

УДК 574/631.48

## ОРНИТОГЕННЫЙ ФАКТОР ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ В АНТАРКТИКЕ (ОБЗОР)

© 2021 г. Е. В. Абакумов<sup>a, \*, \*\*</sup>, И. Ю. Парникоза<sup>b, c</sup>, М. Жиянски<sup>d</sup>, Р. Янева<sup>d</sup>, А. В. Лупачев<sup>e</sup>,  
М. П. Андреев<sup>f</sup>, Д. Ю. Власов<sup>a</sup>, Дж. Риано<sup>g</sup>, Н. Харамильо<sup>g</sup>

<sup>a</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, 16-я линия В.О., 29, Санкт-Петербург, 199178 Россия

<sup>b</sup>Национальный антарктический научный центр Украины, бул. Тараса Шевченко, 16, Киев, 01601 Украина

<sup>c</sup>Институт молекулярной биологии и генетики Национальной академии наук Украины,  
ул. Академика Заболотного, 150, Киев, 03143 Украина

<sup>d</sup>Институт леса Болгарской академии наук, бул. Климент Орхидски, 132, София, 1756 Болгария

<sup>e</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,  
ул. Институтская, 2, Московская область, Пущино, 142290 Россия

<sup>f</sup>Ботанический институт м. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

<sup>g</sup>Андский университет, Кра1-18-a 12 Богота, Кунднамарка, Колумбия

\*e-mail: e\_abakumov@mail.ru

\*\*e-mail: e.abakumov@spbu.ru

Поступила в редакцию 27.06.2020 г.

После доработки 28.10.2020 г.

Принята к публикации 30.10.2020 г.

Рассмотрена роль орнитогенного фактора в формировании почв и почвенного покрова в континентальной и маритимной Антарктике. Обобщены многолетние исследования почв ключевых участков в прибрежных оазисах Восточной Антарктики (Холмы Ларсеманна, архипелаг Хасуэлл) и на субантарктических островах (Кинг-Джордж, Ливингстон, Аргентинские острова). Показано, что колонии летающих птиц (пингинов) оказывают существенное влияние на морфологическое строение и физико-химические свойства формирующихся здесь почв, а также создают вокруг себя обширные зоны биогеохимического влияния на окружающий ландшафт. Особое внимание уделено экологическому воздействию феномена орнитохории, осуществляемому морскими летающими птицами (крачками, поморниками, буревестниками, альбатросами и др.) и выражающемуся в распространении растительности, почвенного материала, мезо- и микробиоты в ранее недоступные для колонизации местообитания (перигляциальные области, скальные возвышенности и т. п.).

*Ключевые слова:* орнитогенные и неорнитогенные почвы, антарктическое почвообразование, орнитохория, биогеохимия

DOI: 10.31857/S0032180X2104002X

### ВВЕДЕНИЕ

Зоогенные, в том числе орнитогенные, почвы широко распространены в наземных экосистемах. Зоогенный фактор формирования почв, микрорельефа, геохимической обстановки и в целом функционирования данных экосистем неоднократно описывался в литературе [27, 41]. Роль зоогенного фактора в формировании современных ландшафтов весьма существенна. Так, классификация четвертичных отложений рассматривает биогенные отложения в категориях зоогенного типа (зоогений) и паллюстрия (болотные отложения) [35]. Зоогенные биогеохимические процессы в биосфере являются важнейшими драйверами экогенеза и почвообразования [27]. Орнитогенные отложения обогащен-

ного азотом органического вещества (гуано) еще недавно служили основным источником для производства минеральных удобрений, в том числе в Европе [47]. В настоящее время они интересны, в первую очередь, как участки интенсивного преобразования наземных экосистем в самых различных частях Земли за счет субсидирования их органическим веществом океанического происхождения.

Ключевым процессом орнитогенного педогенеза является перенос и сопутствующая трансформация переносимого органического вещества с изменением его структуры и состава. При этом зоогенный педогенез не ограничивается только орнитогенным вариантом, особенно в Антарктиде. Роль птиц в трансформации органического веще-

ства отличается от таковой у других позвоночных животных, в частности млекопитающих. Среди зоогенных субстратов следует различать орнито-генные, образованные за счет кормодобывающей деятельности птиц, и териогенные, сформированные млекопитающими. При рассмотрении процессов зоогенного трансфера органического вещества из водоемов на сушу следует учесть некоторые физиологические аспекты жизнедеятельности животных и птиц. Хищные птицы заглатывают мелкую добычу целиком, а крупную — большими кусками. Пройдя через пищевод, пищевой комок задерживается в желудке. Непереваренные остатки (шерсть, костные остатки, роговые образования, перья птиц, хитин насекомых и др.) отгрыгаются в виде комка, называемого погадкой. Со временем шерсть разрушается, и погадки распадаются, но иногда они сохраняют морфологическое строение и после исчезновения шерсти. На их поверхности могут поселяться мхи, водоросли и грибы. Костные остатки погадочного происхождения имеют существенно лучшую механическую сохранность по сравнению с теми, которые происходят из помета хищных млекопитающих [12]. Другой вариант трансформированного вещества — гуано, продукт глубокой переработки органического вещества, локально и спорадически или постоянно и в течение многих лет откладывающегося на поверхности скал и прибрежных участках морских равнин.

Таким образом, орнитогенный фактор играет существенную роль в формировании пространственной структуры биогеоценозов, в том числе почв в бореальном и суббореальном поясе [8, 9, 14, 46]. Влияние птиц может быть и локальным, в пределах одного экотона в бореальном поясе [13, 23, 48]. Установлено, что геохимическое влияние птиц проявляется не только в природных, но и антропогенных ландшафтах [34]. Птицы коренным образом изменяют структуру почвенно-растительного покрова местообитаний в наземных биогеоценозах [36].

Указывается на глобальную роль орнитогенного фактора — формирования “ави-вектора” — в распространении почвенных животных на полярные острова обоих полушарий, что свидетельствует о роли биологических инвазий орнитогенного происхождения в почвообразовании и экспансии педогенеза на новые территории [29–31].

В связи с актуальностью обозначенных исследований проведен настоящий обзор роли орнитогенного фактора в современном почвообразовании.

Орнитогенный фактор экогенеза в Арктике исследован для архипелага Шпицберген, где показано его существенное влияние на состав фитоценозов и ход сукцессий растительности [106], а также на структуру сообществ орибатид в орнитогенных почвах [32]. Установлено, что орнитоген-

ный фактор играет решающую роль в формировании структуры ландшафтов и геоморфологического строения ландшафтов островов Охотского моря [44], при этом в качестве доминирующего типа фитоценозов формируются кочкарники *Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin., что является решающим фактором экогенеза — смены направления первичной сукцессии. Важно отметить, что имеются сведения как об обеднении видового состава флоры [44], так и увеличении ее разнообразия [89] под воздействием орнитогенного фактора. Проникновение более южных видов в арктические экосистемы во многом связано с орнитогенным фактором [5], перенос новых видов с помощью птиц возможен и в Антарктике [40].

Имеются сведения о трансформации химического состава почв в условиях прибрежных территорий восточных частей Баренцева моря [45]. Орнитогенный фактор приводит к коренной трансформации ландшафтов в островных экосистемах Тихого океана: изменяются формы рельефа, растительность и геохимические особенности ландшафтов [16, 111].

В местах гнездования альбатросов в островных экосистемах Атлантики коренным образом изменяются сообщества почвенных диатомей [82]. В формировании поверхности ландшафтов на островных территориях играют роль различные виды перелетных птиц, активность которых следует признать одним из важнейших факторов экогенеза на островных территориях Японского моря [6].

Безусловно, велика роль орнитогенного фактора в формировании мозаичности почвенного покрова в полярных регионах северного полушария [9]. В формировании островных наземных экосистем этот фактор изучен для архипелага Шпицберген и различных групп островов в Тихоокеанском секторе [28]. Здесь орнитогенные экосистемы могут занимать целиком всю территорию островного ландшафта, коренным образом трансформируя его, включая литогенную основу [26]. Иванов и Авессаломова [27, 28] выделяют важнейшие процессы в орнитогенных экосистемах: зоомеханогенез и значительный геохимический прессинг, а также изменение видового состава фитоценозов, формирование специфических форм микрорельефа, изъятие из биологического круговорота и временную изоляцию ряда биогенных элементов (углерода, азота, серы, фосфора и др.).

Орнитогенные почвы распространены на всех континентах, но особую роль в организации почвенного покрова и модификации биогеохимических циклов они играют в экосистемах полярных широт Южного полушария [26, 42, 107]. В Антарктиде орнитогенные почвы впервые обстоятельно описаны Сыроечковским [42], отметившим решающую роль орнитогенного фактора крупных гнездовых колоний птиц в формирова-

нии наземных экосистем и трансформации биогеохимического цикла. Орнитогенный фактор почвообразования проявляет себя на различных уровнях структурной организации почв Антарктики, формируя как специфические почвенные агрегаты, так и мощные протяженные органо-минеральные горизонты и в отдельных случаях — элементы почвенного покрова [33, 107]. Существует мнение о том, что в некоторых регионах Антарктики вообще не существует минеральных неорнитогенных почв [22], что свидетельствует о масштабности орнитогенного фактора в коренной трансформации отдельных компонентов биосферы.

