



## Bibliography

1. Korzhanokov. I.V. Classifying tables of *Euxoa* Hb. group *Euxoa trifici* L. // Protection of plants, V. 5, № 1, L., 1928. P. 33-44.
2. Kurenzev A.I. Lepidoptera Sikhote-Alinia and on the evolution of its fauna // Vestnik DV FAS. Bladivostok. 1936. V. 20. P. 137-172.
3. Mokrzhezki S.A. Feed grass and their pests // Encyclopedia of agriculture. S.Pb: Devriena, V.IV, 1960. P.664
4. Ryabov M.A. Basic morphological characteristics of noctuid moths (Noctuidae, Agrotinae) // Entomological review, V.V, 1951. P. 351-375.
5. Ryabov M.A. Types of imagine phase of noctuid moths // Entomological review, V.XXXII, 1952. P. 167-175.
6. Ryabov M.A. Materials about Lepidoptera of Northern Caucasus // Proceedings of Northern Caucasian Institute of Local lore Study. Ordzhonikidze, 1926. P. 275-306.

УДК 598.2/9 (470.67)

## СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ВЫСОКОГОРНОГО ДАГЕСТАНА (НА ПРИМЕРЕ ЧАРОДИНСКОГО РАЙОНА)

© 2013 Вилков Е.В.

Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН

Изучена структура и особенности формирования пространственных связей птиц двух биотопически различных природных комплексов одного из высокогорных районов Дагестана – Чародинского (высотный коридор 2000-2300 м). Биотопическая гетерогенность орнитонаселения позволила выделить и детально охарактеризовать 10 дифференцированных орнитокомплексов, отображающих фактическое соотношение фоновых типов ландшафтов. Установлено, что структура авифауны высокогорного Дагестана формируется за счет птиц 8-и фауно-генетических групп, образующих локальные экологические микропопуляции в составе широко распространенных видов низменности, типично горной фауны и эндемиков Кавказа. Предположено, что локальное население перелетных птиц в высоких горах ежегодно формируется за счет местных (высокогорных) экологически адаптированных микропопуляций, равно как и пополняется за счет своих же потомков. В настоящее время в структуре авифауны высокогорий могут происходить определенные подвижки, протекающие на фоне глобального потепления климата и все возрастающей антропогенной нагрузки, сопровождающейся деструкцией природных ландшафтов.

The paper deals with the study of a structure and formation peculiarities of spatial connections of birds in two different biotopic natural complexes in one of Dagestan high mountain districts – Charodinsky (at the altitude interval of 2000-2300 m). Biotopic heterogeneity of the ornithological population has made it possible to single out and give an elaborate description of 10 differentiated ornithological complexes which represent the actual correlation between background landscape types. It has been established that the avifauna structure in Dagestan high-mountain areas includes 8 fauna-genetic groups of birds making local ecological micro-populations as members of widely spread species typical of lowlands, mountain fauna and Caucasian endemics. We suggest that local population of migrating birds in high mountains is formed of local (high-mountain) ecologically adapted micro-populations and as well replenished by their own offspring. At present the structure of the high-mountain avifauna may undergo certain changes owing to global warming and ever rising anthropogenic load accompanied by destruction of natural landscapes.

**Ключевые слова:** Высокогорный Дагестан, авифауна высокогорий, экологические микропопуляции.

**Key words:** high-mountain Dagestan, high-mountain avifauna, ecological micro-populations.

**Район исследований.** Провинция Высокогорного Дагестана, занимающая осевую часть северного макросклона Большого Кавказа [1], всегда привлекала к себе внимание орнитологов и, прежде всего, как многополярная горная экосистема со множеством вариаций фаунистических сообществ. Интерес к авифауне высокогорий связан с тем что, во-первых, горы Кавказа относительно молоды по своему геологическому происхождению, в связи с чем, отличаются резкими формами рельефа и богатством биотопов, населенных специфическими фаунистическими сообществами. Во-вторых, авифауна Кавказа в историческом аспекте изначально развивалась в островных условиях [2], что объясняет значительное присутствие эндемичных форм. В-третьих, высокогорные экосистемы объединяют экологически разнородные группы птиц, характерные не только для внутригорий и высокогорий республики, но и для предгорно-плоскостных районов Дагестана. В-четвертых – Высокогорный



Дагестан, равно, как и регион в целом, находятся в районе интенсивных миграций («бутылочном горлышке»), в ходе которых наблюдается значительная флюктуация фаунистических структур в миграционное время, что не может не вызывать интереса у исследователей. Однако, в виду труднодоступности и отдаленности фундаментальных работ, посвященных детальному изучению экологии птиц высокогорий, выполнено не много [3-9]. При этом отдельные работы носят обзорный или же узконаправленный характер [10; 11].

Цель настоящей работы заключается в детальном изучении структуры и особенностей экологии птиц двух биотопически различных природных комплексов одного из высокогорных районов Дагестана – Чародинского. Несмотря на краткость периода работ и относительную ограниченность собранного материала, последний, может послужить основой для познания закономерностей формирования пространственных связей интегрированного сообщества птиц, объединяющего авифауну горных и плоскостных районов республики.

**Материал и методы.** Данные получены автором 20-24 августа 2011 г. в окрестностях сел. Гочоб (42°14' с.ш. и 46°39' в.д.) и Карануб (42°07' с.ш. и 46°49' в.д.) (Чародинский р-н). Исследуемые территории расположены в диапазоне высот 2000-2300 м н.у.м. и дистанционированы друг от друга более чем на 20 км.

Суммарная протяженность пеших маршрутов составила 73 км (по 3-5 и более километров в каждом ландшафтном выделе), на что затрачено 28 часов учетного времени.

Учеты птиц проведены без ограничения ширины трансекта с последующим раздельным пересчетом на площадь по средне-групповым дальностям обнаружения [12]. Для птиц отмеченных летящими, вносились поправки на среднюю скорость полета [13]. Ландшафтно-биотопическая характеристика и геоботаническое описание приведены по [14-16] с авторской доработкой. Анализ фауно-генетической структуры основан на классификации Б.К. Штегмана [17]. Систематическое положение птиц и объемы видовых таксонов приняты по Л.С. Степаняну [18]. Сходство фаунистических структур двух сравниваемых территорий определялось по индексу Жаккара [19].

**Результаты и обсуждение.** Исследования проведены в отрогах хребта Нукатль и на хребте Бишиней, представляющих собой сложное орографическое звено Бокового хребта, входящего в состав Гутонского горного узла (рис. 1). Фоновый рельеф территории – складчато-эрозионно-ледниковый с крутыми склонами, густым и глубоким эрозионным расчленением, глубиной до 800-1000 м. Литологическую основу района составляют плотные метаморфизованные и глинистые сланцы с включением песчаников нижнеюрского и среднеюрского периодов. Отличительной особенностью большинства гребней и вершин гор является резко заостренный скалистый характер, подчеркивающий их недавнее геологическое происхождение, начавшееся, по мнению Е.А. Беляковой [2] еще тогда, когда Кавказ представлял собой остров древнего моря Тетис.

Для мезорельефа района характерны ледниковые формы ландшафта – цирки, троговые долины, гряды и холмы конечных морен. Здесь же мозаично рассредоточены конусы выноса боковых притоков рек с селевыми наносами и оползнями. Гидрологическую сеть района формирует река Кара-койсу с ее притоками. По левому притоку (Каралазургер) расположено сел. Гочоб, по правому (Глейсерух) – сел. Карануб.

Климат района умеренно-континентальный с прохладным влажным летом и продолжительной холодной зимой. Среднегодовая температура -2°C. С ноября по апрель преобладают отрицательные температуры, со средними показателями -6,8°C. В остальной период, т.е. с мая по октябрь, температура колеблется от +1,4 до +8,9°C, с максимумом в августе (+8,9°C). Медианы температур теплого времени года составляют +5,6°C. Среднегодовое количество осадков – 1150 мм, большая часть из них выпадает с апреля по сентябрь (73%). Минимальное количество осадков приходится на октябрь-март (28-80 мм) с минимумом в декабре (28 мм).

В пределах района преобладают горно-луговые, горно-лесные и субнивально-нивные ландшафты. Для зоны горно-луговых почв характерно наличие низких температур, высокая влажность воздуха, промывной характер субстрата, подавленность микробиологических процессов и обильное накопление органических веществ со слабой минерализацией.

Флора района отличается молодостью, богатством и разнообразием, поскольку развивалась в автономных условиях изолированных ущелий, котловин, заболоченных участков, вершин и горных плато.

