

**ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СТРУКТУРНО-ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ
СВЯЗИ ПТИЦ ВЫСОКОГОРНОГО ДАГЕСТАНА
(НА ПРИМЕРЕ ЧАРОДИНСКОГО И ТЛЯРАТИНСКОГО РАЙОНОВ)**

Е. В. Вилков

Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского
научного центра РАН

Провинция Высокогорного Дагестана, занимающая осевую часть Северного макросклона Большого Кавказа (Атаев, 1996), всегда находилась в сфере интересов орнитологов. Привлекательность района связана 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 специфичными фаунистическими сообществами. Во-вторых, авифауна Кавказа в историческом аспекте изначально развивалась в островных условиях (Белякова, 2007), что объясняет значительное присутствие эндемичных форм. В-третьих, высокогорные экосистемы объединяют экологически разнородные группы птиц, характерные не только для внутригорий и высокогорий Дагестана, но и для предгорно-плоскостных районов республики. В-четвертых, Высокогорный Дагестан, равно, как и регион в целом, находятся в районе интенсивных миграций («бутылочном горлышке»), в ходе которых наблюдаются значительные подвижки в фаунистических структурах в миграционное время, что не может не вызывать интереса у исследователей. Однако, в виду труднодоступности и отдаленности района фундаментальных работ, посвященных углубленному изучению экологии птиц высокогорий, выполнено не много (Вилков, 2001, 2007, 2008, 2009). При этом одни работы носят чисто декларативный, другие – узконаправленный, тематический характер (Насруллаев, 1990; Джамирзоев, 2004).

Цель настоящей работы заключается в детальном изучении структуры и особенностей экологии птиц двух высокогорных районов Дагестана – Чародинского и Тлярятинского. Несмотря на краткость периода работ и относительную ограниченность собранного материала, последний может послужить существенным кладом в познании закономерностей формирования пространственных связей интегрированного сообщества птиц, объединяющего авифауну горных и плоскостных районов республики.

Материал и методы

В работе обобщены сведения, полученные автором на двух пробных площадках, расположенных в Чародинском и Тлярятинском р-нах (Высокогорный Дагестан). На первой пробной площадке (Чародинский р-н) исследования проведены 24-27.08.2012 г. в окрестностях сел. Карануб ($42^{\circ}07'$ с.ш. и $46^{\circ}49'$ в.д.). Район исследований занимает высоты от 2000-2850 м н.у.м. Учеты на второй пробной площадке проведены 17-20.10.2012 г. в долине р. Джурмут (Тлярятинский р-н). Исследуемый территориальный комплекс расположен между сел. Гортноб ($41^{\circ}57'$ с.ш. и $46^{\circ}31'$ в.д.) и Камилух ($41^{\circ}53'$ с.ш. и $46^{\circ}39'$ в.д.) и занимает высоты от 1800-2270 м н.у.м.

Суммарная протяженность пеших маршрутов в Чародинском р-не составила 35 км (по 3-5 и более километров в каждом ландшафтном выделе), на что затрачено 26 часов учетного времени. Протяженность пеших маршрутов в Тлярятинском р-не составила 27 км (по 1-3 и более километров в каждом ландшафтном выделе), на что затрачено 16 часов учетного времени.

Учеты птиц проведены без ограничения ширины трансекта с последующим раздельным пересчетом на площадь по среднегрупповым дальностям обнаружения (Вилков, 2009). Для птиц отмеченных летящими, вносились поправки на среднюю скорость их полета (Вилков, 2010а).

Ландшафтно-биотопическая характеристика и геоботаническое районирование Чародинского р-на приведены по З. В. Атаеву (2011), Ю. А. Яровенко, Р. А. Муртазалиеву и др. (2004) с авторской доработкой. За основу тех же характеристик по Тлярятинскому р-ну использованы сведения З. В. Атаева, Г. С. Джамирзоева (Атаев, 1996). Анализ фауно-генетической структуры построен на классификации Б. К. Штегмана (1938). Систематическое положение птиц и объемы видовых таксонов приняты по Л. С. Степаняну (2003). Сходство фаунистических структур по двум пробным площадкам определялось индексом Жаккара (1901).

Результаты и обсуждение

Чародинский р-н расположен в отрогах Хребта Нукатль, представляющего 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 (2007) 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 р. Кара-Койсу со множеством притоков. На одном из них – р. Тлейсерух, расположено 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 $-6,8^{\circ}\text{C}$. В остальной период, т.е. с мая по октябрь, температура колеблется от $+1,4$ до $+8,9^{\circ}\text{C}$, с максимумом в августе ($+8,9^{\circ}\text{C}$). Медианы температур теплого времени года составляют $+5,6^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков – 1150 мм, большая часть из которых выпадает с апреля по сентябрь (73%). Минимальное количество осадков приходится на октябрь-март (28-80 мм) с минимумом в декабре – 28 мм.

