

УДК 581.524.3

ПОСТПАСТИБИЩНОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ СУБАЛЬПЬСКИХ ЛУГОВ НА ЛАГОНАКСКОМ НАГОРЬЕ (ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

В.В. Акатов¹, Т.В. Акатова²

Проанализировано постпастбищное восстановление субальпийских лугов на Западном Кавказе (Лагонакское нагорье). Результаты показали, что в течение 15–20 лет отсутствия выпаса нарушенные в прошлом сообщества изменяются преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако они все еще существенно отличаются от природных сообществ, в том числе значительно более низким видовым богатством. Имеются примеры вторичной деградации пастбищных ценозов. Сделано предположение, что для полного восстановления нарушенной выпасом субальпийской растительности требуется значительно более длительный период времени.

Ключевые слова: субальпийские луга, выпас скота, пастбищная дигрессия, вторичная сукцессия, видовой состав, видовое богатство, доминанты.

Пастбища возникли несколько миллионов лет назад под воздействием крупных травоядных животных. Около 4–11 тыс. лет назад их площадь была значительно расширена человеком, и они стали одним из наиболее распространенных типов экосистем, а выпас домашних животных – одним из главных способов использования земель (Шилов, Уразов, 1984; Frank et al., 1998; Asner et al., 2004; Cingolani et al., 2008; Deng et al., 2013). Однако в последние десятилетия экономическое давление привело к отказу от выпаса во многих регионах мира, в том числе и в России (Шилов, Уразов, 1984; Тесля, 2009; Кандалова, Лысанова, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Austin et al., 1986; Başnou et al., 2009; Hopkins, Holz, 2006; Peco et al., 2006; Gellrich et al., 2007; Golodets et al., 2010; Vassilev et al., 2011; Setten, Austrheim, 2012; Navarro, Pereira, 2012; Pornaro et al., 2013 и др.). В странах СНГ и Восточной Европы это связывают с экономическим кризисом после разрушения социалистической экономики, в странах Западной Европы и других регионах мира – с нерентабельностью традиционного экстенсивного животноводства в условиях индустриализации и глобализации сельского хозяйства (Кандалова, Лысанова, 2010; Baumann et al., 2011; Plieninger et al., 2014). В результате в последние 20–50 лет на пастбищах многих регионов широкое распространение получили восстановительные сукцессии.

Как следует из результатов исследований, общее направление таких процессов мало отличается в разных типах сообществ. На первом этапе сокращается доля однолетних, низкорослых и плохо поедаемых животными видов растений и, напротив, растет доля высоких многолетних видов, обилие первичных доминантов, проективное покрытие и продуктивность сообществ (Шилов, Уразов, 1984; Юнусбаев и др., 2001; Кандалова, Лысанова, 2010; Anderson, Holte, 1981; Golodets et al., 2010; Vassilev et al., 2011; Deng et al., 2013 и др.). В дальнейшем степные фитоценозы зарастают кустарниками, а луговые, за исключением расположенных выше границы леса, постепенно сменяются лесными сообществами (Горчарук, Семагина, 1985; Миркин, Наумова, 2012; MacDonald et al., 2000; Bielsa et al., 2005; Gellrich et al., 2007; Navarro, Pereira, 2012; Setten, Austrheim, 2012; Barrio et al., 2013 и др.). Видовое богатство сообществ на первых стадиях восстановительной сукцессии либо растет (преимущественно в малопродуктивных степных и средиземноморских сообществах), либо снижается (преимущественно в высокопродуктивных луговых ценозах в связи с ростом покрытия доминантов) (Кононов, 1960; Юнусбаев и др., 2001; Persson, 1984; Zhang, 1998; Ram, 2005; Schultz et al., 2011; Vassilev et al., 2011; Wu et al., 2012; Pornaro et al., 2013; Catorci et al., 2013; Deng et al., 2013; Plieninger et al., 2014), а затем по мере накопления ветоши или увеличения плотности кустарников и

¹ Акатов Валерий Владимирович – профессор кафедры экологии и защиты окружающей среды Майкопского государственного технологического университета, докт. биол. наук (akatovmgti@mail.ru); ² Акатова Татьяна Владиславовна – ст. науч. сотр. Кавказского государственного природного биосферного заповедника, канд. биол. наук (hookeria@mail.ru).

деревьев только снижается (Кандалова, Лысанова, 2010; Miller et al., 1999; MacDonald et al., 2000; Pornaro et al., 2013; Plieninger et al., 2014 и др.).