Высокогорно-луговые ландшафты расположены в интервале высот 1800-3000 м н.у.м. [20]. Границы фоновых сообществ варьируют в зависимости от экспозиции горных склонов и их пространственного местоположения. Так, луговые ландшафты на южных и юго-западных склонах носят более остепненный характер, хорошо типизируемый по таким злакам и разнотравью, как: овсяница пестрая (*Festuca varia*), полевица волосовидная (*Agrostis capillaris*), овсяница овечья (*Festuca ovina*) и осока низкая (*Carex humilis*). В составе доминант разнотравья: манжетка шелковистая (*Alchemilla sericea*), лабазник шестилепестный (*Filipendula vulgaris*) скабиоза кавказская (*Scabiosa caucasica*), лютик кавказский (*Ranunculus caucasicus*), лядвенец кавказский (*Lotus caucasicus*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*) и др. Среди лугово-степных субдоминантов отмечены: прострел албанский (*Pulsatilla albana*), скабиоза дважды-перистая (*Scabiosa bipinnata*), синяк красный (*Echium rubrum*), змееголовник Руйша (*Dracocephalum ruyschiana*), тимopheвка степная (*Phleum phleoides*), чабрец холмовой (*Thymus collinus*) и др. Северные и северо-восточные склоны субальпийских лугов приобретают более мезофильный облик, хорошо эдифицируемый по таким доминантам, как: вейник тростниковидный (*Calamo-*



*grostis arundinacea*), полевица плосколистная и волосовидная (*Agrostis planifolia*, *A. capillaris*), душистый колосок (*Anthoxanthum alpinum*) и др. В разнотравье наиболее часто встречается буквица крупноцветковая (*Betonica macrantha*), астранции Биберштейна и наибольшая (*Astrantia biebersteiniana*, *A. maxima*) при участии девясила крупноцветкового и различных видов гераней – лесной, Рупрехта, плосколепестной (*Geranium sylvaticum*, *G. ruprechtii*, *G. platypetalum*), лютика горнолюбивого и кавказского (*Ranunculus oreophyllus*, *R. caucasicus*), клевера волосистоголового и седоватого (*Trifolium trichocephallum*, *T. canescens*), головчатки гигантской (*Cephallaria gigantea*) и язвенника опушенного (*Anthylis lachnophora*). К верхней части северных склонов мезофильных лугов примыкают разреженные заросли рододендрона кавказского (*Rhododendron caucasicum*) с примесью черники (*Vaccinium myrtillus*), брусники (*Vaccinium vitis-ideae*) и водяники (*Empetrum caucasicum*).

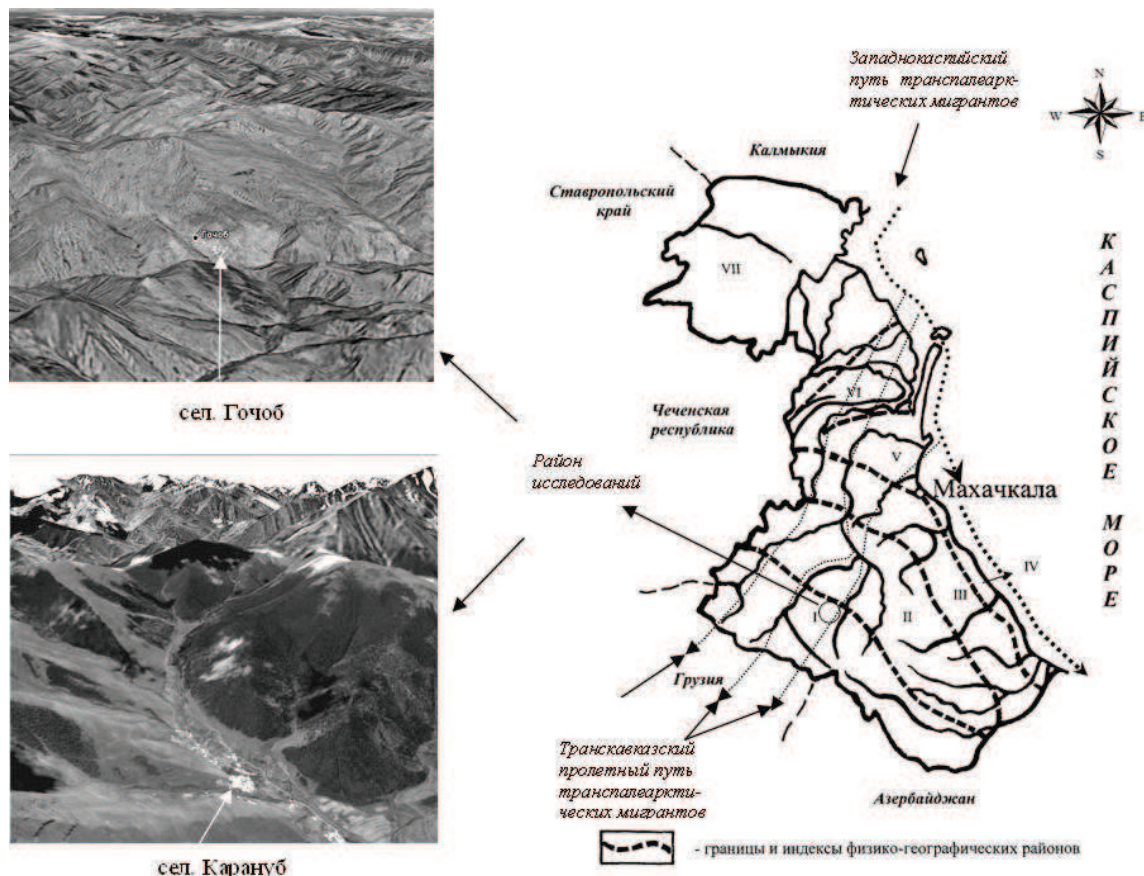


Рис. 1. Схема районирования Дагестана с указанием района работ и путей пролета мигрирующих птиц

**Примечания:** I - Высокогорный сланцевый район, II - Внутренний горный Дагестан, III - Предгорный Дагестан, IV - Приморская низменность, V-VII - Равнинный Дагестан: V - Терско-Сулакская низменность; VI - дельта Терека, VII - Терско-Кумская низменность [1]. ○ – Район исследований (Чародинский, окрестности селений Гочоб и Карануб).

Леса произрастают по северным и северо-восточным склонам ущелий и, в частности, по руслу р. Тлейсерух, где расположено сел. Карануб. Сосново-березовые массивы, образующие фоновый тип ландшафта, сформированы сосной Коха (*Pinus kochyanus*) и березой Литвинова (*Betula litwinowii*) с примесью клена Траутфеттера (*Acer trautvetteri*), ивы козьей (*Salix caprea*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) и граба кавказского (*Carpinus caucasicus*). В подлеске выражены: жимолость кавказская (*Lonicera caucasicus*), смородина Биберштейна (*Ribes biebersteinii*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*) и др. кустарники. В травянистом покрове преобладают грушанки (*Pyrola sp.*), костяника (*Rubus saxatilis*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), гудайера ползучая (*Goodyera repens*), мятлик боровой (*Poa nemoralis*), вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*) и др.

Важно подчеркнуть, что в условиях высокогорий часто нарушается зональность, проявляющаяся в инверсии геоботанических зон (горная степь может находиться выше лесного пояса и т.п.) и их взаимопроникно-





вание. Инверсию вертикальной поясности вызывают охлажденные воздушные массы, стекающие по межгорным котловинам и сдвигающие высотный пояс [21]. В результате, на ограниченной территории складываются устойчивые микроклиматические условия, способствующие развитию несвойственной для данной высоты микробиоты. Подобная микроклиматическая мозаика широко распространена на фоне резких форм рельефа высокогорий, что определяет наличие здесь множества переходных микростаций с комплексом отличных биоклиматических условий, способствующих формированию локальных сообществ растений и птиц. С учетом того, что биота высокогорий постоянно испытывает воздействие экстремальных факторов среды (повышенного уровня ультрафиолетового излучения, резких суточных и сезонных колебаний температур), это ведет к сокращению периода биологической активности у птиц, вынуждая их заселять биотопы с оптимальным набором предпочитаемых ресурсов. При этом роль субоптимальных биотопов заметно снижается, тогда, как связь птиц с оптимальными станциями возрастает за счет выработки у них специфических адаптаций<sup>1</sup> к локальным местообитаниям. Как следствие, сложившийся комплекс взаимосвязей птиц с их местообитаниями в высоких горах ведет к появлению узкоспециализированных и, как правило, территориально обособленных экологических микропопуляций<sup>2</sup>, населяющих одни и те же станции на протяжении многих лет.

