

## Состав населения и распределение птиц во Внутригорном Дагестане

Е. В. ВИЛКОВ

*Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН  
367000, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45  
E-mail: evberkut@mail.ru*

Статья поступила 28.02.2018

Принята к печати 29.03.2018

### АННОТАЦИЯ

Проанализированы результаты учетов птиц, проведенные в 1996–2017 гг. во Внутригорной провинции Дагестана. Впервые определен видовой состав птиц, среднее обилие населения и экологический облик орнитофауны одной из труднодоступных горных провинций республики. С помощью кластерного анализа установлено, что облик орнитофауны рассматриваемых ключевых участков не только схож, но и своеобразен из-за высокой неоднородности биотопов и, соответственно, фаунистических различий, складывающихся в горах при недостаточном увлажнении. Установлено, что специфический облик орнитофауне Внутригорного Дагестана придают не только резидентные сообщества типично горных птиц, но и гнездящиеся в горах адаптированные популяции перелетных птиц равнин.

**Ключевые слова:** орнитофауна, экология, биотоп, орнитокомплекс, Внутригорный Дагестан.

Внутригорная провинция Дагестана (Внутригорный Дагестан), занимающая центральную (среднегорную) часть Северного макросклона Большого Кавказа, всегда привлекала к себе внимание орнитологов, прежде всего, как многопоясная аридная экосистема с множеством вариаций видовых композиций птиц. Эта труднодоступная горная территория оставалась закрытой для приезжих исследователей вплоть до XIX в. В значительной степени препятствовала посещению этих мест учеными социальная напряженность периода Кавказских войн. Только к концу XIX в. Внутригорный Дагестан стал сравнительно доступным для исследователей.

Э. Менетрие [Menetries, 1832] первый показал характер вертикальной поясности кав-

казских гор и распределение 205 видов птиц по высотным поясам. Систематическое исследование орнитофауны Кавказа начинается с середины 1860-х гг. с работ Г. И. Радде [1884], обогатившего Кавказский музей природными экспонатами, собранными на Кавказе. М. Н. Богданов [1879], проанализировав историю изучения птиц, подготовил орнитологическую сводку по 323 видам птиц Кавказа. Позже К. Н. Россигов [1888] первый из профессиональных зоологов выделил “котловинную” фауну горных районов Восточного Кавказа. В это же время Н. Я. Динник [1887] описал перелет птиц через Главный Кавказский хребет, чем опроверг ошибочное представление Г. И. Радде [1884] о том, что птицы в период миграций огибают горы Кавказа. За-

тем С. И. Билькевич [1893] по Внутригорному Дагестану опубликовал сведения о высотном распределении птиц. В 1899 и 1910–1914 гг. Гимры, Леваши и Акуша посетил К. А. Сатунин [1912], предложивший подразделить Кавказ на зоогеографические округа в зависимости от распределения птиц и млекопитающих. В XX в. Л. Б. Беме [1950] описал вертикальную миграцию птиц и экологические особенности отдельных видов в различных районах Дагестана. И, наконец, в XXI в. Р. Л. Бёме и Д. А. Банин [2001] объяснили формирование сообществ птиц спецификой их местообитаний.

Несмотря на богатый, но разнородный ретроспективный материал, фундаментальных аналитических работ по фауне и экологии птиц Внутригорного Дагестана не проводилось. При этом необходимость в современных сведениях по населению птиц этой горной провинции в последнее время особенно возросла. Связано это с тем, что, во-первых, исторически сформировавшаяся в относительной изоляции [Поливанова, 1990] орнитофауна Кавказа включает три неозндемичных\* таксона, состояние которых в быстро меняющихся условиях горных экосистем Дагестана требует постоянного мониторинга. Во-вторых, специфика орографии района породила множество переходных ландшафтов, населенных сообществами птиц, характерных не только для Внутригорного, Высокогорного и Предгорного Дагестана, но и для равнинных районов республики. Но каков состав этих сообществ и какова их экологическая специфика, только предстоит выяснить. В-третьих, на рубеже XX–XXI вв. на фоне глобального потепления климата [Баранов, 2007] и социально-экономических преобразований во многих горных районах республики стали происходить изменения природной среды, связанные с резким сокращением посевных площадей, рубкой лесов, снижением поголовья скота и расширением различных форм антропогенной нагрузки, что не могло не отразиться на состоянии орнитофауны, тонко реагирующей динамикой

\*К неозндемичкам Кавказа, включая горный Дагестан, относятся: кавказский тетерев *Lyrurus mlokosiewiczi* Taczanowski, 1875, кавказский улар *Tetraogallus caucasicus* Pallas, 1811 и кавказская пеночка *Phylloscopus lorenzii* Lorenz, 1887.

численности и видовым составом птиц на интегрированное воздействие комплекса регулирующих факторов.

Вышеизложенные тенденции определили приоритетные цели и задачи проведенных исследований, заключающиеся в определении видового состава птиц, статуса их пребывания, обилия и экологического облика орнитофауны Внутригорного Дагестана.

В свете сформулированных задач, с 1996 г. начат цикл исследований сообществ птиц горного Дагестана [Вилков, 2001; 2008; 2009а, б; 2010б, 2011а, в; 2013а–в]. Собранный материал послужил основой для подготовки обобщающего сообщения по фауне и распределению птиц во Внутригорной провинции – наиболее крупной среди трех горных провинций республики. Во избежание разночтений, данные по видовому составу, обилию и территориальному распределению птиц основаны только на авторском материале.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Район исследований.** Внутригорный Дагестан занимает среднегорно-западную и центральную часть республики на высотах 800–2800 м. Передовые хребты охватывают среднегорья почти непрерывной горной цепью, в связи с чем их ландшафты сформированы в условиях дождевой “тени”. Аридность климата привела к смещению всех природных зон на 500 м вверх по сравнению с Предгорным Дагестаном, что расширило границу степей, простирающуюся от 300 до 1200 м. При этом фригана по склонам южных экспозиций достигает 1800–2000 м, где в сообществе с ключими кустарниками (шибляком) занимает место лесной растительности. Провинция Внутригорного Дагестана подразделяется на два района – Известняковый, с наиболее резкими формами рельефа и Песчано-сланцевый, с более сглаженными.

*Известняковый район* занимает северо-западную часть провинции с высотами 800–2100 м. Преобладающие коробчато-складчатые формы рельефа сложены из известняков. Климат континентальный, с более прохладной зимой и теплым летом. Осадков выпадает 350–800 мм. В котловинах лето жаркое. Средняя температура воздуха в январе –2,9–6,5 °С, в июле – +16–21 °С. Здесь гос-

подствуют горно-степные, лугово-степные и горно-ксерофитные ландшафты. Леса сплошной полосы не образуют и приурочены к склонам северных экспозиций. Сведенные участки леса распаханы или заняты разнотравно-злаковыми лугами, включая субальпийские луга в сочетании со степями. Степи, луго-степи и субальпийские остепненные луга освоены под пастбища и сенокосы. В районе развито долинное садоводство.