Цель исследования — обзор опубликованных данных о специфике почв и почвенных процессах, происходящих в орнитогенных экосистемах Антарктики, а также полевых и лабораторных данных о морфогенезе и параметрах химического и гранулометрического состава орнитогенных и неорнитогенных почв этого региона.

### РОЛЬ ПТИЦ В ФОРМИРОВАНИИ ПОЧВ АНТАРКТИКИ

Антарктическое почвообразование характеризуется крайней специфичностью. Это связано не только с особенностями исторического развития континента, подверженного покровному оледенению, но и с изолированностью свободных ото льда и снега фрагментов антарктических экосистем как друг от друга, так и от других биомов суши [20, 30, 88].

При рассмотрении вопроса формирования орнитогенных почв в Антарктике необходимо четко разделять воздействие нелетающих (многочисленных видов пингвинов) и летающих птиц (альбатросов, поморников, буревестников, чаек, крачек и др.). Влиянию колоний пингвинов на почвообразование посвящена обширная литература [50, 51, 74, 105]. Орнитогенные почвы описаны Сыроечковским [42]. Изменение видового состава сообществ низших растений в участках распространения гуано на острове Линдси (район ст. “Русская”, Западная Антарктика) отмечено Андреевым и Курбатовой [4]. Существует целый ряд работ на тему влияния пингвинов на растительность [9, 98, 112]. Почвенные исследования в связи с изучением феномена орнитохории активно проводятся в последнее время российскими и украинскими учеными [50, 75, 78, 86]. Орнитологи Иенского университета (Германия) в настоящее время интенсивно изучают воздействие птиц на ландшафты с помощью беспилотных летательных аппаратов [76, 100]. Опубликована серия работ по нематодам в орнитогенных почвах. Три вида (*Plectus murrayi*, *Scottnema lindsayae* и *Panagrolaimus davidi*) поставлены в лабораторные культуры как модельные объекты для изучения цикла развития и их роли в пищевой сети почв [97]. Биогео-

химические и минералогические исследования проводятся бразильскими почвоведом [57, 103], которые оценивают, как скорость образования фосфатных минералов в почвах, находящихся под орнитогенным влиянием, так и темпы накопления органического вещества.

Летающие птицы Антарктики (доминиканские чайки, поморники, буревестники, крачки и др.) преимущественно предпочитают высокие обрывистые скальные берега. Однако, при отсутствии хищников, они селятся прямо на ровной поверхности уплощенных элементов рельефа, вдали от морского берега. Таким образом, орнитогенному влиянию могут быть подвержены любые типы почв — от прибрежных почв пляжей, до криоземов на морских террасах различного уровня и литоземов на скальных останцах [75].

Наличие орнитогенных почв в антарктических ландшафтах приводит к обогащению смежных экосистем биогенными элементами. Ранее [2] показано, что особую роль в почвенном покрове оазисов Антарктиды играют сезонные “почвы-амфибии”, связанные своим расположением с орнитогенными местообитаниями. Эти почвы, которые в начале летнего сезона находятся в субаквальной обстановке, а начиная с середины сезона — в субаэральной обстановке, нередко покрываются цианобактериальными матами [38], которые отличаются специфической аккумуляющей способностью по отношению к компонентам окружающей природной среды. Их структура является наиболее адаптированной к условиям жизни в Антарктике, она проявляет динамичность, в то же время может сохраняться длительное время. Накапливая в своем составе вещества орнитогенного и антропогенного происхождения (в районах полярных станций, где также концентрируются различные виды птиц), цианобактериальные маты могут использоваться как своеобразные индикаторы загрязнения природной среды в полярных регионах [39]. Наиболее мощные напочвенные цианобактериальные маты ранее отмечались в местах колоний птиц в районах российских антарктических станций Беллинсгаузен и Мирный [38]. В качестве включений в таких матах преобладали перья, гуано, мелкие фрагменты скелета птиц, скорлупа яиц, погадки. Активность цианобактериальных матов в орнитогенных местообитаниях проявляется в частичном размораживании в зоне роста [58]. Благодаря высокому адаптационному потенциалу, цианобактериальные маты выдерживают резкие колебания, а также экстремальные значения температур, обеспечивая определенную стабильность орнитогенных местообитаний. Кроме того, маты препятствуют смыву органического вещества потоками талых вод и защищают формирующуюся почву от эрозии. В засушливые периоды они могут высыхать до корок, но при восстановлении содержания влаги в клетках переходят к воз-

обновлению роста. Значение матов состоит в том, что они способны создавать благоприятные условия для накопления и развития различных микроорганизмов, которые могут играть существенную роль в трансформации органического вещества формирующихся орнитогенных почв, то есть выполняют средообразующую функцию. Так, в составе цианобактериальных матов в орнитогенных местообитаниях были выявлены бактерии 28 видов из 20 родов, а также 39 видов микроскопических грибов [38]. Стоит отдельно отметить роль птиц в распространении и накоплении почвенных микроскопических грибов, что не раз отмечалось для Антарктики и Арктики [11, 37, 115]. Показано, что состав микробиоты орнитогенных местообитаний может включать как аборигенные, так и привнесенные птицами виды микроскопических грибов. Наибольшее обилие почвенных грибов отмечалось в местах крупных колоний птиц [115]. Близость цианобактериальных матов к орнитогенным и антропогенным местообитаниям позволяет предположить, что в их состав входят микроорганизмы, имеющие эпидемиологическое и эпизоотическое значение. Это предположение частично подтверждено результатами выделения культур бактерий *Yersinia enterocolitica* из проб, взятых на территории колонии пингвинов Адели острова Хасуэлл в районе обсерватории “Мирный”. В пяти полученных штаммах были выявлены факторы патогенности [19, 38]. Эти исследования показали необходимость расширения поиска потенциальных возбудителей заболеваний людей и животных в орнитогенных местообитаниях в Антарктике.

В почвах, формирующихся под гуано, существенно изменяется видовой состав бактерий по сравнению с фоновыми минеральными почвами [96]. Орнитогенные местообитания в Антарктике характеризуются сильно трансформированным микробиомом почв с преобладанием нитрофильных видов [83].

В орнитогенных почвах коренным образом изменяется морфологическое строение. Как правило, это относительно гомогенные по составу почвы, представленные органическим горизонтом или горизонтами темно-серой, темно-коричневой или буро-коричневой окраски. Эти почвы, наряду с мощными болотным торфяниками, могут быть отнесены к “вырожденному типу почвообразования” по Толчельникову [45]. Такие почвы характеризуются крайней степенью развития того или иного процесса (в данном случае биогенное накопление органического вещества), “заглушающего” другие проявления почвенных процессов.

В орнитогенных почвах существенно повышено содержание органического вещества по сравнению с обычными почвами, при этом его минерализация замедлена [93]. Известно, что видовой

состав растений в местах расположения колоний птиц изменяется. Существуют виды “орнитофобы” [24, 25], но есть и виды, преобладающие в орнитогенной сукцессии (как правило – нитрофильные растения) [2]. Состав, формы аккумуляции и возраст орнитогенных отложений могут быть успешно использованы в палеогеографических реконструкциях [10], поскольку служат индикаторами стадий дегляциации. Опыт использования верификаторов “Классификации и диагностики почв России” для орнитогенных почв при изучении педоразнообразия Антарктики в настоящее время обсуждается Герасимовой [17] и другими коллегами. Общемировая классификационная система [116] имеет длительный опыт использования таких классификационных понятий, как “орнитогенный материал” и горизонты ornithic, в различной мере состоящие из него. Эти классификаторы широко и успешно используются при характеристике почв, входящих в большинство реферативных групп. Не существует отдельной “орнитогенной” реферативной почвенной группы. Это связано с широким распространением почв, подверженных орнитогенному воздействию во всех природных зонах, включая высокоширотные. Например, в оазисах восточной, континентальной Антарктики почвы, испытывающие влияние орнитогенного фактора, могут занимать небольшие площади (доли и первые проценты от общей площади, занятой почвами) [33], в приморской зоне западной Антарктики они могут занимать до 10% от общей площади исследуемой территории [33]. Также следует учитывать отсутствие общей закономерности в расположении орнитогенных почв в ландшафте. Крупные нелетающие птицы, такие как пингвины, преимущественно устраивают свои колонии вблизи морского побережья, однако существует много примеров гнездования пингвинов на значительном удалении от моря и даже на большой высоте над его уровнем, как например, в районе Аргентинских островов [33].

Накопленные сведения позволяют сказать про участие целого ряда видов летающих птиц в обеспечении “орнитохории” – процесса переноса генеративных и вегетативных органов низших и сосудистых растений и мелких беспозвоночных вместе с почвенным органо-минеральным материалом на большие расстояния [53, 66, 89, 90, 97], благодаря чему не только прибрежные территории, но и изолированные морены и нунатаки, а также участки суши зашельфовых оазисов колонизируются растительностью и животными. Это решающий процесс в ближнем и дальнем переносе веществ и энергии, а также обмене генетическим материалом. В Антарктике данная экологическая роль связана, прежде всего, с доминиканской чайкой, поморниками, буревестниками и другими морскими птицами [84, 86, 87, 89, 90].

Показано, что один из самых распространенных в регионе видов птиц – доминиканская чайка – может распространять щучку антарктическую (*Deshampsia antarctica*) и другие компоненты растительности, а также беспозвоночных [86, 94]. Таким образом, орнитохория фактически прорывает изоляцию отдельных оазисов и нунатаков Антарктики.

