



## Формирование пространственной структуры населения птиц в Высокогорном Дагестане и концепция сохранения его авифауны

**Е.В. Вилков**

*Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук, ул. М. Гаджиева, 45, 367000 Махачкала, Дагестан, Россия; e-mail: evberkut@mail.ru*

*Представлена 21 августа 2024; после доработки 26 сентября 2024; принята 8 октября 2024.*

### РЕЗЮМЕ

Представленная работа является заключительной частью ранее опубликованной статьи (Вилков [Vilkov] 2023) и основана на математическом анализе эмпирического материала, собранного в ходе маршрутных учетов птиц в 1998–2021 гг. в Высокогорной провинции Дагестана. По данным средних многолетних показателей плотности населения 96 гнездящихся и вероятно гнездящихся птиц проведен кластерный анализ, в ходе которого выделенные авифаунистические сообщества сгруппированы по сходству их обилия. С помощью корреляционного анализа выявлены факторы среды, определяющие территориальную изменчивость обилия населения птиц. По оценкам сил связей, определенных по матрице данных сходства коэффициентов Жаккара-Наумова, построен граф, отражающий пространственную структуру населения птиц на уровне выделенных ключевых участков. При интерпретации пространственной структуры населения птиц с использованием данных кластерного и корреляционного анализов, а также данных фаунистического и экологического ранжирования выявлено сходство между сравниваемыми авифаунистическими сообществами и определены 4 основных тренда изменения населения птиц в факторном пространстве. По результатам оценки силы и общности связей структурообразующих факторов с территориальной изменчивостью населения птиц (с учетом площадей ландшафтов) наиболее значимым оказалось воздействие облесенности, площади открытых пространств и площади селитебных ландшафтов. При интерпретации пространственных отличий с учетом естественных и антропогенных изменений возможно создание прогностической модели трансформации авифаунистических сообществ в пределах исследуемой территории. Анализ существующих угроз, оказывающих отрицательное воздействие на численность и видовое разнообразие птиц, позволил разработать концепцию управления популяциями, основу которой составляют 4 стратегических направления. 1. Газифицировать Высокогорный Дагестан в целях предотвращения рубки лесов и восстановления видового разнообразия лесных птиц. 2. Для сохранения видового разнообразия луговых птиц, на участки лугов с повышенной зарастаемостью травянистой растительностью перенаправить выпас скота. 3. Увеличить площадь полей под посев зерновых культур для сохранения видового разнообразия зерноядных птиц. 4. Для сохранения видового разнообразия хищных птиц на полях зерновых культур установить в мозаичном порядке присады.

**Ключевые слова:** Высокогорный Дагестан, население птиц, сохранение птиц, структурообразующие факторы, формирование пространственной структуры авифауны

---

## Formation of the spatial structure of the bird population in High-mountainous Dagestan and the concept of preserving its avifauna

**E.V. Vilkov**

*Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, M. Gadzhiev str. 45, 367000 Makhachkala, Republic of Dagestan, Russia; e-mail: evberkut@mail.ru*

*Submitted August 21, 2017; revised September 26, 2024; accepted October 8, 2024.*

## ABSTRACT

The presented work is the concluding part of a previously published article (Vilkov 2023) and based on a mathematical analysis of the empirical material collected during route bird surveys in 1998–2021 in the High-mountainous Province of Dagestan. Based on the long-term average population density data for 96 birds nesting and likely nesting, a cluster analysis was carried out, during which the identified avifaunal communities were grouped according to the similarity of their abundance. Using correlation analysis, environmental factors were identified that determine the territorial variability of bird population abundance. Based on the estimates of the strengths of connections determined from the Jaccard-Naumov coefficients similarity data matrix, a graph was constructed that reflects the spatial structure of the bird population at the level of selected key areas. When interpreting the spatial structure of the bird population using cluster and correlation analysis data, as well as faunal and ecological ranking data, similarities between the compared avifaunal communities were revealed, and 4 main trends in bird population changes in factor space were identified. Based on the results of assessing the strength and generality of the relationships between structure-forming factors and the territorial variability of the bird population (taking into account the areas of landscapes), the most significant was the impact of afforestation, the area of open spaces and the area of residential landscapes. When interpreting spatial differences taking into account natural and anthropogenic changes, it is possible to create a predictive model of the transformation of avifaunal communities within the study area. Analysis of existing threats that have a negative impact on the number and species diversity of birds allowed developing a population management concept based on 4 strategic directions. 1. Gasification of High-Mountain Dagestan to prevent deforestation and restore the species diversity of forest birds. 2. To preserve the species diversity of meadow birds, redirect cattle grazing to areas of meadows with increased overgrowth of grassy vegetation. 3. Increase the area of fields for sowing grain crops to preserve the species diversity of granivorous birds. 4. To preserve the species diversity of birds of prey, install perches in a mosaic pattern in the fields of grain crops.

**Key words:** High-mountainous Dagestan, bird population, conservation of birds, structure-forming factors, formation of the spatial structure of avifauna

## ВВЕДЕНИЕ

Выявление особенностей формирования пространственной структуры населения птиц в многофакторной среде – одна из проблем современной орнитогеографии, решение которой способствует созданию прогностической модели трансформации авифаунистических сообществ в пространстве и времени и разработке стратегии управления популяциями.

В горах высотный градиент позволяет отслеживать динамику пространственной структуры населения птиц в быстро меняющихся условиях среды на относительно ограниченных пространствах (McCain and Grytnes 2010). Анализ данных литературных источников позволил выявить основные тенденции и закономерности в населении птиц, характерные для различных гор Палеарктики. В ходе анализа установлено, что:

– суммарное обилие и видовое разнообразие птиц уменьшаются с увеличением абсолютных высот местности, контрастности ландшафтов, а также при уменьшении тепло- и влагообеспе-

ченности на фоне снижения продуктивности ценозов (Афонин [Afonin] 1985; Банин [Banin] 1988; Голубчиков [Golubchikov] 1996; Nathan and Werner 1999; Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001; Цибулин и др. [Tsybulin et al.] 2001; Poulsen 2002; Kattan and Franco 2004; Parra et al. 2004; Головатин и Пасхальный [Golovatin and Paskhalny] 2005; Herzog et al. 2005; Баранов и Воронина [Baranov and Voronina] 2006; Цибулин [Tsybulin] 2009; Доржогутапова и Макарова [Dorzhogutapova and Makarova] 2011; Перевозов [Perevozov] 2011; Романов [Romanov] 2013; Шемякин и др. [Shemyakin et al.] 2014; Караваев и Хубиев [Karavaev and Khubiev] 2015; Romanov et al. 2016; Lehtikoinen et al. 2019; Романов и др. [Romanov et al.] 2019a; Romanov et al. 2019b);

– существующая динамика границ ареалов птиц указывает на продолжающуюся экспансию видов-иммигрантов, расселяющихся в условиях потепления климата из более южных областей Палеарктики в горы Северо-Восточной Азии (Kaufman et al. 2009; Loarie et al. 2009; Post et al. 2009; Григорьев и др. [Grigoriev et al.] 2013; Романов и др. [Romanov et al.] 2019a, b);

– основу авифауны высокогорий Азиатской Субарктики формируют равнинные виды, не имеющие специальных адаптаций к жизни в горах, в связи с чем в высокогорьях они стихийно занимают ландшафты, сходные с равнинными (Головатин и Пасхальный [Golovatin and Paskhalny] 2005; Борисов и др. [Borisov et al.] 2007, 2011; Романов [Romanov] 2013; Романов и др. [Romanov et al.] 2019a, b);

– в высокогорье Восточного Саяна, расположенного южнее, у ряда видов равнинных птиц вырабатываются экологические адаптации к специфическим условиям гнездования в горах, что способствует успешному их размножению в пределах данной территории (Доржогутапова [Dorzhogutapova] 2011);

– в субальпийских поясах гор Южной Палеарктики, включая Северо-Западный и Восточный Кавказ, население птиц продолжает изменяться за счет проникновения в высокогорье широкораспространенных птиц равнин, у которых появляется ряд адаптаций, способствующих их натурализации и формированию обособленных гнездовых популяций, представители которых возвращаются на одну и ту же гнездовую территорию в течение всей жизни (Наумов [Naumov] 1963; Поливанов и др. [Polivanov et al.] 1986; Банин [Banin] 1988; Исаков [Isakov] 2005; Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001; Караваев и Хубиев [Karavaev and Khubiev] 2015; Vilkov 2018; Вилков [Vilkov] 2023);

– пределы вертикального распространения птиц в высокогорьях южной Палеарктики определяются не абсолютной высотой местности, а качеством биотопов, обеспечивающих возможность их гнездования (Поливанов и др. [Polivanov et al.] 1986; Романов и др. [Romanov et al.] 2016; Вилков [Vilkov] 2023);

– скорость изменения видового состава сообществ птиц на Кавказе возрастает с увеличением высоты над уровнем моря, достигая максимума на рубеже между лесной растительностью и альпийскими лугами, а также между субальпийскими и альпийскими лугами (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001; Перевозов [Perevozov] 2011);

– видовое богатство населения птиц, выраженное количеством встреченных видов, уменьшается от облесенных местообитаний к луго-

вым, агроценозам и селитебным ландшафтам (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001);

– видовое богатство птиц во вторичных лесах выше, чем в коренных (Swen 2004);

– участие европейских видов в населении птиц высокогорий южной Палеарктики выше в районах, где больше распространены мелколиственные леса, а к югу и северу оно резко уменьшается (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001);

– в высотных поясах с экстремальными условиями сохраняется потенциальная возможность успешного эволюционного развития горных сообществ птиц, определяющих структуру горной авифауны в целом (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001; Головатин и Пасхальный [Golovatin and Paskhalny] 2005; Романов и др. [Romanov et al.] 2019a);

– степень оседлости некоторых видов птиц у поселений человека в высокогорье увеличивается (Поливанов и др. [Polivanov et al.] 1986; Банин [Banin] 1988; Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001);

– уникальные сообщества птиц в высокогорьях становятся особенно уязвимыми в условиях потепления климата (Crick 2004; Lehtikoinen et al. 2019).