*Песчано-сланцевый район* занимает юго-восточную часть провинции с интервалами высот 1000–2800 м. Здесь господствуют горно-степные, лугово-степные и луговые ландшафты. Крупные лесные массивы отсутствуют. Климат изменяется от умеренно континентального до умеренно влажного. Зима прохладная, в верхней части – холодная. Лето теплое, в верхней части – прохладное. Осадков выпадает до 400–1000 мм. Помимо крупных рек во многих котловинах и долинах имеются выходы родников. На склонах гор восточных и северных экспозиций на высоте 1300–1600 м сохранились байрачные широколиственные леса, прерывающиеся луговыми степями и послелесными остепненными лугами. На южных склонах преобладают горные степи с мозаичными зарослями кустарников. Антиклинальные плато и склоны хребтов до 1700–1900 м занимают луговые степи или остепненные луга. Выше 1900–2000 м склоны хребтов, верховья и долины рек покрыты субальпийскими остепненными лугами с зарослями можжевельников. Пологие склоны и плато искусственно террасированы и заняты полями. В восточной части района (с более теплым климатом) развито садоводство – фруктовое и орехоплодное. Луговые степи, субальпийские остепненные и альпийские луга используются под пастбища и сенокосы.

В работе обобщены результаты 21-летних (1996–2017 гг.) орнитологических исследований, проведенных на 10 ключевых участках в семи административных районах Внутригорного Дагестана (рис. 1). Исследуемые территории расположены в диапазоне высот 660–2800 м над ур. м. (далее просто м). Суммарно проведено 35 орнитологических учетов, общей протяженностью 249 км пеших маршрутов (от пяти до 15 км за один день учета в разных ландшафтных выделах),

пройденных за 168 ч. Большинство учетов проведено с конца третьей декады июля по третью декаду августа, поскольку именно в это время во Внутригорном Дагестане устанавливается относительно благоприятная погода. При этом учтено, что своих гнездовых участков продолжают придерживаться не только взрослые птицы (гнездовые пары), но и их слетки. Связано это с тем, что в суровых биоклиматических условиях гор птицы заселяют не только определенные станции с оптимальным набором условий и предпочитаемых ресурсов, но и в большинстве своем придерживаются их вплоть до осенней миграции (перелетные и кочующие виды), равно как и остаются на зимовку (синантропные и часть условно синантропных видов). Учитывая тот факт, что в первые полтора – два месяца после вылета с гнезда наблюдается элиминация определенной части слетков (слабые особи, пресс хищников и др.), то именно с третьей декады июля по третью декаду августа на закрепленных за птицами участках остаются наиболее жизнеспособные особи, включая молодых. Последние в совокупности составляют ядро населения птиц того или иного орнитокомплекса, что можно принять за корректную оценку реальной плотности населения авифауны Внутригорного Дагестана. Время проведения учетов с 7 до 17 ч, исключая время отдыха, скрадывание, фотографирование и т. д. Исключение составляют орнитологические учеты, проведенные в марте 1996 г. в Унцукульском р-не, в январе 2010 г. в Гунибском р-не [Вилков, 2011а] и в октябре 2016 г. в Дахадаевском р-не. При этом данные зимних учетов в таблицу не внесены во избежание погрешностей при расчете обилия населения птиц.

За весь период исследований отснято свыше 5000 фотографий птиц и горных ландшафтов.

Физико-географическая характеристика района основана на работе З. В. Атаева [1996]. Учеты птиц проводили на маршрутах без ограничения ширины трансекты с последующим раздельным пересчетом на площадь по среднегрупповым дальностям обнаружения [Равкин, 1967]. Для пернатых, отмеченных летящими, внесены поправки на среднюю скорость полета [Равкин, Доброхотов, 1963]. Систематика птиц принята по Л. С. Степаняну



Рис. 1. Схема районирования Дагестана с указанием ключевых участков и сроков проведения работ.

I–IV – провинции: Дагестан – I – Высокогорный, II – Внутригорный (среднегорный), III – Предгорный, IV – Приморская низменность [Атаев, 1996]. Ключевые участки: 1 – Ботлихский (с центром – Тлохское ущелье, 06.07.2011); 2 – Хунзахское плато (с центром – с. Матлас, 7–8.08.2010; 08.07.2011; 01.08.2013); 3 – Хунзахский (с центром – с. Готатль, 26–29.07.2010; 11–13.08.2011); 4 – Унцукульский (с центром – пос. Шамилькала, 06.03.1996); 5 – Гунибский (с центром – Гунибская экспериментальная база Горного ботанического сада Дагестанского НЦ РАН, 16–17.07.2014; 26–28.07.2015; 4–5.08.2016; 23–25.07.2017); 6 – Левашинский (с центром – Цудахарская экспериментальная база Горного ботанического сада Дагестанского НЦ РАН, 14–15.07.2014; 1–2.08.2016); 7 – Гунибский (с центром – с. Согратль, 8–9.01.2010); 8 – Агульский (с центром – с. Чираг, 8–9.08.2000); 9 – Дахадаевский (с центром – с. Ицари, 4–5.10.2016); 10 – Агульский (с центром – с. Буршаг, 10–11.08.2000)

[2003]. Обработка данных проведена с помощью пакета статистических программ Statistica v. 5.5 и Excel.

Для характеристики экологически различных видов птиц использовали авторскую классификацию [Вилков, 2010б]. Последняя основана на дифференциации птиц по их встречаемости в предпочитаемых местообитаниях (табл. 1), на основе чего выделено 11 орнитокомплексов (рис. 2). При этом птицы, встреченные в воздухе выше верхней границы растительности (хищники, воздухореи), подразделены на орнитокомплексы парителей и воздухореев, поскольку воздушная среда как место сбора корма воздухореев и среда для обзора парителей условно принята за “местообитание”.

При описании факторов среды, определяющих неоднородность населения птиц каждого из ключевых участков, использовали сведения о высоте местности над уровнем

моря, среднемесячные показатели температур воздуха и влажности (по данным Гидрометцентра РД). Плотность леса и сомкнутость крон рассчитывали визуально в среднем на площадь ключевого участка (подрост не учитывался). Продукцию семян определяли методом модельных площадок. Высоту травостоя измеряли на месте. Удаленность населенных пунктов определяли по расстоянию до ключевых участков. Долю открытых участков, водоемов и крутизну склонов рассчитывали в среднем на единицу площади. При оценке обилия мелких млекопитающих использовали работу К. З. Омарова, М.-Р. Д. Магомедова [2007]. Классификацию орнитофауны проводили с помощью кластерного анализа на основе матрицы данных по среднему обилию птиц каждого из ключевых участков (см. табл. 1). Оценку связей факторов среды и населения птиц провели с помощью корреляционного анализа. Степень проявления

Список птиц Внутригорной провинции Дагестана с указанием статуса пребывания, местообитания (орнитокомплекса) и среднего обилия видов