Орнитогенное обогащение почв органическими веществами и минеральными элементами питания является одним из наиболее важных факторов, определяющих характер развития растительного покрова изученного региона [52, 71, 101, 103]. В некоторых случаях, например, на нунатаках, расположенных в глубине антарктического континента, птицы являются единственными источниками поступающих сюда питательных веществ – фосфора и азота [59, 71, 106]. То же можно сказать о возвышенных участках прибрежных зон маритимной Антарктики (рис. 1).

Несмотря на имеющуюся обширную литературу, посвященную этому вопросу [77, 80, 81, 84, 91, 99, 109, 110, 113], сукцессионные процессы, происходящие при зарастании орнитогенных местообитаний, изучены пока еще недостаточно. Многие авторы обращали внимание на это явление [18, 85], но, как правило, ограничивались констатацией заметного увеличения проективного покрытия и сомкнутости растительных сообществ, развивающихся вблизи колоний, гнезд и мест кормления птиц, либо отмечали изменение видового состава лишайников и мхов в зонах обогащения [60, 62, 67, 68].

Детальные описания сукцессионных процессов орнитогенной растительности немногочисленны [8, 77, 113, 114], четкая последовательность смены растительных сообществ и группировок низших растений пока не прослежена в достаточной степени. Она зависит от сочетания многих факторов таких, как климат, рельеф, характер разрушения и химический состав подстилающих горных пород и, прежде всего, от характера гнездовой или колоний. В частности, растительный покров, развивающийся вблизи колоний пингвинов, существенно отличается от растительности, формирующейся вокруг гнезд и мест кормления птиц, живущих обособленными парами.

#### ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ОРНИТОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Установлено, что в местах гнездовой растительный покров формируется под влиянием трех основных факторов: 1) механического воздействия птиц на почву и растительный покров; 2) изменения химического состава почвы под влиянием аллохтонного зоогенного материала; 3) механического переноса воздушными потоками

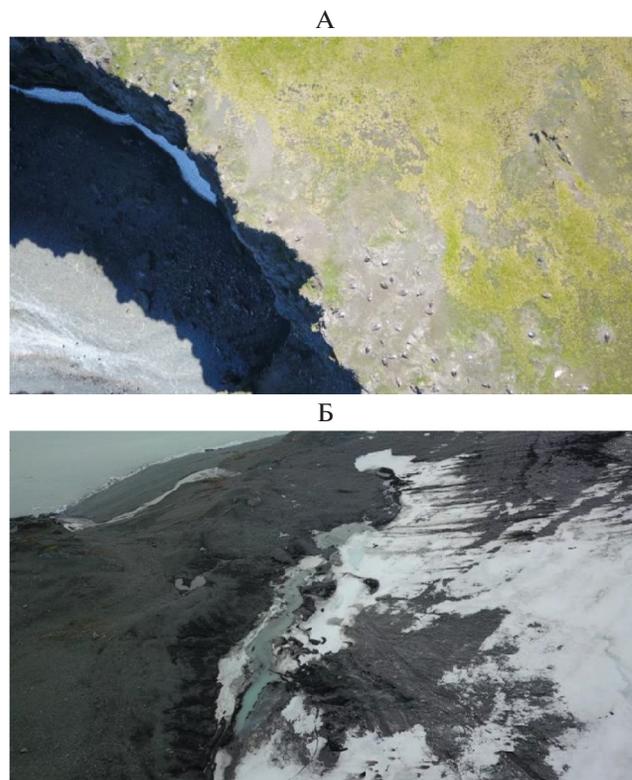


Рис. 1. Снимки с беспилотного летательного аппарата: А – типичная орнитогенная щучково-водорослевая тундра острова Ливингстон, Б – ландшафт без орнитогенного влияния, остров Ливингстон.

ми и птицами семян растений, мелких беспозвоночных, спор мхов, лишайников и грибов [77]. При этом в зависимости от рельефа местности, высоты и удаленности колонии от моря, количества гнездящихся птиц, гранулометрического состава грунтов и других факторов, могут наблюдаться различные вариации сукцессионных рядов. Растительный покров орнитогенных местообитаний и происходящие в нем сукцессионные процессы принципиально различаются на антарктическом континенте и в маритимной Антарктике.

В Антарктике орнитогенный фактор, наряду с влиянием морских млекопитающих, играет заметную роль в формировании растительности особенно в прибрежной полосе [72]. В самом обобщенном виде закономерные смены растительных сообществ в морской Антарктике можно описать следующим образом [64, 65]. Для птиц, живущих в колониях, прежде всего, пингвинов, в случае, когда колония большая и густонаселенная, в непосредственной близости к местам гнездования, высшие и низшие растения, как правило, отсутствуют. Поверхность почвы – галька и песок, здесь лишена растительности и обильно покрыта гуано. Крупные камни и повышения могут зарастать чистыми куртинами нитрофильного лишай-

ника *Leptogium puberulum* (с проективным покрытием до 50–70%).

На некотором удалении от колонии, по мере уменьшения концентрации азота и фосфора и снижения интенсивности механического воздействия птиц, развиваются сообщества с доминированием или даже сплошным ковром из водоросли *Prasiola crispa*, иногда с заметным участием мхов, порой с вкраплениями лишайника *Xanthomendoza borealis*. В дальнейшем на этом месте поселяются другие нитрофильные, преимущественно накипные лишайники, образующие характерные для таких мест сообщества. Проективное покрытие может достигать здесь 50–100%.

На возвышающихся камнях и скалах такие накипные нитрофильные лишайники, как *Catillaria corymbosa*, *Rhizoplaca aspidiphora*, *Acarospora macrocyclos*, *Verrucaria elaeoplaca*, *Lecania brialmontii* и *L. gerlachei* могут покрывать до 30% площади. Вместе с ними растут лишайники *Amandinea coniops*, *A. petermannii*, *Leptogium puberulum*, *Rusavskia elegans*, *Xanthomendoza borealis*, *Turgidosculum complicatulum*, *Caloplaca sublobulata*, *C. saxicola* и некоторые другие, появляются мхи. На скалах, обращенных в сторону моря и нависающих над обрывами, обильно разрастаются кустистый лишайник *Ramalina terebrata* и розетковидный *Caloplaca saxicola*. На последних стадиях сукцессии, в случае достаточного увлажнения и соответствующего гранулометрического состава почв, появляются высшие растения *Deschampsia antarctica*, реже *Colobantus quitensis*, которые вместе с сопутствующими мхами могут образовывать луговины большой площади, либо здесь формируются моховые и лишайниковые сообщества зонального типа. Отмечено, что луговины из *Deschampsia antarctica* особенно хорошо развиваются именно вблизи колоний, но размножаются растения в условиях азотного обогащения только вегетативно, поскольку такое обогащение ингибирует цветение злака [72].

Поморники и гигантские буревестники оказывают менее заметное влияние на растительный покров. В местах гнездования таких птиц, как поморники *Catharacta antarctica lonnbergi* и *C. maccormicki*, которые не живут в колониях, а селятся парами, устраивая свои гнезда на скальных и грядовых возвышенностях, формируется растительный покров, сходный с типичным для окружающего ландшафта, но, как правило, более развитый и сомкнутый. Обычно в одном месте рядом располагаются 3–5 гнезд поморников разного возраста, старые гнезда в течение десятилетий то возобновляются, то остаются незанятыми. Это приводит к накоплению в почвах органогенных слоев, формирующихся в самостоятельные почвенные горизонты. Таким образом, гнезда поморников влияют на плотность почв, их обогащенность

азотом и органическим веществом, элементами минерального питания и соответственно на растительный покров. Интересно, что наиболее развитая растительность и наиболее богатая флора лишайников формируются не у самих гнезд, а в еще более обогащенных местах питания птиц — обычно это бугорки и разного рода возвышения, хотя степень различия растительности на тех и других участках невелика. Фоновые участки местности характеризуются более бедной флорой, скудной растительностью и доминированием поверхностей, совершенно лишенных растительного покрова.

На континенте, в условиях антарктических полярных пустынь, где суровый холодный климат сочетается с крайним дефицитом влаги, растительность и флора очень бедны, а популяции птиц, включая и колонии пингвинов, как правило, малочисленны и рассредоточены, степень орнитогенного обогащения почв существенно ниже, и его влияние на растительный покров менее заметно. Тем не менее, авторами [4, 70] отмечены некоторые общие закономерности, в частности, очень короткий сукцессионный ряд. В самом общем виде можно отметить, что около колоний пингвинов — в ближней зоне, рядом с пятном обогащения, вслед за пятнами, покрытыми водорослью *Prasiola crispa* — на почве развивается ассоциация нитрофильных видов из *Xanthomendoza borealis*, *Candelariella flava*, *Lecanora fuscobrunnea*, *Rhizoplaca melanophthalma* и *Amandinea coniops* [57]. Здесь на отмерших дернинках мхов формируются сомкнутые группировки из яркоокрашенных лишайников *Xanthomendoza borealis*, *Candelariella flava*, *Physcia caesia* и *Caloplaca citrina*. Им могут сопутствовать, а порой, в некоторых сообществах и доминировать накипной бриофильный вид *Rinodina olivaceobrunnea* и кустистый лишайник *Usnea sphacellata* [104]. Зона влияния колонии обычно невелика по площади и уже неподалеку от нее, там, где обогащение минимально, развиваются фоновые лишайниковые группировки, либо растительный покров отсутствует.