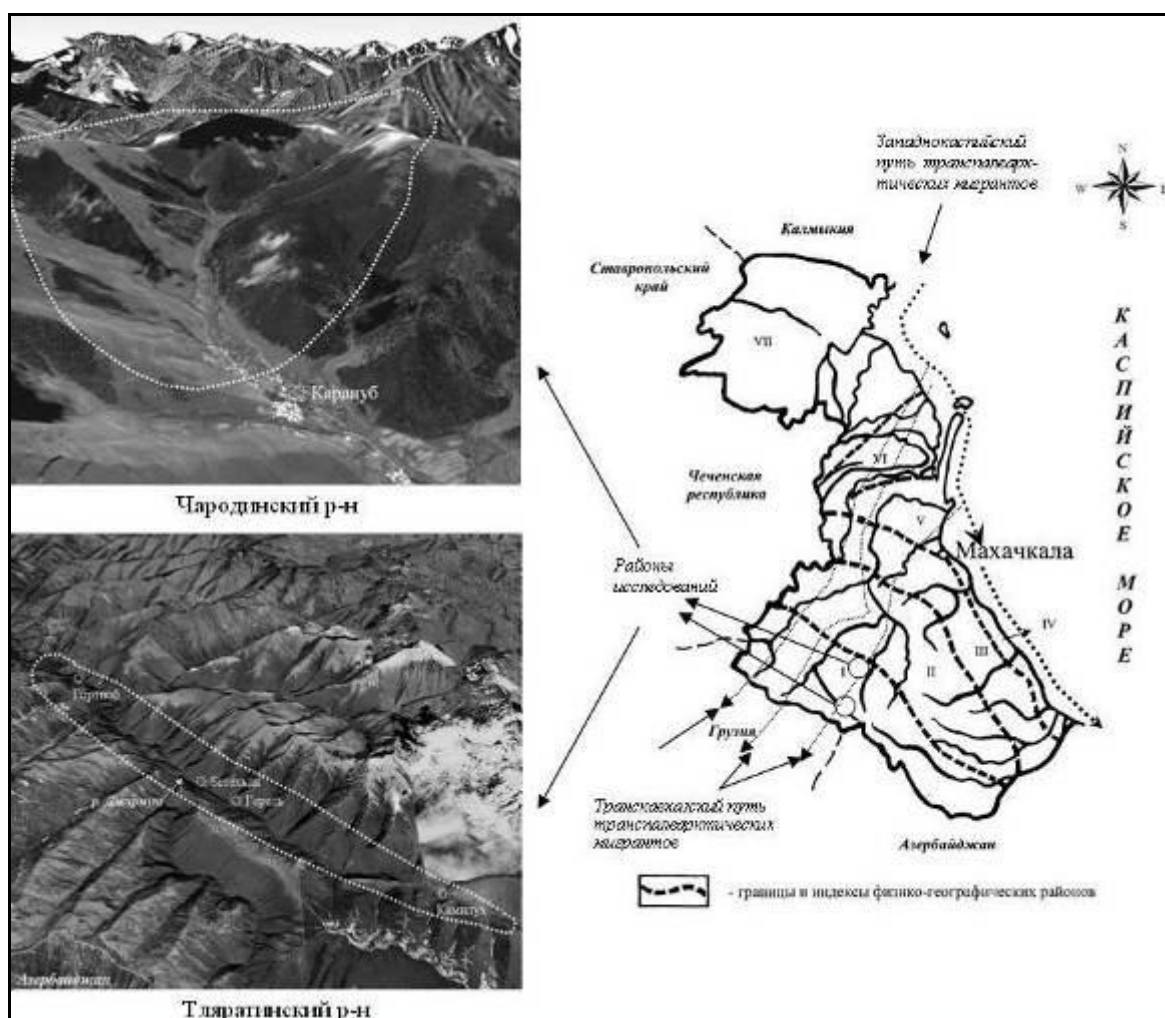


Рис. 1. Схема районирования Дагестана с указанием районов работ и путей пролета мигрирующих птиц

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. ○ – Районы исследований

В пределах района преобладают горно-луговые, горно-лесные и субнивально-нивальные 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 форм, поскольку развивалась она 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. Границы фоновых растительных сообществ варьируют в зависимости от экспозиции горных склонов и их пространственного местоположения. Так, луговые ландшафты на южных и юго-западных экспозициях носят 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: прострел албанский *Pulsatilla albana*, скабиоза дваждыперистая *Scabiosa bipinnata*, синяк красный *Echium rubrum*, змееголовник Руйша *Dracocephalum ruyschiana*, тимофеевка 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 *Calamagrostis arundinacea*, полевица плосколистная и волосовидная *Agrostis planifolia*, *A. capillaris*, душистый колосок *Anthoxanthum alpinum* и др. В разнотравье наиболее часто встречается буквица крупноцветковая *Betonica macrantha*, астранция 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 волосисто-

головного и седоватого *Trifolium trichocephallum*, *T. canescens*, головчатки гигантской *Cephallaria gigantea* и язвенника опушенного *Anthyllis lachnophora*. К верхней части северных склонов мезофильных лугов примыкают разреженные заросли рододендрона кавказского *Rhododendron caucasicum* с примесью черники *Vaccinium myrtillus*, брусники *Vaccinium vitis-idaea* и водяники *Empetrum caucasicum*.

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 ландшафтов, 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 caucasica*. В подлеске выражены: жимолость кавказская *Lonicera caucasica*, смородина Биберштейна *Ribes biebersteinii*, черемуха обыкновенная *Padus avium* и др. кустарники. В травянистом покрове преобладают грушанки *Pyrrola* sp., костяника *Rubus saxatilis*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella*, гудайера ползучая *Goodyera repens*, мятлик боровой *Poa nemoralis*, вейник тростниковидный *Calamagrostis arundinacea* и др.

Исследуемый территориальный комплекс в Тляратинском р-не занимает часть восточной половины высокогорной зоны Большого Кавказа с высотами от 1800-2270 м н.у.м. (рис. 1).

Структурные особенности мезорельефа нашли отражение в современных ландшафтах и представлены горно-луговыми, горно-лесными и субнивальными-нивальными ландшафтами. Гидрологическая сеть района сформирована рекой Джурмут с притоками, образующими в депрессиях по руслу реки небольшие заболоченные участки.

Природно-территориальный комплекс района характеризуется значительным для Восточного Кавказа ландшафтным разнообразием, высокой степенью эндемизма и уникальностью биотических компонентов. Орографическую основу исследуемой территории составляют известняки, в связи с чем, здесь господствует карстово-денудационный и эрозионно-денудационный рельеф. Здесь, также как и в Чародинском р-не, отличительной особенностью большинства гребней и вершин гор, является их резко заостренный скалистый характер.

Климат района умеренно континентальный. Самый холодный месяц январь, самый теплый – июль. Абсолютная максимальная температура +35°C, минимальная -33°C. Средняя годовая темпера-

тура +4°C. Продолжительность периода с температурой воздуха выше +10°C составляет 140-180 дней в году.

Фоновые типы ландшафтов представлены верхнегорными эрозивно-денудационными формациями с березовыми и сосновыми, реже дубовыми лесами. Данный подтип ландшафтов в районе работ распространен в высотном диапазоне 1800-2000 м и представлен не только лесами и послелесными лугами, но и лугостепями. Характерными для них являются бурые горно-лесные и перегнойно-карбонатные почвы, часто имеющие незначительную мощность и большое содержание щебня по всему профилю почв. Лесные массивы занимают преимущественно узкие ущелья, депрессии и крутые горные склоны северных экспозиций.

Ввиду того, что исследуемая территория занимает верхнюю границу леса и приурочена к крутым склонам, часто подверженным в зимнее время лавинным процессам, березовые и смешанно-березовые леса на данной территории приобретают вид низколесий. Древесный ярус описываемых лесов представлен березой Литвинова *Betula litwinowii*, сосной Коха *Pinus kochyanus*, дубом крупнопильниковым *Quercus macranthera*, кленом Траутфеттера *Acer trautvetteri*, рябиной обыкновенной *Sorbus aucuparia* с примесью калины гордовины *Viburnum lantana*, ивы козьей *Salix caprea* и липы кавказской *Tilia caucasica*. В подлеске выражены: шиповник *Rosa oxyodon*, можжевельник продолговатый *Juniperus oblonga*, жимолость кавказская *Lonicera caucasica*, смородина Биберштейна *Ribes biebersteinii*, кизильник *Cotoneaster meyeri*, барбарис *Berberis vulgaris* и др. В травянистом покрове лесов преобладают грушанки *Pyrrola* sp., костяника *Rubus saxatilis*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella*, гудайера ползучая *Goodyera repens*, мятлик боровой *Poa nemoralis*, вейник тростниковидный *Calamagrostis arundinacea* и др.

