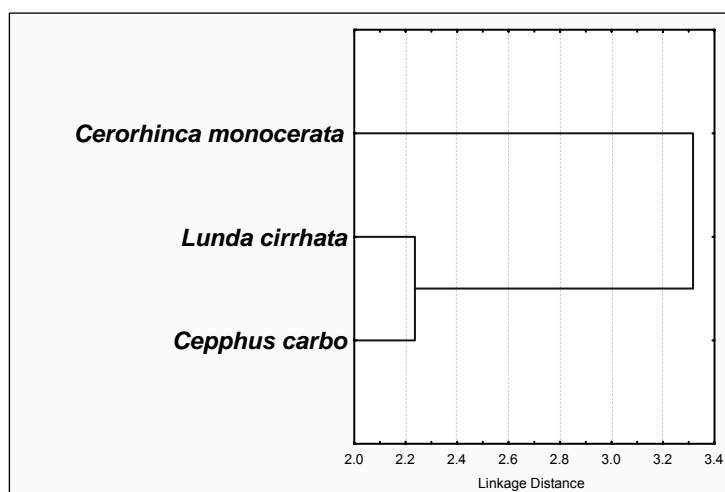
Строгое разделение мест гнездования говорит о существовании высокой конкуренции за них и способствует более полному (на наш взгляд, максимально возможному) использованию поверхности подходящих для гнездования островов. Возможно, очень низкая либо, напротив, очень высокая плотность гнездования (некие критические значения) оказываются одним из наиболее значимых факторов, влияющих на поведение и определяющих детали биологии размножения топорка и тупика-носорога на краю ареалов. Южные Курилы – край азиатской части гнездового ареала для двух из трех изучаемых нами видов – южным для топорка и северным для тупика-носорога. В последнем случае, высокая плотность и численность гнездования вида на Южных Курилах говорит о том, что его ареал ограничен не абиотическими факторами или пищевыми ресурсами. У топорка и тупика-носорога сходные потребности в гнездовании – острова с почвенным слоем, отсутствие наземных хищников. Схожесть биотопов гнездования двух видов приводит к тому, что граница их ареалов может определяться жесткой межвидовой конкуренцией за места гнездования. Топорок, по литературным данным, может выгонять тупиков-носорогов из нор и существенно уменьшить его присутствие на некоторых островах. Однако, это возможно при гнездовании тупиков-носорогов с невысокой плотностью. Поэтому, распространение тупика-носорога к северу резко ограничивается тем, что

севернее массовым видом становится топорок. Мы не наблюдаем постепенного сокращения численности тупика-носорога к северу, и на Южных Курилах в конкуренции побеждает более мелкий тупик-носорог. Биология размножения топорка на Южных Курилах значительно отличается от описанной в центральных районах гнездового ареала, что говорит о влиянии пограничного положения на его биологию. Обычно близкие по экологии и размерам виды территориально разнесены. Это справедливо и по отношению к топорку и тупику-носорогу на протяжении почти всего района обитания, кроме стыков ареалов на обоих побережьях Тихого океана (Vermeer, 1979; Ainley, Boekelheid, 1990). Для совместного сосуществования виды вынуждены разделить экологические ниши. Так, например, сроки начала насиживания тупика-носорога опережают те же сроки у топорка и очкового чистика почти на месяц. Более раннее гнездование – одна из причин, которая помогает тупику-носорогу «закрепиться» в колониях прочнее, т.к. птицы уже насиживают кладку в то время, когда топорки только появляются на островах.

Для разделения ниш у обоих видов изменяются экологические характеристики либо это происходит только у одного, более слабого на данной территории вида.

На Южных Курилах мы видим пример того, как это произошло у популяции топорка.

Рис. 10. Разделение экологических ниш между видами закрытогнездящихся чистиковых на Южных Курилах



Для анализа мы использовали 17 характеристик, включающие параметры биотопа (гнездование в норах, гнездование в естественных укрытиях, угол склона расположения гнезд, плотность и численность гнездования и др.), данные по фенологии и стратегии питания. Тупик-носорог и топорок – очень близкие по своей биологии виды оказались максимально разнесены, а экологические ниши топорка и очкового чистика сходны (рис. 10). Популяции топорка и

тупика-носорога, вероятно, находятся в равновесном состоянии, препятствуя друг другу распространиться на юг и север соответственно, однако в настоящее время развитие промышленного рыболовства на юге, от которого в большей мере страдает топорок, отодвигает границу ареала его гнездования к северу.