Еще меньшее влияние на растительный покров в континентальных областях Антарктиды оказывают гнездящиеся в глубине континента, среди валунов или в скалах, снежные буревестники (*Pagodroma nivea*). В непосредственной близости от гнезда на сильнообогащенных почвах при условии достаточного увлажнения от тающих снежников резко по сравнению с фоном меняется состав доминантных видов лишайников. На скальных поверхностях по-прежнему доминируют *Buellia frigida*, *Umbilicaria decussata*, *U. aprina* и *Pseudophebe minuscula*, хотя существенно более важную роль здесь играют *Physcia caesia*, *Rusavskia elegans* и *Xanthomendoza borealis*, появляются мхи. На отмерших мхах обязательно и обильно присутствует и часто доминируют *Candelariella flava* и

*Caloplaca citrina*, поверхность почвы и горизонтальные поверхности камней и щебня иногда покрывает густой ковер из кустистых лишайников *Usnea antarctica* и *U. sphacelata*. Но эффект обогащения в растительном покрове наблюдается лишь в непосредственной близости от гнезда и исчезает уже в нескольких метрах от него, где поверхность почвы практически безжизненна. Примеры пространственной организации растительного покрова в орнитогенных и неорнитогенных местообитаниях приведены на рис. 2. Существенное влияние птиц на пространственную структуру фитоценозов было установлено и ранее для острова Галиндез (арх. Аргентинские острова) [89].

В целом можно сказать, что характер влияния орнитогенного воздействия на растительные группировки континентальной Антарктики пока недостаточно изучен и требует дальнейших исследований.

### ВЛИЯНИЕ ОРНИТОГЕННОГО ФАКТОРА НА ХИМИЧЕСКИЙ И ГРАНУЛОМЕТРИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПОЧВ

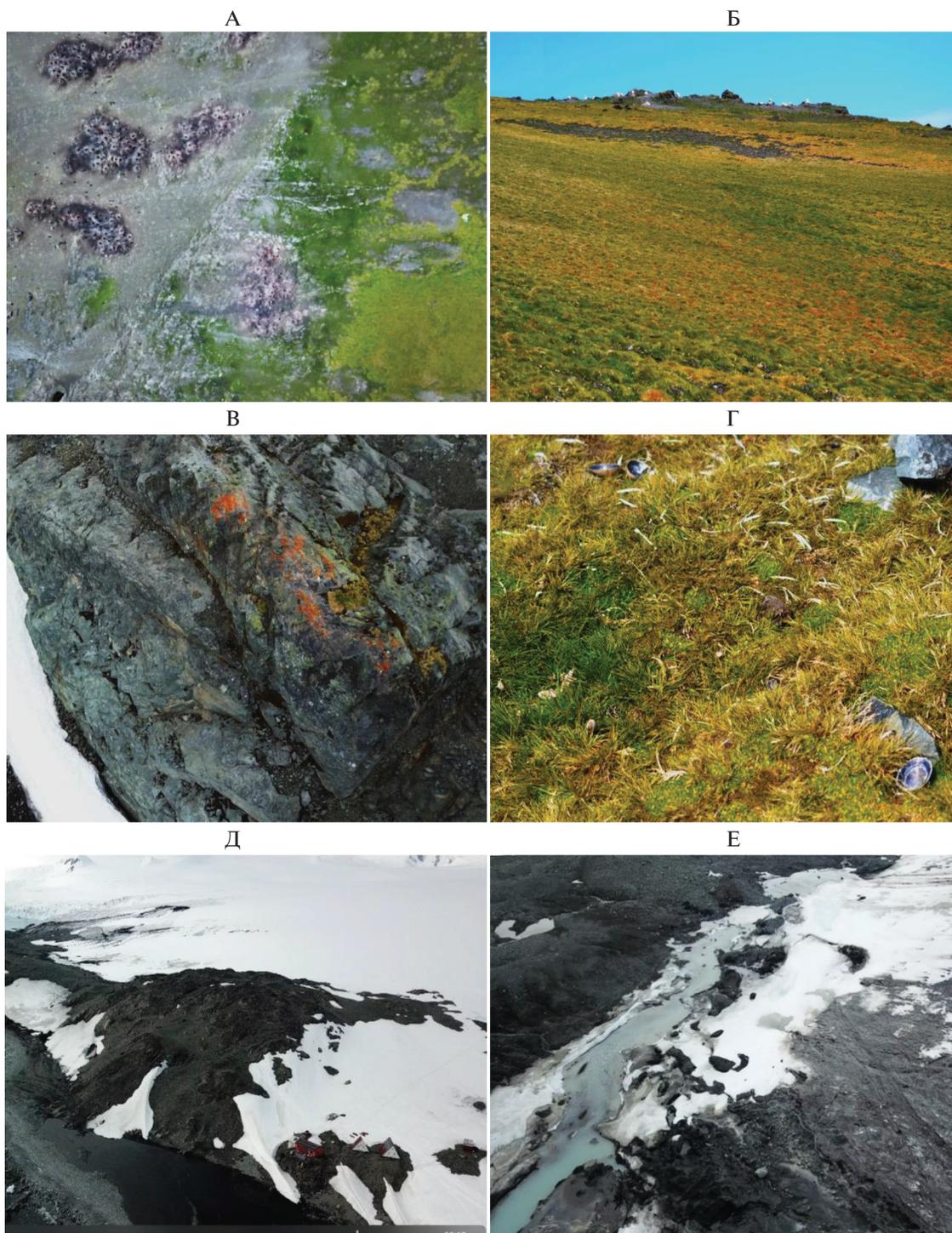
Накопление гуано, строительство гнезд пингвинами и другими птицами приводит к формированию полипедонов почв, гранулометрический состав которых характеризуется повышенным содержанием скелетной фракции и формированию выраженной почвенной структуры [27, 28], а содержание и запасы азота превышают таковое в почвах без орнитогенного воздействия в десятки раз. То же касается ряда тяжелых металлов. Наши данные подтверждают данные положения. Так, в ходе 55-, 61- и 65-й Российских антарктических экспедиций, а также 19-й Украинской антарктической экспедиции и 25-й Болгарской антарктической экспедиции изучены почвы островов Кинг-Джордж, Ливингстон и Галиндез (район Антарктического полуострова, Западная Антарктика) и острова Хассуэлл (прибрежная зона Восточной Антарктики). Полевые исследования включали описания почвенных разрезов и пробоотбор. На острове Ливингстон проводили аэрофотосъемку с помощью беспилотных летательных аппаратов в благоприятную погоду для уточнения полевых маршрутов и поиска почвенных ареалов. Пробы неорнитогенных почв отбирали на участках очевидного отсутствия прямого влияния птиц на поверхность почвы. Образцы почв отбирали непосредственно из центральной части элементарного почвенного ареала. Наиболее ярко орнитогенное воздействие на формирование почв наблюдалось на островах Ливингстон и Галиндез, где ареалы почв непосредственно соседствуют с местами питания и гнездования птиц. На этих островах почвообразующие породы представлены в основном элювиями массивно-кристаллических пород. На острове Кинг-Джордж почвы формируются как

на элювии массивно-кристаллических пород, так и на водно-ледниковых отложениях и морских осадках. В случае острова Хассуэлл почвы формируются на поверхности скальных пород и в наскальных ваннах.

Содержание углерода и азота определяли на элементном анализаторе Euro EA3028-НТ (<https://researchpark.spbu.ru/equipment-analyt-rus>) в мелкоземке почв. Содержание тяжелых металлов исследовали атомно-абсорбционным методом в аккредитованной лаборатории Агрофизического НИИ (<http://agrophys.ru/lab>). Гранулометрический состав почв определяли седиментометрически в лаборатории кафедры прикладной экологии СПбГУ. Результаты анализов приведены в табл. 1. Кроме непосредственного влияния птиц на локалитеты почв орнитогенных пляжей, возможно частичное растворение и миграция веществ в ландшафте, нитрификации, что приводит к запуску посторнитогенных сукцессий и коренному изменению локальной геохимии ландшафта [107]. Формируется своеобразный почвенный покров, состоящий из сочетаний почв, в составе которых орнитогенные местообитания геохимически сопряжены с окружающими понижениями рельефа, куда перераспределяются вещества [61]. Таким образом, орнитогенное почвообразование представляет особый феномен педогенеза в Южном полушарии, где проявляется в самых разнообразных формах морфологической организации и процессах биогеохимической трансформации субстрата. В связи с этим комплексное изучение феномена орнитогенного почвообразования является актуальным для создания целостной картины почвообразования в Антарктическом регионе.

### РОЛЬ ОРНИТОХОРИИ В ПОЧВООБРАЗОВАНИИ

Ави-вектор в трансформации окружающей среды удаленных регионов выражается не только в переносе организмов [56, 69], но и в химической трансформации окружающей среды вследствие накопления продуктов жизнедеятельности птиц, таких как гуано, фрагменты еды и линьки [73]. Птицы переносят химические элементы на существенные расстояния. Существенное обогащение водных экосистем и смежных биогеоценозов описано [15]. Орнитогенные почвы накапливают биофильные элементы, в том числе фосфор, но способствуют эвтрофикации смежных водоемов [25, 26, 63]. Происходит увеличение минерализации вод пресноводных источников, при этом хлорид ион имеет большую подвижность, чем соединения азота. Острова с колониями морских птиц рассматриваются авторами как ядра нуклеарных систем с высоким вещественно-энергетическим потенциалом, которые формируют вокруг себя обширные зоны биогеохимического влияния и способствуют



**Рис. 2.** Ландшафтные снимки с использованием беспилотной техники на острове Ливингстон, 25 декабря 2019–05 января 2020 г.: А – место гнездования колонии *Pygoscelis papua* на мысе Хана Пойнт, Б – сообщество *Deshampsia antarctica* на мысе Хана Пойнт, В – орнитогенные локалитеты, сформированные летающими птицами на скалах, представлены нитрофильными лишайниками р. *Caloplaca* sp. и сосудистыми растениями *Deshampsia antarctica* и *Colobantus quitensis*, Г – раковины *Nacella concinna* на поверхности скал на поздней стадии посторнитогенной сукцессии. Д, Е – примеры ландшафтов без орнитогенного влияния, окрестности станции Св. Климент Охридски.