Номер	Вид	Ста- тус	Орнито- комплекс	Среднее обилие видов (особей/км <sup>2</sup> ) по ключевым участкам с указанием абсолютных высот местности, м													
				Тлох	Матлас	Годагль	Унджукуль	Гуниб	Цудахар	Согратль	Чираг	Ипари	Буршаг				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14				
1	<i>Accipiter gentiles</i> L. – Тетеревятник	R	2, 3, 6, 8	0,2	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0	0,2			
2	<i>Accipiter nisus</i> L. – Перепелятник	R	2, 3, 6, 8	2,6	2	0,5	0	2	2,2	1,3	0	0	1,2				
3	<i>Buteo tuftinus</i> Sretzs. – Курганник	B	2, 3, 5, 8	2	0	0,8	0	1,1	1,4	0	0	0	0,4				
4	<i>Buteo buteo</i> L. – Обыкновенный канюк	R	2, 3, 8	0	0	0	0	2,1	0,1	0	0	0	0				
5	<i>Aquila chrysaetos</i> L. – Беркут	R	5, 8, 10	2	0,2	0,8	0	0	4	0	0,3	0,3	0,2				
6	<i>Syrtaetus barbatus</i> L. – Бородач	R	2, 5, 8, 7	0	4,6	2,4	0	0	0,2	1,7	0	0	1,4				
7	<i>Aegypius monachus</i> L. – Черный гриф	R	2, 5, 8	0	1	0	0,3	0,3	0	0	0	0	0,1				
8	<i>Neorhynchops neptulterus</i> L. – Стервятник	B	2, 5, 6, 8	0	0	2,6	0	1,3	0,1	0,4	0	0	0				
9	<i>Syrps fulvus</i> Nab. – Белоголовый сип	R	2, 5, 8	2,4	1,3	3,6	0	2,2	1,7	2,6	0,4	0,7	0,2				
10	<i>Falco subbuteo</i> L. – Чеглок	B	1, 2, 6, 8	0	0	2,1	0	0	1,4	0	0	0	0				
11	<i>Falco tinnunculus</i> L. – Пустельга	R	1, 2, 5, 8	0	1,7	2	0	1,5	0	0	0	1	2				
12	<i>Lyrurus tokosiewiczii</i> Tacz. – Кавказский тетерев	R	2, 4, 7	0	4	0	0	0	0	0	4	5	0				
13	<i>Tetraoallus saucasicus</i> Pall. – Кавказский улар	R	7, 10	0	4	0	0	0	0	0	4	0	0				
14	<i>Alectoris chukar</i> Gray – Кеклик	R	2, 4, 5	8	8	0	0	0	0	0	0	13,3	6				
15	<i>Perdix perdix</i> L. – Серая куропатка	R	1, 2	0	0	0	0	0	0	0	4	9	6				
16	<i>Coturnix coturnix</i> L. – Перепел	B	1, 2	0	13,6	0,6	0	0,3	0	0	7	0	6				
17	<i>Sرخ stex</i> L. – Коростель	B	2, 9	0	2,7	0	0	0	0	0	0	0	0				
18	<i>Tringa ochropus</i> L. – Черныш	F	9	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0				
19	<i>Actitis hypoleucos</i> L. – Перевозчик	B	9	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0				
20	<i>Columba palumbus</i> L. – Вяхирь	B	1, 3	4,2	0	0	0	2	0	0,6	0	0,3	0				

21	<i>Columba livia</i> Gmel. – Сизый голубь	R	1, 6	0	2,5	15	26,7	1,3	4,7	21,9	8	15,5	10,2
22	<i>Stercoraria descaotsi</i> Grivaud. – Кольчатая горлица	R	6	23,3	4	0	0	0	0	0	0	0	0
23	<i>Cuculus canorus</i> L. – Обыкновен- ная кукушка	B	3, 4	4	1,2	0	0	0	3,3	0	0	0	4
24	<i>Vibrio bubo</i> L. – Филлин	R	3, 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0,1
25	<i>Otus scops</i> L. – Сплюшка	B	3, 5, 6	0	0,2	0	0	1,6	0	0	0	0	0
26	<i>Athene noctua</i> Scop. – Домовой сыч	R	5, 6	4	0	0,6	0	2,2	0	0	0	3,3	2
27	<i>Syrinx aluco</i> L. – Серая неясыть	R	3	0	1,4	0	0	0,2	0	0	0	0	0
28	<i>Syrnium alpinum</i> L. – Обык- новенный козодой	PB	1, 2	2	0	0,8	0	0	0	0	0	0	2
29	<i>Ardea herodias</i> L. – Черный стриж	B	5, 6, 11	0	0	0,8	0	0	0	0	0	0	6
30	<i>Ardea cinerea</i> L. – Белобрюхий стриж	B	5, 11	0	16,6	5,8	0	0	3	0	0	0	12
31	<i>Megops asio</i> L. – Золотистая щурка	PB	1, 2, 11	0	0	24	0	1	17,7	0	0	0	21
32	<i>Upupa epops</i> L. – Удод	B	1, 2, 6	0	0	2,1	0	0	4,3	0	0	0	4
33	<i>Picus viridis</i> L. – Зеленый дятел	R	1, 3, 4	8,6	1,2	5,4	4	9	5,4	2,6	0	6,5	2
34	<i>Dryocopus martius</i> L. – Желна	R	3	4,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	<i>Dendrocopos major</i> Blyth – Боль- шой пестрый дятел	R	1, 3, 4	2	0	4,5	2,2	3,5	8,4	4,1	0	1	3
36	<i>Dendrocopos medius</i> L. – Средний пестрый дятел	R	1, 3	0	0	2,1	1,7	0	0	0	0	0	0
37	<i>Ptyoporongeta picestris</i> Scop. – Скальная ласточка	B	2, 5, 11	12	4,5	6,3	0	7	4,2	0	0	0	8
38	<i>Hirundo rustica</i> L. – Деревенская ласточка	B	1, 2, 6, 11	0	0	6,7	0	0	2	0	0	0	6
39	<i>Delichon urbica</i> L. – Воронок	B	1, 2, 5, 11	4	14,8	7	0	5,8	1,7	0	0	0	10
40	<i>Eremophila alpestris</i> L. – Рогастый жаворонок	B	2, 7	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
41	<i>Lullula arborea</i> L. – Лесной жаво- ронок	B	1, 2, 4	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0
42	<i>Alauda arvensis</i> L. – Полевой жа- воронок	B	1, 2, 7	0	16,4	0	0	0	0	0	0	12	0
43	<i>Anthus trivialis</i> L. – Лесной конек	B	1, 2, 3, 4	0	7,4	0	0	3,1	2	0	0	23	2
44	<i>Anthus pratensis</i> L. – Луговой конек	P	1, 2	0	0	0	0	2,1	2	0	0	6	0
45	<i>Anthus sylvicola</i> L. – Горный конек	B	2, 5, 7	0	43,5	0	0	0	0	0	11,2	0	15,5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
46	<i>Motacilla cinerea</i> Gimp. – Горная трясогузка	В	6, 9	2	4	2,2	0	0	0	0	2	0	8
47	<i>Motacilla alba</i> L. – Белая трясогузка	В	6, 9	0	10,9	5,6	0	2	9	0	6	7,7	6
48	<i>Lanius collurio</i> L. – Сорокопут-жулан	В	1, 2, 4	0	2	14,1	0	8,8	25	0	10	0	14
49	<i>Oriolus oriolus</i> L. – Иволга	В	1, 3	0	2	11,3	0	1,4	5,1	0	0	0	0,2
50	<i>Sturnus roseus</i> L. – Розовый скворец	И	5	0	0	3,3	0	0	0	0	0	0	0
51	<i>Garrulus glanarius</i> L. – Сойка	Р	1, 3, 4, 6	12	1,7	6,8	15	6,3	5,3	5,3	0	14,1	3
52	<i>Pica pica</i> L. – Сорока	Р	2, 4, 6	2	4,3	18,5	6,7	0	1,4	2	1	2	1
53	<i>Puffinosa phuffinosa</i> L. – Клушица	Р	2, 5, 7, 10	2,4	12,6	0,7	31,3	0,9	0,6	0	0	1,4	18,3
54	<i>Puffinosa gracilis</i> L. – Альпийская галка	Р	7, 10	0	0	0	0	0	0	1,7	0	0	4,2
55	<i>Corvus cornix</i> L. – Серая ворона	Р	1, 6	0	3,6	3,2	4,3	4	0	1,9	3,3	0	6,7
56	<i>Corvus corax</i> L. – Ворон	Р	2, 5	0,2	1,2	0,5	0	0,9	0	2,5	0	5	4
57	<i>Cinclus cinclus</i> L. – Обыкновенная оляпка	Р	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
58	<i>Troglodytes troglodytes</i> L. – Крапивник	Р	1, 3, 4, 6	40	7	0	1,7	16,7	1,4	6,7	0	16,5	14,2
59	<i>Prunella collaris</i> Scop. – Альпийская завирушка	Р	7, 10	0	0	0	0	0	0	0	1,2	0	0
60	<i>Prunella modularis</i> L. – Лесная завирушка	Р	3	0	0	0	1,7	5,3	0	0	0	16,4	1,2
61	<i>Locustella fluviatilis</i> Wolf – Речной сверчок	В	9	0	4,1	0	0	0	0	0	0	0	0
62	<i>Locustella naevia</i> Bod. – Обыкновенный сверчок	В	9	0	0,9	0	0	0	0	0	0	0	0
63	<i>Acrocephalus palustris</i> Bosc. – Болотная камышевка	В	2, 9	0	1,4	0	0	0	0	0	0	0	2
64	<i>Sylvia communis</i> Lath. – Серая славка	В	1, 2, 4	8	13,9	9,7	0	5,8	3,1	0	0	0	6,3
65	<i>Sylvia curruca</i> L. – Славка-завирушка	В	1, 2, 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,4
66	<i>Phylloscopus lorenzii</i> Lorenz – Кавказская пеночка	В	3, 4	32	5,9	3,7	0	15,7	5,7	0	0,8	0	1,2