За период работ по двум исследуемым территориям отмечено 57 видов птиц (табл. 1), что составляет 47,1% от общего разнообразия авифауны горных экосистем республики (121 вид) [8] и 15,1% от суммарного обилия птиц Дагестана, насчитывающего 355 таксонов [22].

Анализ собранного материала показал, что 43 видов птиц (79,6% от суммарного обилия авифауны района), отмеченных в сел. Гочоб и сопредельных окрестностей (табл. 1) – 23 – оседлых (включая оседло-кочующих), 19 – гнездящихся перелетных и 1 – пролетный.

Таблица 1

Список птиц селений Гочоб, Карануб и сопредельных окрестностей

№	Вид	Статус		Биотоп, Орнитокомплекс		Средняя плотность населения ос./км <sup>2</sup>		Фауно-генетическая группа
		Гочоб	Карануб	Гочоб	Карануб	Гочоб	Карануб	
1	<i>Pernis apivorus</i> - Об. осоед	-	В	-	1, 8	-	0,5	европейско-китайский
2	<i>Buteo rufinus</i> - Курганник	-	Р	-	1, 8	-	0,5	монгольский
3	<i>Aquila chrysaetos</i> - Беркут	Р	-	5, 8	-	0,2	-	широко распростр.
4	<i>Gypaetus barbatus</i> - Бородач	Р	-	8	-	1,2	-	тибетский
5	<i>Falco tinnunculus</i> - Пустельга	В	В	4, 5, 8	1, 5, 8	1,7	0,5	широко распростр.
6	<i>Perdix perdix</i> - Серая куропатка	-	Р	-	4	-	0,6	широко распростр.
7	<i>Columba livia</i> - Сизый голубь	Р	Р	7	7	39,0	3,6	средиземноморский
8	<i>Athene noctua</i> - Домовой сыч	Р	Р	7	1, 5	1,7	1,0	монгольский
9	<i>Merops apiaster</i> - Золотистая шурка	Р	Р	9	9	0,5	0,3	средиземноморский
10	<i>Upupa epops</i> - Удод	В	-	10	-	2,6	-	европейско-китайский
11	<i>Picus viridis</i> - Зеленый дятел	Р	Р	1	1	1,6	3,5	европейский
12	<i>Dryocopus martius</i> - Желна	-	Р	-	1	-	1,1	сибирский
13	<i>Dendrocopos major</i> - Большой пестрый дятел	-	Р	-	1, 7	-	3,4	широко распростр.
14	<i>Ptyonoprogne rupestris</i> - Скальная ласточка	В	В	9	9	7,4	9,7	монгольский
15	<i>Delichon urbica</i> - Воронок	В	В	9	9	2,8	7,0	широко распростр.
16	<i>Anthus trivialis</i> - Лесной конек	В	-	4	-	12,5	-	широко распростр.

<sup>1</sup> Адаптация – это не изменение отдельной особи, а результат длительного процесса смены многих поколений, контролируемых естественным отбором в однотипных условиях обитания.

<sup>2</sup> Микропопуляция – совокупность особей вида, занимающих небольшой участок однородной площади. Экологическая микропопуляция имеет свои особые черты, отличающие ее от другой соседней микропопуляции средой обитания, морфофизиологическими и этологическими особенностями [23].



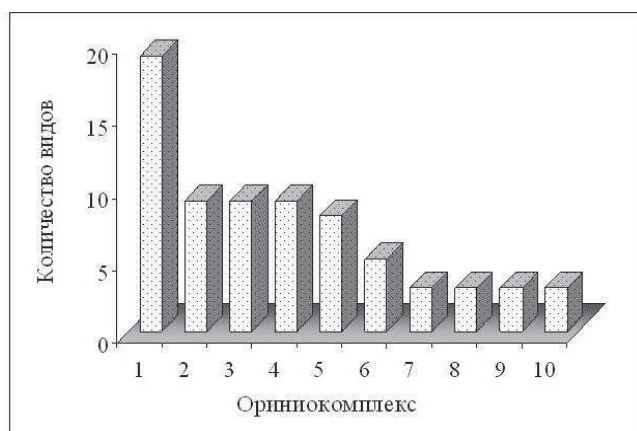
17	<i>Anthus spinoletta</i> - Горный конек	B	B	4, 5	4, 5	2,2	3,6	тибетский
18	<i>Motacilla cinerea</i> – Горная трясогузка	R	R	6, 7	6, 7	2,2	4,0	широко распростран.
19	<i>Motacilla alba</i> - Белая трясогузка	B	R	6, 7	6, 7	3,5	2,4	широко распростран.
20	<i>Lanius collurio</i> - Об. жулан	B	B	3, 4	3, 4	44,8	2,7	европейский
21	<i>Garrulus glandarius</i> - Сойка	R	R	1, 2, 7	1, 2, 7	3,3	2,1	европейско-китайский
22	<i>Pica pica</i> - Сорока	R	R	7	7	6,7	1,0	европейско-китайский
23	<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i> – Клушица	R	R	5	5	1,4	0,2	монгольско-тибетск.
24	<i>Corvus corax</i> - Ворон	R	R	1, 5	1, 5	0,3	0,8	широко распростран.
25	<i>Troglodytes troglodytes</i> - Крапивник	-	R	-	1, 6	-	2,6	европейско-китайский
26	<i>Prunella modularis</i> - Лесная завирушка	-	R	-	1	-	4,7	европейско-китайский
27	<i>Acrocephalus palustris</i> – Болотная камышевка	B	-	6	-	0,6	-	европейский
28	<i>Sylvia communis</i> - Серая славка	B	B	2, 7	1, 2, 7	5,4	1,9	европейский
29	<i>Sylvia curruca caucasica</i> – Кавказская славка-завирушка	B	-	2, 7	-	1,3	-	европейский
30	<i>Phylloscopus lorenzii</i> – Кавказская пеночка	-	B	-	2	-	6,1	средиземноморский
31	<i>Phylloscopus nitidus</i> – Желтобрюхая пеночка	B	B	2	1, 2	6,8	25,9	средиземноморский
32	<i>Saxicola ruberta</i> - Луговой чекан	B	-	3, 4	-	4,2	-	европейский
33	<i>Oenanthe oenanthe</i> - Об. каменка	B	B	3, 4, 5	4, 5	28,3	1,6	широко распростран.
34	<i>Phoenicurus phoenicurus</i> - Об. горихвостка	B	B	2, 7	1	1,1	11,7	европейский
35	<i>Phoenicurus ochrurus</i> - Горихвостка-чернушка	B	B	5, 7	7	5,5	2,9	монгольский
36	<i>Turdus torquata</i> - Белозобый дрозд	R	R	2, 7	1, 7	27,3	0,5	широко распростран.
37	<i>Turdus merula</i> - Черный дрозд	R	R	2, 7	1, 7	12,4	6,0	европейский
38	<i>Turdus viscivorus</i> - Деряба	R	R	1, 7	1, 7	3,6	3,6	европейский
39	<i>Aegithalos caudatus</i> - Длиннохвостая синица	-	R	-	1	-	6,3	широко распростран.
40	<i>Parus ater</i> - Московка	-	R	-	1	-	12,1	широко распростран.
41	<i>Parus major</i> - Большая синица	R	-	2, 7	-	4,6		европейско-китайский
42	<i>Certhia familiaris</i> - Об. пищуха	-	R	-	1	-	1,9	широко распростран.
43	<i>Passer domesticus</i> - Домовой воробей	R	-	7	-	2,5	-	широко распростран.
44	<i>Passer montanus</i> - Полевой воробей	R	R	3, 7	3, 7	21,6	27,1	широко распростран.
45	<i>Petronia petronia</i> - Каменный воробей	R	-	3	-	53,3	-	монгольский
46	<i>Fringilla coelebs</i> - Зяблик	R	R	1, 7	1	1,0	3,6	европейский
47	<i>Serinus pusillus</i> - Корольковый вьюрок	R	R	10	10	9,6	8,5	широко распростран.
48	<i>Spinus spinus</i> - Чиж	-	R	-	1	-	1,2	широко распростран.
49	<i>Carduelis caeduelis</i> - Черноголовый щегол	R	R	3, 4, 7	1, 7	1,9	8,2	европейский
50	<i>Acanthis cannabina</i> - Коноплянка	R	R	3, 4, 7	4, 7	18,3	6,8	европейский
51	<i>Acanthis flavirostris</i> - Горная чечетка	R	-	5, 7	-	28,3	-	монгольско-тибетск.