**Таблица 1.** Изменение параметров почв под влиянием орнитогенного фактора (над чертой – неорнитогенная почва, под чертой – орнитогенная)

Остров	C	N	C/N	pH	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Mn	Fe	Ске-лет	Мел-козем	Пе-сок	Гли-на	Ил
	%				мг/кг											
Ливинг-стон	0.52	0.07	7.42	4.57	43.4	111.0	28.9	<2.5	18.3	377.0	31731.1	0.00	100	94.87	5.13	0.00
	3.47	0.37	10.11	5.75	32.7	80.6	13.2	2.3	12.7	765.1	9723.2	6.00	94.00	98.87	1.13	0.00
Кинг-Джордж	0.34	0.05	6.80	5.23	3	3	1	1	2	180	12	67.00	33.00	85.00	10.00	5.00
	5.68	0.67	8.47	5.78	37	43	4	1	11	260	76	82.00	18.00	90.00	3.00	8.00
Галиндез	2.34	0.08	29.25	5.0	4	13	2	1	2	13	321	60.00	40.00	81.00	7.00	12.00
	41.30	5.78	7.14	7.2	193	616	1760	30	12	253	15600	89.00	11.00	80.00	6.00	14.00
Хассуэлл	0.54	0.05	10.80	4.37	5	15	12	1	3	23	45	87.00	13.00	51.00	26.00	23.00
	12.00	0.79	15.18	5.36	16	27	45	4	18	54	78	98.00	2.00	45.00	28.00	27.00

увеличению биологической продуктивности подводных биоценозов. Накопление гуано в наземных экосистемах Антарктиды приводит к аккумуляции меди, данный процесс тесно связан с миграцией органического вещества [79]. Показано, что накопление гуано может играть роль в одновременном накоплении кадмия и меди в почвах прибрежных территорий Антарктики [54]. В почвах под гуано также происходит селективное накопление ряда тяжелых металлов и повышение индексов геоаккумуляции [49]. На некоторых островах сложно отделить влияние птиц от влияния на почвы других позвоночных животных [55]. Так, на полуострове Хана-Пойнт (остров Ливингстон, Западная Антарктика) в зоогенном почвообразовании участвуют десятки видов [1, 95]. Также имеются сведения о накоплении существенных количеств полициклических ароматических углеводородов в почвах островных экосистем под влиянием гуано птиц [117]. Субсидирование наземных экосистем органическим веществом океанического происхождения приводит к накоплению биогенных элементов, а также компонентов загрязнения природной окружающей среды [92]. Пищевая активность летающих морских птиц приводит к значительному накоплению ракушек моллюсков *Nacella*, что благоприятствует образованию специфических, богатых кальцием биотопов – “чаячьих скал” [87, 89, 108].

Хорева и Мочалова [44] указывают на то, что орнитогенный фактор приводит к формированию особых экобиоморф, которые рассматриваются как типовые адаптационные организменные системы, существующие в определенных условиях среды, например, при косвенном или непосредственном воздействии птиц на компоненты экосистем. В условиях орнитогенного воздействия изменяются не только структурные особенности экосистем, но и особенности организмов – в данном случае, растений [44]. Таким образом, новые экосистемы орнитогенного гене-

зиса и новые экобиоморфы характерны не только для Антарктики, но и для других регионов Земли, в первую очередь для островных экосистем. Решающим фактором в коренной трансформации экогенеза является экстремальное субсидирование ландшафтов органическим веществом орнитогенного происхождения [25, 26, 49]. В островные экосистемы северной части Тихого океана попадает большое количество тяжелых металлов, транспортируемых птицами [25, 26]. По данным Иванова [25, 26] в травянистой растительной массе почти в 2 раза увеличивается содержание зольных элементов. Иванов [25, 26] и Парникова [87–89] выделяют отдельный тип посторнитогенных экосистем; также известно понятие о посторнитогенной сукцессии [49]. Не только фитоценозические, но и геохимические факторы коренным образом трансформируются в посторнитогенных экосистемах [3].

Отмечается также негативное влияние орнитогенного фактора на флору островов Кандалакшского залива [21], что вызвано переобогащением наземных местообитаний азотсодержащими веществами. Аналогичный эффект зафиксирован в ходе увеличений числа и размера колоний субантарктического пингвина в районе Аргентинских островов (маритимная Западная Антарктика) [87, 89].

В то же время снижение биоразнообразия может быть идентифицировано на самых начальных стадиях экогенеза, ведь в посторнитогенной сукцессии разнообразие флоры может увеличиваться [99]. Остатки гнезд прибрежных птиц и их костей могут служить индикаторами уровней экспозиции древних береговых ландшафтов и помогать в интерпретации палеогеографических обстановок, в частности, изостатических поднятий в голоцене [10].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день накоплен значительный материал относительно участия орнитогенного

фактора в формировании почв по всему миру, в частности в Антарктике. Здесь наиболее выраженное влияние оказывают пингвины. В то же время значительная площадь свободных от снега и льда участков Антарктики находится под влиянием мест гнездования, активности и питания летающих морских птиц. Наличие орнитогенных почв в антарктических ландшафтах приводит к обогащению смежных экосистем биогенными элементами. Почвы, испытывающие влияние орнитогенного фактора, могут занимать небольшие площади в континентальной Антарктике, однако в приморской зоне Западной Антарктиды они уже занимают значительные доли в общей площади исследуемой территории. Кроме того, морские летающие птицы осуществляют орнитохорию – перенесение компонентов наземного биома, что позволяет запускать почвообразование на новых участках, а развитие растительности благоприятствует дальнейшему развитию почв. В связи с этим почвообразование, связанное с летающими морскими птицами Антарктики, заслуживает дополнительного изучения.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 18-04-00900, 19-54-18003 и 19-05-50107. Логистическая поддержка исследований обеспечена Российской антарктической экспедицией и Болгарской антарктической экспедицией, а также Софийским государственным университетом Св. Климента Охридского.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы не имеют конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов Е.В., Жиянски М., Янева Р. Орнитогенный фактор в формировании тундровой растительности и серогумусовых почв на острове Ливингстон, Западная Антарктика // Русский орнитологический журн. 2020. Т. 29. № 1903. С. 1360–1364.
2. Абакумов Е.В., Крыленков В.А. Почвы Антарктиды // Природа. 2011. Т. 3. С. 58–62.
3. Авессаломова И.А., Иванов А.Н. Тяжелые металлы на биогеохимических барьерах в орнитогенных геосистемах Северной Пацифики // Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде. Матлы VI междунар. науч. конф. (Казахстан, Семей, 4–7 февр., 2010). Казахстан: Семей, 2010. Т. 1. С. 86–89.
4. Андреев М.П., Курбатова Л.Е. Новые данные о мхах и лишайниках тихоокеанского сектора Антарктиды // Новости сист. низш. раст. 2009. Т. 42. С. 142–152.
5. Белкина О.А., Лихачев А.Ю. Влияние некоторых экологических факторов на локальные флоры мхов Шпицбергена // Вестник Кольского научного центра РАН. 2018. Т. 3. № 10. С. 25–30.
6. Белянин П.С. Ландшафтная структура острова Фурugelъма: факторы формирования и современное состояние // География и природные ресурсы. 2009. № 3. С. 94–98.
7. Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.
8. Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И., Вартапов А.Н., Давыдов Д.В., Карпухин М.М., Загородняя Ю.А., Демин В.В. Влияние гнездований серых цапель (*Ardea cinerea* L.) на характер изменения подстилок и почв в условиях широколиственных лесов Тульской области // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2020. № 1. С. 23–29.
9. Богатырев Л.Г., Васильевская В.Д. Биогеохимические особенности тундровых экосистем // Почвоведение. 2004. № 12. С. 1462–1472.
10. Веркулич С.Р., Пушина З.В., Сократова И.Н., Меллес М., Хультч Н., Дикманн Б. Изменения уровня моря и гляциоизостазия на побережье Антарктиды в Голоцене // Матлы гляциологических исследований. 2009. № 102. С. 23–31.
11. Власов Д.Ю., Кирицели И.Ю., Абакумов Е.В. и др. Антропогенная инвазия микромицетов в ненарушенные экосистемы оазиса Холмы Ларсеманн (Восточная Антарктида) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 2. С. 1–12.
12. Вотяков С.Л., Киселева Д.В., Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г., Шапова Ю.В. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч. 1. Термический и масс-спектрометрический элементный анализ. Екатеринбург, 2009. 118 с.
13. Втюрина Т.П. Изменение содержания азота, фосфора и калия почвы в местах гнездования грачей *Corvus frugilegus* // Русский орнитологический журн. 2016. Т. 25. № 1382. С. 4999–5001.
14. Втюрина Т.П. Средообразующая деятельность врановых птиц в местах их массовых скоплений. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 16 с.
15. Галкина В.Н. О химическом составе растворимых веществ экскрементов морских рыбоядных птиц // Экология. 1974. № 5. С. 23–27.
16. Ганзей К.С. Ладншафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Автореф. дис. ... канд. географ. наук. М., 2009. 25 с.
17. Герасимова М.И. Международная классификация почв и возможности ее применения в географических исследованиях // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5, география. 2019. № 3. С. 49–57.
18. Голлербах М.М., Сыроечковский Е.Е. Биогеографические исследования в Антарктиде в 1957 г. // Известия АН СССР. Сер. Географическая. 1958. № 6. С. 59–68.
19. Горбунов Г.А., Панин А.Л., Тешбаев Ш.Б. Изучение механизмов взаимного влияния орнитофауны и антропогенного воздействия в районах размещения объектов Российской антарктической экспедиции в условиях прибрежной Антарктиды // Инфекции, обусловленные иерсиниями. Матлы II Всерос. Науч.-пр. конф. СПб.: НИИЭМ им. Пастера, 2006. С. 63–64.
20. Горячкин С.В., Мергелов Н.С., Таргульян В.О. Генезис и география почв экстремальных условий: элементы теории и методические подходы //