Глава 5. РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОЦЕНКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ТОПОРКОВ, ОЧКОВЫХ ЧИСТИКОВ И ТУПИКОВ-НОСОРОГОВ НА ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

В главе приведены рекомендации по оценке чистиковых птиц на Южных Курилах в соответствии с выведенными нами эмпирическими коэффициентами соотношения числа птиц около колонии в разное время суток и реально гнездящихся для каждой фазы размножения. Для топорков и очковых чистиков эти коэффициенты представлены в таблицах 1 и 2. Эти коэффициенты носят роль рекомендательных, т.к. вероятно ритм активности этих видов может измениться при изменении внешних условий (например, уменьшится доступность пищевых ресурсов).

Подобного рода коэффициент можно использовать для оценки численности тупиков-носорогов. В связи с тем, что тупики-носороги редко присутствуют на воде у колоний в светлое время суток, основная часть популяции исследователями обычно не учитывалась. Присутствие тупиков-носорогов у колоний существенно варьирует в

зависимости от периода репродуктивного цикла. Следовательно, при проведении мониторинга численности вида на основании числа птиц, находящихся на акватории колоний, необходимо учитывать как время суток, так и период репродуктивного цикла вида. Частота присутствия и численность тупиков-носорогов на воде около колоний постепенно увеличивается к середине репродуктивного периода, достигая максимума в вечерние часы к середине этапа выкармливания птенцов, а затем постепенно уменьшается до нуля к его концу (рис. 6). Таким образом, наиболее информативным временем для учетов птиц на акватории колоний следует считать вечерние часы июня и июля (на Курилах эти месяцы соответствуют второй половине периода насиживания и всему периоду выкармливания птенцов), причем в начале июня и в конце июля учетное время составляет всего около часа до наступления темноты (рис. 2). Наличие подобных скоплений близко к берегам в этот период, во-первых, служит хорошим маркером существования колоний и во-вторых, дает некоторые сведения о ее численности, поскольку перед началом глубоких сумерек около колонии скапливается в 40-80 раз (в зависимости от времени учета) меньше птиц, чем гнездится в колонии.

Эти скопления тупиков-носорогов перед вылетом в колонию в период выкармливания птенцов отличаются наибольшим постоянством, и коэффициент 40 может быть использован для определения, по крайней мере, порядка численности гнездящихся в колонии тупиков-носорогов. В другое время птиц вблизи колоний нет, либо их количество незначительно относительно размера колонии.

Таблица 1. Эмпирические коэффициенты пересчета числа топорков, встреченных на акватории колонии и реально гнездящихся в ней

период, время суток	число топорков, встреченных около колонии о. Рогачева по данным 2002, 2004 и 2005 гг. (R – число гнездящихся в колонии пар)
прединкубационный	
до 6 ч	быстро увеличивается
6 ч - 8 ч	равно R/2
8 ч - 9 ч	равно R
9 ч - 11 ч	равно R/2
после 11 ч	быстро уменьшается
после 13-16 ч	нет птиц
инкубации	
6 ч - 9 ч	постепенно увеличивается
9 ч - 15 ч	равно от R/2 до R
15 ч - 19 ч	равно R/4
19 ч - 21 ч	равно R/2
после 21 ч	быстро уменьшается
выкармливания	
до 7 ч	равно менее R/3
7 ч - 10 ч	равно от R до 2R
10 ч - 13 ч	незначительно
13 ч - 16 ч	равно от R/2 до R
16 ч - 19 ч	равно менее R/3
19 ч - 20 ч	равно R
после 20 ч	незначительно

Таблица 2. Эмпирические коэффициенты пересчета числа очковых чистиков, встреченных на акватории колонии и реально гнездящихся в ней

период, время суток	число очковых чистиков, встреченных около колонии о. Рогачева по данным 2002, 2004, 2005 гг.*
Ранний прединкубационный	(Q - число гнездящихся в колонии пар)
7 ч - 13 ч	равно от Q/2 до Q
после 13 ч	нет птиц
Поздний	