Вышеизложенные тенденции и закономерности характерны преимущественно для горных стран с ярко выраженной высотной дифференциацией, тогда как для Высокогорного Дагестана (Восточный Кавказ), отличающегося отсутствием четко выраженных поясов растительности (Литвинская и Муртазалиев [Litvinskaya and Murtazaliev] 2015), эти взаимосвязи еще нужно подтвердить.

Несмотря на наличие определенного ретроспективного материала (Вилков [Vilkov] 2023), фундаментальных аналитических работ по формированию авифауны и ее территориального распределения в Высокогорном Дагестане не проводили. При этом необходимость в современных сведениях о динамике сообществ птиц в этой части горной страны в последнее время особенно возросла. Это связано с тем, что, во-первых, специфика орографии Высокогорного Дагестана породила множество переходных ландшафтов, населенных сообществами птиц, характерных не только для Высокогорного, Внутригорного и Предгорного Дагестана, но

и для равнинных районов республики, однако, каков состав этих сообществ, и какие факторы повлияли на их формирование и территориальное распределение, нам только предстоит выяснить. Во-вторых, на фоне современного потепления климата (Атаев и Братков [Ataev and Bratkov] 2014; Атаев [Ataev] 2018) и социально-экономических преобразований во многих горных районах республики наблюдается конструктивная трансформация природных экосистем, связанная со строительством дорог, сети гидроэлектростанций, сокращением посевных площадей, рубки лесов, снижением численности поголовья скота и расширением различных форм антропогенной нагрузки.

Вышеизложенные тенденции определили цели и задачи наших исследований, заключающиеся в выявлении характера изменчивости населения птиц в высокогорье Дагестана и оценке силы воздействия факторов среды на авифаунистические сообщества. При обобщении эмпирического материала возникла необходимость: в проведении кластерного и корреляционного анализов для определения силы связей между территориальной изменчивостью населения птиц (в коэффициентах сходства Жаккара-Наумова) с неоднородностью среды; в построении графа, отражающего пространственную структуру населения птиц; в выявлении наиболее значимых трендов, определяющих изменения населения птиц в факторном пространстве; разработать концепцию стратегии управления популяциями в целях сохранения видового разнообразия исследуемого высокогорья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы и методы исследования подробно представлены в предыдущей работе (Вилков [Vilkov] 2023), включая физико-географическое описание района, перечень 117 видов птиц Высокогорного Дагестана и среднее обилие видов на ключевых участках. К ранее опубликованным методам добавим только те, которые были использованы в настоящей работе.

**Методы.** При описании факторов среды, определяющих неоднородность населения птиц каждого из ключевых участков, использовали данные о высоте местности над уровнем моря с помощью компьютерной программы Google

Earth. Площадь леса и зарослей кустарников рассчитывали визуально в среднем на площадь ключевого участка. Высоту травостоя измеряли на месте. Удаленность населенных пунктов определяли по расстоянию до ключевых участков. Долю открытых участков, агро- и селитебных ландшафтов, аквальных включений, крутизну склонов и скальных выходов рассчитывали в среднем на единицу площади.

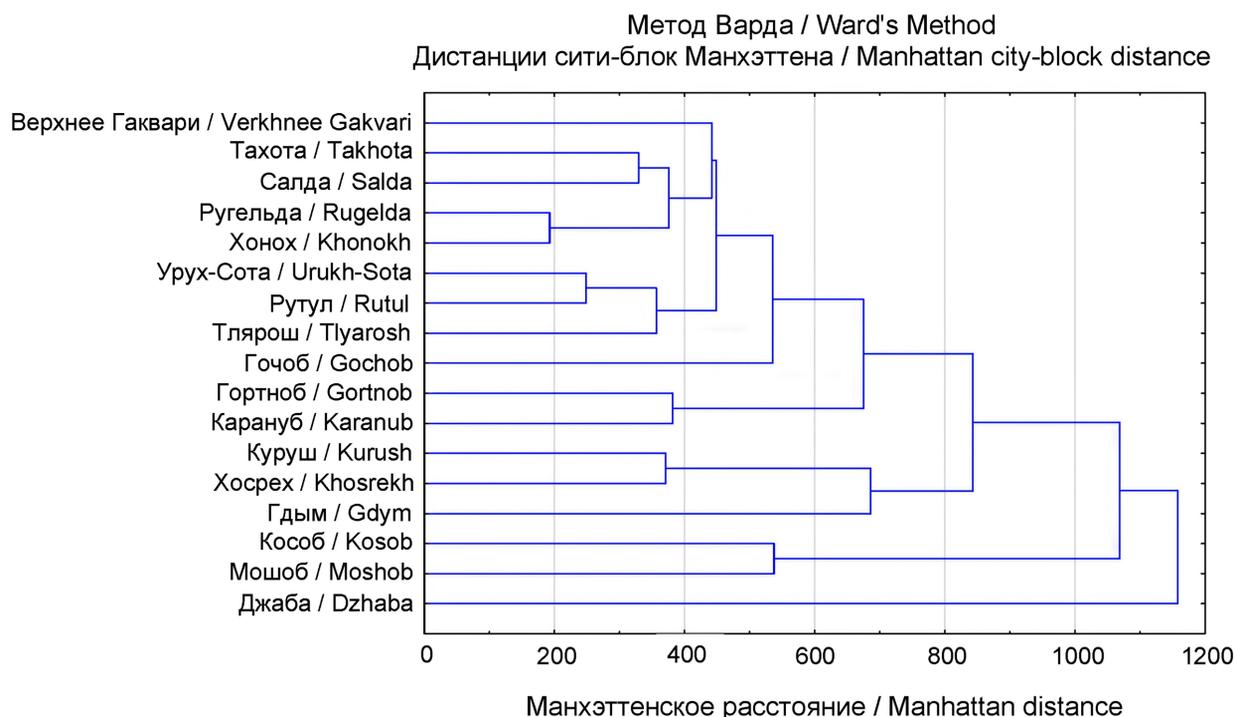
Классификацию авифауны провели с помощью кластерного анализа на основе данных по среднему обилию гнездящихся и вероятно гнездящихся птиц. Оценку связей факторов среды с обилием населения птиц установили с помощью линейной корреляции. Связь неоднородности населения птиц с факторами среды отразила пространственная структура (граф), построенная по оценкам сил связей населения птиц на уровне выделенных ключевых участков. Мету сходства населения птиц сравниваемых ключевых участков определяли с помощью коэффициента Жаккара (Jaccard 1902) для количественных признаков Наумова (Наумов [Naumov] 1964), рассчитываемого по формуле:

$$JN = [\Sigma A / (B+C-\Sigma A)] 100\%,$$

где JN – индекс общности,  $\Sigma A$  – сумма меньших показателей обилия видов, общих для двух сравниваемых вариантов населения, B и C – плотность населения (суммарное обилие) в первом и втором вариантах. При выявлении факторов среды, определяющих территориальное распределение птиц в Высокогорном Дагестане, использовали данные корреляционного анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При математической обработке материала мы использовали данные по 96 видам гнездящихся и вероятно гнездящихся птиц, встреченных в Высокогорном Дагестане (Вилков [Vilkov] 2023, таблица 2, статус пребывания B, BW и PB). Результаты фаунистического и экологического ранжирования, представленные в предыдущей работе (Вилков [Vilkov] 2023), создали предпосылки для дальнейшего анализа населения птиц с использованием современных математических методов с целью выявления структурообразующих факторов среды, определяющих формирование авифаунистических



**Рис. 1.** Дендрограмма сходства сообществ птиц в Высокогорном Дагестане.

**Fig. 1.** Dendrogram of similarity of bird communities of High-mountainous Dagestan.

сообществ и их территориальное распределение в Высокогорном Дагестане. По данным средних многолетних показателей плотности птиц 96 видов проведен кластерный анализ, в ходе которого выделенные авифаунистические сообщества сгруппированы по сходству их обилия (Рис. 1).

Полученные объединения сообществ заняли четыре группы ключевых участков с близкими показателями обилия птиц, один из которых (Джаба) оказался наименее схожим с прочими и расположился отдельно.

Для определения зависимости обилия птиц от факторов среды провели корреляционный анализ (Табл. 1). Для удобства интерпретации данных таблицы 1 провели категоризацию ее значений (Табл. 2). Результат использования данных категоризации таблицы 2 представлен в таблице 3.