52	<i>Carpodacus erythrinus</i> - Об. чечевица	В	В	3, 4	3, 4	8,6	2,1	широко распростр.
53	<i>Loxia curvirostra</i> - Об. клест	-	R	-	1	-	2,9	сибирский
54	<i>Pyrrhula pyrrhula</i> - Об. снегирь	-	R	-	1	-	6,2	сибирский
55	<i>Emberiza calandra</i> - Просянка	В	-	3	-	20,0	-	европейский
56	<i>Emberiza cia</i> - Горная овсянка	R	R	10	10	22,5	10,7	средиземноморский
57	<i>Emberiza hortulana</i> - Садовая овсянка	В	-	2	-	3,3	-	европейский

**Пояснения к таблице 1:** Статус: Коды: R - оседлый (включая оседло-кочующих); В - гнездящийся перелетный (включая предположительно гнездящихся перелетных); Р - пролетный. Биотоп, орнитокомплекс: Коды: 1 - Лесной; 2 - Древесно-кустарниковый; 3 - Агроландшафтов; 4 - Субальпийских лугов; 5 - Обрывов и скал с россыпями камней; 6 - Водно-околоводный; 7 - Синантропы (условные синантропы) и птицы антропогенных ландшафтов; 8 - Парители; 9 - Аэробиионты (воздухорей); 10 - Эвритопный. Проверка (-) - отсутствие данных в графе.

Ранжирование экологической структуры орнитонаселения<sup>3</sup> позволило выявить фаунистическое ядро (рис. 2), представленное синантропными, субальпийскими, древесно-кустарниковыми, агроландшафтными видами, а также птицами обрывов и скал с россыпями камней. Видовое разнообразие птиц из других орнитокомплексов выражено незначительно, поскольку в пределах данной территории превалируют субальпийские луга и агроландшафты, не способные в полной мере удовлетворить потребности экологически специализированных птиц в подходящих стадиях в различные периоды их биологического цикла. В результате, здесь доминируют виды с повышенной толерантностью к антропогенно измененным ландшафтам, обладающим более разнообразными рекреационно-кормовыми условиями, позволяющими птицам выживать в суровом климате высокогорий.



#### Примечания к рисунку:

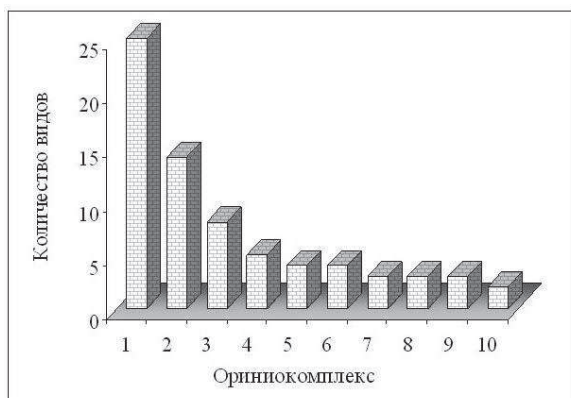
1. Синантропный (включая условных синантропов), антропогенных ландшафтов – 19 (33%);
2. Субальпийский – 9 (16%);
3. Древесно-кустарниковый – 9 (16%);
4. Агроландшафтов – 9 (16%);
5. Обрывов и скал с россыпями камней – 7 (12%);
6. Лесной – 5 (9%);
7. Эвритопный – 3 (5%);
8. Аэробиионты (воздухорей) – 3 (5%);
9. Водно-околоводный – 3 (5%);
10. Парителей – 3 (5%).

**Рис. 2.** Структура орнитонаселения сел. Гочоб и сопредельных окрестностей

В составе авифауны сел. Карануб и сопредельных окрестностей отмечено 44 вида (табл. 1), что составляет 77,2% от суммарного разнообразия птиц района. Из них 30 – оседлых (включая оседло-кочующих), 13 – гнездящихся-перелетных и 1 – пролетный. Примечательно, что именно здесь для авифауны горного Дагестана впервые отмечен (в горном лесу) новый, предположительно гнездящийся перелетный вид – осоед (*Pernis apivorus*).

Основу орнитонаселения данной территории составляют лесные птицы, так как здесь господствуют лесные ландшафты (рис. 3).

<sup>3</sup> Под экологической структурой орнитонаселения (орнитокомплекс, орнитоценоз, орнитогруппировка) мы подразумеваем пространственно-временное распределение и соотношение численности группировок птиц по схожести их экологических характеристик.



**Примечания к рисунку:**

1. Лесной – 25 (57%);
2. Синантропный (включая условных синантропов), антропогенных ландшафтов – 14 (32%);
3. Обрывов и скал с россыпями камней – 7 (16%);
5. Субальпийский – 5 (11%);
5. Древесно-кустарниковый – 4 (9%);
6. Водно-околоводный – 4 (9%);
7. Агроландшафтов – 3 (7%);
8. Аэробиионтов (воздухореев) – 3 (7%);
9. Парители – 3 (7%);
10. Эвритопный – 2 (5%).

**Рис. 3.** Структура орнитонаселения сел. Карануб и сопредельных окрестностей

Нижеследующие позиции занимают синантропы, птицы обрывов и скал с россыпями камней и субальпийские виды, что определяется наличием субдоминантных биотопов – субальпийских лугов с выходами скал, узких каменистых ущелий с водотоками и фрагменты селитебного ландшафта. Замыкают структуру орнитонаселения птицы из переходных древесно-кустарниковых ландшафтов, равно как и интразональные водно-околоводные таксоны с птицами агроландшафтов, аэробиионтами и эвритопами.

Полученные комбинации экологических структур авифаун двух сравниваемых территорий (см. рис. 2, 3), с одной стороны – раскрывают весь спектр ландшафтно-территориальных различий исследуемого района, с другой – демонстрируют долевое соотношение фоновых типов ландшафтов, отражаемое через неоднородность населения птиц.

Определяя меру сходства орнитокомплексов двух сравниваемых территорий, установлено (табл. 2), что максимальное единообразие орнитоценозов характерно для аэробиионтов – 1,0, водно-околоводных – 0,67 и эвритопных птиц – 0,67, тогда как минимальное – 0,2 – соответствует комплексу парителей и лесных птиц.

Таблица 2

**Уровень фаунистического сходства орнитокомплексов селений Гочоб, Карануб и сопредельных окрестностей**

№	Орнитокомплексы сравниваемых территорий	Общие виды (с)	Кол-во видов птиц на 1-ой пробной площадке (сел. Гочоб и сопредельные окрестности) (а)	Кол-во видов птиц на 2-ой пробной площадке (сел. Карануб и сопредельные окрестности) (b)	Индекс Жаккара
1	Аэробиионты и воздухорей	3	3	3	1,0
2	Водно-околоводный	2	3	3	0,67
3	Эвритопный	2	3	2	0,67
4	Синантропы (включая условных синантропов), антропогенных ландшафтов	13	19	14	0,65
5	Обрывов и скал с россыпями камней	5	7	6	0,63
6	Субальпийский	4	9	6	0,36
7	Агроландшафтов	3	9	3	0,33
8	Древесно-кустарниковый	3	9	4	0,3
9	Парители	1	3	3	0,2
10	Лесной	5	5	25	0,2

При определении обилия фоновых таксонов мы выделили 3 группы птиц, исходя из средней плотности их населения на 1 км<sup>2</sup>. В I-ю группу вошло 10 многочисленных видов с плотностью населения 18-60 ос./км<sup>2</sup>. В их числе оказались: каменный воробей (*Petronia petronia*) (53,3 ос./км<sup>2</sup>), обыкновенный жулан (*Lanius collurio*) (44,8 ос./км<sup>2</sup>), сизый голубь (*Columba livia*) (39,0 ос./км<sup>2</sup>), белозобый дрозд (*Turdus torquatus*) (27,3 ос./км<sup>2</sup>), обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*) (28,3 ос./км<sup>2</sup>), горная чечетка (*Acanthis flavirostris*) (28,3 ос./км<sup>2</sup>), полевой воробей (*Passer montanus*) (27,1 ос./км<sup>2</sup>), желтобрюхая пеночка (*Phylloscopus nitidus*) (25,9 ос./км<sup>2</sup>), горная овсянка (*Emberiza cia*) (22,5 ос./км<sup>2</sup>) и коноплянка (*Acanthis cannabina*) (18,3 ос./км<sup>2</sup>). Во II-ю группу вошло 12 обычных видов с плотностью населения 5-13 ос./км<sup>2</sup>. В их числе: черный дрозд (*Turdus merula*) (12,4