Высокогорные луговые ландшафты распространены в интервале высот 1800-2800 м и выше и приурочены к северным экспозициям Водораздельного хребта. Высокогорный луговой тип ландшафтов охватывает более 50-70% исследуемой территории. В растительном покрове субальпийских лугов доминируют: вейник тростниковидный *Calamagrostis arundinacea*, полевица плосколистная *Agrostis planifolia*, буквица крупноцветковая *Betonica macrantha*, звездчатка Биберштейна *Stellaria biebersteinii*, герань Рупрехта и лесная *Geranium ruprechtii*, *G. sylvaticum*, цефалария гигантская *Cephalaria*

gigantea, клевера – луговой, изменчивый и волосистоголовый *Trifolium pratense*, *T. ambiguum*, *T. trichocephalum*, костер береговой *Bromus riparius*, язвенник шерстеносный *Anthyllis lachnophora*, лядвенец кавказский *Lotus caucasicus*, овсяница луговая и красная *Festuca pratensis*, *F. rubra*, одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale*, мятлик длиннолистный *Poa longifolia*, ежа сборная *Dactylis glomerata*, горец мясо-красный *Polygonum carneum* и др.

Верхнегорный лесной сосново-березовый подтип ландшафтов занимает до 40-70% исследуемой части бассейна р. Джурмут. Здесь по левобережью фрагментарно рассредоточены компактные населенные пункты с прилегающими садами, огородами и небольшими сельскохозяйственными полями. Локальность и минимальная заселенность данной территории объясняется суровыми природно-климатическими условиями и, в первую очередь, особенностями климата, усугубляемые контрастностью орографического рисунка. В последние годы в исследуемом районе просматривается тенденция к иссушению лесов (по сообщению местных жителей в лесах появилось много сухих деревьев и, в особенности, сосен).

Основными природными ресурсами являются горные луга, представляющие собой ценные летние пастбища для овец и крупного рогатого скота. Основной отраслью хозяйства является животноводство. Имеются сенокосные угодья, при этом очень затруднен спуск сена со склонов гор к населенным пунктам и фермам. Для земледелия природные условия не столь благоприятны, но в долине р. Джурмут и ее притоках, на пологих склонах, древних оползневых цирках около селений сеют ячмень, рожь, сажают картофель и капусту.

Основные экологические проблемы района – нерегулируемый выпас скота, нарушение почвенно-травяного покрова горных лугов, браконьерство (отстрел диких копытных). В лесах, особенно сосновых, ведутся стихийные лесоразработки. На некоторых участках лес сплошь вырублен, что приводит к формированию оползней и селей. Бревна сбрасываются по склонам, уничтожая почвенный покров. Сплошная рубка леса местами привела к замене ценных древесных пород малоценными вторичными зарослями кустарников или послелесными лугами. Интенсивность выпаса скота в верхних поясах гор значительно ниже, чем в субальпике. Среди местного населения распространен сбор ягод и лекарственных трав. Иные формы сельскохозяйственного использования земли не практикуются и просто невозможны.

Важно подчеркнуть, что в условиях высокогорий, не зависимо от исследуемых районов, часто нарушается зональность, проявляющаяся в инверсии геоботанических зон (горная степь может находиться выше лесного пояса и т.п.) и их взаимопроникновение. Инверсию вертикальной поясности вызывают охлажденные воздушные массы, стекающие по межгорным котловинам и сдвигающие высотный климатический пояс (Ирисов, 1997). 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, в конечном счете, и 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 адаптаций¹ 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 микропопуляций², населяющих одни и те же станции на протяжении многих лет.

В целом за период работ по двум пробным площадкам отмечено 69 видов птиц (табл. 1), что составляет 57% от всего авифаунистического разнообразия горных экосистем республики (121 вид) (Вилков, 2010а) и 19,4% от суммарного обилия птиц Дагестана, насчитывающего 355 таксонов (Вилков, 2007б).

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

² *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 (Майр, 1947).

Таблица 1

**Список птиц Тляратинского и Чародинского р-нов
(Высокогорный Дагестан) с указанием статуса пребывания,
биотопа (орнитокомплекса), плотности населения
и фауно-генетической группы**

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 – Альпийских лугов; 6 – Обрывов и скал с россыпями камней; 7 – Водно-околоводный; 8 – Синантропы (условные синантропы) и птицы антропогенных ландшафтов; 9 – Парители; 10 – Аэробиионты (воздухореи); 11 – Эвритопный. Прочерк (-) – отсутствие данных в графе.

№	Виды птиц	Статус		Биотоп, орнитокомплекс		Средняя плотность населения ос./км ²		Фауно-генетическая группа
		Чародинский	Тляратинский	Чародинский	Тляратинский	Чародинский	Тляратинский	
1	<i>Accipiter gentilis</i> Тетеревятник	R	R	1	1	1,3	1,0	широко распр.
2	<i>Accipiter nisus</i> Перепелятник	R	R	1, 2	1, 2	2,3	1,0	широко распр.
3	<i>Buteo rufinus</i> Курганник	R	-	1, 9	-	2,1	-	монгольский
4	<i>Buteo buteo</i> Обыкн. канюк	R	R	1, 4, 9	1, 9	3,4	1,0	широко распр.
5	<i>Aquila chrysaetos</i> Беркут	-	R	-	6, 9	-	0,7	широко распр.
6	<i>Gypaetus barbatus</i> Бородач	R	R	6, 9	6, 9	1,0	3,3	тибетский
7	<i>Aegypius monachus</i> Черный гриф	R	-	6, 9	-	0,2	-	монгольский
8	<i>Gyps fulvus</i> Белоголовый сип	R	R	6, 9	6, 9	1,1	4,4	широко распр.
9	<i>Falco cherrug</i> Балобан	-	R	-	1, 9	-	1,0	тибетский
10	<i>Falco tinnunculus</i> Обыкн. пустельга	R	R	1, 4, 5, 9	1, 4, 5, 9	0,8	1,2	широко распр.
11	<i>Lururus mlokosiewiczi</i> Кавказский тетерев	R	R	1, 2, 5	1, 2, 5	0,8	0,6	средиземно-морский