На этом этапе следовало бы проинтерпретировать данные рисунка 1 и таблицы 3, однако во избежание тавтологии при последующем изложении, эти данные будут использованы только

при результирующей интерпретации с учетом данных нижеследующего математического анализа. Так, для выявления изменений в облике населения птиц при формализованном подходе, в качестве оценочного критерия использовали коэффициенты сходства Жаккара-Наумова (Jaccard 1902; Наумов [Naumov] 1964), наиболее адекватно отражающие динамику населения авифауны в исследуемом высокогорье. В результате, по оценкам сил связей, определенным по матрице данных сходства коэффициентов Жаккара-Наумова, построили граф, отражающий пространственную структуру населения птиц на уровне выделенных ключевых участков (Рис. 2).

Полученная пространственная структура населения птиц (граф) рассматривается как общий характер территориальных изменений авифаунистических сообществ. На схеме (Рис. 2) представленная структура демонстрируется рядами выделенных вариантов населения птиц, каждый ряд сопряжен с градиентом одного из структурообразующих факторов среды, полученная схема ориентируется в факторном про-

**Таблица 1.** Корреляционная связь между суммарным обилием птиц и факторами среды на ключевых участках (жирным выделены статистически достоверные значения,  $p < 0.05$ ).

**Table 1.** Correlation between the total abundance of birds and environmental factors in key sites (statistically significant differences are in bold,  $p < 0.05$ ).

Фактор Factor	Ключевой участок Keysite																
	Верхнее Гаквари Verkhnee Gakvari	Тахора / Takhota	Салда / Salda	Ругедьда / Rugelda	Хонох / Khonokh	Урух-Сора / Urukhh-Sora	Рутул / Rutul	Тлярош / Tlyarosh	Гочоб / Gochob	Гортноб / Gortnob	Карануб / Karanub	Куруш / Kurush	Хосрех / Khosrekh	Гдым / Gdym	Кособ / Kosob	Мошоб / Moshob	Джаба / Dzhaba
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Площадь леса и зарослей кустарников (на 1 км <sup>2</sup> ) Area of forest and bushes (trees/km <sup>2</sup> )	<b>0.57</b>	<b>0.73</b>	<b>0.78</b>	<b>0.71</b>	<b>0.72</b>	<b>0.61</b>	<b>0.62</b>	<b>0.63</b>	<b>0.6</b>	<b>0.67</b>	<b>0.72</b>	0.26	0.29	0.31	<b>0.57</b>	<b>0.59</b>	0.11
Высотный градиент (м над. ур. м.) Altitude gradient (m above sea level)	0.46	<b>0.54</b>	<b>0.59</b>	<b>0.49</b>	<b>0.51</b>	0.51	0.57	<b>0.6</b>	0.42	<b>0.64</b>	<b>0.62</b>	0.66	<b>0.63</b>	0.59	<b>0.53</b>	<b>0.52</b>	0.36
Крутизна склонов (в градусах) Slope steepness (in degrees)	0.49	<b>0.65</b>	<b>0.67</b>	<b>0.56</b>	<b>0.57</b>	0.52	0.51	<b>0.57</b>	<b>0.49</b>	<b>0.65</b>	<b>0.61</b>	0.38	0.31	0.32	<b>0.55</b>	<b>0.51</b>	0.25
Площадь обрывов и скал с россыпями камней (м <sup>2</sup> ) The area of cliffs and rocks with scattered stones (m <sup>2</sup> )	0.27	<b>0.47</b>	<b>0.44</b>	<b>0.41</b>	<b>0.37</b>	0.29	<b>0.34</b>	0.31	0.38	0.11	0.38	0.29	0.12	0.19	<b>0.32</b>	<b>0.29</b>	<b>0.3</b>
Площадь открытых пространств и агроландшафтов (на 1 км <sup>2</sup> ) Size of open areas and agricultural landscapes (per 1 km <sup>2</sup> )	<b>0.52</b>	<b>0.67</b>	<b>0.69</b>	<b>0.68</b>	<b>0.61</b>	<b>0.56</b>	<b>0.61</b>	<b>0.54</b>	<b>0.55</b>	<b>0.53</b>	<b>0.51</b>	<b>0.67</b>	<b>0.68</b>	<b>0.71</b>	<b>0.53</b>	<b>0.55</b>	<b>0.62</b>
Обводненность (на 1 км <sup>2</sup> ) Water content (per km <sup>2</sup> )	<b>0.32</b>	0.17	0.12	0.16	0.13	<b>0.24</b>	<b>0.31</b>	0.39	<b>0.26</b>	<b>0.28</b>	0.19	<b>0.27</b>	<b>0.35</b>	<b>0.31</b>	0.24	0.19	0.21
Высота травостоя (м) Herbage height (m)	<b>0.56</b>	<b>0.4</b>	<b>0.47</b>	<b>0.41</b>	<b>0.53</b>	<b>0.52</b>	<b>0.51</b>	<b>0.44</b>	0.39	0.44	<b>0.46</b>	<b>0.42</b>	<b>0.55</b>	<b>0.51</b>	0.17	0.22	<b>0.36</b>
Проективное покрытие травостоя (%) Projective grass cover (%)	<b>0.38</b>	0.31	0.35	0.37	0.49	<b>0.37</b>	0.42	0.35	<b>0.41</b>	<b>0.41</b>	0.32	0.37	0.43	<b>0.42</b>	0.25	0.31	0.35
Площадь селитебных ландшафтов (на 1 км <sup>2</sup> ) The area of residential landscapes (on 1 km <sup>2</sup> )	<b>0.41</b>	<b>0.51</b>	<b>0.5</b>	<b>0.49</b>	<b>0.47</b>	<b>0.46</b>	<b>0.48</b>	<b>0.56</b>	<b>0.59</b>	0.31	<b>0.57</b>	<b>0.42</b>	<b>0.44</b>	<b>0.41</b>	<b>0.46</b>	<b>0.49</b>	<b>0.41</b>

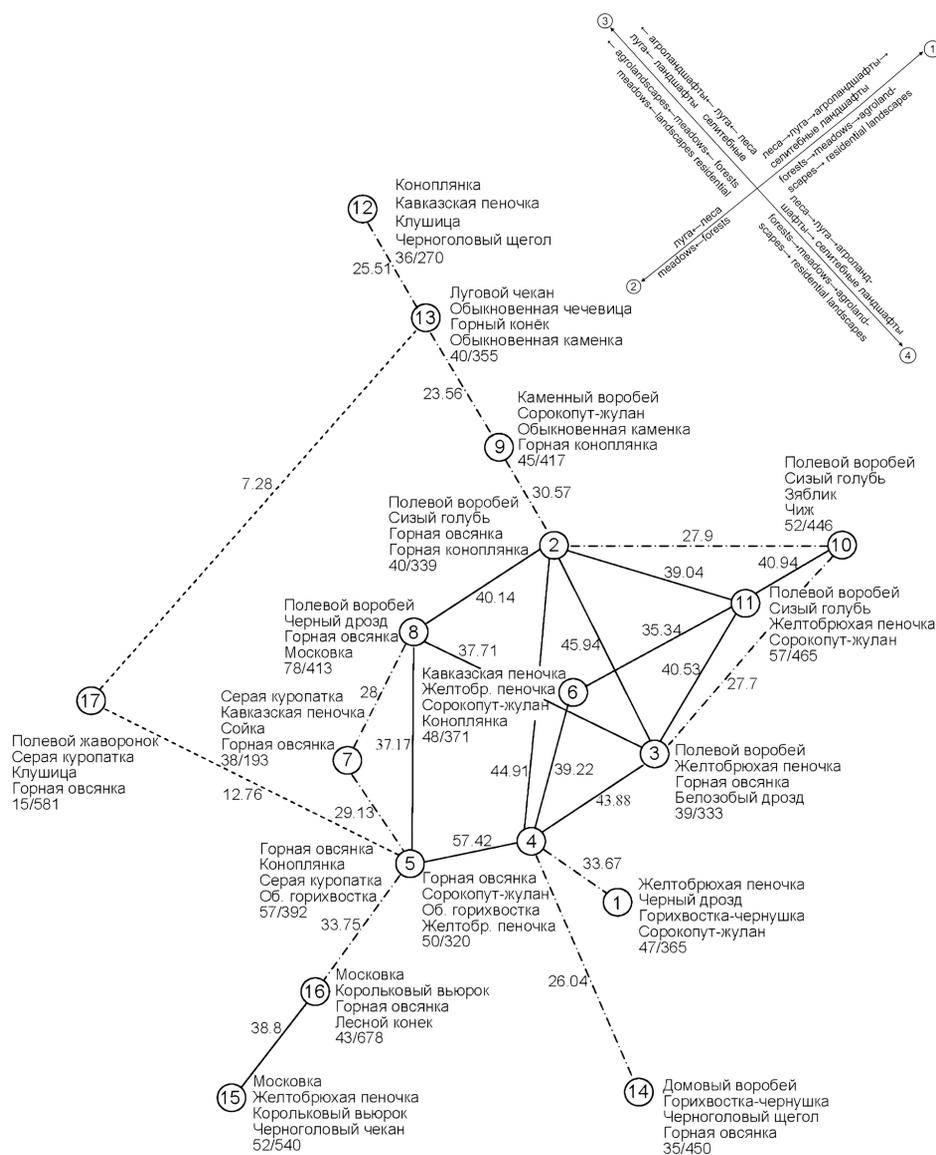
странстве. Такие показатели как плотность населения птиц, видовое богатство, состав и обилие лидирующих видов использовали как дополнительные характеристики при детализации авифаунистического и экологического сходства.