67	<i>Phylloscopus trochilus</i> L. – Пеночка-весничка	Р	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
68	<i>Phylloscopus collybita</i> Vieil. – Пеночка-геньковка	Р	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
69	<i>Phylloscopus nitidus</i> Blyth – Желтобрюхая пеночка	В	3	12,6	5,4	15	0	78	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	<i>Ficedula parva</i> Scop. – Малая мушкетерка	В	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
71	<i>Saxicola rubetra</i> L. – Луговой чекан	В	1, 2, 4	0	16	5,9	1,7	0	6	0	0	0	0	0	0	3	14	0	0
72	<i>Saxicola torquata</i> L. – Черноголовый чекан	В	1, 2, 4	0	2	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	0	2	11,2	0	0
73	<i>Oenanthe oenanthe</i> L. – Обыкновенная каменка	В	1, 5, 6	0	6	0	0	6,3	10	0	0	0	0	0	0	7	6,6	0	0
74	<i>Oenanthe pleschanka</i> Leres. – Каменка-плешанка	В	5	4	0	13	2,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
75	<i>Oenanthe isabellina</i> Temm. – Каменка-плясунья	В	2, 5, 6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
76	<i>Monticola saxatilis</i> L. – Пестрый каменный дрозд	В	5, 7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
77	<i>Monticola solitarius</i> L. – Сильный каменный дрозд	В	5	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
78	<i>Phoenicurus phoenicurus</i> L. – Обыкновенная горихвостка	В	1, 3, 4	6	6	9,3	0	18,1	30,7	0	0	0	0	0	0	4,4	4,7	0	0
79	<i>Phoenicurus ochtagos</i> Gmel. – Горихвостка-чернушка	В	1, 2, 5, 6, 7	4	8,7	0	0	42	0	0	0	0	0	0	0	12,2	17,5	6,1	0
80	<i>Phoenicurus erythrogaster</i> Guld. – Краснобрюхая горихвостка	Р	5, 7, 10	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,1	0	0	0
81	<i>Erythacus rubecula</i> L. – Зарянка	В	1, 3, 4	0	0	0	1,7	4,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
82	<i>Luscinia megarhynchos</i> Brehm – Южный соловей	В	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
83	<i>Turdus torquatus</i> L. – Белозобый дрозд	Р	1, 3, 4, 6	0	0	0	16,7	0	0	0	0	0	0	0	0	16,6	0	0	2,2
84	<i>Turdus merula</i> L. – Черный дрозд	Р	1, 2, 3, 4, 6	10,6	5,2	25,4	3,3	23,6	44,3	11	2,3	8	6,3	0	0	0	0	0	0
85	<i>Turdus viscivorus</i> L. – Деряба	Р	3, 4	10	6	10,3	14,3	4	0,4	0	0	7,7	4,2	0	0	0	0	0	0
86	<i>Aegithalos caedatus</i> L. – Длиннохвостая синица	Р	3, 4	24	0	8	0	36,9	11,4	19,1	0	6	0	0	0	0	0	0	0
87	<i>Parus ater</i> L. – Московка	Р	3, 4	20	0	32,3	0	44,2	8,6	2,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
88	<i>Rarus saevileus</i> L. – Обыкновенная лазоревка	R	1, 3, 4, 6	0	0	0	0	6	0	7,7	0	0	0
89	<i>Rarus major</i> L. – Большая синица	R	1, 3, 4, 6	72	0	14,6	6,7	17,6	10	11	2,1	6,5	3
90	<i>Tichodroma taigata</i> L. – Стенолаз	R	5	0	0	0	0,7	0	0	0	0	2	0
91	<i>Certhia familiaris</i> L. – Обыкновенная пищуха	R	3	0	0	0	0	8,1	2	0	0	4	2
92	<i>Passer domesticus</i> L. – Домовый воробей	R	1, 6	13,3	0	14	0	0	0	0	6	0	8,2
93	<i>Passer montanus</i> L. – Полевой воробей	R	1, 6	0	6	33,1	96,7	0	0	16,3	10	23	14
94	<i>Montifringilla nivalis</i> L. – Снежный выюрок	R	7, 10	0	6	0	0	0	0	0	8	0	0
95	<i>Fringilla coelebs</i> L. – Зяблик	R	1, 3, 4	5,8	0,6	2,3	56,7	24,7	2,4	10	0	7,5	2,1
96	<i>Serinus pusillus</i> Pall. – Корольковый выюрок	R	2, 4	7,6	13	0	0	14,5	8,4	67,8	20	6,4	23,4
97	<i>Chloris chloris</i> L. – Зеленушка	R	1, 3, 4	0	0	0	0	1,4	0	0	1	0	1,1
98	<i>Spinus spinus</i> L. – Чиж	R	3	0	0	0	0	0	0	17,9	0	0	0
99	<i>Carduelis carduelis</i> L. – Черноголовый щегол	R	1, 2, 4	12	3,8	2,7	36,7	12,6	8,4	0	0	6	23,4
100	<i>Acanthis sarnabina</i> L. – Коноплянка	R	1, 2, 4	0	23	0	3,3	4	10,4	1,9	10	9,4	8,3
101	<i>Acanthis flavirostris</i> L. – Горная чечетка	R	1, 2, 4, 7	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3,3
102	<i>Sarraculus erythrinus</i> Pall. – Обыкновенная чечевича	B	1, 2, 4	0	19,1	0	0	5,5	8	1,9	10	0	13,3
103	<i>Ryuthula ryuthula</i> L. – Обыкновенный снегирь	R	3	0	0	0	0	8,5	0	0	0	0	0
104	<i>Emberiza calandra</i> L. – Просянка	B	1, 2, 4	0	3,8	2,5	0	0	0	0	0	0	0
105	<i>Emberiza cia</i> L. – Горная овсянка	R	1, 2, 4, 5, 6	4	4,6	7,8	36,7	4,1	9,9	18,2	0	20,9	16,6
106	<i>Emberiza hortulana</i> L. – Садовая овсянка	B	1, 4	0	0	2,1	13,3	0	0	17,5	0,5	0	1,5

Примечание. R – оседлый и оседло-кочующий; B – гнездящийся перелетный; BV – вероятно гнездящийся перелетный; P – пролетный; W – зимующий; I – случайно или редко залетный. Орнитоконтакты (виды птиц): 1 – агроландшафтов (полей, садов, огородов); 2 – субальпийских лугов; 3 – лесов; 4 – древесно-кустарниковых зарослей; 5 – обрывов и скал с россыпями камней; 6 – синантропных и условно синантропных; 7 – альпийских лугов; 8 – парителей; 9 – водно-околоводных местообитаний; 10 – субнивально-нивалных; 11 – воздухореев.