ос./км<sup>2</sup>), москковка (*Parus ater*) (12,1 ос./км<sup>2</sup>), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*) (11,7 ос./км<sup>2</sup>), скальная ласточка (*Ptyonoprogne rupestris*) (9,7 ос./км<sup>2</sup>), лесной конек (*Anthus trivialis*) (3,6 ос./км<sup>2</sup>), корольковый выюрок (*Serinus pusillus*) (9,6 ос./км<sup>2</sup>), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*) (8,6 ос./км<sup>2</sup>), черноголовый щегол (*Carduelis caeduelis*) (8,2 ос./км<sup>2</sup>), сорока (*Pica pica*) (6,7 ос./км<sup>2</sup>), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus*) (6,3 ос./км<sup>2</sup>), кавказская пеночка (*Phylloscopus lorenzii*) (6,1 ос./км<sup>2</sup>) и большая синица (*Parus major*) (4,6 ос./км<sup>2</sup>). В составе III-й группы 33 малочисленных вида с плотностью населения 0,2-7,0 ос./км<sup>2</sup>. В их числе: воронок (*Delichon urbica*) (7,0 ос./км<sup>2</sup>), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*) (6,2 ос./км<sup>2</sup>), серая славка (*Sylvia communis*) (5,4 ос./км<sup>2</sup>), горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochrurus*) (5,5 ос./км<sup>2</sup>), лесная завирушка (*Prunella modularis*) (4,7 ос./км<sup>2</sup>), луговой чекан (*Saxicola ruberta*) (4,2 ос./км<sup>2</sup>), горная трясогузка (*Motacilla cinerea*) (4,0 ос./км<sup>2</sup>), горный конек (*Anthus spinoletta*) (3,6 ос./км<sup>2</sup>), зяблик (*Fringilla coelebs*) (3,6 ос./км<sup>2</sup>), деряба (*Turdus viscivorus*) (3,6 ос./км<sup>2</sup>), зеленый дятел (*Picus viridis*) (3,5 ос./км<sup>2</sup>), белая трясогузка (*Motacilla alba*) (3,5 ос./км<sup>2</sup>), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*) (3,4 ос./км<sup>2</sup>), сойка (*Garrulus glandarius*) (3,3 ос./км<sup>2</sup>), садовая овсянка (*Emberiza hortulana*) (3,3 ос./км<sup>2</sup>), обыкновенный клест (*Loxia curvirostra*) (2,9 ос./км<sup>2</sup>), крапивник (*Troglodytes troglodytes*) (2,6 ос./км<sup>2</sup>), удод (*Upupa epops*) (2,6 ос./км<sup>2</sup>), домовый воробей (*Passer domesticus*) (2,5 ос./км<sup>2</sup>), пищуха (*Certhia familiaris*) (1,9 ос./км<sup>2</sup>), домовый сыч (*Athene noctua*) (1,7 ос./км<sup>2</sup>), клушица (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) (1,4 ос./км<sup>2</sup>), кавказская славка-завирушка (*Sylvia curruca caucasica*) (1,3 ос./км<sup>2</sup>), бородач (*Gypaetus barbatus*) (1,2 ос./км<sup>2</sup>), желна (*Dryocopus martius*) (1,1 ос./км<sup>2</sup>), ворон (*Corvus corax*) (0,8 ос./км<sup>2</sup>), серая куропатка (*Perdix perdix*) (0,6 ос./км<sup>2</sup>), болотная камышевка (*Corvus corax*) (0,6 ос./км<sup>2</sup>), обыкновенный осоед (0,5 ос./км<sup>2</sup>), курганник (*Buteo rufinus*) (0,5 ос./км<sup>2</sup>), пустельга (*Falco tinnunculus*) (0,5 ос./км<sup>2</sup>), золотистая шурка (*Merops apiaster*) (0,5 ос./км<sup>2</sup>) и беркут (*Aquila chrysaetos*) (0,2 ос./км<sup>2</sup>).

При характеристике фоновых типов ландшафтов и птиц их населяющих, мы использовали последовательность, определенную степенью убывания индекса Жаккара (см. табл. 2).

На первом месте по схожести орнитонаселения оказался комплекс *аэробиионтов и воздухореев*, объединяющий 3 вида открытых воздушных пространств (см. табл. 1). Полная идентичность качественного состава птиц 2-х сравниваемых орнитокомплексов объясняется тем, что воздушная среда не имеет каких-либо различий ни в одной из точек исследуемого района. При этом плотность населения аэробиионтов и воздухореев двух сравниваемых территорий заметно отличается, поскольку их обилие определяется структурой и экологической насыщенностью наземных ландшафтов, в разной мере предоставляющих птицам необходимые корма (аэропланктон и др.), подходящие укрытия и места для гнездования. В результате, для сел. Гочоб (Г) и сопредельных окрестностей плотность орнитонаселения составила 10,7 ос./км<sup>2</sup>, тогда, как для сел. Карануб (К) и сопредельных участков обилие птиц тех же видов достигло 17,0 ос./км<sup>2</sup>.

На втором месте стоит комплекс *водно-околоводных* птиц, объединяющий 4 вида с суммарной плотностью населения 6,3 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 9,0 ос./км<sup>2</sup> (К) (см. табл. 1). Заметим, что водные объекты, как интрапоисные включения, расположены на разных высотах в связи с чем, их обитателями могут быть любые лимнофильные таксоны с широкой амплитудой экологических предпочтений [8; 9]. Незначительное же видовое разнообразие данного орнитоценоза обусловлено тем, что быстрое течение воды, каменистое дно и скалистые берега делают горные потоки малопривлекательными для обитания многих равнинных гидрофилов, в связи с чем, здесь сложилась своя небольшая группа птиц, чье распространение тесно связано с горной гидрологической сетью. Составляют эту группу виды, популяции которых максимально адаптированы к сложным условиям горных ландшафтов, превративших их в типично горных птиц. Такие птицы используют резкие формы рельефа берегов для гнездования, а бурные потоки – для кормежки.

На третьем месте стоит комплекс *эвритопных* птиц, объединяющий 3 вида со средней плотностью населения 34,7 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 19,2 ос./км<sup>2</sup> (К) (табл. 1). Отличительной чертой этих птиц является ярко выраженная экологическая пластичность и активное передвижение в пространстве (преимущественно за солнцем), что позволяет им более эффективно использовать предпочитаемые корма в различных территориальных выделах. Подобная специфика делает эти виды более толерантными и независимыми от ухудшения кормности одной или нескольких кормовых стадий что, в совокупности, усиливает их положение в высокогорных районах.

Четвертое место занимает комплекс *синантропов (включая условных синантропов), и птиц антропогенных ландшафтов*, объединяющий 21 вид со средней плотностью населения 191,2 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 77,1 ос./км<sup>2</sup> (К) (см. табл. 1). Представители этой орнитогруппировки проникли в высокогорные районы вслед за человеком и с тех пор постоянно придерживаются антропогенных ландшафтов, где сконцентрированы разнотипные корма и подходящие укрытия. К типичным синантропам относятся: *Columba livia*, *Pica pica*, *Passer domesticus* и *Passer montanus*. Эти виды постоянно придерживаются селитебных ландшафтов (включая приусадебные участки) и не покидают их даже в критические периоды биологического цикла. Исключение составляют лишь кратковременные их отлеты на кормовые участки, расположенные по окраинам сел, в то время как большинство птиц из других орнитокомплексов, населяющих урбанизированные ландшафты, регулярно совершают разнонаправленные откочевки в поисках более кормных урочищ. К перечисленной группе типичных синантропов следует отнести и ряд условных синантропов, часть популяций которых постоянно присутствует в антропогенных ландшафтах





высокогорий. В их числе: *Garrulus glandarius*, *Parus major*, *Phoenicurus ochrurus*, *Motacilla cinerea*, *Motacilla alba*, *Turdus torquatus* и *Turdus merula*. Еще одной интересной особенностью авифауны высокогорий является то, что в зимний период, включая раннюю весну, такие виды, как клушица (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), ворон (*Corvus corax*) и некоторые др., обычно не проявляющие явной склонности к синантропизации, проникают на окраины сел, где находят достаточно корма и подходящих убежищ в непогоду. По нашему мнению, такое адаптивное поведение на фоне динамично развивающейся антропогенной инфраструктуры в высокогорьях способствует проявлению начальной стадии синантропизации, что в перспективе может привести к расширению видового разнообразия условных синантропов в высокогорных районах Дагестана. Важно подчеркнуть, что серая ворона (*Corvus cornix*) в исследуемых антропогенных ландшафтах либо вообще отсутствует (как в нашем случае), либо ее численность крайне ограничена, что весьма позитивно, поскольку ее отсутствие способствует сохранению легко ранимого орнитокомплекса высокогорий от этого опасного разорителя птичьих гнезд.