12	<i>Alectoris chukar</i> Кеклик	-	R	-	2, 6	-	2,0	тибетский
13	<i>Perdix perdix</i> Серая куропатка	-	R	-	2, 3, 4	-	1,0	широко рас- простр.
14	<i>Coturnix coturnix</i> Перепел	-	B	-	3, 4	-	1,2	широко рас- простр.
15	<i>Scolopax rusticola</i> Вальдшнеп	-	P	-	1	-	2,0	широко рас- простр.
16	<i>Columba palumbus</i> Вяхирь	-	R	-	1	-	0,6	европейский
17	<i>Columba livia</i> Сизый голубь	R	R	3, 8	3, 8	44,5	45,6	средиземно- морский
18	<i>Merops apiaster</i> Золотистая щурка	P	-	10	-	3,2	-	средиземно- морский
19	<i>Picus viridis</i> Зеленый дятел	R	-	1	-	4,4	-	европейский
20	<i>Dryocopus martius</i> Желна	R	-	1	-	1,4	-	сибирский
21	<i>Dendrocopus major</i> Пестрый дятел	R	R	1	1	2,2	1,0	широко рас- простр.
22	<i>Ptyonoprogne rupestris</i> Скальная ласточка	B	-	6, 10	-	1,7	-	монгольский
23	<i>Delichon urbica</i> Воронок	B	-	6, 8, 10	-	3,1	-	широко рас- простр.
24	<i>Alauda arvensis</i> Полевой жаворонок	-	B	-	4, 5	-	2,0	широко рас- простр.
25	<i>Anthus trivialis</i> Лесной конек	B	-	1, 4	-	40,6	-	широко рас- простр.
26	<i>Anthus spinoletta</i> Горный конек	-	B	-	5, 6	-	1,0	тибетский
27	<i>Motacilla cinerea</i> Горная трясогузка	R	R	7, 8	7, 8	20,2	3,1	широко рас- простр.
28	<i>Motacilla alba</i> Белая трясогузка	B	B	7, 8	7, 8	3,2	5,5	широко рас- простр.
29	<i>Lanius collurio</i> Обыкн. жулан	B	B	2, 3, 4	-	27,1	-	европейский
30	<i>Garrulus glandarius</i> Сойка	R	R	1, 2, 8	1, 2, 8	6,1	13,9	европейско- китайский
31	<i>Pica pica</i> Сорока	R	R	8	8	2,1	2,7	европейско- китайский
32	<i>Pyrhocorax pyrrhocorax</i> Клушица	R	R	6	6	2,8	4,9	монгольско- тибетский
33	<i>Corvus cornix</i> Серая ворона	-	R	-	8	-	5,3	широко рас- простр.

34	<i>Corvus corax</i> Ворон	R	R	11	11	1,7	21,0	широко рас- простр.
35	<i>Cinclus cinclus</i> Оляпка	-	R	-	7	-	4,6	широко рас- простр.
36	<i>Troglodytes troglodytes</i> Крапивник	R	R	1, 2, 8	1, 2	17,3	8,5	европейско- китайский
37	<i>Prunella collaris</i> Альпийская завирушка	R	-	5, 6	-	8,3	-	тибетский
38	<i>Prunella modularis</i> Лесная завирушка	R	R	1, 2	1, 2	4,2	4,8	европейско- китайский
39	<i>Sylvia communis</i> Серая славка	B	-	2, 4	-	1,7	-	европейский
40	<i>Sylvia curruca caucasica</i> Кавказ. славка-завирушка	B	-	2, 4	-	2,5	-	европейский
41	<i>Phylloscopus lorenzii</i> Кавказская пеночка	B	B	1, 2	1, 2	13,7	10,8	средиземно- морский
42	<i>Phylloscopus nitidus</i> Желтобрюх. пеночка	B	-	1, 2	-	23,5	-	средиземно- морский
43	<i>Regulus regulus</i> Желтогол. королек	R	-	1	-	18,6	-	европейский
44	<i>Ficedula parva</i> Малая мухоловка	B	-	1, 2	-	3,0	-	сибирский
45	<i>Saxicola ruberta</i> Луговой чекан	B	B	3, 4	-	11,5	-	европейский
46	<i>Oenanthe oenanthe</i> Обыкн. каменка	B	B	3, 6	3, 6	2,6	1,4	широко рас- простр.
47	<i>Phoenicurus phoenicurus</i> Обыкн. горихвостка	B	B	1, 2	1, 2	6,7	4,3	европейский
48	<i>Phoenicurus ochrurus</i> Горихвостка-чернушка	B	B	1, 2, 8	1, 2, 8	29,3	4,2	монгольский
49	<i>Erythacus rubecula</i> Зарянка	R	R	-	1, 2	-	5,7	европейский
50	<i>Turdus torquata</i> Белозобый дрозд	R	R	1, 2	1, 2	9,6	2,0	широко рас- простр.
51	<i>Turdus merula</i> Черный дрозд	-	R	-	1, 2	-	8,5	европейский
52	<i>Turdus viscivorus</i> Деряба	R	R	1, 2	1, 2	10,5	3,4	европейский
53	<i>Aegithalos caudatus</i> Длиннохвостая синица	-	R	-	1, 2	-	18,6	широко рас- простр.
54	<i>Parus ater</i> Московка	R	R	1, 2	1, 2	5,5	6,8	широко рас- простр.
55	<i>Parus major</i> Большая синица	R	R	1, 2, 8	1, 2, 8	2,4	9,1	европейско- китайский

56	<i>Certhia familiaris</i> Обыкн. пищуха	R	R	1	1	2,1	1,0	широко рас- простр.
57	<i>Passer montanus</i> Полевой воробей	R	R	3, 8	3, 8	132,1	127,5	широко рас- простр.
58	<i>Montifringilla nivalis</i> Снежный вьюрок	-	R	-	5, 6	-	6,0	тибетский
59	<i>Fringilla coelebs</i> Зяблик	R	R	1, 2, 3, 8	1, 2, 3, 8	10,4	29,3	европейский
60	<i>Serinus pusillus</i> Корольковый вьюрок	R	R	11	11	15,5	2,5	широко рас- простр.
61	<i>Chloris chloris</i> Обыкн. зеленушка	-	R	-	1, 2	-	3,7	европейско- китайский
62	<i>Spinus spinus</i> Чиж	R	R	1, 2	1, 2	16,0	22,9	широко рас- простр.
63	<i>Carduelis caeduelis</i> Черноголовый щегол	R	R	11	11	16,3	1,4	европейский
64	<i>Carpodacus erythrinus</i> Обыкн. чечевица	-	B	-	2, 3, 4	-	1,4	широко рас- простр.
65	<i>Loxia curvirostra</i> Обыкн. клест	R	-	1	-	4,2	-	сибирский
66	<i>Pyrrhula pyrrhula</i> Обыкн. снегирь	R	R	1	1	8,0	4,9	сибирский
67	<i>Emberiza calandra</i> Просянка	B	-	3	-	9,2	-	европейский
68	<i>Emberiza cia</i> Горная овсянка	R	R	3, 4, 6, 8	3, 4, 6, 8	6,5	15,1	средиземно- морский
69	<i>Emberiza hortulana</i> Садовая овсянка	-	B	-	2, 3	-	2,0	европейский

В составе авифауны на первой пробной площадке (Чародинский р-н) отмечено 52 вида, что составляет 75,3% от суммарного обилия птиц по двум районам работ. Среди отмеченных таксонов – 36 – оседлых (включая оседло-кочующих), 15 – гнездящихся-перелетных и 1 – пролетный.