предикубационный	
5 ч - 8 ч	равно менее Q/2
8 ч – 10 ч	равно от Q/2 до Q
10 ч – 13 ч	равно от Q до 2Q
13 ч – 14 ч	быстро уменьшается
После 14 ч	нет птиц
Инкубации	
5 ч – 7 ч	равно от Q до 3/2Q
7 ч - 10 ч	равно Q/2
10 ч – 13 ч	равно Q
13 ч – 16 ч	быстро уменьшается
После 16 ч	нет птиц
Выкармливания	
6 ч - 8 ч	равно Q/2
8 ч -10 ч	равно от Q до 2Q
10 ч - 13 ч	Равно менее Q/2
14 ч - 15 ч	2Q
15 ч - 16 ч	Q
После 16 ч	незначительно
Слета птенцов	
13 ч – 14 ч	2Q

ВЫВОДЫ

1. Впервые описана суточная активность топорка, тупика-носорога и очкового чистика в период размножения на Южных Курилах. У каждого вида ритм активности меняется в зависимости от фазы размножения. У топорка и очкового чистика в целом преобладает утренняя и дневная активности на акватории колонии, у тупика-носорога - поздневечерняя.

2. Численность птиц в колонии и плотность гнездования являются важнейшими факторами, определяющими поведение и гнездовое распространение тупиков-носорогов и топорков.

3. Причиной ночной активности тупиков-носорогов является высокий уровень социальной активности в сочетании с угрозой со стороны хищничества

4. Длительное гнездование тупиков-носорогов на островах является фактором, вызывающим вторичную сукцессию растительности на них и образованием специфического сообщества – злаковых кочкарников

5. Разработаны рекомендации для оценки численности топорков, очковых чистиков и тупиков-носорогов в колониях Южных Курил, основанные на суточном ритме присутствия птиц у колоний в разные периоды репродуктивного цикла. Определена плотность гнездования тупиков-носорогов в различных типах растительности островов, что может быть использовано при дистанционном мониторинге состояния вида

6. С учетом особенностей суточного ритма и гнездования на Южных Курилах определены численности гнездящихся очковых чистиков, топорков и тупиков-носорогов, показано современное распределение колоний. Популяция тупика-носорога на Южных Курилах является одной из крупнейших в мире наряду с колониями о. Теури и Британской Колумбии. Плотность гнездования тупика-носорога на Южных Курилах близка к максимальной, что говорит о невозможности дальнейшего увеличения численности вида на этой территории. Феномен столь высокой численности вида на краю ареала позволяет сделать предположение и существовании колоний на Средних Курилах.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Ушакова М.В. 2003. К авифауне Малой Курильской гряды // Биология и охрана птиц Камчатки. М. Вып. 5. С.106-109.

2. Ушакова М.В. 2004. Новые сведения об авифауне южных Курильских островов // Орнитология. Вып. 31. С. 66-75
3. Ушакова М.В. 2005. Влияние растительного покрова на плотность гнездовых поселений тупика-носорога (*Cerorhinca monocerata*) на колониях Южных Курил // Сохранение морской биоты. Мат-лы Дальневосточной конференции, г. Владивосток, 4-8 октября, 2005 г. Владивосток. С. 54-55.
4. Ушакова М.В. 2006а. Влияние ночной активности тупика-носорога *Cerorhinca monocerata* на формирование злакового кочкарника в колониях Южных Курил // Материалы I (IX) Международной Конференции Молодых Ботаников в Санкт Петербурге (21-26 мая 2006 г.). СПб.: Изд-во ГЭТУ. С. 102.
5. Ушакова М.В. 2006б. Северная качурка *Oceanodroma leucorhoa* на островах Демина (МКГ) // Биология и охрана птиц Камчатки. М. Вып. 7. С. 124.
6. Ушакова М.В. 2006в. Особенности гнездовой биологии топорка *Lunda cirrhata* и его численность на южных Курильских островах // Орнитология. Вып. 33. С. 138-152.
7. Ушакова М.В. 2006г. Адаптивный характер ночного образа жизни тупика-носорога *Cerorhinca monocerata* на Южных Курилах // Биология - наука XXI века. 10-я Пущинская школа-конференция. Сборник тезисов. С. 322-323.
8. Ушакова М.В. 2007. Колонии и численность тупика-носорога *Cerorhinca monocerata* на Южных Курилах // Зоологический журнал. Т. 86. №8. С. 955-966.