На пятом месте стоит комплекс птиц *обрывов и скал с россыпями камней*, объединяющий 8 видов со средней плотностью населения 67,9 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 7,7 ос./км<sup>2</sup> (К) (см. табл. 1). Подобный тип ландшафтов является профилирующим для высокогорных районов Дагестана, в связи с чем, населяющая их авифауна автоматически выходит на лидирующие позиции среди типично горных птиц. Небольшое же видовое разнообразие и незначительная плотность их населения объясняется тем, что эти птицы населяют наиболее сложные места обитания со строгой спецификой видовой организации, в связи с чем, здесь представлены преимущественно стенолюбивые таксоны (*Anthus spinoletta*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Acanthis flavirostris*), максимально адаптированные к условиям высокогорий. Еще одна характерная особенность ареалов птиц высоких гор – статичность их границ [19], что говорит в пользу сложившихся и достаточно устойчивых микропопуляций, сохраняющих свой статус в пространстве и времени.

Шестое место занимает комплекс *субальпийских* птиц, объединяющий 9 таксонов со средней плотностью населения 122,5 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 17,4 ос./км<sup>2</sup> (К) (см. табл. 1). Своеобразие и самобытность субальпийских лугов вкупе с суровыми метеоусловиями, создают особый тип фауны, виды которой нигде кроме гор больше не встречаются. Примечательно, что в пределах данной подзоны разнообразие фауны в значительной мере определяется мозаичностью распределения растительных ассоциаций, вследствие чего, авифауна субальпийки отличается не только видовой спецификой, но и очаговостью обилия. Однако, несмотря на сложившуюся орнитоспециализацию здесь гнездятся и отдельные виды равнинных птиц, образующие, по нашему мнению, специализированные экологические микропопуляции, причем их тем больше, чем ниже лежит горно-луговой пояс. Для типично горных видов, обитающих в субальпийке, характерен оседлый или, что более правильно, оседло-кочующий образ жизни во внегнездовое время, тогда как адаптированные популяции равнинных видов, гнездящиеся в этом же поясе – перелетны.

На седьмом месте стоит комплекс птиц *агроландшафтов*, объединяющий 9 видов со средней плотностью населения 192,0 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 31,9 ос./км<sup>2</sup> (К) (см. табл. 1). Отличительной их чертой является локальность и спорадичность распространения. При этом плотность населения отдельных таксонов в агроландшафтах достигает максимальных величин, так как здесь сконцентрированы не только легко доступные корма, но и созданы благоприятные условия для их сбора. Кроме того, в пределах данных ландшафтных выделов присутствуют подходящие гнездовые станции для *Saxicola rubra*, *Acanthis cannabina*, *Lanius collurio* и некоторых др., что объясняет не только их высокое обилие, но и ярко выраженную территориальность. А, если исходить из соотношения плотности населения, то птицы агроландшафтов максимально приближены к синантропным видам, differing лишь тем, что присутствующие здесь микроэкологические ниши способны обеспечить потребности весьма ограниченной группы птиц. Именно по этой причине в таких урочищах основная масса птиц только кормится, тогда, как для укрытия в непогоду и на гнездование отлетает в другие станции. Важно подчеркнуть, что агроландшафты используются мигрирующими видами открытых ландшафтов, как путеводное экологическое русло, по которому птицы предпочитают передвигаться во время транскавказского перелета (*Merops apiaster*, *Upupa epops*, полевой жаворонок (*Alauda arvensis*), *Anthus trivialis*, *Lanius collurio*, *Saxicola rubra*, черноголовый чекан (*Saxicola torquata*), *Oenanthe oenanthe*, *Carduelis carduelis*, *Acanthis cannabina* и др.). В результате данный тип ландшафтов способствует не только повышению видового и экологического разнообразия авифауны высокогорий, но и сохранению мигрирующих популяций на путях их пролета. Вместе с тем сам агроландшафт, как интрапоясное включение, с момента своего возникновения выступает широкой ареной для синантропизации птиц, поскольку именно через данный тип ландшафтов осуществляется первичная связь между природными и синантропными популяциями.

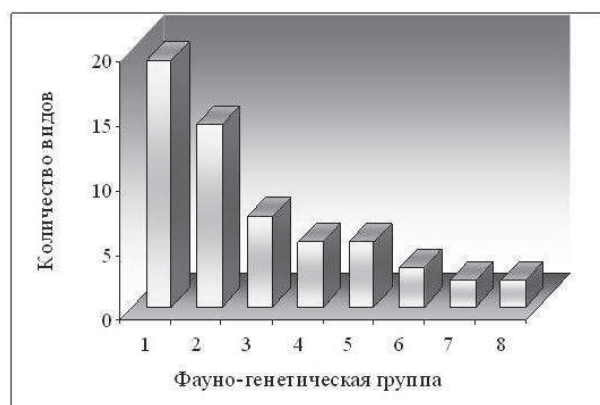
Восьмое место занимает комплекс *древесно-кустарниковых* птиц, объединяющий 10 таксонов со средней плотностью населения 37,1 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 36,0 ос./км<sup>2</sup> (К) (см. табл. 1). Такие микростанции, как заросли кустарников, локальные перелески или же отдельно растущие деревья птицы обычно используют в качестве временных убежищ (резерватов), в которых они концентрируются при передвижении между основными местобитаниями. В условиях же открытых лугов субальпийки с частыми ветрами, дефицитом укрытий и гнездовых станций, а также мест с повышенной концентрацией кормов, роль точечных резерватов заметно возрастает, поскольку в



них птицы не только постоянно прячутся и регулярно кормятся, но и ежегодно гнездятся. В результате, в условиях высокогорий при дефиците жизненно важных ресурсов в пределах одной или нескольких групп выше указанных точечных резерватов формируются, предположительно, специфические фаунистические комплексы, имеющие непосредственную связь именно с диффузно рассредоточенными микростациями. Как показали наши наблюдения в других районах высокогорного Дагестана [3-5; 8; 9], такая связь может сохраняться на протяжении многих лет. Фаунистическое ядро таких орнитоценозов составляют: *Lanius collurio*, *Emberiza cia*, *Turdus merula*, *Carpodacus erythrinus*, *Sylvia communis* и некоторые др. виды.

Девятое место занимает орнитокомплекс *парителей*, объединяющий 5 видов птиц со средней плотностью населения 1,7 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 2,5 ос./км<sup>2</sup> (К) (табл. 1). В составе данной группы птиц крупные и средних размеров хищники и хищники-некрофаги, активно использующие термики для минимизации затрат энергии во время поисковых облетов значительных кормовых территорий. Во время обследования кормовых стаций они периодически проникают не только в другие высокогорные, но и во внутригорные районы республики [8; 9]. Наибольшая плотность населения парителей сосредоточена в экологически насыщенных территориальных выделах, где формы ландшафтов максимально дифференцированы и имеются значительные по площади спелые высокоствольные леса, предоставляющие птицам не только удобные укрытия и места для гнездования, но и разнообразные корма. Существенное влияние на состояние ареалов хищников-некрофагов в последнее время стала оказывать деятельность человека. Она может носить разнополярный характер воздействия, от отрицательного до положительного в зависимости от уровня и интенсивности выпаса домашних животных на горных пастбищах [25; 26].

И, наконец, на 10-ом месте стоит комплекс *лесных* птиц, объединяющий 24 таксона со средней плотностью населения 15,2 ос./км<sup>2</sup> (Г) и 76,6 ос./км<sup>2</sup> (К) (табл. 1). Как следует из качественного состава данного орнитоценоза, это наиболее многочисленный и разнообразный орнитокомплекс, поскольку в лесах наблюдается значительная концентрация кормов, в них больше укрытий и они в большей степени способны привлечь птиц с пограничных биотопов. Кроме того, в районе работ очень важная роль отведена связующему комплексу микростаций, представленному отдельно произрастающими деревьями, зарослями кустарников и древесно-кустарниковыми колками, располагающимся спорадично по открытым пространствам субальпик. Такие локальные формации, в силу своей территориальной разобщенности играют роль точечных резерватов («маяков»), объединяющих лесных птиц между дистанцированными лесными массивами, что превращает лесной территориальный выдел в «единый» фаунистический комплекс с максимальной площадью распространения. В то же время диффузное распространение лесных птиц связано, по-видимому, не столько с предпочитаемыми стациями, сколько с разнотипными кормами, а главное – подходящими укрытиями, что имеет определяющее значение для птиц высокогорных экосистем.