Основу орнитонаселения данной территории составляют лесные и древесно-кустарниковые птицы, поскольку здесь господствуют лесные ландшафты (рис. 2).

Нижеследующие позиции занимают синантропы, птицы обрывов и скал с россыпями камней, субальпийские виды и птицы агроландшафтов. Их значительное присутствие определяется наличием относительно равнозначных по площадям субдоминантных биото-

пов – субальпийских лугов с выходами скал, узких каменистых ущелий, фрагментов селитебного и агроландшафтов. Замыкают структуру орнитонаселения типичные для горных экосистем парители и аэробиионты, а также небольшие по видовому обилию группы эвритофов, альпийских и водно-околоводных птиц.



Рис. 2. Структура орнитонаселения Чародинского р-на

В составе авифауны второй пробной площадки (Тляратинский р-н) насчитывается 53 таксона, что составляет 76,8% от суммарного разнообразия птиц двух исследуемых районов. Из них – 40 видов – оседлых (включая оседло-кочующих), 12 – гнездящихся-перелетных и – 1 – пролетный (табл. 1).

Ранжирование экологической структуры орнитонаселения³ позволило выявить фаунистическое ядро (рис. 3), представленное лесными и древесно-кустарниковыми птицами, поскольку здесь, также как и в Чародинском р-не, господствуют лесные ландшафты. Однако в отличие от первой пробной площадки в Тляратинском р-не на третье место выходят синантропы и птицы антропогенных ландшафтов, поскольку на данной территории присутствует гораздо больше населенных пунктов. Следующие позиции занимают птицы обрывов и скал с россыпями камней и комплекс агроландшафтных видов, что довольно типично для горных экосистем, определенный процент которых занимают антропогенно измененные ландшафты. Следующие орнитокомплексы объединяют экологически специализированные таксоны

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

парителей, субальпийских и альпийских птиц, максимально адаптированных к условиям высокогорий. Замыкают экологическую структуру авифауны района эвритопные таксоны, обладающие повышенной толерантностью к различным типам ландшафтов, а также птицы интразональных водно-околоводных сообществ, чьи микростации спорадично рассредоточены по всему району работ.



Рис. 3. Структура орнитонаселения Тлярятинского р-на

Таким образом, полученные комбинации экологических структур авифаун двух сравниваемых территорий (рис. 2, 3), с одной стороны – раскрывают весь спектр ландшафтно-территориальных различий исследуемых экосистем, 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 эвритопных видов – 1,0, синантропов (включая условных синантропов) и птиц антропогенных ландшафтов – 0,77, а также альпийских – 0,75 и водно-околоводных видов – 0,67. Среднее положение занимают древесно-кустарниковые птицы – 0,58, лесные – 0,54, агрорландшафтные – 0,5 и парители – 0,5. Минимальное сходство соответствует птицам обрывов и скал с россыпями камней – 0,38 субальпийским видам и аэробиионтам.

При определении обилия фоновых таксонов по двум пробным площадкам мы выделили 3 группы птиц, исходя из *средней* плотности населения на 1 км² (указана *тах* численность вида независимо от р-на исследований). В I группу вошел 20 *многочисленных* видов с плотностью населения 10-100 и более ос./км². В их числе оказа-

лись: полевой воробей *Passer montanus* (132,1 ос./км²), сизый голубь *Columba livia* (45,6 ос./км²), лесной конек *Anthus trivialis* (40,6 ос./км²), зяблик *Fringilla coelebs* (29,3 ос./км²), горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochrurus* (29,3 ос./км²), обыкновенный жулан *Lanius collurio* (27,1 ос./км²), желтобрюхая пеночка *Phylloscopus nitidus* (23,5 ос./км²), чиж *Spinus spinus* (22,9 ос./км²), ворон *Corvus corax* (21,0 ос./км²), горная трясогузка *Motacilla cinerea* (20,2 ос./км²), желтоголовый королек *Regulus regulus* (18,6 ос./км²), длиннохвостая синица *Aegithalos caudatus* (18,6 ос./км²), крапивник *Troglodytes troglodytes* (17,3 ос./км²), черноголовый щегол *Carduelis caeduelis* (16,3 ос./км²), корольковый вьюрок *Serinus pusillus* (15,5 ос./км²), горная овсянка *Emberiza cia* (15,1 ос./км²), сойка *Garulus glandarius* (13,9 ос./км²), кавказская пеночка *Phylloscopus lorenzii* (13,7 ос./км²), луговой чекан *Saxicola ruberta* (11,5 ос./км²) и деряба *Turdus viscivorus* (10,5 ос./км²). Во II группу вошло 24 средних по численности вида с плотностью населения 3-10 ос./км². В их числе: белозобый дрозд *Turdus torquata* (9,6 ос./км²), просянка *Emberiza calandra* (9,2 ос./км²), большая синица *Parus major* (9,1 ос./км²), черный дрозд *Turdus merula* (8,5 ос./км²), альпийская завирушка *Prunella collaris* (8,3 ос./км²), снегирь *Pyrhula pyrrhula* (8,0 ос./км²), московка *Parus ater* (6,8 ос./км²), обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (6,7 ос./км²), снежный вьюрок *Montifringilla nivalis* (6,7 ос./км²), белая трясогузка *Motacilla alba* (5,5 ос./км²), зарянка *Erythacus rubecula* (5,7 ос./км²), серая ворона *Corvus cornix* (5,5 ос./км²), клушица *Pyrhocorax pyrrhocorax* (4,9 ос./км²), лесная завирушка *Prunella modularis* (4,8 ос./км²), оляпка *Cinclus cinclus* (4,6 ос./км²), зеленый дятел *Picus viridis* (4,4 ос./км²), белоголовый сип *Gyps fulvus* (4,4 ос./км²), обыкновенный клест *Loxia curvirostra* (4,2 ос./км²), обыкновенная зеленушка *Chloris chloris* (3,7 ос./км²), обыкновенный канюк *Buteo buteo* (3,4 ос./км²), бородач *Gypaetus barbatus* (3,3 ос./км²), золотистая щурка *Merops apiaster* (3,2 ос./км²), воронок *Delichon urbica* (3,1 ос./км²) и малая мухоловка *Ficedula parva* (3,0 ос./км²). В составе III группы 25 малочисленных видов с плотностью населения 0,2-3,0 ос./км². В их числе: сорока *Pica pica* (2,7 ос./км²), обыкновенная каменка *Oenanthe oenanthe* (2,6 ос./км²), кавказская славка-завирушка *Sylvia curruca caucasica* (2,5 ос./км²), перепелятник *Accipiter nisus* (2,3 ос./км²), пестрый дятел *Dendrocopus major* (2,2