- Почвоведение. 2019. № 1. С. 5–19.  
<https://doi.org/10.1134/S0032180X19010040>
21. Давыдов Д.А., Мелехин А.В., Боровичев Е.А. Циано-проکاریоты, лишайники и печеночники Айно-вых островов (Кандалакшский заповедник, Мурманская область) // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та, 2012. № 4. С. 34–38.
  22. Заименко Н.В., Бедерничек Т.Ю., Швартау В.В. Михальская Л.Н., Хоецкий П.Б. Инициальное почвообразование в Прибрежной Антарктике: существуют ли неорнитогенные почвы // Украинский антарктический журн. 2016. № 15. С. 170–175.
  23. Захаренко В.А., Романов В.В. О влиянии колониального поселения озерных чаек на особенности химического состава почв в условиях Владимирского ополья // Вестник Оренбургского гос. ун-та. 2009. № 6. С. 147–150.
  24. Иванов А.Н. Орнитогенные геосистемы островов Северной Пацифики. М.: Научный мир, 2013. 228 с.
  25. Иванов А.Н. Равновесно-неравновесные отношения в орнитогенных геосистемах островов Северной Пацифики // География и природные ресурсы. 2013. № 4. С. 130–137.
  26. Иванов А.Н. Скопления морских колониальных птиц как ландшафтообразующий фактор // Известия РАН. Сер. Географическая. 2013. № 4. С. 70–78.
  27. Иванов А.Н., Авессаломова И.А. Водная миграция элементов в орнитогенных экосистемах островов Северной Пацифики // Экологическая химия. 2012. Т. 21. № 1. С. 1–13.
  28. Иванов А.Н., Авессаломова И.А., Хрусталева М.А. Биогеохимия орнитогенных геосистем Ямских островов (Охотское море) // География и природные ресурсы. 2009. № 4. С. 100–106.
  29. Криволицкий Д.А., Лебедева Н.В., Гаврило М.В. Микроартроподы в оперении птиц Антарктики // Доклады РАН. 2004. Т. 397. № 6. С. 845–848.
  30. Кудинова А.Г., Лысак Л.В., Соина В.С., Мергелов Н.С., Долгих А.В., Шоркунов И.Г. Бактериальные сообщества в почвах криптогамных пустошей Восточной Антарктиды (оазисы Ларсеманн и холмы Талла) // Почвоведение. 2015. № 3. С. 317–29.  
<https://doi.org/10.7868/S0032180X15030077>
  31. Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А. Распространение почвенных микроартропод птицами на островах Арктики // Доклады РАН. 2003. Т. 391. № 1. С. 138–141.
  32. Лебедева Н.В., Лебедев В.Д. Почвенные микроартроподы в орнитогенных почвах, гнездах и оперении птиц Шпицбергена // Комплексные исследования природы Шпицбергена. Сб. тр. V междунар. конф. Мурманск, 12–14 октября, 2005. С. 417–423.
  33. Лупачев А.В., Абакумов Е.В., Абрамов А.А., Добрянский А.С., Долгих А.В., Завовская Э.П., Мергелов Н.С., Осокин Н.И., Шоркунов И.Г., Горячкин С.В. Почвенный покров и многолетнемерзлые породы Антарктиды: структура и функционирование // Вопросы географии. 2020. № 150.
  34. Лысенков Е.В. Средообразующая роль врановых в антропогенных ландшафтах // Русский орнитологический журн. 2016. Т. 25. № 1371. С. 4643–4647.
  35. Методическое пособие по составлению мелко-масштабных карт четвертичных образований к Гостеолкарте-1000/3. СПб.: ВСЕГЕИ, 2005. 188 с.
  36. Нагайцева Ю.Н. Влияние скопы *Pandion haliaetus* на биогеоценозы ее гнездовых местообитаний // Русский орнитологический журн. 2005. № 293. С. 634–641.
  37. Никитин Д.А., Семёнов М.В., Семиколенных А.А., Максимова И.А., Качалкин А.В., Иванова А.Е. Биомасса грибов и видовое разнообразие культивируемой микобиоты почв и субстратов о. Нортбрук (Земля Франца-Иосифа) // Микология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 4. С. 210–222.  
<https://doi.org/10.1134/S002636481904010X>
  38. Панин А.Л., Богомилыч Е.А., Шаров А.Н. и др. Цианобактериальные маты как объекты мониторинга антарктических экосистем // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2013. № 2. С. 3–11.
  39. Панин А.Л., Краева Л.А., Власов Д.Ю., Абакумов Е.В. Цианобактериальные маты как биологические индикаторы загрязнений окружающей среды // Лужские научные чтения. Современное научное знание: теория и практика. Мат-лы междунар. науч.-пр. конф. Луга-Санкт-Петербург, 2016. С. 160–166.
  40. Парникоза И.Ю., Абакумов Е.В., Дикий И.В., Пилипенко Д.В., Швидун П.П., Козерецкая И.А., Кунах В.А. Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, Прибрежная Антарктика) // Русский орнитологический журн. 2014. Т. 23. № 1056. С. 3095–3107.
  41. Растворова О.Г. Влияние позвоночных животных на почву в лесостепной дубраве “Лес на Ворскле” // Русский орнитологический журн. 2007. Т. 16. № 364. С. 819–827.
  42. Сыроечковский Е.Е. Роль животных в образовании первичных почв в условиях приполярной области земного шара (на примере Антарктики) // Зоологический журн. 1959. Т. 38. № 12. С. 1770–1775.
  43. Толчельников Ю.С. О сущности понятия “почва” // Вестник Моск. ун-та. 1985. Сер. 17. № 3. С. 52–58.
  44. Хорева М.Г., Мочалова О.А. Растения и птицы на берегах Охотского моря: равновесие, кризис, адаптации // Сибирский экологический журн. 2009. № 1. С. 119–125.
  45. Шамрикова Е.В., Денева С.В., Кубик О.С. Распределение углерода и азота в почвенном покрове прибрежной территории Баренцева моря (Хайдыпурская губа) // Почвоведение. 2019. № 5. С. 558–569.  
<https://doi.org/10.1134/S0032180X19030092>
  46. Шихова Л.Н., Растворова О.Г. Характеристика орнитогенных почв старовозрастных участков лесостепной дубравы // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 1986. № 1. С. 118.
  47. Школьник Э.И., Батулин Г.Н., Жегалло Е.А. О природе фосфоритов о-ва Рождества (Индийский океан) // Морская геология. 2008. Т. 48. № 1. С. 101–112.
  48. Яковлева В.В., Растворова О.Г., Винникова О.Н., Воробьева О.Б., Шихова Л.Н. Влияние колониально-гнездящихся птиц на почву и биоценоз лесостепной дубравы // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. Биология. 2006. № 2. С. 83–95.
  49. Abakumov A., Lupachev A., Andreev M. Trace element content in soils of the King Georgeand Elephant islands, maritime Antarctica // Chem. Ecology. 2017. V. 33. № 9. P. 856–868.  
<https://doi.org/10.1080/02757540.2017.1384821>