При анализе сходства сообществ птиц, определенных по матрице данных коэффициентов Жаккара-Наумова (Рис. 2), а также данных по обилию птиц, полученные в ходе корреляционного анализа (Табл. 1 и 3), дополнительно использовали данные фаунистического и экологического ранжирования, предварительно проведенного ранее (Вилков [Vilkov] 2023, Табл. 2).

**Таблица 2.** Категории сил факторов среды, оказывающих влияние на обилие птиц.

**Table 2.** Categories of environmental factors, influencing the abundance of birds.

Условные обозначения силы фактора среды Symbols of the strength of the environmental factor	Диапазон значений коэффициента корреляции Range of values of factor of correlation
Сильная +++ Strong +++	более 0.70 more than 0.70
Средняя ++ Average ++	от 0.50 до 0.69 from 0.50 to 0.69
Умеренная + Moderate +	от 0.30 до 0.49 from 0.30 to 0.49
Слабая – Weak –	до 0.29 up to 0.29



**Рис. 2.** Пространственная структура населения птиц Высокогорного Дагестана. *Обозначения:* цифры в кружках соответствуют названиям ключевых участков (Табл. 1 и 3). Сплошная линия – сходство выше принятого порога значимости; штрихпунктирная – незначимые (но максимальные из имеющихся) связи; штриховая – слабое сходство. Числа на линиях – сила сходства (связи) между авифаунистическими сообществами. Рядом с ключевыми участками указаны 4 первых лидирующих вида (по убыванию среднего обилия), ниже – видовое богатство (количество встречаемых видов), через дробь – суммарная плотность населения (в особях/км<sup>2</sup>). Граф построен в примерном обратном масштабе: чем выше сходство, тем ближе ключевые участки. В качестве порогового значения в матрице коэффициентов Жаккара-Наумова приняли сходство 35%. На схеме графа цифрами в кружках на вершинах стрелок обозначены направления трендов групп авифаунистических сообществ.

**Fig. 2.** Spatial structure of the bird population of High Mountain Dagestan. *Legend:* the numbers in the circles correspond to the names of key areas (see Table 1 and 3). Solid lines mean that similarity is above the accepted threshold of significance, dash-dotted lines show insignificant (but the maximum of the available) connections, dashed lines reflect weak similarity. The numbers on the lines indicate the strength of similarity (connection) between avifaunal communities. Next to the key areas, the first 4 leading species are indicated (in descending order of average abundance), below is the species richness (number of species encountered), and separated by a fraction is the total population density (in individuals/km<sup>2</sup>). The graph is built on an approximate inverse scale: the higher the similarity, the closer the key areas. The similarity of 35% was taken as the threshold value in the Jaccard-Naumov coefficient matrix. In the graph diagram, circled figures at the arrowheads indicate the direction of trends in groups of avifaunal communities.

**Таблица 3.** Сила влияния факторов среды на обилие птиц на уровне выделенных ключевых участков.**Table 3.** Force of influence of factors of environment on an abundance of birds at level of the allocated key sites.

Фактор Factor	Ключевой участок Key site																
	Верхнее Гаквари VerkhneeGakvari	Тахота / Takhota	Салда / Salda	Ругельда / Rugelda	Хонох / Khonokh	Урух-Сота / Urukhs-Sota	Рутул / Rutul	Тлярош / Tlyarosh	Гочоб / Gochob	Гортноб / Gortnob	Карануб / Karanub	Куруш / Kurush	Хосрех / Khosrekh	Гдым / Gdym	Кособ / Kosob	Мошоб / Moshob	Джаба / Dzhaba
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Площадь леса и зарослей кустарников (на 1 км <sup>2</sup> ) Area of forest and bushes (trees/km <sup>2</sup> )	++	+++	+++	+++	+++	++	++	++	++	++	+++	-	-	+	++	++	-
Высотный градиент (м над ур. м.) Altitude gradient (m above sea level)	+	++	++	+	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	++	+
Крутизна склонов (в градусах) Slope steepness (in degrees)	+	++	++	++	++	++	++	++	+	++	++	+	+	+	++	++	-
Площадь обрывов и скал с россыпями камней (м <sup>2</sup> ) The area of cliffs and rocks with scattered stones (m <sup>2</sup> )	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+
Площадь открытых пространств и агроландшафтов (на 1 км <sup>2</sup> ) Size of open areas and agricultural landscapes (per 1 km <sup>2</sup> )	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+++	++	++	++
Обводненность (на 1 км <sup>2</sup> ) Water content (per km <sup>2</sup> )	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
Высота травостоя (м) Herbage height (m)	++	+	+	+	++	++	++	+	+	+	+	+	++	++	-	-	+
Проективное покрытие травостоя (%) Projective grass cover (%)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
Площадь селитебных ландшафтов (на 1 км <sup>2</sup> ) The area of residential landscapes (on 1 km <sup>2</sup> )	+	++	++	+	+	+	+	++	++	+	++	+	+	+	+	+	+

Итак, при результирующей интерпретации пространственной структуры населения птиц, представленной на рисунке 2, мы отчетливо видим «ядро», сформированное из очень похожих друг на друга по плотности и облику населения сравниваемых авифаунистических сообществ из ключевых участков 5, 8, 4, 6, 2, 3 и 11. Из общей структуры графа можно выделить 4 основных тренда, определяющих формирование сообществ птиц и их территориальное распределение на уровне выделенных ключевых участков с указанием коэффициентов сходства.

Так, тренд первой группы авифаунистических сообществ, составляющих центральную часть графа, объединяет сообщества птиц с наи-

большими показателями сходства между ключевыми участками 4–6–11–10, суммарная плотность населения которых составляет 320–465 особей/км<sup>2</sup>. Небольшая разница в плотностях населения птиц сравниваемых ключевых участков объясняется тем, что последние, располагаясь в центральной, наиболее облесенной и орографически схожей части Высокогорного Дагестана, занимают довольно близкие интервалы высот местности с тенденцией к увеличению крутизны склонов по мере увеличения абсолютных высот (Атаев и др. [Ataev et al.] 2013). Об этом говорят и корреляционные связи обилия птиц сравниваемых ключевых участков с высотным градиентом местности, крутизной

склонов и облесенностью территорий. Важно подчеркнуть, что именно высота местности, крутизна склонов и их экспозиция определяют не только территориальное распределение древесной растительности, но и оказывают непосредственное воздействие на состав лесообразующих пород (Чиликина [Chilikina] 1960; Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001).

Сосновые и березовые леса в высокогорье Дагестана расположены преимущественно на склонах северных экспозиций. С увеличением высоты местности от 1700 до 2500 м над ур. м. площадь леса увеличивается, при этом сосновые леса в большинстве случаев поднимаются только до 2300 м над ур. м., тогда как березовые – до 2500 м над ур. м., заканчиваясь поясом березового криволесья, к которому прилегают закустаренные альпийские луга (Чиликина [Chilikina] 1960). Зона контакта березового криволесья с альпийскими лугами представляет собой переходную, экотонную, территорию со специфическими природно-климатическими условиями, определяющими мозаичность структуры ландшафтов в интервале высот 2500–2800 м над ур. м. Большое видовое и экологическое разнообразие, динамичность и непостоянство населения лесных и луговых птиц, населяющих эту зону, является отличительной ее чертой (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001). При этом сосновые леса, обеспечивающие зону экотона лесными птицами, располагаются на более крутых и скалистых склонах, тогда как березовые – на относительно пологих, что в значительной мере объясняет диффузное рассредоточение лесообразующих пород. Аксиоматично и то, что численность и видовое разнообразие птиц в березовых лесах выше, чем в сосновых (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001).

В настоящее время в высокогорье Дагестана продолжается рубка лесов в хозяйственных целях (в значительной мере это связано с отсутствием газификации), вследствие чего вырубленные леса замещаются закустаренными лугами (Чиликина [Chilikina] 1960), что неизбежно понижает численность и видовое разнообразие лесных птиц, тогда как доля луговых птиц на таких участках может возрастать. В свою очередь субальпийские луга в Высокогорном Дагестане, занимающие интервал высот 1700–2500 м над ур. м., сформировались на

склонах северных, северо-западных или северо-восточных экспозиций в условиях среднего увлажнения (Чиликина [Chilikina] 1960). Значительная их часть приурочена к местам сведения сосновых или березовых лесов. По сравнению с другими типами ландшафтов субальпийские луга в высокогорье Дагестана расположены дискретно, что придает их облику типично островной характер (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001). Большое значение на качественный и количественный составы птиц субальпийских лугов оказывает интенсивность выпаса скота, регулирующего высоту и плотность зарастания травянистого покрова. За последние 2–3 десятилетия в Высокогорной провинции Дагестана наметилась устойчивая тенденция к снижению численности выпасаемого скота, что ухудшает условия обитания (гнездования) луговых птиц, понижая их численность и видовое разнообразие (Лебедева и др. [Lebedeva et al.] 2010; Вилков [Vilkov] 2023).