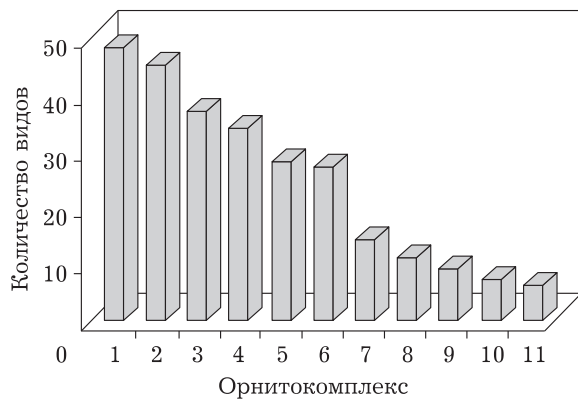


Рис. 2. Экологический облик орнитофауны Внутригорного Дагестана.

Отмечено: 1 – 48 видов птиц агроландшафтов (полей, садов, огородов) (48 %); 2 – 45 видов птиц субальпийских лугов (43 %); 3 – 37 видов птиц лесов (35 %); 4 – 34 вида птиц древесно-кустарничковых зарослей (32 %); 5 – 28 видов птиц обрывов и скал с россыпями камней (26 %); 6 – 27 видов птиц синантропных и условно синантропных (28 %); 7 – 14 видов птиц альпийских лугов (13 %); 8 – 11 видов птиц – парителей (10 %); 9 – 9 видов птиц водно-околоводных местообитаний (9 %); 10 – 7 видов субнивно-нивно-нивных птиц (7 %); 11 – 6 видов птиц воздухореев – (6 %)

факторов среды задана одинаково в виде выделенных градаций (табл. 2).

Связь неоднородности населения птиц с регулируемыми факторами среды отражает структурный граф (см. рис. 4), построенный по оценкам силы связей населения птиц на уровне выделенных ключевых участков. Меж- и внутригрупповое сходство рассчитывали как среднее от коэффициентов сходства соответствующих вариантов населения птиц.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях горной местности, отличающейся пестротой природных ландшафтов, представители различных фаун значительно разобщены, равно как и сближены, что ведет к формированию весьма специфических видовых композиций. Внутригорный Дагестан как аридная котловинообразная провинция в этом отношении особенно сложен. Отсутствие четких фаунистических границ и разорванность ареалов птиц обусловлены, с одной стороны, сильной расчлененностью рельефа, при которой схожие биотопы мозаично дистанцированы, с другой – находятся в непосредственной близости в результате инверсии

Т а б л и ц а 2

Корреляционная связь между суммарным обилием птиц и факторами среды на ключевых участках

Фактор	Ключевой участок										
	Тлох	Гуниб	Гочаль	Цудахар	Маглас	Чираг	Буршаг	Ундуккуль	Сопратль	Ицари	
Плотность леса, деревьев/км <sup>2</sup>	<b>0,74</b>	<b>0,78</b>	<b>0,67</b>	<b>0,63</b>	0,16	<b>0,52</b>	0,08	0,37	0,27	<b>0,23</b>	
Сомкнутость крон деревьев, %	<b>0,69</b>	<b>0,75</b>	<b>0,72</b>	<b>0,56</b>	0,12	<b>0,44</b>	0,23	0,25	-0,19	0,37	
Среднемесячная температура воздуха, °С	0,41	0,56	0,47	0,49	<b>0,53</b>	<b>0,57</b>	<b>0,62</b>	<b>0,59</b>	<b>0,63</b>	<b>0,66</b>	
Среднемесячная влажность воздуха, %	0,12	0,18	0,22	0,16	0,23	0,28	0,34	-0,52	-0,67	-0,59	
Высотный градиент местности, град.	0,43	<b>0,57</b>	0,49	0,34	<b>0,44</b>	<b>0,54</b>	<b>0,49</b>	<b>0,38</b>	0,43	0,36	
Крутизна склонов, каньоны, град.	<b>0,66</b>	<b>0,72</b>	<b>0,69</b>	<b>0,57</b>	0,18	0,25	0,16	<b>0,78</b>	<b>0,71</b>	<b>0,76</b>	
Площадь открытых участков, на 1/км <sup>2</sup>	<b>0,59</b>	<b>0,71</b>	<b>0,62</b>	<b>0,47</b>	<b>0,68</b>	<b>0,63</b>	<b>0,7</b>	<b>0,78</b>	0,46	<b>0,72</b>	
Площадь водоемов, на 1/км <sup>2</sup>	0,09	0,15	0,21	0,18	<b>0,65</b>	<b>0,71</b>	<b>0,77</b>	-0,37	-0,49	-0,46	
Продукция семян, кг/м <sup>2</sup>	<b>0,67</b>	<b>0,69</b>	<b>0,62</b>	<b>0,57</b>	0,11	0,07	0,16	0,24	0,27	0,62	
Высота травостоя, м	0,37	0,33	0,44	0,41	<b>0,64</b>	<b>0,59</b>	<b>0,59</b>	-0,39	-0,58	-0,47	
Обилие мелких млекопитающих (на 100 ловушко-ночей)	<b>0,64</b>	<b>0,69</b>	<b>0,71</b>	<b>0,58</b>	0	0	0	0	0	0	
Расположение населенных пунктов от мест учета, м	<b>0,34</b>	<b>0,29</b>	<b>0,47</b>	<b>0,31</b>	0,17	-0,24	-0,18	0	0	0	
Все факторы R <sup>2</sup>	0,52	0,57	0,63	0,58	0,59	0,60	0,63	0,39	0,44	0,41	

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные значения,  $p < 0,05$ .

геоботанических зон, когда, например, горная степь расположена выше лесного пояса, или же наблюдается их взаимопроникновение. Соответственно, одни птицы, населяющие диффузно рассредоточенные биотопы, могут встречаться на разных высотах и на значительном удалении друг от друга, другие – максимально сближены и находятся на одной высоте. В основе формирования инверсии вертикальной поясности лежит абиотический процесс – сток охлажденных воздушных масс по межгорным котловинам, сдвигающий высотный пояс по градиенту [Ирисов, 1997]. По этой причине на локальных участках гор формируются устойчивые мезоклиматические условия, способствующие развитию не свойственной для данной высоты биоты. Подобная биоклиматическая мозаика особенно характерна для резких форм рельефа, причем для каждого из горных хребтов она выражена индивидуально, поскольку усиливается разницей экспозиций каждого из горных склонов. В результате во Внутригорном Дагестане формируется множество переходных стадий с комплексом отличных биоклиматических условий, что способствует формированию локальных сообществ растений и птиц. При этом горные биоты постоянно испытывают воздействие экстремальных факторов среды (повышенного уровня ультрафиолетового излучения, резких суточных и сезонных колебаний температур, сильных ветров и т. д.), что вынуждает птиц заселять станции с оптимальным набором условий и предпочитаемых ресурсов. При этом роль субоптимальных биотопов снижается, тогда как связь птиц с оптимальными станциями возрастает за счет выработки у них специфических адаптаций в ходе длительного процесса смены многих поколений, контролируемых естественным отбором в однотипных условиях обитания. Такие явления ведут к появлению узкоспециализированных и, как правило, территориально обособленных микропопуляций\*, населяющих одни и те же станции на протяжении многих лет.