#### Примечания:

1. Широко распространенных - 19 видов (33 %);
2. Европейских - 14 видов (25 %);
3. Европейско-китайских - 7 видов (13 %);
4. Средиземноморских - 5 видов (9 %);
5. Монгольских - 5 видов (9 %);
6. Сибирских - 3 вида (5 %);
7. Монгольско-тибетских - 2 вида (4 %);
8. Тибетских - 2 вида (4 %).

Рис. 4. Фауно-генетическая структура птиц селений Гочоб, Карануб и сопредельных окрестностей

Анализ зоогеографической структуры авифауны района (табл. 1, рис. 4) показал, что современная гетерогенность птиц высокогорий связана с поэтапным ее формированием из широко распространенных (33%, из них в Гочобе (Г) – 33%, в Каранубе (К) – 36%), европейских (25%, из них в Г – 33%, в К – 21%), европейско-китайских (13%, из них в Г – 9%, в К – 11%), средиземноморских (9%, Г – 9%, К – 11%) и монгольских (9%, Г – 9%, К – 9%) типов фаун, в том числе и «приведенных» по антропогенным ландшафтам. Минимальное доленое участие в населении принимают сибирские (5%, из них в Г – 0%, в К – 7%), монгольско-тибетские (4%, из них в Г – 5%, в К – 2%) и тибетские (4%, из них в Г – 5%, в К – 2%) таксоны, что в совокупности создает целостное представление о масштабе «фауногенетического ареала», представители которого задействованы в формировании орнитонаселения исследуемых высокогорий.



В контексте сказанного важно уяснить, какая из фаун стала первичной – та, которая пришла «извне», или же местная, аборигенная, расселившаяся с гор по современному плоскостному зоогеографическому ареалу.

Согласно В.И. Забелину [26], горные области представляют собой «геохимически раскрытые» структуры Земли с характерными для них многообразными зонами минерального питания. Поэтому, в отличие от платформенно-равнинных областей, здесь гораздо выше биологическое разнообразие, усложненное факторами широтной зональности и вертикальной поясности. Подобная специфика дает возможность предположить, что оптимальные условия для видообразования птиц складывались именно в горах и что горная авифауна может считаться первичной, тогда как равнинная – вторичной, расселившейся с гор. Современные горно-равнинные и равнинно-горные виды – это политипичные формы, стремящиеся заново освоить горные районы. А, так как локальное население перелетных птиц в высоких горах ежегодно формируется заново [27] то, по всей вероятности, на прежние места гнездования птицы возвращаются именно в составе микропопуляций, сформировавшиеся здесь же на протяжении длительного исторического периода. В довершение обсуждения можно привести тот факт, что «родиной» птицы следует считать не конкретный микрорайон (лесной массив, долину и т.п.), где она появилась на свет, а тот участок местности, на котором она впервые гнездилась [28] и куда в последующие годы она постоянно возвращается. Отсюда следует, что биологический смысл экологических микропопуляций состоит в том, что они лучше приспособлены к местным условиям обитания, поскольку полученные рефлексy и навыки, облегчают птицам существование в определенной экологической обстановке [29]. В результате, становится очевидным, что именно местные (высокогорные) экологические микропопуляции из года в год возвращаются на прежние места обитания, равно как и пополняются за счет своих же потомков [29-31].

В заключение констатируем что, несмотря на островное положение Большого Кавказа, изолированного от других гор обширными равнинными пространствами, суммарное видовое обилие авифауны исследуемых высокогорий Дагестана приближается по составу к фауне других горных стран [32], а в некоторых случаях и превышает их. Связано это с субширотным расположением высокогорных хребтов и с субмеридиональным положением региона вдоль западного побережья Каспия, что в совокупности обеспечивает высокое биотопическое разнообразие и значительную видовую вариативность авифаун горных экосистем.

Что же касается авифауны региона в целом, то ее качественный и количественный составы ежегодно изменяются в довольно широких пределах за счет активной миграционной динамики, так как через Кавказский перешеек, представляющий собой гигантское бутылочное горлышко или «воронку», ежегодно мигрирует свыше сотни видов перелетных птиц [7; 8; 33]. А поскольку в фаунистической структуре высокогорий Дагестана значительное участие принимают транспалеарктические мигранты (см. рис. 1) [7-9], то структурный и количественный составы птиц высокогорий также будут продолжать изменяться, но только в периоды сезонных миграций и зимовок [8]. В остальное же время года население птиц высокогорий Дагестана достаточно стабильно, так как его ядро составляют, предположительно, адаптированные экологические микропопуляции, тесно связанные со своими местами обитания. Впрочем, в настоящее время в структуре высокогорных сообществ птиц, несмотря на их относительную стабильность, также могут происходить определенные подвижки, протекающие на фоне глобального потепления климата, снижения пастбищной нагрузки и усиления антропогенной трансформации среды, сопровождающейся деструкцией природных ландшафтов [34].

#### Библиографический список

1. Атаев З.В. Физико-географические регионы // Физическая география Дагестана: Учебное пособие. М., Школа, 1996. С. 336-354.
2. Белякова Е.А. Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2007. С. 47-49.
3. Вилков Е.В. Особенности летнего населения птиц Агульского района (горы южного Дагестана) // Кавказский орнитологический вестник. Ставрополь: Ставропольское отделение СОПР. Вып. 13, 2001. С. 27-33.
4. Вилков Е.В. Авифауна высокогорного Дагестана // Горные экосистемы и их компоненты: Нальчик, 2005. Т. 1. С. 82-88.
5. Вилков Е.В. География летней локализации птиц в высокогорном Дагестане (на примере окрестностей селения Тлярош) // Труды Географического общества Республики Дагестан. № 35. Махачкала, 2007. С. 45-52.
6. Вилков Е.В. Структура и территориальное распределение авифауны высокогорного Дагестана в условиях интенсивных миграций // Современные проблемы биологии и экологии животных: Всероссийская научно-практическая конференция. Махачкала: ДГПУ, 2008. С. 101-114.
7. Вилков Е.В. Видовой состав и закономерности формирования многообразия птиц высокогорного Дагестана // Животный мир горных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. С. 243-251.
8. Вилков Е.В. Структура, экология и закономерности динамики авифауны Высокогорного Дагестана // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Ростов-на-Дону, 2010. № 3. С. 59-66.
9. Вилков Е.В. Структура и экологическое разнообразие птиц Высокогорного Дагестана // Вестник Южного научного центра РАН. Том 6, № 2. Ростов-на-Дону, 2010. С. 52-59.
10. Насруллаев Н.И. Птицы восточного высокогорья Богосского хребта // Орнитология. М. Вып. 24, 1990. С. 154-156.