Выявляя основные тенденции и связи между сравниваемыми авифаунистическими сообществами, отметим, что последовательное возрастание плотности населения птиц от 4 к 11 ключевому участку объясняется тем, что на их формирование, обилие и территориальное распределение максимальное воздействие оказал фактор облесенности, о чем мы упоминали выше. Об этом говорит и состав сравниваемых сообществ птиц, в которых доминируют представители европейского типа фауны, доля которых колеблется от 32 до 44%. В этой связи, между сравниваемыми авифаунистическими сообществами мы находим много общих видов лесных и древесно-кустарниковых птиц. Объясняется это тем, что, глубокая расчлененность склонов и чередующаяся смена экспозиций облесенных местообитаний с луговой растительностью, обуславливают повторяющиеся включения лугово-кустарниковых участков, населенных значительным числом лугово-кустарниковых птиц, часть из которых проникает в леса (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001), где рассредотачивается по их периферии, лесным дорогам, просекам, полянам и опушкам. Схожую тенденцию мы наблюдаем и в случаях проникновения лесных птиц в луговые станции, где последние населяют диффузно рассредоточенные одиночные деревья, кустарники и древесно-кустарниковые

колки. Подобный эффект обусловлен тем, что в альпике и субальпике достаточно сильное воздействие оказывает прямая и рассеянная солнечная радиация (Astamirova et al. 2021), благодаря которой дневные температуры здесь мало отличаются от таковых в лесных местообитаниях. В совокупности вышеизложенные тенденции объясняют не только сходство лесного населения с населением птиц закустаренных лугов (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001), где широкораспространенный тип фауны достигает 26–36%, но и сходство по обилию между сравниваемыми авифаунистическими сообществами в целом. В результате, просматривается закономерность – чем выше дифференциация лесообразующих пород облесенных участков и чем чаще они перемежаются с закустаренными лугами, тем больше видовое разнообразие и обилие птиц в соответствующих авифаунистических сообществах. Особенно хорошо это просматривается в сообществах птиц из 10 и 11 ключевых участков, охватывающих больший интервал высот местностей, по сравнению с сообществами птиц из 4 и 6 ключевых участков. В этой связи, влияние высотной поясности, состава лесообразующих пород и частоты размежевания облесенных участков луговыми стациями, включая зону экотона, и определяют увеличение среднего суммарного обилия и видового богатства авифауны в этих сообществах.

Дальнейший анализ пространственной структуры населения птиц показал, что сообщества лесных птиц из ключевых участков 4, 6, 11 и близкого к ним по сходству авифаунистического сообщества из 3 ключевого участка связаны между собой таким лидером по обилию, как желтобрюхая пеночка *Phylloscopus nitidus* Blyth, 1843 (15.8–30.9 особей/км<sup>2</sup>), поскольку в этих районах преобладают березовые леса, для которых этот вид является эдификатором. Параллельный анализ близких по связям авифаунистических сообществ из ключевых участков 4, 2, 3 и 4, 3, 6, 11 выявил сходство по таким лидерам по обилию среди лугово-кустарниковых птиц, как сорокопуд-жулан *Lanius collurio* Linnaeus, 1758 (23–25.1 особи/км<sup>2</sup>) и горная овсянка *Emberiza cia* Linnaeus, 1766 (14.3–27.4 особи/км<sup>2</sup>), населяющих закустаренные луга со скальными выходами, которые в свою очередь являются подходящими местообитаниями и для отдель-

ных видов лесных птиц (Вилков [Vilkov] 2023). Соответственно, именно эти два лидера по обилию и связывают сообщества лесных птиц из вышеуказанных ключевых участков с птицами закустаренных лугов. А так как сорокопуджулан и горная овсянка населяют и луговые стаии, т.е. открытые пространства, то через них осуществляется связь и с сообществами птиц открытых агроландшафтов (полями, сенокосными лугами), где на участках 2, 3, 11 и 10 лидирует по обилию полевой воробей *Passer montanus* (Linnaeus, 1758) (41.7–134 особи/км<sup>2</sup>), которого на участках 2, 11, 10 дополняет другой лидер по обилию – сизый голубь *Columba livia* J.F. Gmelin, 1789 (23.3–45.6 особи/км<sup>2</sup>). Ввиду того, что обилие птиц из вышеуказанных ключевых участков коррелирует с площадью открытых пространств и агроландшафтов, эти два фактора также оказали воздействие на формирование и территориальное распределение обсуждаемых авифаунистических сообществ. Вместе с тем полевой воробей и сизый голубь, как типичные синантропы, связывают сообщества птиц агроландшафтов с сообществами птиц селитебных ландшафтов, в которых они присутствуют круглогодично (оседлы), вылетая периодически в агроценозы на кормление. А поскольку обилие сообществ птиц из ключевых участков 10 и 11 коррелирует с площадью селитебных ландшафтов, то на их формирование и территориальное распределение также оказали воздействие масштабы площадей застроенных территорий, так как оба ключевых участка расположены в районах сосредоточения населения Высокогорного Дагестана, где хорошо выражена агро- и селитебная инфраструктуры.

В контексте изложенного важно упомянуть, что за последние 2–3 десятилетия в Высокогорном Дагестане устойчиво снижается сельскохозяйственное использование полей под посев зерновых культур, что привело к резкому снижению обилия ряда видов птиц, связанных ценотически с этими местообитаниями (Вилков [Vilkov] 2023). Согласно изложенному, первый обобщающий тренд сравниваемых авифаунистических сообществ направлен от центра графа вверх и вправо, связывая лесные сообщества птиц с авифауной открытых местообитаний, а затем с сообществами птиц агро- и селитебных ландшафтов (Рис. 2).

На формирование и территориальное распределение второй группы авифаунистических сообществ из ключевых участков 1–4 и 8–5–16–15 также оказали воздействие два наиболее сильных структурообразующих фактора – облесенность территории и площадь открытых пространств, о чем говорят корреляционные связи обилия птиц с соответствующими факторами среды. Подтверждается это составом сравниваемых сообществ птиц, в которых доминируют представители европейского (33–37%), широкораспространенного (25–36%) и средиземноморского (12–18%) типов фаун. При этом разница между суммарным обилием населения птиц из вышеуказанных сообществ уже достигает больших различий – 320–678 особей/км<sup>2</sup>. Связано это с тем, что основная группа обсуждаемых авифаунистических сообществ из ключевых участков 4, 5, 8, 15 и 16 также сосредоточена в центральной части высокогорья, тогда как сообщество птиц из ключевого участка 1 приурочено к северо-западу Высокогорной провинции. Основное различие между ландшафтами сравниваемых ключевых участков заключается в степени их облесенности и размежеванности закустаренными лугами. Реакция птиц на такие различия отражается в изменении их качественного и количественного составов за счет роста доли участия лугово-кустарниковых птиц. Кроме того, причины повышенного видового разнообразия и обилия представителей европейского, широкораспространенного и средиземноморского типов фаун в обсуждаемых авифаунистических сообществах объясняется тем, что в пределах альпийско-субальпийской зоны наблюдается большое стацимальное разнообразие (Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001). Последнее в значительной степени связано с мозаичным рассредоточением различных типов растительных ассоциаций – кустарниковых зарослей с редкостойными деревьями, зарослей рододендрона и кустарничков черники, брусники, костяники и водяники, предоставляющих птицам не только надежные укрытия, но и разнообразные растительные корма. К тому же насекомые, активные в таких урочищах в дневное время суток, создают существенное дополнение к рационам растительноядных птиц, равно как и определяют численность и видовое разнообразие насекомоядных птиц (Вилков [Vilkov] 2023).

В контексте изложенного нельзя не упомянуть и о весьма значимой роли, как центров притяжения авифауны, спорадично рассредоточенные по субальпийским и альпийским лугам скотоводческие фермы, кутаны и временные стоянки скота с убежищами для пастухов (небольшими домиками), которые следует рассматривать, как локальные включения антропогенного ландшафта. В таких стациях высокое содержание навоза, производимого скотом, определяет буйное развитие кормовых растений – чертополоха, чемерицы, бодяка, василька, крестовника и др., плоды которых и привлекают на кормление значительное число лугово-кустарниковых птиц – королькового вьюрка *Serinus pusillus* (Pallas, 1811) (13.7 особей/км<sup>2</sup>, здесь и далее указано среднее суммарное обилие по всем ключевым участкам), обыкновенную чечевицу *Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770) (11.5 особей/км<sup>2</sup>), коноплянку *Linaria cannabina* (Linnaeus, 1758) (9.9 особей/км<sup>2</sup>), черноголового щегла *Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758) (9.3 особи/км<sup>2</sup>) и др. Здесь же в густых зарослях крапивы, высокорослых трав и локальных древесно-кустарниковых колках гнездятся дрозды – черный *Turdus merula* Linnaeus, 1758 (10.8 особей/км<sup>2</sup>), белозобый *T. torquatus* Linnaeus, 1758 (4.6 особей/км<sup>2</sup>), кавказская пеночка *Phylloscopus lorenzii [sindianus]* (Lorenz, 1887) (11.1 особей/км<sup>2</sup>) и др., тогда как пастушьи домики, сложенные из природного камня, привлекают на гнездование горихвостку-чернушку *Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) (11.9 особей/км<sup>2</sup>), обыкновенную каменку *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758) (4.6 особей/км<sup>2</sup>), полевого воробья (27.3 особи/км<sup>2</sup>) и других птиц. Обогащают стацимальное разнообразие в альпийско-субальпийской зоне и скальные выходы с россыпями камней. Последние предоставляют птицам дополнительные места для гнездования и надежные укрытия в непогоду и на ночлеге, поскольку нагретые днем скалы и камни отдают ночью тепло не сразу, в связи с чем температура в скальных нишах и щелях ночью выше, чем снаружи, что и привлекает птиц (Ирисов [Irisov] 1997; Бёме и Банин [Boehme and Banin] 2001).