ос./км²), курганник *Buteo rufinus* (2,1 ос./км²), вальдшнеп *Scolopax rusticola* (2,0 ос./км²), кеклик *Alectoris chukar* (2,0 ос./км²), полевой жаворонок *Alauda arvensis* (2,0 ос./км²), садовая овсянка *Emberiza hortulana* (2,0 ос./км²), скальная ласточка *Ptyonoprogne rupestris* (1,7 ос./км²), серая славка *Sylvia communis* (1,7 ос./км²), желна *Dryocopus martius* (1,4 ос./км²), обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus* (1,4 ос./км²), тетеревятник *Accipiter gentilis* (1,3 ос./км²), обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus* (1,2 ос./км²), перепел *Coturnix coturnix* (1,2 ос./км²), серая куропатка *Perdix perdix* (1,0 ос./км²), ба-лобан *Falco cherrug* (1,0 ос./км²), горный конек *Anthus spinoletta* (1,0 ос./км²), обыкновенная пищуха *Certhia familiaris* (1,0 ос./км²), кавказский тетерев *Lururus mlokosiewiczi* (0,8 ос./км²), беркут *Aquila chrysaetos* (0,7 ос./км²), вяхирь *Columba palumbus* (0,6 ос./км²) и черный гриф *Aegypius monachus* (0,2 ос./км²).

Таблица 2

**Уровень фаунистического сходства орнитокомплексов
Чародинского и Тлярятинского р-нов**

№	Орнитокомплексы сравниваемых тер- риторий	Об- щие виды (с)	Кол-во видов птиц на 2-ой пробной пло- щадке (Чародинский р-н) (а)	Кол-во видов птиц на 1-ой пробной площадке (Тляр- ятинский р-н) (b)	Ин- декс Жак- кара
1	Эвритопный	3	3	3	1,0
2	Синантропы (вклю- чая условных синан- тропов), антропо- генных ландшафтов	10	12	11	0,77
3	Альпийский	3	2	5	0,75
4	Водно-околоводный	2	2	3	0,67
5	Древесно- кустарниковый	15	19	22	0,58
6	Лесной	20	29	28	0,54
7	Агрландшафтов	5	7	8	0,5
8	Парители	4	6	6	0,5
9	Обрывов и скал с россыпями камней	5	9	9	0,38
10	Субальпийский	2	8	6	0,17
11	Аэробиионты и воз- духореи	0	3	0	0,00

Характеризуя фоновые типы ландшафтов и птиц, их населяющих, мы использовали последовательность, определенную степенью убывания индекса Жаккара (табл. 2).

Так, на первом месте по схожести орнитонаселения оказался комплекс *эвритопных* птиц, объединяющий 3 таксона с суммарной плотностью населения 33,5 ос./км² в Чародинском р-не (далее Ч) и 24,9 ос./км² в Тлярятинском р-не (далее Т) (табл. 1). Отличительной чертой этих птиц является их ярко выраженная экологическая пластичность, равно как и активное передвижение в пространстве (преимущественно за солнцем), что позволяет им более эффективно использовать предпочитаемые корма в различных территориальных выделах. Подобная специфика делает такие виды более толерантными и независимыми от ухудшения кормности одной или нескольких кормовых станций что, в совокупности, заметно усиливает их положение в высокогорных районах, причем не зависимо от пробных площадок.

На втором месте стоит комплекс *синантропов* (включая *условных синантропов*), и *птиц антропогенных ландшафтов*, объединяющий 12 видов с суммарной плотностью населения 274,1 ос./км² в (Ч) и 12 видов с суммарной плотностью населения 261,3 ос./км² в (Т) (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 torquata* и *Turdus merula*. Еще одной интересной особенностью авифауны высокогорий является то, что в зимний период, включая раннюю весну, такие виды, как *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Corvus corax* и некоторые др., обычно не проявляющие явной склонности к синантропизации, проникают на окраины сел, где находят доста-

точно 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 *Corvus cornix* в исследуемых антропогенных ландшафтах либо вообще отсутствует, либо ее численность крайне ограничена, что весьма позитивно, поскольку ее отсутствие способствует сохранению легко ранимого орнитокомплекса высокогорий от этого опасного разорителя птичьих гнезд.

Третье место занимает комплекс *альпийских* птиц, объединяющий 2 вида с суммарной плотностью населения 5,0 ос./км² в (Ч) и 5 видов с суммарной плотностью населения 10,8 ос./км² в (Т) (табл. 1). После нивального пояса это один из критически сложных для обитания биотопов, в котором наиболее ярко выражена мозаичность микростадий, определяемая экспозицией горных склонов. Как правило, оптимальные местообитания располагаются по склонам южных экспозиций вблизи скальных выходов, что дает существенные преимущества, поскольку развалы камней служат не только хорошими укрытиями от холодных ветров и частых осадков, но и отличаются высокой теплоаккумуляцией, что особенно важно для ночующих здесь птиц. Видимо, этими же причинами можно объяснить суточные вертикальные перемещения *Pyrhocorax pyrrhocorax*, *Corvus corax* и др. птиц, спускающихся днем на кормежку в нижние части ущелий, а на ночлег поднимающихся вверх, где они проводят ночь в нишах достаточно теплых скал и расщелинах. При затянувшейся же непогоде птицы из альпийского пояса откочевывают на более низкие участки, т.к. в районах высокогорий с понижением на 100-200 м условия резко смягчаются. Кроме того, вертикальные перемещения птиц в пессимальный сезон с больших высот на малые иногда происходят на локальных территориях в пределах одного склона и на расстояние в несколько сотен метров, в других случаях – на расстояние в несколько десятков и даже сотен километров.

На четвертом месте стоит комплекс *водно-околоводных* птиц, объединяющий 2 вида с суммарной плотностью населения 23,4 ос./км² в (Ч) и 3 вида с суммарной плотностью населения 13,2 ос./км² в (Т) (табл. 1). Заметим, что водные объекты, как ин-

трапоясные включения, расположены на разных высотах в связи с чем, их обитателями могут быть любые лимнофильные таксоны с широкой амплитудой экологических предпочтений (Вилков, 2010а, 2010б). Незначительное же видовое разнообразие данного орнитоценоза обусловлено тем, что быстрое течение воды, каменистое дно и скалистые берега делают горные потоки малопригодными 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 пятом месте стоит комплекс *древесно-кустарниковых* птиц, объединяющий 18 видов с суммарной плотностью населения 186,5 ос./км² в (Ч) и 21 вид с суммарной плотностью населения 162,5 ос./км² в (Т) (табл. 1). Такие микростации, 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 местообитаниями. В условиях же открытых лугов субальпика с частыми ветрами, дефицитом укрытий и гнездовых стаций, 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 древесно-кустарниковыми формациями. Как показали наши наблюдения в других районах высокогорного Дагестана (Вилков, 2001, 2005, 2007а, 2010а, 2010б), 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.