\*Микропопуляция – совокупность особей вида, занимающих однородный участок небольшой площади. Экологическая микропопуляция отличается от другой соседней микропопуляции распределением в иной среде обитания, морфофизиологическими и этологическими особенностями [Наумов, 1963].

Принципиально, что это относится не только к резидентным сообществам типично горных птиц, но и к гнездящимся в горах адаптированным популяциям перелетных птиц равнин [Вилков, 2010б].

За весь период работ во Внутригорном Дагестане (см. рис. 1) отмечено 106 видов птиц (см. табл. 1), что составляет 88 % от фауны птиц горного Дагестана (121 вид) и 29 % от орнитофауны республики (365 видов). Среди отмеченных видов: 53 – оседлых, 47 – гнездящихся перелетных, два – вероятно гнездящихся перелетных, три – пролетных и один – случайно или редко залетный.

Представленный список птиц неокончателен и, вероятно, будет дополнен в ходе дальнейших работ. Так, в список птиц не вошло 12 таксонов (так называемый. “теневой список”), отсутствие которых во время проведения учетов не позволило определить их видовое обилие. В их числе: балобан *Falco cherrug* J. E. Gray, который не отмечен во время зимних учетов, однако местные жители неоднократно наблюдали его в окрестностях с. Согратль [Вилков, 2014], бакланы – большой и малый *Phalacrocorax carbo* L., *Ph. pygmaeus* Pall., цапли – большая белая *Egretta alba* L. и серая *Ardea cinerea* L., лебеди – шипун и кликун *Cygnus olor* J. F. Gmel. и *C. cygnus* L., а также серый журавль *Grus grus* L. [Вилков, 2010а, 2011б]. Эти виды периодически проникают в среднегорья, или же регулярно мигрируют через отдельные его районы. По тем же причинам в список видов не включены и условно зимующие виды – кряква *Anas platyrhynchos* L. и чирок-свистун *Anas crecca* L., которые, согласно сообщениям местных жителей, в отдельные годы зимуют во внутригорьях. Вместе с тем список может расширяться и за счет случайно залетных видов, таких как ходулочник *Himantopus himantopus* L. и белошекая крачка *Chlidonias hybrida* Pall., отмеченные 22.09.2012 Ю. А. Яровенко на оз. Мочох (Хунзахский р-н).

Для облегчения анализа экологической специфики авифауны Внутригорной провинции использовали экологическую классификацию [Вилков, 2010б], предварительно приведенную в табл. 1 (с целью экономии объема статьи). В результате, при дифференциации птиц по встречаемости в предпочитаемых

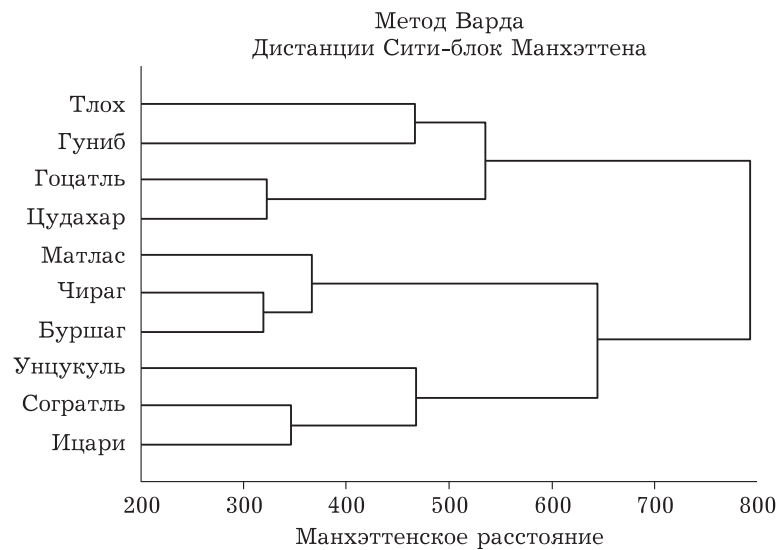


Рис. 3. Дендрограмма сходства сообществ птиц Внутригорного Дагестана

местообитаниях, выделено 11 экологически различных орнитокомплексов (см. рис. 2).

Используемый алгоритм позволил определить не только экологический облик орнитофауны исследуемой территории, отразивший весь спектр ландшафтных и биотопических различий, выраженных через неоднородность населения птиц, но и охарактеризовать связи между сообществами авифауны сравниваемых ключевых участков. При этом учтено, что ряд видов птиц входит в состав разных орнитокомплексов. Подобная особенность, с одной стороны, отражает экологическую пластичность этих видов и наличие подходящих экологических ниш в разных местообитаниях (за исключением парителей и аэрионтов), с другой – определяет экологическую связь птиц между территориально разобщенными ключевыми участками. В результате, используемый подход дал возможность определить не только полный набор видов, участвующих в формировании каждого из 11 орнитокомплексов, но и установить степень его приоритета в структуре авифауны исследуемой горной провинции. Отсюда аксиоматично, что чем выше видовая вариативность птиц в составе орнитокомплекса, тем больше его устойчивость и степень приоритета в экологическом облике орнитофауны Внутригорного Дагестана.

Основываясь на данных по всему населению птиц (матрица, табл. 1), провели кластерный анализ, по результатам которого вы-

брали три группы соответствующих ключевых участков (рис. 3).

Полученная дендрограмма отражает сходство населения птиц всех ключевых участков без учета подразделения на орнитокомплексы. Для определения же зависимости суммарного обилия птиц от факторов среды осуществлен корреляционный анализ (см. табл. 2). При детализации близости фаунистического сходства использовали вышеуказанную классификацию [Вилков, 2010б], которая позволила выявить экологическую связь птиц между различными местообитаниями в каждой из трех групп кластеризованных ключевых участков.

При интерпретации результатов рис. 2, 3 и данных табл. 1 установлено, что близость первой группы птиц из соответствующих им ключевых участков Гоцатль – Цудахар с примыкающими к ним комплексами птиц Тлоха – Гуниба, объясняется их расположением в известняковом Дагестане, где по сравнению с песчано-сланцевым районом имеются значительные по площади леса (наибольшие значения корреляционной зависимости), определяющие присутствие лесных и древесно-кустарниковых птиц. Вместе с тем формирование данной группы птиц достоверно связано с крутизной склонов, составом кормов и площадей открытых участков, что объясняет преобладание здесь парителей, воздухореев и птиц антропогенных ландшафтов. При этом значительная доля птиц агро-

ландшафтов и субальпийских лугов связана с наличием горных плато (Гунибское, Хунзахское) с соответствующими им луговыми комплексами и многочисленными полями и сенокосными лугами. Доля же птиц альпийских лугов, нивально-субнивальных и водно-околоводных здесь невелика, равно как и положительная связь среднего обилия птиц с числом населенных пунктов.