11. Джамирзоев Г.С. К вопросу о вероятных путях проникновения на Кавказ и истории формирования кавказского тетерева (*Lururus mlokosiewiczii*) // Биологическое разнообразие Кавказа, 2004. С. 99-102.
12. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66-75.
13. Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организации и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 130-136.
14. Атаев З.В. Ландшафтно-экологические особенности Высокогорного Дагестана // Проблемы развития АПК региона. 2011. Т. 7. № 3. С. 9-16.
15. Атаев З.В. Ландшафты высокогорного Дагестана и их современное состояние // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2007. № 1. С. 90-99.
16. Яровенко Ю.А., Муртазалиев Р.А., Ильина Е.В. Заповедные места Дагестана. Махачкала: Радуга-1, 2004. 96 с.
17. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. Вып. 2. 165 с.
18. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига, 2003. 808 с.
19. Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bull. Soc. Vaudoise sci. Natur. 1901. V. 37. Bd. 140. P. 241-272.
20. Братков В.В., Атаев З.В. Высокогорные луговые ландшафты Северо-Западного и Северо-Восточного Кавказа // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2009. № 2. С. 93-103.
21. Ирисов Э.А. Птицы в условиях горных стран: Анализ эколого-физиологических адаптаций. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение РАН, 1997. 208 с.
22. Вилков Е.В. Пособие по прикладной и исследовательской орнитологии. Махачкала. Типография Дагестанского научного центра РАН, 2007. 180 с.
23. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
24. Витович О.А. Практические рекомендации по охране редких и исчезающих видов дневных хищных птиц на территории Карачаево-Черкесской автономной области. Черкесск, 1987. 21 с.
25. Хубиев А.Б. Птицы горных лугов Карачаево-Черкесии. Автореф... канд. биол. наук. Ставрополь, 2012. 22 с.
26. Забелин В.И. К вопросу становления и формирования орнитофауны в контексте влияния геолого-географических факторов // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 211-212.
27. Ананин А.А. Особенности формирования видового населения птиц на высотном профиле западного макросклона Баргузинского хребта // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов / Оренбург: Изд-во Оренбургского государственного педагогического университета, ИПК ГОУ ОГУ, 2010. С. 32.
28. Мальчевский А.С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал, 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 305: С. 1051-1066.
29. Исаков Ю.А. Биологические основы переселения перелётных птиц // Привлечение и переселение полезных насекомых птиц. М., 1954. С. 117-126.
30. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., 1947. 504 с.
31. Мензбир М.А. Миграции птиц с зоогеографической точки зрения. Государственное изд-во биологической и медицинской литературы. М.-Л., 1934. 109 с.
32. Беме Р.Л., Банин Д.А. Горная авифауна южной Палеарктики (Эколого-географический анализ). М., Изд-во МГУ, 2001. 256 с.
33. Вилков Е.В. Специфика миграций птиц в районе западного побережья Среднего Каспия // Аридные экосистемы, 2006. Том 12. № 29. М., РАН. С. 63-76.
34. Атаев З.В., Заурбеков Ш.Ш., Братков В.В. Современная селитебная освоенность ландшафтов Северо-Восточного Кавказа // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2010. № 1. С. 71-74.

## Bibliography

1. Ataev Z.V. Physico-Geographical Regions // Physical Geography of Daghestan: Moscow: Shkola, 1996. Pp. 336-354.
2. Belyakova E.A. Natural and invasive processes of biodiversity formation of water and land ecosystems. Rostov-on-Don. SSC RAS, 2007. Pp. 47-49.
3. Vilkov E.V. Features of summer population of birds of the Agul area (mountain of the Southern Daghestan) // Caucasian ornithological messenger. Stavropol: Stavropol office of RBCU. Issue 13, 2001. Pp. 27-33.
4. Vilkov E.V. Avifauna of mountain Daghestan // Mountain ecosystems and their components: Nalchik, 2005. V. 1. Pp. 82-88.
5. Vilkov E.V. Geography of summer localization of birds in mountain Daghestan (on the example of neighborhood of the settlement Tlyarosh) // Scientific Works of Geographical Society of Daghestan Republic. № 35. Makhachkala, 2007. Pp. 45-52.
6. Vilkov E.V. Structure and territorial distribution of mountain Daghestan avifauna in the conditions of intensive migrations // Modern problems of biology and ecology of animals: Russian scientific and practical conference. Makhachkala: DSPU, 2008. Pp. 101-114.





7. Vilkov E.V. Specific structure and regularities of formation of birds variety of Mountain Daghestan // Fauna of mountain territories. Moscow: Society of scientific editions of KMK, 2009. Pp. 243-251.
8. Vilkov E.V. Structure, ecology and regularities of avifauna dynamics of Mountain Daghestan // News of higher education institutions. North Caucasus region. Natural sciences. Rostov-on-Don, 2010. № 3. Pp. 59-66.
9. Vilkov E.V. Structure and ecological variety of birds of Mountain Daghestan // Messenger of the Southern scientific center of RAS. Volume 6, № 2. Rostov-on-Don, 2010. Pp. 52-59.
10. Nasrullaev N. I. Birds of East highlands of Bogoss ridge // Ornithology. Moscow. Issue 24, 1990. Pp. 154-156.
11. Dzhamirzoev G. S. To a question of probable ways of penetration to the Caucasus and story of formation of the Caucasian black grouse (*Lururus mlokosiewiczii*) // Biological diversity of the Caucasus, 2004. Pp. 99-102.
12. Ravkin Yu.S. To a method of the accounting of birds of forest landscapes // Nature of the centers of tick-borne encephalitis in Altai. Novosibirsk, 1967. Pp. 66-75.
13. Ravkin Yu.S., Dobrohotov B.P. To a method of accounting of birds of forest landscapes in extra nested time // Organizations and methods of the accounting of birds and harmful rodents. Moscow, 1963. Pp. 130-136.
14. Ataev Z.V. Landscape and ecological features of high-mountainous Daghestan // Problems of development of agrarian and industrial complex in the region. 2011. V. 7. № 3. Pp. 9-16.
15. Ataev Z.V. Dagestan mountain landscapes and their current status // Bulletin of the Dagestan State Pedagogical University. Natural and exact sciences. 2007. № 1. Pp. 90-99.
16. Yarovenko Yu.A., Murtazaliev R. A., Ilyina E.V. Reserved places of Daghestan. Makhachkala: Rainbow-1, 2004. 96 p.
17. Shtegman B. K. Bases of ornithological and geographical division of Palearktika // Fauna of the USSR. Birds. Moscow-Leningrad: Publishing house of Academy of Sciences of the USSR, 1938. V. 1. Issue 2. 165 p.
18. Stepanyan L.S. The abstract of ornithological fauna of Russia and adjacent territories (in borders of the USSR as historical area). Moscow: Akademkniga, 2003. 808 p.
19. Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bull. Soc. Vaudoise sci. Natur. 1901. V. 37. Bd. 140. Pp. 241-272.
20. Bratkov V.V., Ataev Z.V. Alpine meadow landscapes of the North-West and North-East Caucasus // Bulletin of the Dagestan State Pedagogical University. Natural and exact sciences. 2009. № 2. Pp. 93-103.
21. Irisov E.A. Birds in the conditions of highlands: Analysis of ecological and physiological adaptations. Novosibirsk: Science. Syb. enterprise of RAS, 1997. 208 p.
22. Vilkov E.V. Manual of applied and research ornithology. Makhachkala. Printing house of the Daghestan scientific center RAS, 2007 b. 180 p.
23. Naumov N. P. Ecology of animals. Moscow: The higher school, 1963. 618 p.
24. Vitovich O. A. Practical recommendations about protection of rare and endangered species of day birds of prey in the territory of the Karachay-Cherkess autonomous region. Cherkessk, 1987. 21 p.
25. Hubiev A.B. Birds of mountain meadows of Karachay-Cherkessia. Avtoref... Cand. Biol. Sci. Stavropol, 2012. 22 p.
26. Zabelin V. I. To a question of avifauna formation in a context of influence of geological and geographical factors // Ornithological researches in Northern Eurasia: Theses of the XII International ornithological conference of Northern Eurasia. Stavropol: SSU publishing house, 2006. Pp. 211-212.
27. Ananin A.A. Features of formation of birds specific population on a high-rise profile of the western macroslope of Barguzin Range // Ornithology in Northern Eurasia. Materials of the XIII International ornithological conference of Northern Eurasia. Theses reports. Orenburg: Publishing house of the Orenburg state pedagogical university, 2010. P. 32.
28. Malchevsky A.S. Phenomenon of nested conservatism at sparrow birds // The Russian ornithological magazine, 2005. T. 14, Express release 305: Pp. 1051-1066.
29. Isakov Yu.A. Biological bases of resettlement of migratory birds // Attraction and resettlement of useful insectivorous birds. Moscow, 1954. Pp. 117-126.
30. Mayr E. Systematization and origin of species from the point of view of the zoologist. Moscow, 1947. 504 p.
31. Menzbir M.A. Bird migration under zoological aspect. Moscow-Leningrad, 1934. 109 p.
32. Beme R.L., Banin D.A. Mountain avifauna of southern Palearctic (the ecological and geographical analysis). Moscow: Moscow State University Publishing house, 2001. 256 p.
33. Vilkov E.V. Specifics of migrations of birds near the western coast of the Middle Caspian Sea // Arid ecosystems. 2006. Volume 12. № 29. Moscow: Russian Academy of Sciences. Pp. 63-76.
34. Ataev Z.V., Zaurbekov Sh.Sh., Bratkov V.V. Modern residential landscape changes of Northeast Caucasus // Bulletin of the Dagestan State Pedagogical University. Natural and exact sciences. 2010. № 1. Pp. 71-74.