Как следствие, обилие птиц из обсуждаемых сообществ сильно варьирует, достигая максимума в районах с наиболее благоприятными условиями обитания (ключевые участки 8, 15 и 16),

постепенно уменьшаясь к границам их экологического пессимума (ключевые участки 5, 1 и 4). Таким образом, наличие или отсутствие вышеуказанных стаций в районах исследований определяет не только качественный, но и количественный составы сравниваемых сообществ. Так, в сообществах лесных птиц из ключевых участков 4, 1 и 15 связующим лидером по обилию является желтобрюхая пеночка (15.8–74.1 особи/км<sup>2</sup>), доминирующая в мелколиственных лесах с примесью сосны, к которой присовокупляется и черный дрозд (42.7–21.6 особи/км<sup>2</sup>), связывающий сообщества лесных птиц из ключевых участков 8 и 1. При продвижении с северо-запада высокогорья в центральную часть Высокогорной провинции, в составе лесообразующих пород все большую долю начинает занимать сосна. По градиенту облесенности и смене состава лесообразующих пород от березовых к сосново-березовым и сосновым, прослеживается и смена птиц-эпифитов, что мы наблюдаем в авифаунистических сообществах из ключевых участков 8, 15 и 16, в составе которых на лидирующие позиции уже выходит московка *Periparus ater* (Linnaeus, 1758) (17.4–78.3 особи/км<sup>2</sup>), доминирующая в сосновых и сосново-березовых лесах. Подобного типа лесные урочища населяет и другой лидер по обилию – корольковый вьюрок (42.3 и 57.8 особей/км<sup>2</sup>). А поскольку последний населяет не только леса, но и древесно-кустарниковые колки, мозаично рассредоточенные по альпийско-субальпийским лугам с выходами скал, то через него, как медиатора, прослеживается связь лесных птиц с птицами открытых закустаренных лугов. Параллельно, корольковый вьюрок связывается через горную овсянку и с сообществом луговых птиц из 16 ключевого участка, а та, в свою очередь, связывается с сообществами лугово-кустарниковых птиц из 5, 8 и 4 ключевых участков. В сообществе же птиц 4 ключевого участка к горной овсянке (27.4 особи/км<sup>2</sup>) присовокупляется еще один лидер по обилию среди лугово-кустарниковых птиц – сокопуть-жулан (25.1 особей/км<sup>2</sup>), через которого осуществляется связь с луговым сообществом из 1 ключевого участка, где его обилие снижается до 17.3 особи/км<sup>2</sup>, поскольку в этом районе высота травостоя, как регулирующего фактора (Лебедева и др. [Lebedeva et al.] 2010), выше, что подтверждается корреляционной связью с обилием

населения птиц. Таким образом, на схеме (Рис. 2) видно, что второй обобщающий тренд обсуждаемых сообществ птиц направлен от центра графа вниз и влево, связывая лесные сообщества птиц с авифауной открытых пространств.

Третья группа авифаунистических сообществ из ключевых участков 4–8–3–11 также расположена в центральной части высокогорья, в связи с чем на ее формирование, обилие и территориальное распределение оказали влияние три сильно скоррелированных структурообразующих фактора – облесенность территории, площадь открытых пространств и площадь селитебных ландшафтов. Как следствие, для данной группы сообществ птиц также характерно не только близкое фаунистическое сходство, но и обилие населения, варьирующие от 320 до 465 особей/км<sup>2</sup>. А поскольку в этих районах преобладают леса, закустаренные луга с выходами скал и крупные населенные пункты с полями, сенокосными лугами и садово-огородными комплексами, то основу облика сравниваемых сообществ птиц здесь также формируют представители европейского (32–39%), широкопространенного (25–36%) и средиземноморского (12–16%) типов фаун. В результате и в этих авифаунистических сообществах мы находим много общих видов лесных и лугово-кустарниковых птиц, а также птиц селитебных ландшафтов.

Динамика обилия и облика населения птиц в этих сообществах подчиняется тем же тенденциям и закономерностям, о которых мы упоминали выше, а именно, соотношением площадей облесенных местообитаний с луговыми стациями и антропогенно измененными ландшафтами. Так, сообщества лесных птиц из ключевых участков 4, 3 и 11 связаны между собой желтобрюхой пеночкой (15.8–23.7–26.9 особей/км<sup>2</sup>), поскольку в этих районах преобладают березовые леса, площадь которых сильно коррелирует с обилием населения птиц. В свою очередь, сообщества лесных птиц из ключевых участков 4, 3, 2 и 8 связываются через горную овсянку (27.4–20.4–14.1–21.1 особей/км<sup>2</sup>) с сообществами лугово-кустарниковых птиц, к которым на участках 4 и 11 присоединяется жулан (25.1–23 особи/км<sup>2</sup>), что, в совокупности, подтверждается корреляцией обилия птиц с площадью открытых пространств. Сообщества же луговых птиц из ключевых участков 3, 11, 2 и 8

связываются через горную овсянку с сообществами птиц агроландшафтов (полей, сенокосных лугов), где лидирует по обилию полевой воробей (56.2–39.4 особи/км<sup>2</sup>), через которого осуществляется связь с сообществом птиц селитебного ландшафта из ключевого участка 11, к которому на этом же участке примыкает сизый голубь (29.7 особи/км<sup>2</sup>).

Отслеживая связь обсуждаемой группы птиц с авифаунистическими сообществами с менее выраженными коэффициентами сходства из ключевых участков 2, 9, 13 и 12, мы видим, что сообщества птиц открытых местообитаний из ключевых участков 3, 8, 2 и 4 связываются горной овсянкой (20.4–21.1–21.7–27.4 особей/км<sup>2</sup>), тогда как связь сообществ птиц закустаренных лугов из ключевых участков 4, 11 и 9 обеспечивает жулан (25.1–23–44.8 особей/км<sup>2</sup>), что подтверждается корреляцией обилия населения птиц с площадью открытых пространств. В свою очередь сообщества птиц открытых местообитаний из ключевых участков 3, 11, 8 и 2 связываются через полевого воробья (56.2–108.8–39.4–41.7 особей/км<sup>2</sup>) с сообществами птиц агро- и селитебных ландшафтов, связь которого усиливается сизым голубем на ключевых участках 11 и 2 (23.3–29.7 особей/км<sup>2</sup>), что в обоих случаях объясняется корреляцией обилия птиц с площадью застроенных ландшафтов. Далее, сообщества луговых птиц из ключевых участков 2 и 9 связываются через лидера по обилию среди птиц субальпийских лугов с выходами скал – горной коноплянкой *Linaria flavivirostris* (Linnaeus, 1758) (20–28.1 особей/км<sup>2</sup>), а на участках 9 и 13 мы наблюдаем связь через обыкновенную каменку *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758) (28.3–25 особей/км<sup>2</sup>), связывающую луговые сообщества из центральной части высокогорья с сообществами птиц открытых местообитаний, расположенных на юго-востоке Высокогорной провинции.

На этом этапе связь между сообществами птиц из ключевых участков 4, 8, 3, 11, 2 и 9 с сообществами птиц из ключевых участков 13 и 12 не просматривается, так как два последних участка расположены в более аридизированной и безлесной юго-восточной части Высокогорной провинции, где доминируют иные лидеры по обилию. Несмотря на слабую облесенность последних двух участков, здесь продолжают доми-

нировать лесные и древесно-кустарниковые птицы (доля европейских видов составляет 22–25%; широко распространенных – 38–39%), обилие которых слабо коррелирует с разрозненными древесно-кустарниковыми колками на 13 ключевом участке, включая схожие местообитания (гнездовые станции), расположенные на высоте 1960 м над ур. м. в 5 км ниже и южнее 12 ключевого участка. При этом гнездящиеся здесь лесные птицы активно используют в качестве рекреационно-кормовых станций высокотравные субальпийские луга (высота травостоя достигает 0.7–2.5 м), рассредоточенные по ложбинам и балкам гор северных экспозиций (Чиликина [Chilikina] 1960) на высоте 2600 м над ур. м., куда отгнездившиеся в вышеуказанных гнездовых станциях птицы поднимаются на кормление, чему способствует ход фенологических явлений (Ирисов [Irisov] 1997). Несмотря на наличие в этих районах лесных птиц, фоновый облик обсуждаемых авифаунистических сообществ здесь все же определяют птицы субальпийских и альпийских лугов, включая птиц селитебных и агроландшафтов (обширных сенокосных лугов), обилие которых средне коррелирует с площадью открытых пространств и слабо связано с площадью локально застроенных территорий. Схема изложенного представлена на рисунке 2, где третий обобщающий тренд направлен вверх и влево от центра графа, соответствуя поэтапному переходу лесных сообществ к птицам открытых местообитаний, а затем к сообществам птиц селитебных ландшафтов, и вновь возвращаясь к сообществам птиц открытых пространств.