Шестое место занимает комплекс *лесных* птиц, объединяющий 28 видов с суммарной плотностью населения 250,4 ос./км² в (Ч) и

27 видов с суммарной плотностью населения $280,7 \text{ ос./км}^2$ в (Т) (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 привлекать птиц с пограничных биотопов. Кроме того, в районе работ очень важная роль отведена связующему комплексу микростаций, представленному отдельно произрастающими деревьями, зарослями кустарников и древесно-кустарниковых колков, располагающихся спорадично по открытым пространствам субальпики. Такие локальные микростанции, в силу своей территориальной разобщенности играют роль точечных резерватов («маяков»), связывающих 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 станциями, сколько с разнотипными кормами, а главное – подходящими укрытиями, имеющими определяющее значение для птиц высокогорных экосистем.

На седьмом месте стоит комплекс птиц *агроландшафтов*, объединяющий 8 таксонов с суммарной плотностью населения $243,9 \text{ ос./км}^2$ в (Ч) и 9 видов с суммарной плотностью населения $215,9 \text{ ос./км}^2$ в (Т) (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 rubera*, *Acanthis cannabina*, *Lanius collurio* и некоторых др. птиц, 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, отличаясь лишь тем, что присутствующие здесь микроэкологические ниши способны обеспечить потребности весьма ограниченной группы птиц. 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

именно агроландшафты используются рядом видов мигрирующих птиц в качестве путеводных экологических русел, по которым они передвигаются во время транскавказского перелета. К таким видам относятся: *Merops apiaster*, *Upupa epops*, *Alauda arvensis*, *Anthus trivialis*, *Lanius collurio*, *Saxicola ruberta*, черноголовый чекан *Saxicola torquata*, *Oenanthe oenanthe*, *Carduelis carduelis*, *Acanthis canabina* и др. В результате данный тип ландшафтов способствует не только повышению видового и экологического разнообразия авифауны высокогорий, но и сохранению популяций мигрирующих видов на путях 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 *парителей*, объединяющий 6 видов с суммарной плотностью населения 8,6 ос./км² в (Ч) и 6 видов с суммарной плотностью населения 11,6 ос./км² в (Т) (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 станций они периодически проникают не только в другие высокогорные, но и во внутриворонные районы республики (Вилков, 2010а, 2010б). 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 же регулирующее воздействие на состояние ареалов хищников-некрофагов в горах в последнее время стала оказывать деятельность человека. Она носит разнополярный характер – от отрицательного до положительного в зависимости от уровня и интенсивности выпаса домашних животных на горных пастбищах (Забелин, 2006; Хубиев, 2012).

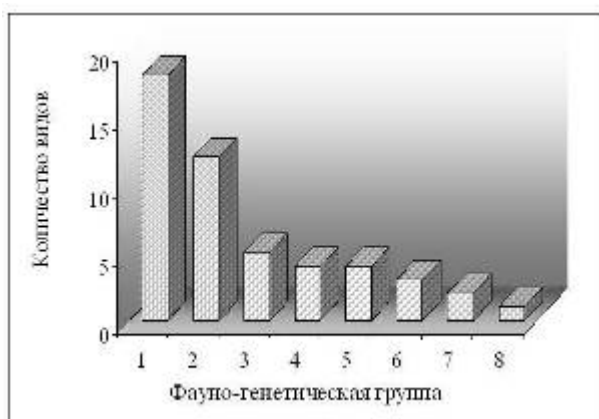
На девятом месте стоит комплекс птиц *обрывов и скал с россыпями камней*, объединяющий 9 видов с суммарной плотностью населения 27,3 ос./км² в (Ч) и 9 видов с суммарной плотностью населения 38,8 ос./км² в (Т) (табл. 1). Подобный тип ландшафтов явля-

ется 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 стенотопные таксоны (*Anthus spinoletta*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Acanthis flavirostris*), которые максимально адаптированы к условиям высокогорий. Еще одна характерная особенность ареалов птиц высоких гор – статичность их границ (Ирисов, 1997), что говорит в пользу сложившихся и достаточно устойчивых микропопуляций, сохраняющих свой статус в пространстве и времени.

Десятое место занимает комплекс *субальпийских* птиц, объединяющий 8 видов с суммарной плотностью населения 94,1 ос./км² в (Ч) и 6 видов с суммарной плотностью населения 21,9 ос./км² в (Т) (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.

И, наконец, на одиннадцатом месте стоит орнитокомплекс *аэробинтов и воздухореев*, объединяющий 3 вида птиц с суммарной плотностью населения 8,0 ос./км² в Чародинском р-не (табл. 1). Отсутствие же какого-либо сходства между двумя орнитокомплексами сравниваемых территорий связано с тем, что в Тлярятинском р-не на период исследований представители данного орнитоценоза уже отлетели, что обычно и происходит в октябре во всех высокогорных экосистемах региона.

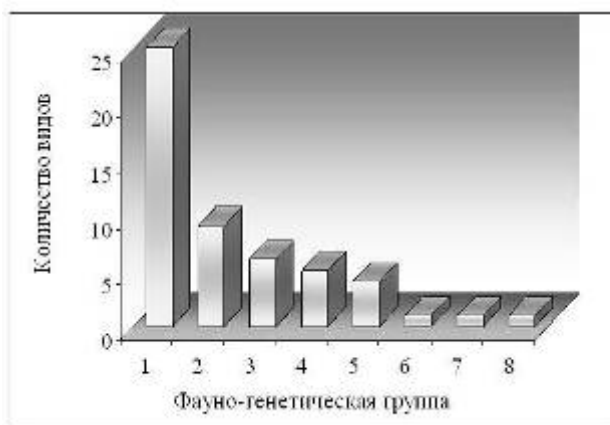
Анализ зоогеографических структур авифаун Чародинского и Тляратинского р-нов (табл. 1, рис. 4, 5) показал, что современная гетерогенность птиц исследуемых Высокогорий связана с поэтапным их формированием из *широко распространенных* (из них в (Ч) – 48%, в (Т) – 47%), *европейских* (из них в (Ч) – 17%, в (Т) – 17%), *европейско-китайских* (из них в (Ч) – 12%, в (Т) – 11%) и *средиземноморских* (из них в (Ч) – 8%, в (Т) – 8%) типов фаун, в том числе и «приведенных» по антропогенным ландшафтам. Минимальное доленое участие в населении принимают *сибирские* (из них в (Ч) – 2%, в (Т) – 2%), *монгольские* (из них в (Ч) – 2%, в (Т) – 2%) и *монгольско-тибетские* (из них в (Ч) – 2%, в (Т) – 2%) таксоны, что в совокупности создает целостное представление о масштабе «фауногенетического ареала», представители которого задействованы в формировании орнитонаселения исследуемых высокогорных экосистем.