50. *Abakumov E., Mukhametova N.* Microbial biomass and basal respiration of selected Sub-Antarctic and Antarctic soils in the areas of some Russian polar stations // *Solid Earth*. 2014. V. 5. № 2. P. 705–712. <https://doi.org/10.5194/se-5-705-2014>
51. *Abakumov E.V., Parnikoza I.Y., Vlasov D.Y., Lupachev A.V.* Biogenic–abiogenic interaction in antarctic ornithogenic soils // *Lecture Notes in Earth System Sciences*. 2016. P. 237–248. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-24987-2\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-319-24987-2_19)
52. *Allen S.E., Grimshaw H.M., Holdgate M.W.* Factors affecting the availability of plant nutrients on an Antarctic island // *J. Ecol.* 1967. № 55. P. 381–396.
53. *Andrássy I., Gibson J.A.E.* Nematodes from saline and freshwater lakes of the Vestfold Hills, East Antarctica, including the description of *Hypodontolaimus antarcticus* sp. n. // *Polar Biol.* 2007. V. 30. P. 669–678. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0224-4>
54. *Bargagli R., Sanchez-Hernandez J., Martella L., Monaco F.* Mercury, cadmium and lead accumulation in Antarctic mosses growing along nutrient and moisture gradients // *Polar Biol.* 1998. № 19. P. 316–322. <https://doi.org/10.1007/s0030000050252>
55. *Bokhorst S., Huiskes A., Convey P., Aerts R.* External nutrient inputs into terrestrial ecosystems of the Falkland Islands and the Maritime Antarctic region // *Polar Biol.* 2007. № 30. P. 1315–1321. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0292-0>
56. *Casanovas P., Lynch H.J., Fagan W.F.* Multi-scale patterns of moss and lichen richness on the Antarctic Peninsula // *Ecography*. 2012. № 35. P. 1–11. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1600-0587.2012.07549.x>
57. *Castello M., Nimis P.L.* The lichen vegetation of Terra Nova Bay (Victoria Land, Continental Antarctica) // *Bibl. Lichenologica*. 1995. № 58. P. 43–55.
58. *Cockell C.S., Stokes M.D., Korsmeyer K.E.* Overwintering strategies of Antarctic Organisms // *Environ. Rev.* 2000. № 8. P. 1–19. <https://doi.org/10.1139/a00-001>
59. *Cooper J., Siegfried W.R., Ryan P.G., Crafford J.E., Stock W.D.* Effects of ornithogenic products on ecosystem structure and functioning: a new South African Biological Antarctic Research Subprogramme // *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap*. 1991. № 87. P. 223–226.
60. *Erskine P.D., Bergstrom D., Schmidt S., Stewart G., Tweedie C., Shaw J.* Subantarctic Macquarie Island: a model ecosystem for studying animal-derived nitrogen sources using 15N natural abundance // *Oecologia*. 1998. № 117. P. 187–193.
61. *Falkowska L., Reindi A., Szumilo E., Kwaśniak J., Staniszevska M., Bełdowska M., Lewandowska A., Krause I.* Mercury and chlorinated pesticides on the highest level of the food web as exemplified by herring from the Southern Baltic and African penguins from the Zoo // *Water Air Soil Pollut.* 2013. № 224. P. 1549. <https://doi.org/10.1007/s11270-013-1549-6>
62. *Favero-Longo S.E., Cannone N., Worland M. Roger, Convey P., Rosanna Piervittori R., Guglielmin M.* Changes in lichen diversity and community structure with fur seal population increase on Signy Island, South Orkney Islands // *Antarct. Sci.* 2011. № 23. P. 65–77. <https://doi.org/10.1017/S0954102010000684>
63. *Godagnone R.E., de la Fuente J.C.* Soils of the Argentine Antarctica // *The Soils of Argentina*. World Soils Book Series. / Eds. Rubio G., Lavado R., Pereyra F. Cham: Springer, 2019. 268 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-76853-3>
64. *Greenfield L.G.* Precipitation nitrogen at maritime Signy Island and continental Cape Bird, Antarctica // *Polar Biol.* 1992. № 11. P. 649–653.
65. *Gremmen N.J.M., Huiskes A.H.L., Francke J.W.* Epilithic macrolichen vegetation of the Argentine Islands, Antarctic Peninsula // *Antarctic Science*. 1994. V. 6. № 4. P. 463–471. <https://doi.org/10.1017/S0954102094000702>
66. *Kaczmarek Ł., Parnikoza, I., Gawlak M., Esefeld J., Peter H.-U., Kozeretska I., Roszkowska M.* Tardigrades from *Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823 nests on the Argentine Islands (maritime Antarctic) // *Polar Biol.* 2017. V. 41. № 2. P. 283–301. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2190-4>
67. *Kanda H., Ohtani S., Imura S.* Plant communities at Dronning Maud Land // *Geocology of Antarctic ice-free coastal landscapes* / Eds. Beyer L., Bölter M. Springer, 2002. P. 249–264. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-56318-8\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-642-56318-8_14)
68. *Kim J.H., Ahn In-Y., Lee K.S., Chung H., Choi Han-G.* Vegetation of Barton Peninsula in the neighbourhood of King Sejong Station (King George Island, maritime Antarctica) // *Polar Biol.* 2007. № 30. P. 903–916. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0250-2>
69. *Lebedeva N.V.* Oribatid mites transported by birds to polar islands a review // *Arctic marine biology*. A workshop celebrating two decades of cooperation between Murmansk Marine Biological Institute and Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, 2012. P. 152–161.
70. *Leishman M.R., Wild C.* Vegetation abundance and diversity in relation to soil nutrients and soil water content in Vestfold Hills, east Antarctica // *Antarct. Sci.* 2001. № 13. P. 126–134. <https://doi.org/10.1017/S0954102001000207>
71. *Lindsay D.C.* The role of lichens in Antarctic ecosystems // *The Bryologist*. 1978. V. 81. № 2. P. 268–276.
72. *Lindsay D.C.* Vegetation of the South Shetland Islands // *Br. Antarct. Surv. Bull.* 1971. № 25. P. 59–83.
73. *Lupachev A.V., Gubin S.V., Abakumov E.V.* Levels of biogenic–abiogenic interaction and structural organization of soils and soil-like bodies in Antarctica // *Lecture Notes in Earth System Sciences*. 2020. P. 481–500. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-21614-6\\_26](https://doi.org/10.1007/978-3-030-21614-6_26)
74. *Lupachev A.V., Abakumov E.V.* Soils of Marie Byrd Land, West Antarctica // *Eurasian Soil Science*. 2013. V. 46(10). P. 994–1006. <https://doi.org/10.1134/S1064229313100049>
75. *Lupachev A.V., Abakumov E.V., Goryachkin S.V., Veremeeva A.A.* Soil cover of the Fildes Peninsula (King George Island, West Antarctica) // *Catena*. 2020. № 193. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104613>
76. *Mustafa O., Barbosa A., Krause D.J., Peter H.-U., Vieira G., Rümmler M.-C.* State of knowledge: Antarctic wildlife response to unmanned aerial systems // *Polar Biol.* 2018. V. 41. № 11 P. 2387–2398.
77. *Mychra A., Tatur A.* Ecological role of the current and abandoned penguin rookeries in the land environment