Завершает интерпретацию четвертая группа авифаунистических сообществ из ключевых участков 2–6–5 и далее к 3, 4 и 14 ключевым участкам. Вся перечисленная группа авифаунистических сообществ, за исключением 14 участка, также сосредоточена в центральной, облесенной части высокогорья, где значительную долю площадей занимают закустаренные луга с выходами скал и примыкающие к ним селитебные ландшафты, что подтверждается корреляционными связями обилия птиц с перечисленными факторами среды. Соответственно, именно эти фоновые ландшафты (местообитания) и повлияли на формирование облика населения птиц, определяя их территориальное распределение и обилие, варьирующее от 339 до 450 особей/км<sup>2</sup>.

При этом, основу сравниваемых авифаунистических сообществ и в этих случаях составляют европейские (32–44%), широкораспространенные (28–37%) и средиземноморские (13–18%) птицы, что, в первую очередь определяется ландшафтной спецификой исследуемых районов. Исходя из установленной корреляции обилия птиц с высотным градиентом местности и крутизной склонов, в этих районах доминируют относительно пологие горные склоны, определяющие формирование сосново-березовых лесов с превалярованием березы. Подтверждается изложенное наличием здесь желтобрюхой пеночки, связывающей сообщества лесных птиц из ключевых участков 4, 6 и 3 (15.8–23.7–30.9 особей/км<sup>2</sup>) с сообществами лесных птиц из ключевых участков 4 и 5, связанных между собой другим лидером по обилию – обыкновенной горихвосткой *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758) (19.3–26.6 особей/км<sup>2</sup>). В свою очередь, мозаичность лесов, размежеванных открытыми пространствами, определяет большую близость лесного населения птиц с сообществами птиц субальпийских лугов со скальными выходами и россыпями камней. Так, сообщества лесных птиц из ключевых участков 5, 4, 3, 2 и 14 связываются через горную овсянку (41.8–27.4–20.4–18.1 особей/км<sup>2</sup>) с луговыми сообществами из этих же участков, которые на 6 и 4 ключевых участках дополняет сорокопуд-жулан (25.1–25.2 особей/км<sup>2</sup>), причем эта связь просматривается не только в центральной части высокогорья, но и с сообществом луговых птиц из 14 ключевого участка, расположенного на юго-востоке Высокогорной провинции. Примечательно, что именно через горную овсянку осуществляется связь луговых птиц с сообществами птиц антропогенно измененных ландшафтов (полей и садово-огородных комплексов) из ключевых участков 2 и 3, в которых лидирует по обилию полевой воробей (41.7–56.2 особей/км<sup>2</sup>). В соответствии с изложенным, на схеме (Рис. 2) мы видим, что четвертый обобщающий тренд обсуждаемых сообществ птиц направлен вниз и вправо от центра графа, соответствуя переходу лесных сообществ к населению птиц открытых местообитаний, а затем и к птицам селитебных ландшафтов.

Несмотря на завершенность интерпретации пространственной структуры населения птиц, основанной на наибольших коэффици-

ентах сходства между сравниваемыми сообществами птиц, приведем пример населения птиц с наименьшим коэффициентом сходства, что позволит уяснить разницу между сравниваемыми авифаунистическими сообществами в Высокогорном Дагестане в целом. Так, ключевой участок 17 (Джаба) представлен весьма своеобразным набором птиц, обилие которых наименее схоже с обилием птиц из других ключевых участков. Принципиальное его отличие объясняется условиями формирования на *пологих* аридизированных склонах остепненных субальпийских лугов, где лидирует по обилию полевой жаворонок *Alauda arvensis* Linnaeus, 1758 (193.3 особи/км<sup>2</sup>), гнездовые станции которого расположены на наиболее пологих участках ландшафта (Караваяев и Хубиев [Karavaev and Khubiev] 2015), что и определяет его статус, как вида-эдификатора для данного типа ландшафтов. Подобного типа местообитания доминируют на юго-востоке Высокогорной провинции, где отсутствует естественная лесная растительность, тогда как привнесенные человеком древесно-кустарниковые формы, присутствуют здесь только в садово-огородных комплексах селения Джаба и ниже по склону у водотока. В соответствии с фоновой аридностью данной территории здесь на лидирующие позиции уже выходят представители средиземноморского (27%), широкораспространенного (20%) и монгольского (20%) типов фаун, тогда как доля птиц европейского фаунистического комплекса не превышает 7%.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горах с размытым высотно-поясным градиентом, связанным с инверсией поясов растительности, традиционные методы обработки эмпирического материала не дают ожидаемого результата и ведут к погрешности. В настоящей работе проведен комплексный анализ населения птиц Высокогорного Дагестана с использованием современных математических методов. По оценкам сил связей, определенным по матрице данных сходства коэффициентов Жаккара-Наумова, построен граф, отражающий пространственную структуру населения птиц на уровне выделенных ключевых участков. Интерпретация пространственной структуры населения птиц основана на данных кластерного

и корреляционного анализов, обилии и плотности населения птиц, их видовом богатстве, составе и обилии лидирующих видов, а также на данных фаунистического и экологического ранжирования. Используемый алгоритм позволил определить не только сходство и изменение авифаунистических сообществ по их обилию и таксономическому составу, но и по фаунистической и экологической близости с учетом экологической специфики района исследований. В результате, определены 4 структурообразующих фактора среды, градиенты которых совпадают с основными трендами пространственной изменчивости населения птиц. При оценке силы и общности связи факторов среды с территориальной изменчивостью населения птиц (с учетом площадей ландшафтов) наиболее значимым оказалось воздействие облесенности, площади открытых пространств и площади селитебных ландшафтов. В целом схема ориентирована по нарастанию антропогенного влияния. По выявленным связям возможна территориальная индикация сообществ птиц, которая позволяет компенсировать невозможность детального обследования отдельных площадей исследуемого высокогорья. При интерпретации пространственных отличий с учетом естественных и антропогенных изменений, возможно создание прогностической модели трансформации авифаунистических сообществ в пределах исследуемой территории. Анализ существующих угроз, оказывающих отрицательное воздействие на численность и видовое разнообразие птиц, позволил разработать концепцию управления популяциями, основу которой составляют 4 стратегических направления.

1. Газифицировать Высокогорный Дагестан в целях предотвращения рубки лесов и восстановления видового разнообразия лесных птиц;

2. Для сохранения видового разнообразия луговых птиц, на участки лугов с повышенной зарастаемостью травянистой растительностью перенаправить выпас скота;

3. Увеличить площадь полей под посев зерновых культур для сохранения видового разнообразия зерноядных птиц;

4. Для сохранения видового разнообразия хищных птиц на полях зерновых культур установить в мозаичном порядке присады.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных научных исследований Прикаспийского института биологических ресурсов – обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, регистрационный номер АААА-А20-120062990 013-5.

## ЛИТЕРАТУРА

- Afonin P.V.** 1985. Structure of the bird population in the altitudinal zones of Kabardino-Balkaria. *Ornithology (Moscow)*, **20**: 104–112. [In Russian].
- Astamirova M.A.-M., Taysumov M.A., Umarov M.U., Baybatyrova E.R., Magomadova R.S. and Abdurzakova A.S.** 2021. Brief analysis of the vegetation cover native to the Russian Caucasus. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, **817**: 012007. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/817/1/012007>
- Ataev Z.V.** 2018. Recent glaciation of Bogossky Range. *Dagestan State Pedagogical University Journal. Natural and Exact Sciences*, **12**(2): 62–74. [In Russian]. <https://doi.org/10.31161/1995-0675-2018-12-2-62-74>
- Ataev Z.V. and Bratkov V.V.** 2014. Response of landscapes of the North Caucasus to modern climate change. *South of Russia: ecology, development*, **9**(1): 141–157. [In Russian]. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2014-1-141-157>
- Ataev Z.V., Bratkov V.V. and Gadzhimuradova Z.M.** 2013. Geomorphological differentiation of the landscape belts of Dagestan. *Monitoring, Science and Technology*, **4**(17): 7–10. [In Russian].
- Banin D.A.** 1988. Ornithological characteristics of the avifauna of the subalpine belt of the southern mountain chain of the Soviet Union and adjacent mountainous countries. *Ornithology (Moscow)*, **23**: 23–63. [In Russian].
- Baranov A.A. and Voronina K.K.** 2006. The main reasons for the formation of a high level of bird biodiversity in the Altai-Sayan ecoregion (Central Siberian part). *Bulletin of the Krasnoyarsk State University of Natural Sciences*, **5**(1): 67–72. [In Russian].
- Boehme R.L. and Banin D.A.** 2001. Mountain avifauna of the southern Palearctic (Eco-geographical analysis). Publishing House of Moscow State University, Moscow, 256 p. [In Russian].
- Borisov B.Z., Borisov Z.Z. and Isaev A.P.** 2007. Climatic features and the population of nesting birds on the macrostructures of the mountains of Central Verkhoyansk. Influence of climatic and environmental changes on permafrost ecosystems. Proceedings of the third international conference “The role of permafrost eco-