Примечания:

1. Широко распространенных - 18 видов (35 %);
2. Европейских - 12 видов (23 %);
3. Европейско-китайских - 5 видов (10 %);
4. Средиземноморских - 4 вида (8 %);
5. Монгольских - 4 вида (8 %);
6. Сибирских - 3 вида (6 %);
7. Тибетских - 2 вида (4 %);
8. Монгольско-тибетских - 1 вид (2 %).

Рис. 4. Фауно-генетическая структура птиц Чародинского р-на



Примечания:

1. Широко распространенных - 25 видов (47 %);
2. Европейских - 9 видов (17 %);
3. Европейско-китайских - 6 видов (11 %);
4. Тибетских - 5 видов (9 %);
5. Средиземноморских - 4 вида (8 %);
6. Сибирских - 1 вид (2 %);
7. Монгольских - 1 вид (2 %);
8. Монгольско-тибетских - 1 вид (2 %).

Рис. 5. Фауно-генетическая структура птиц Тляратинского р-на

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 (2006), 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 же 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 (Ананин, 2010) то, по всей вероятности, на прежние места гнездования птицы возвращаются именно в составе микропопуляций, сформировавшихся 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 (Мальчевский, 2005) 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 (Майр, 1947). 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 (Мензбир, 1934; Майр, 1947; Исаков, 1954).

В заключение констатируем, что, несмотря на островное положение Главного Кавказского хребта, изолированного от других гор обширными равнинными пространствами, суммарное видовое обилие авифауны исследуемых высокогорий Дагестана приближается по составу к фаунам других горных стран (Бёме, Банин, 2001), 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 (Вилков, 2006, 2009, 2010а). А поскольку в фаунистической структуре высокогорий Дагестана значительное участие принимают транспалеарктические мигранты (рис. 1) (Вилков, 2009, 2010а, 2010б), то структурный и количественный составы птиц высокогорий также будут продолжать изменяться, но только в периоды сезонных миграций и зимовок (Вилков, 2010а). В остальное же время года население птиц высокогорий Дагестана достаточно стабильно, так как его ядро составляют, предположительно, адаптированные экологические микропопуляции, тесно связанные со своими местообитаниями. 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.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананин А. А. Особенности формирования видового населения птиц на высотном профиле западного макросклона Баргузинского хребта // Орнитология в Северной Евразии. – Оренбург, 2010. – С. 32.
- Атаев З. В. Физико-географические регионы // Физическая география Дагестана. – М., 1996. – С. 336-354.
- Атаев З. В. Ландшафтно-экологические особенности Высокогорного Дагестана // Проблемы развития АПК региона. – 2011. – Т. 7, №3. – С. 9-16.
- Белякова Е. А. Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. – Ростов-на-Дону, 2007. – С. 47-49.
- Бёме Р. Л., Банин Д. А. Горная авифауна южной Палеарктики (Эколого-географический анализ). – М., 2001. – 256 с.
- Вилков Е. В. Особенности летнего населения птиц Агульского района (горы южного Дагестана // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2001. – Вып. 13. – С. 27-33.

- Вилков Е. В. Авифауна высокогорного Дагестана // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2005. – Т. 1. – С. 82-88.
- Вилков Е. В. Специфика миграций птиц в районе западного побережья Среднего Каспия // Аридные экосистемы. – М., 2006. – Т. 12, №29. – С. 63-76.
- Вилков Е. В. География летней локализации птиц в высокогорном Дагестане (на примере окрестностей селения Тлярощ) // Труды Географического общества Дагестана. – Махачкала, 2007а. – Вып. 35. – С. 45-52.
- Вилков Е. В. Пособие по прикладной и исследовательской орнитологии. – Махачкала, 2007б. – 180 с.
- Вилков Е. В. Структура и территориальное распределение авифауны высокогорного Дагестана в условиях интенсивных миграций // Современные проблемы биологии и экологии животных. – Махачкала, 2008. – С. 101-114.
- Вилков Е. В. Видовой состав и закономерности формирования многообразия птиц высокогорного Дагестана // Животный мир горных территорий. – М., 2009. – С. 243-251.
- Вилков Е. В. Структура, экология и закономерности динамики авифауны Высокогорного Дагестана // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – Ростов-на-Дону, 2010а. – №3. – С. 59-66.
- Вилков Е. В. Структура и экологическое разнообразие птиц Высокогорного Дагестана // Вестник Южного научного центра РАН. – Ростов-на-Дону, 2010б. – Т. 6, №2. – С. 52-59.
- Витович О. А. Практические рекомендации по охране редких и исчезающих видов дневных хищных птиц на территории Карачаево-Черкесской автономной области. – Черкесск, 1987. – 21 с.
- Джамирзоев Г. С. К вопросу о вероятных путях проникновения на Кавказ и истории формирования кавказского тетерева (*Lururus mlokosiewiczi*) // Биологическое разнообразие Кавказа. – 2004. – С. 99-102.
- Забелин В. И. К вопросу становления и формирования орнитофауны в контексте влияния геолого-географических факторов // Орнитологические исследования в Северной Евразии. – Ставрополь, 2006. – С. 211-212.
- Ирисов Э. А. Птицы в условиях горных стран: Анализ эколого-физиологических адаптаций. – Новосибирск, 1997. – 208 с.
- Исаков Ю. А. Биологические основы переселения перелётных птиц // Привлечение и переселение полезных насекомоядных птиц. – М., 1954. – С. 117-126.
- Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. – 2005. – Т. 14, экспресс-выпуск 305. – С. 1051-1066.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. – М., 1947. – 504 с.
- Мензбир М. А. Миграции птиц с зоогеографической точки зрения. Государственное изд-во биологической и медицинской литературы. – М.-Л., 1934. – 109 с.
- Насруллаев Н. И. Птицы Восточного высокогорья Богосского хребта // Орнитология. – М., 1990. – Вып. 24. – С. 154-156.
- Наумов Н. П. Экология животных. – М., 1963. – 618 с.

- Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). – М., 2003. – 808 с.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск, 1967. – С. 66-75.
- 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.
- Хубиев А. Б. Птицы горных лугов Карачаево-Черкесии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ставрополь, 2012. – 22 с.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. – М.-Л., 1938. – Т. 1, вып. 2. – 165 с.
- Яровенко Ю. А., Муртазалиев Р. А., Ильина Е. В. Заповедные места Дагестана. – Махачкала, 2004. – 96 с.
- 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.