Второй группой по близости сообществ оказался весьма неожиданный комплекс птиц Матласа, Чирага и Буршага. Любопытно, что, несмотря на значительную территориальную дистанцированность и существенные ландшафтно-биотопические различия (Чираг и Буршаг расположены в безлесном сланцевом районе Внутригорной провинции, где доминируют субальпийские луга, а Матлас – в известняковом, где помимо лугов имеются локальные перелески), в составе населения сравниваемых ключевых участков отмечено много общих лесных и древесно-кустарниковых птиц. Связано это с тем, что высоко-травные луга юго-восточной части Внутригорной провинции заменяют отдельным видам птиц лесные станции обитания, характерные для облесенной северо-западной части среднегорий. Именно этим можно объяснить неполную зависимость населения птиц указанных ключевых участков от таких факторов среды, как плотность леса и сомкнутость крон деревьев. При этом состав второй группы птиц достоверно коррелирует с высотой травостоя, площадью открытых участков, агроландшафтов и водоемов, а также с высотами местности и среднемесячными температурами воздуха. Отсюда вполне объяснимо высокое обилие здесь птиц субальпийских лугов, парителей, воздухореев, агроландшафтов и гидрофилов, что обусловлено наличием небольших ручьев и заболоченных лугов. В то же время в населенных пунктах этих районов не встречен ряд птиц антропогенных ландшафтов (сойка, сорока, большая синица), поскольку в большинстве сел плохо представлена древесно-кустарниковая растительность.

И, наконец, для третьей группы птиц Ицари – Согратля, со схожим видовым набором птиц Унцукуля, также характерна территориальная разобщенность. Сходство последних определяют каньонообразность рельефа (боль-

шая, чем в первой группе участков), ярко выраженная аридность климата и локальность распространения растительных сообществ, что в совокупности и придает населению птиц котловинный облик. Об этом говорят и коррелятивные связи обилия птиц со среднемесячными температурами и влажностью воздуха, крутизной склонов каньонов и высотой травостоя.

К изложенному добавим, что по ряду факторов среды прослежена достоверная связь между суммарным обилием птиц всех трех групп ключевых участков. Так, птицы сообществ первой и второй групп коррелируют с площадью открытых участков и агроландшафтов, а первой и третьей – проявляют зависимость от изменения крутизны склонов. При этом между птицами второй и третьей групп просматривается корреляция с температурой воздуха и высотой травостоя, что также свидетельствует о свойственной этим участкам аридности.

По оценкам сил связей населения птиц, установленных на уровне выделенных ключевых участков, построили структурный граф (рис. 4). При этом меж- и внутригрупповое сходство рассчитывали как среднее от коэффициентов сходства соответствующих вариантов населения птиц.

Суть графа сведена к выявлению основных трендов изменчивости населения птиц и факторов среды, определяющих эту зависимость. В результате, построенный граф демонстрирует реакцию населения птиц на изменение регулирующих факторов среды – температуры, влажности воздуха, степени облесенности и обводненности территории. Его можно поделить на две условные группы. В первую группу вошли сообщества птиц из соответствующих им ключевых участков Глоха, Гуниба, Цудахара и Гоцатля, а во вторую – Ицари, Унцукуля, Буршага, Согратля, Матласа и Чирага. Интерпретируя данные рис. 4 установлено, что первая группа сообществ птиц сформировалась под воздействием таких факторов среды, как степень облесенности, крутизна склонов и кормовые различия. Вторую группу птиц определяют такие факторы, как площадь открытых участков и наличие водоемов. Таким образом, полученный граф иллюстрирует реакцию птиц на смену высотных поя-

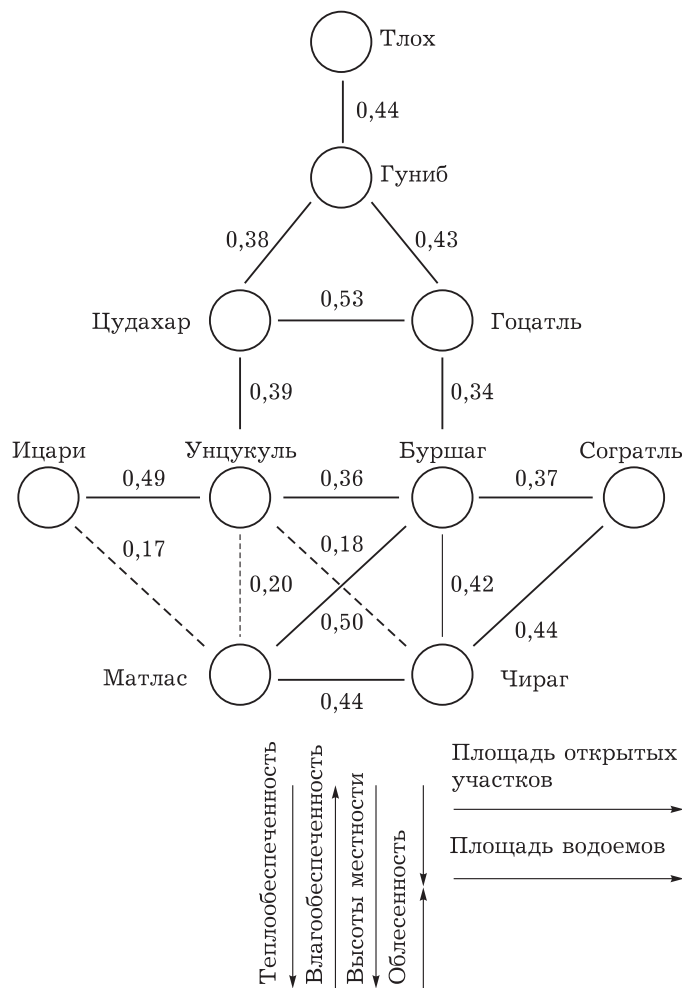


Рис. 4. Пространственно-типологическая структура населения птиц Внутривгорного Дагестана.

Кружки – ключевые участки; цифры – сходство населения птиц между ключевыми участками

сов и изменение тепло- и влагообеспеченности. При этом выявлено и некоторое отклонение от ряда вышеуказанных зональных типов сообществ птиц, что связано с различной продукцией биоценозов, вызванных инверсией растительных поясов, а также наличием аквальных включений. Группа же птиц обрывов и скал в меньшей степени проявляет зависимость от смены растительных поясов, однако их плотность все же снижается в лесостепном поясе и, наоборот, – возрастает в альпийском и субальпийском поясах.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые представлен список птиц Внутривгорного Дагестана, включающий 106 ви-

дов, который может быть дополнен 12-ю видами из “теневого списка”. Последние не внесены в основной перечень из-за невозможности определения их видового обилия, поскольку они не отмечены во время учетов, но неоднократно наблюдались местными жителями и другими исследователями в разные годы в районе работ.

Предположено, что специфический облик авифауне Внутривгорного Дагестана придать не только резидентные сообщества типично горных птиц, но и гнездящиеся в горах адаптированные популяции перелетных птиц равнин.

Экологический облик орнитофауны Внутривгорного Дагестана определен с помощью метода экологической дифференциации птиц по встречаемости в предпочитаемых место-

обитаниях, на основе чего выделено 11 орнитокомплексов. Использование оригинальной классификации позволяет установить не только полный набор птиц, участвующих в формировании каждого из орнитокомплексов, но и выявить их экологическую связь между различными местообитаниями в каждой из трех групп кластеризованных ключевых участков. Применение данного метода особенно актуально при характеристике экологии орнитофауны крупных территориальных выделов с большим количеством видов, поскольку каждый из орнитокомплексов с полным набором птиц можно охарактеризовать по схожей экологической специфике, установив при этом степень его приоритета в экологическом облике авифауны исследуемой территории.