- systems in global climate change”, Yakutsk: 218–224. [In Russian].
- Borisov Z.Z., Romanov A.A., Isaev A.P. and Borisov B.Z. 2011.** Distribution of lowland birds in the mountain ranges and plateaus of Northern Asia. *Russian Journal of Ornithology*, **20**(634): 347–354. [In Russian].
- Chilikina L.N. 1960.** Essay on the vegetation of Dagestan ASSR and its natural fodder lands. In: E.V. Shiffers (Ed.). Natural fodder vegetation of Dagestan. Dagestan Branch of the Academy of Sciences of the USSR, Makhachkala: 8–88. [In Russian].
- Crick H.Q.P. 2004.** The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**(Suppl. 1): 48–56. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00327.x>
- Dorzhogutapova G.D. and Makarova A.V. 2011.** Summer bird population of high-mountain shrub communities on the Velsky and Chinese loaches (Eastern Sayan). *Bulletin of the Buryat State University. Biology, geography*, **4**: 189–194. [In Russian].
- Golovatin M.G. and Paskhalny S.P. 2005.** Birds of the Polar Urals. Ural University Publishing House, Ekaterinburg: 560 p. [In Russian].
- Golubchikov Yu.N. 1996.** Geography of mountainous and polar countries. Moscow State University Publishing House, Moscow, 304 p. [In Russian].
- Grigoriev A.A., Moiseev P.A. and Nagimov Z.Ya. 2013.** Dynamics of the upper limit of tree vegetation in the highlands of the Subpolar Urals under the influence of modern climate change. *Ecology*, **4**: 284–295. [In Russian].
- Herzog S.K., Kessler M. and Bach K. 2005.** The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*, **28**(2): 209–222. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03935.x>
- Irisov E.A. 1997.** Birds in mountainous countries: An analysis of ecological and physiological adaptations. Nauka, Sibirskoe otdelenie RAN, Novosibirsk, 208 p. [In Russian].
- Isakov Yu.A. 2005.** On the issue of elementary populations in birds. *Russian Ornithological Journal*, **14** (297): 769–791. [In Russian].
- Jaccard P. 1902.** Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles*, **38**: 69–130.
- Karavaev A.A. and Khubiev A.B. 2015.** Ecological structure of nesting bird fauna in mountain meadows of Karachay-Cherkessia. Steppe birds of the North Caucasus and adjacent regions: Study, use, protection: Proceedings of the International Conference, village Divnoe, April 17–19, 2014. Akademtzentr, Rostov-na-Donu: 42–55. [In Russian].
- Kattan G.H. and Franco P. 2004.** Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, **13** (5): 451–458. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00117.x>
- Kaufman B., Schneider D., McKay N., Ammann K., Bradley R., Briffa R., Miller G., Otto-Bliesner B., Overpeck J. and Vinther B. 2009.** Arctic Lakes 2k Project Members. Recent Warming Reverses Long-Term Arctic Cooling. *Science*, **325**(5945): 1236–1239. <https://doi.org/10.1126/science.1173983>
- Lebedeva N.V., Ponomarev A.V., Savitsky R.M., Arzanov Yu.G. and Ilyina L.P. 2010.** Terrestrial fauna as an indicator of pasture load. *Bulletin of the Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, **6** (4): 84–95. [In Russian].
- Lehikoinen A., Brotons L., Calladine J., Campedelli T., Escandell V., Flousek J., Grueneberg Ch., Haas F., Harris S., Herrando S., Husby M., Jiguet F., Kållås J., Lindström Å., Lorrillière R., Molina B., Pladevall C., Calvi G., Sattler T. and Trautmann S. 2019.** Declining population trends of European mountain birds. *Global Change Biology*, **25**(2): 577–588. <https://doi.org/10.1111/gcb.14522>
- Litvinskaya S. and Murtazaliev R. 2015.** Chapter 20. Vegetation diversity of the Russian part of the Caucasus in the era of climate change. In: M. Ozturk, Khalid Rehman Hakeem, I. Faridah-Hanum and Recep Efe. (Eds). Climate change impacts on high-altitude ecosystems. Springer International Publishing, Switzerland: 523–544. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-12859-7\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-319-12859-7_20)
- Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B. and Ackerly D.D. 2009.** The velocity of climate change. *Nature*, **462**: 1052–1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>
- McCain C.M. and Grytnes J.A. 2010.** Elevation gradients in species richness. In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd, Chichester: 1–10. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>
- Nathan R. and Werner Y.L. 1999.** Reptiles and breeding birds on Mt. Hermon: Patterns of altitudinal distribution and species richness. *Israel Journal of Zoology*, **45** (1): 1–33.
- Naumov N.P. 1963.** Ecology of animals. Visshaya shkola, Moscow, 618 p. [In Russian].
- Naumov R.L. 1964.** Birds in the foci of tick-borne encephalitis in the Krasnoyarsk Territory. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Moscow, 19 p. [In Russian].
- Parra J.L., Graham C.C. and Frelle J.F. 2004.** Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography*, **27**: 350–360. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03822.x>
- Perevozov A.G. 2011.** Changes in species richness and population density of insectivorous birds along the altitudinal gradient in the western Caucasus. *Zoological Journal*, **90**(12): 1492–1501. [In Russian].
- Polivanov V.M., Polivanova N.N. and Vitovich O.A. 1986.** Ornithological research in the North-West

- Caucasus. *Proceedings of the Teberdinsky State Reserve (Stavropol)*, **10**: 1–320. [In Russian].
- Post E., Forchhammer M., Bret-Harte M., Callaghan T., Christensen T., Elberling B., Fox A., Gilg O., Hik D., Høye T., Ims R., Jeppesen E., Klein D., Madsen G., McGuire A., Rysgaard S., Schindler D., Stirling I., Tamstorf M., Tyler N., Wal R., Welker J., Wooley P., Schmidt N. and Aastrup P. 2009.** Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science*, **325**: 1355–1358. <https://doi.org/10.1126/science.1173113>
- Poulsen B.O. 2002.** Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 1551–1566. <https://doi.org/10.1023/A:1016839518172>
- Romanov A.A. 2013.** Avifauna of the mountains of the Asian Subarctic: patterns of formation and dynamics. Moscow: Russian Society for the Conservation and Study of Birds named after M.A. Menzbir, Moscow, 360 p. [In Russian].
- Romanov A.A., Koblik E.A., Melikhova E.V., Arkhipov V.Yu., Golubev S.V., Volchenkova M.V. and Astakhova M.A. 2016.** Richness in Bird Species of the Eastern Himalayas in Early Spring. *Contemporary Problems of Ecology*, **9**(5): 529–534. <https://doi.org/10.15372/sej20160502>
- Romanov A.A., Melikhova E.V. and Zarubina M.A. 2019a.** Birds of the mountains of North Asia: results of research 2010–2018. Russian Society for the Conservation and Study of Birds named after M.A. Menzbir, Moscow, 240 p. [In Russian].
- Romanov A.A., Melikhova E.V., Zarubina M.A., Miklin N.A. and Yakovlev V.O. 2019b.** Avifauna of Mountains in Northeastern Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, **12**(4): 339–345. <https://doi.org/10.1134/S1995425519040097>
- Shemyakin E.V., Vartapetov L.G., Borisov B.Z., Borisov Z.Z. and Isaev A.P. 2014.** Summer population of birds in the upper altitudinal plant zones of the Aldan Highlands (on the example of the city of Evota). *Bulletin of the North-Eastern Federal University named after M.K. Ammosova*, **11**(3): 53–59. [In Russian].
- Swen C.R. 2004.** Struktur und Diversität von Vogelgemeinschaften in Bergnebelwäldern von Alta Verapaz, Guatemala, und deren Relevanz für Naturschutzstrategien. *Die Vogelwarte*, **42**(4): 368–370.
- Tsybulin S.M. 2009.** Birds of Altai: spatiotemporal differentiation, structure and organization of the population. Nauka, Novosibirsk, 234 p. [In Russian].
- Tsybulin S.M., Mitrofanov O.B., Ravkin Yu.S., Smetanin V.N., Belyaev K.G., Malkov N.P., Gureev S.P., Malkov E.E., Durnev Yu.A., Grabovsky M.A., Malkov V.N. and Ananin A.A. 2001.** Spatial differentiation of the winter bird population in the mountains of Southern Siberia: main directions and factors. *Siberian Ecological Journal, Ekaterinburg*, **1**: 35–52. [In Russian].
- Vilkov E.V. 2018.** Structure and Distribution of the Bird Population in Inner-mountain Dagestan. *Contemporary Problems of Ecology*, **11**(6): 635–651. <https://doi.org/10.1134/S1995425518060124>
- Vilkov E.V. 2023.** Structural organization and ecology of birds of the High-Mountainous Dagestan. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **327**(2): 139–169. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.2.139>