- of the maritime Antarctic // *Polar Res.* 1991. V. 12. P. 3–24.
78. *Myrcha A., Pietr S.J., Tatur A.* The role of pygoscelid penguin rookeries in nutrient cycles at Admiralty Bay, King George Island // *Antarctic nutrient cycles and food webs.* Springer, 1985. P. 156–162.
  79. *Nie Y., Liu X., Sun L., Emslie S.D.* Effect of penguin and seal excrement on mercury distribution in sediments from the Ross Sea region, East Antarctica // *Sci. Total Environ.* 2012. № 433. P. 132–140. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.06.022>
  80. *Olech M.* Lichens of King George Island, Antarctica // The Institute of Botany of the Jagellonian University, 2004. 391 p.
  81. *Olech M., Singh S.M.* Lichens and lichenicolous fungi of Schirmacher Oasis, Antarctica. New Delhi. 2010. 140 p.
  82. *Otero X.L., De La Peña S., Romero D., Nobrega G.N., Ferreira T.O., Pérez-Alberti A.* Trace elements in biomaterials and soils from a Yellow-legged gull (*Larus michahellis*) colony in the Atlantic Islands of Galicia National Park (NW Spain) // *Marine Pollution Bulletin.* 2018. № 133. P. 144–149. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.05.027>
  83. *Otero X.L., Tejada O., Martín-Pastor M., De La Peña S., Ferreira T.O., Pérez-Alberti A.* Phosphorus in seagull colonies and the effect on the habitats. The case of yellow-legged gulls (*Larus michahellis*) in the Atlantic Islands National Park (Galicia-NW Spain) // *Sci. Total Environ.* 2015. V. 532. P. 383–397. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.013>
  84. *Øystedal D.O., Smith R.I.L.* Lichens of Antarctica and South Georgia: a guide to their identification and ecology. Cambridge Univ. Press, 2001. <https://doi.org/10.1006/lich.2001.0362>
  85. *Park J.-H., Day T.A., Strauss S., Ruhland C.T.* Biogeochemical pools and fluxes of carbon and nitrogen in a maritime tundra near penguin colonies along the Antarctic Peninsula // *Polar Biol.* 2006. № 30. P. 199–207. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0173-y>
  86. *Parnikoza I., Abakumov E., Korsun S., Klymenko I., Netsyk M., Kudinova A., Kozeretska I.* Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics // *Polarforschung.* 2017. V. 86. № 2. P. 83–96. <https://doi.org/10.2312/polarforschung.86.2.83>
  87. *Parnikoza I., Berezkina A., Moiseyenko Y., Malanchuk V., Kunakh V.* Complex survey of the Argentine Islands and Galindez Island (maritime Antarctic) as a research area for studying the dynamics of terrestrial vegetation // *Ukrainian Antarctic J.* 2018. № 1. P. 73–101.
  88. *Parnikoza I., Kozeretska I.* Antarctic Terrestrial Biome—Most Poor, Extreme and Sensitive on the Planet // *Encyclopedia of biomes. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences.* 2019. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12005-6>
  89. *Parnikoza I., Rozhok A., Convey P., Veselski M., Esefeld J., Ochyra R., Mustafa O., Braun C., Peter H. U., Smykla J., Kunakh V., Kozeretska I.* Spread of Antarctic vegetation by the kelp gull: comparison of two maritime Antarctic regions // *Polar Biol.* 2018. V. 41. № 6. P. 1143–1155. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2274-9>
  90. *Parnikoza I., Smykla J., Kozeretska I., Kunakh V.* Details of Antarctic tundra in two ecological gradients conditions // *The Bul. of Ukrainian Society of Geneticists and Breeders.* 2009. V. 7. № 2. P. 218–226.
  91. *Peklo A.M.* The birds of Argentine Islands and Petermann Island // *Kryvyi Rih Mineral Publishers,* 2007. 264 p.
  92. *Pereira T.T.C., Schaefer C.E.G.R., Ker J.C., Almeida C.C., Almeida I.C.C., Pereira A.B.* Genesis, mineralogy and ecological significance of ornithogenic soils from a semi-desert polar landscape at Hope Bay, Antarctic Peninsula // *Geoderma.* 2013. № 209/210. P. 98–109. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.06.012>
  93. *Pereira T.T.C., Schaefer C.E.G.R., Ker J.C., Almeida C.C., Almeida I.C.C.* Micro-morphological and microchemical indicators of pedogenesis in Ornithogenic Cryosols (Gelisols) of Hope Bay, Antarctic Peninsula // *Geoderma.* 2013. V. 193/194. P. 311–322. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.10.023>
  94. *Peter H.-U.* Risk assessment for the Fildes Peninsula and Ardley Island and development of management plans for their designation as specially protected areas. Jena: Jena University, 2008. P. 1–344.
  95. *Peter H.-U., Pfifer S.* Bestandsaufnahme und Managementpläne für zwei touristisch genutzte Gebiete der Antarktis // *Institut für Ökologie Friedrich-Schiller-Universität.* Jena, 2003. 325 p.
  96. *Pietr S.J.* The physiological groups of microorganisms in different soils of Admiralty Bay region (King-George Island, South-Shetland Islands, Antarctica) // *Polish Polar Res.* 1986. № 4. P. 395–406.
  97. *Porajinska D.L., Wall D.H., Virginia R.A.* Invertebrates in ornithogenic soils on Ross Island, Antarctica // *Polar Biol.* 2002. № 25. P. 569–574. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0386-7>
  98. *Rakusa-Suszczewski S.* Functioning of the geoecosystem for the West Side of Admiralty Bay (King George's Island, Antarctica): outline of research of Arctowski Station // *Ocean and Polar Res.* 2003. V. 25. № 4. P. 653–662. <https://doi.org/10.4217/OPR.2003.25.4.653>
  99. *Richter W.* Bryophytes in the Schirmacher Oasis. The Schirmacher Oasis, Queen Maud Land, east Antarctica, and its surroundings // *Petermanns Geogr. Mitt.* 1995. № 289. P. 341–342.
  100. *Rümmler M.-C., Mustafa O., Maercker J., Peter H.-U., Esefeld J.* Measuring the influence of unmanned aerial vehicles on Adélie penguins // *Polar Biol.* 2016. V. 39. № 7. P. 1329–1334. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1838-1>
  101. *Ryan P.G., Watkins B.P., Smith R.I.L., Dastych H., Eicker A., Foissner W., Heatwole H., Miller W.R., Thompson G.* Biological survey of Robertsollen, western Dronning Maud Land: area description and preliminary species lists // *S. Afr. J. Antarct. Res.* 1989. V. 19. P. 10–20.
  102. *Ryan P.G., Watkins B.P.* The influence of physical factors and ornithogenic products on plant and arthropod abundance at an Inland Nunatak group in Antarctica // *Polar Biol.* 1989. № 10. P. 151–160. <https://doi.org/10.1007/BF00239162>
  103. *Schaefer C.E.G.R., Simas F.N.B., Gilkes R.J., Mathison C., da Costa L.M., Albuquerque M.A.* Micromorphology and microchemistry of selected Cryosols from maritime Antarctica // *Geoderma.* 2008. V. 144. № 1–2. P. 104–115. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.10.018>

104. *Seppelt R.D., Broady P.A.* Antarctic terrestrial ecosystems: The Vestfold Hills in context // *Hydrobiologia*. 1988. № 165. P. 177–184.  
<https://doi.org/10.1007/BF00025586>
105. *Shamilishvili G., Abakumov E.V., Andersen D.* Biogenic-abiogenic interactions and soil formation in extreme conditions of untersee oasis, surroundings of lake untersee, central queen maud land, East Antarctica // *Lecture Notes in Earth System Sciences*. 2020. P. 457–479.
106. *Siegfried W.R.* The roles of birds in ecological processes affecting the functioning of the terrestrial ecosystem at sub-Antarctic Marion Island // *Com. Nat. Fr. Rech. Antarct.* 1982. № 51. P. 493–499.
107. *Simas F.N.B., Schaefer C.E.G.R., Melo V.F., Albuquerque-Filho M.R., Michel R.F.M., Pereira V.V., Gomes M.R.M., Costa L.M.* Ornithogenic Cryosols from Maritime Antarctica: Phosphatization as a soil forming process // *Geoderma*. 2007. № 138. P. 191–203.  
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.11.011>
108. *Smith R.I.L.* Colonization by lichens and the development of lichen-dominated communities in the maritime Antarctic // *Lichenologist*. 1995. № 27. P. 473–483.
109. *Smith R.I.L., Corner R.W.M.* Vegetation of the Arthur Harbour–Argentine Islands region of the Antarctic Peninsula // *Br. Antarct. Surv. Bull.* 1973. № 33/34. P. 89–122.
110. *Smith V.R.* Animal–plant–soil nutrient relationships on Marion Island (Subantarctic) // *Oecologia*. 1978. № 32. P. 239–253.  
<https://doi.org/10.1007/BF00366075>
111. *Smykla J., Wołek J., Barcikowski A.* Zonation of vegetation related to penguin rookeries on King George Island, maritime Antarctic // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2007. № 39. P. 143–151.  
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2007\)39\[143:ZOVRTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2007)39[143:ZOVRTP]2.0.CO;2)
112. *Smykla J., Wołek J., Barcikowski A., Loro P.I.* Vegetation patterns around penguin rookeries at Admiralty Bay, King George Island, Maritime Antarctic: preliminary results // *Polish Botanical Studies*. 2006. № 22. P. 449–459.
113. *Tatur A.* Ornithogenic ecosystems in the maritime Antarctic-formation, development and disintegration // *Geocology of Antarctic icefree coastal landscapes* Springer, 2002. P. 161.
114. *Tatur A., Myrcha A., Niegodziszet J.* Formation of abandoned penguin rookery ecosystems in the maritime Antarctic // *Polar Biol.* 1997. № 17. P. 405–417.  
<https://doi.org/10.1007/s003000050135>
115. *Tosi S., Onofri S., Brusoni M., Zucconi L., Vishniac H.* Response of Antarctic soil fungal assemblages to experimental warming and reduction of UV radiation // *Polar Biol.* 2005. № 28. P. 470–482.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-004-0698-x>
116. World reference base for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication. Rome, 2006. P. 1–130.
117. *Yang Y., Woodward L.A., Li Q.X., Wang J.* Concentrations, source and risk assessment of polycyclic aromatic hydrocarbons in soils from Midway Atoll, North Pacific Ocean // *PLoS One*. 2014. V. 9. № 1. P. e86441.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086441>

## Ornithogenic Factor of Soil Formation in Antarctica: A Review

E. V. Abakumov<sup>1,\*,\*\*</sup>, I. Yu. Parnikova<sup>2,3</sup>, M. Zhianski<sup>4</sup>, R. Yaneva<sup>4</sup>, A. V. Lupachev<sup>5</sup>, M. P. Andreev<sup>6</sup>, D. Yu. Vlasov<sup>1</sup>, J. Riano<sup>7</sup>, and N. Jaramillo<sup>7</sup>

<sup>1</sup>*St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199178 Russia*

<sup>2</sup>*National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Kyiv, 01601 Ukraine*

<sup>3</sup>*Institute of Molecular Biology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 03143 Ukraine*

<sup>4</sup>*Forest Research Institute. Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, 1756 Bulgaria*

<sup>5</sup>*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

<sup>6</sup>*Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 197376 Russia*

<sup>7</sup>*Universidad de los Andes, Bogotá, Cundinamarca, Columbia*

\**e-mail: e\_abakumov@mail.ru*

\*\**e-mail: e.abakumov@spbu.ru*

The role of ornithogenic factor in the formation of soils and soil cover patterns in continental and maritime Antarctica is considered. The results of long-term soil studies at key sites in coastal oases of East Antarctica (Larsemann Hills, Haswell Islands) and on the Subantarctic islands (King George Island, Livingston Island, Argentine Islands) are summarized. The influence of the penguin rookeries on the morphology and physicochemical properties of soils is shown. These rookeries determine the vast spatial zones of biogeochemical influence on the environment around themselves. Special attention is paid to the phenomenon of ornithochory, which is maintained by the flying seabirds (skuas, albatrosses, terns, petrels, etc.) and is manifested in redistribution of plant parts, soil material, and meso- and microbiota to the areas that were previously free of vegetation and soil cover (periglacial areas, fresh moraines, rocky outcrops, etc.).

*Keywords:* ornithogenic and non-ornithogenic soils, antarctic soil formation, ornithochory, biogeochemistry