С помощью кластерного анализа выделили три группы ключевых участков по сходству состава населения птиц. Выявлена корреляционная связь суммарного обилия орнитофауны с факторами среды на ключевых участках Внутригорного Дагестана. Установлено, что население первой группы птиц существенно коррелирует с площадью лесов, крутизной склонов, составом кормов и площадью открытых участков. Вторая группа – достоверно связана с высотой травостоя, площадью открытых участков, агроландшафтов и водоемов, а также с высотой местности и среднемесячными температурами воздуха. Сообщества же птиц третьей группы достоверно коррелируют со среднемесячной температурой и влажностью воздуха, крутизной склонов каньонов и высотой травостоя. Также выявлены ключевые факторы, определяющие обилие птиц на ключевых участках Внутригорного Дагестана.

Построенный структурный граф иллюстрирует тренды изменения населения птиц относительно абсолютных высот местности, тепло- и влагообеспеченности, а также облесенности и обводненности Внутригорной провинции Дагестана.

Анализ собранного материала дает представление не только о видовом разнообразии и обилии видов авифауны Внутригорного Дагестана, но и о территориальном распределении птиц в пределах исследуемой территории.

- Атаев З. В. Физическая география Дагестана: учеб. пособие для студентов. М.: Школа, 1996. С. 347–350.
- Баранов А. А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтае-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2007. 49 с.
- Бёме Л. Б. По Кавказу // Природа и охота. М.: МОИП, 1950. 208 с.
- Бёме Р. Л., Банин Д. А. Горная авифауна южной Палеарктики: (эколого-географический анализ). М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2001. 256 с.
- Билькевич С. И. Материалы к исследованиям орнитофауны Дагестана // Протокол заседания Общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1892–1893 гг. Казань, 1893. Т. 24. Прил. 125. С. 1–24.
- Богданов М. Н. Птицы Кавказа // Тр. о-ва Естествоиспытателей при Казанском ун-те. Казань, 1879. Т. 8, вып. 4. 188 с.
- Вилков Е. В. Особенности летнего населения птиц Агульского района (горы южного Дагестана) // Кавказский орнитол. вестн. Ставрополь: Ставропольское отд-ние СОПР, 2001. Вып. 13. С. 27–33.
- Вилков Е. В. Структура и территориальное распределение авифауны Высокогорного Дагестана в условиях интенсивных миграций // Современные проблемы биологии и экологии животных: Всерос. науч.-практ. конф. Махачкала: ДГПУ, 2008. С. 101–114.
- Вилков Е. В. Структура, численность и пространственно-биотопическое распределение летней авифауны центрально-предгорного Дагестана // Бранга: сб. науч. тр. Азово-Черноморской орнитол. станции. 2009а. Вып. 12. С. 48–58.
- Вилков Е. В. Видовой состав и закономерности формирования многообразия птиц высокогорного Дагестана // Животный мир горных территорий. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009б. С. 243–251.
- Вилков Е. В. Миграционная стратегия и динамика многолетней численности лебедей в районе западного побережья Среднего Каспия // Изв. вузов. Сев.-Кавказ. регион. Естественные науки. Ростов-на-Дону, 2010а. № 4. С. 98–103.
- Вилков Е. В. Структура и экологическое разнообразие птиц Высокогорного Дагестана // Вестн. Южного науч. центра РАН. Ростов-на-Дону, 2010б. Т. 6, № 2. С. 52–59.
- Вилков Е. В. Материалы к зимнему населению птиц Внутригорного Дагестана // Аридные экосистемы / гл. ред. З. Г. Залибеков. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011а. Т. 17, № 2 (47). С. 55–62.
- Вилков Е. В. Инвентаризация и современное состояние журавлей на территории Дагестана // Юг России: экология, развитие. М., 2011б. № 4. С. 103–118.
- Вилков Е. В. Структура и экологическое разнообразие птиц Внутригорного Дагестана (на примере селения Гоцатль) // Птицы Кавказа. Современное состояние и проблемы охраны: мат-лы науч.-практ. конф. Ставрополь: СевКавГТУ, 2011в. С. 25–34.
- Вилков Е. В. Структура и пространственно-временная гетерогенность летнего населения птиц Высокогорного Дагестана (на примере Чародинского района) // Юг России: экология, развитие. М., 2013а. № 2. С. 77–89.

- Вилков Е. В. История изучения и структурно-территориальные связи птиц высокогорного Дагестана (на примере Чародинского и Тляратинского районов) // Птицы Кавказа: история изучения, жизнь в урбанизированной среде: мат-лы науч. конф. Ставрополь: Альфа Принт, 2013б. С. 25–52.
- Вилков Е. В. Фауна и экология птиц Тляратинского района (Высокогорный Дагестан) как потенциальной природоохранной территории федерального значения // Современные проблемы сохранения биоразнообразия и природопользования: Междунар. конф. 24–27 сентября 2013 г. Одесса, 2013в. С. 9–10 (Изв. Музейного фонда А. А. Браунера).
- Ирисов Э. А. Ретроспективный анализ и современное состояние балобана (*Falco cherrug*) в Дагестане // Вестн. СПбГУ. Сер. Биология, 2014. № 4. С. 38–48.
- Динник Н. Я. Перелет птиц через Кавказский хребет // Изв. Кавказ. отд-ния РГО. 1887. Т. 9, № 2. С. 394–405.
- Ирисов Э. А. Птицы в условиях горных стран: Анализ эколого-физиологических адаптаций. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.
- Омаров К. З., Магомедов М.-Р. Д. Принципы функционирования и устойчивости популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. 2. Сообщества // Вестн. ДНЦ РАН, 2007. № 27. С. 26–34.
- Поливанова Н. Н. Предисловие // Миграции и зимовки птиц Северного Кавказа: сб. науч. тр. Ставрополь, 1990. Вып. 11. С. 5–6.
- Равкин Ю. С., Доброхотов Б. П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организации и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 130–136.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66–75.
- Радде Г. И. Орнитологическая фауна Кавказа. Тифлис: Типография Главногоначальствующего гражданского части на Кавказе, 1884. 446 с.
- Россигов К. Н. Результаты наблюдений над птицами в западной части Северо-Восточного Кавказа // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Отд. зоологии и физиологии. СПб., 1888. Т. 19. С. 36–57.
- Сатунин К. А. О зоогеографических округах Кавказского края // Изв. Кавказского музея. Тифлис, 1912. Вып. 7.
- Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига, 2003. 808 с.
- Menetries E. Catalogue raisonne des objets de Zoologie recueillis dans im voyage au Caucase et jusquaux frontieres actualles de la Perse. S.Pb., 1832. P. 1–271.

## Structure and Distribution of the Bird Population in Inner-Mountain Daghestan

E. V. VILKOV

*Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Scientific Centre RAS,  
367000, Makhachkala, M. Gadjev str., 45  
E-mail: evberkut@mail.ru*

The results of bird counts carried out over the period 1996–2017 in Inner-mountain Province of Daghestan were analyzed. The bird species composition, average population abundance and ecological pattern of avifauna in one of difficult-to-reach mountain areas of the republic are described for the first time. Cluster analysis showed that population patterns of the most sampling areas were not only similar but also unique because of high heterogeneity of habitats and, consequently, faunal differences, emerging in mountains under a lack of humidification. It was suggested that a specific pattern of the avifauna of Inner-mountain Daghestan is provided not only by resident communities of typical mountain birds but also by nesting in mountains adapted populations composed of migratory birds of valleys.

**Key words:** avifauna, ecology, habitat, bird community, Inner-mountain Province of Daghestan.