Скорость постпастбищных сукцессий зависит от многих факторов, в том числе от типа растительности, почвенных условий, количества осадков, истории выпаса и продолжительности отдыха (Работнов, 1984; Миркин, Наумова, 2012; Smith, Rushton, 1994; Bai et al., 2001; Ewans, 2004; Karatassiou, Koukoura, 2009). Поэтому данные об этом параметре из разных районов мира существенно различаются. Так, в некоторых работах делается вывод о высокой скорости восстановительных процессов, по крайней мере, в их начале (Тесля, 2009; Кандалова, Лысанова, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Persson, 1984; Golodets et al., 2010); в других – о незначительных изменениях в первые 10–25 лет (Turner, Paulsen, 1976; Finegan, 1984; Ewans, 2004; Valone, Sauter, 2005; Milchunas, 2006; Vassilev et al., 2011; Pornaro et al., 2013) и ускорении в последующие годы (Finegan, 1984; Valone, Sauter, 2005; Pornaro et al., 2013). В некоторых случаях лесной покров формируется в течение 10–20 лет после прекращения выпаса (Finegan, 1984). В других даже после 20 лет отдыха плотность деревьев на участках не превышала этот параметр на рядом расположенных пастбищах (Vassilev et al., 2011). Имеются данные, что луговые пастбища восстанавливаются быстрее, чем степные; среднегорные и субальпийские пастбища восстанавливаются быстрее, чем альпийские; сообщества восстанавливаются быстрее на более плодородных почвах, чем на менее плодородных (Миркин, Наумова, 2012; Costin, 1967; Milchunas, 2006). Для полного естественного восстановления растительности на сильно сбитых пастбищах необходимы, вероятно, десятилетия (Гаджиев, 1979; Шилов, Уразов, 1984; Горчарук, Семагина, 1985; Кандалова, Лысанова, 2010). При этом высказывается мнение, что полное прекращение выпаса означает нарушение эволюционно сложившихся отношений между растительным покровом и травоядными животными. Поэтому естественными условиями существования для таких сообществ следует считать умеренный выпас, а не его отсутствие (Кононов, 1960). По данным Г.Т. Кандаловой и Г.И. Лысановой (2010), длительный (более 20–25 лет) заповедный режим деградированных пустынных и степных пастбищ обуславливает их вторичную деградацию, что выражается в мезофитизации экотопа, снижении продуктивности и видового богатства сообществ.

Одним из результатов постпастбищных сукцессий можно считать повсеместное увеличение

площади лесов и сокращение площади лугов. Например, в Западной Европе за последние 20 лет пастбищные сообщества сократились на 12% (Soussana, Duru, 2007). По ряду причин данный процесс рассматривается как неблагоприятный. В первую очередь это связывают со снижением видового разнообразия регионов, поскольку экстенсивно используемые пастбища относятся к одним из наиболее богатых в этом отношении растительных сообществ и поэтому имеют большое природоохранное значение (Miller et al., 1999; MacDonald et al., 2000; Başnou et al., 2009; Ewans, 2004; Bielsa et al., 2005; Peco et al., 2006; Gellrich et al., 2007; Cingolani et al., 2008; Metera et al., 2010; Tzanopoulos et al., 2011; Setten, Austrheim, 2012; Barrio et al., 2013; Plieninger et al., 2014). В частности, в Румынии на пастбищах произрастает более 60% видов сосудистых растений и более 90% эндемов, субэндемов и угрожаемых видов этой страны (Başnou et al., 2009). К другим негативным последствиям восстановительных сукцессий относят гомогенизацию ландшафтов, рост вероятности возникновения природных пожаров, распространение инородных видов растений (Ewans, 2004; Barrio et al., 2013; Plieninger et al., 2014). В связи с этим часто подчеркивается необходимость учета данных процессов при разработке планов управления сельскохозяйственными ландшафтами и сохранения их биоразнообразия (Ewans, 2004; Hopkins, Holz 2006; Golodets et al., 2010; Metera et al., 2010; Vassilev et al., 2011; Xystrakis et al., 2014; Plieninger et al., 2014). При этом более или менее полно информация о постпастбищном восстановлении собрана только в Центральной и Западной Европе (Vassilev et al., 2011; Plieninger et al., 2014). Данные по другим регионам мира (Восточная Европа, Северная Америка, Восточная и Центральная Азия), в том числе и по Кавказу, остаются ограниченными (Кононов, 1960; Гаджиев, 1979; Горчарук, Семагина, 1985; Юнусбаев и др., 2001; Austin et al., 1986; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013; Vassilev et al., 2011).

Высокогорные луга Западного Кавказа использовались под выпас домашних животных (коров, овец, лошадей, коз) в течение тысячелетий. Интенсивность использования пастбищ увеличилась в начале XX в., достигла максимума в его середине (в результате их закрепления за коллективными хозяйствами) и резко снизилась после начала экономических реформ в конце прошлого века (Амирханов и др., 2002; Semenov, Petelin, 2004). Одним из пастбищных массивов этого региона является Лагонакское нагорье. Выпас, нередко чрезмерный и бессистемный, привел к трансформации струк-

туры и состава субальпийских лугов, снижению их продуктивности (Горчарук, Семагина, 1985; Акатов и др., 2002). При этом вышерасположенные альпийские фитоценозы из-за менее интенсивного использования (удаленность от стойбищ, отсутствие постоянных водоемов) и высокой природной устойчивости к выпасу (Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985; Milchunas, 2006) почти не пострадали (Акатов, Акатова, 1991). После возвращения в 1992 г. высокогорной части Лагонакского нагорья в состав Кавказского заповедника выпас скота здесь практически был прекращен. Цель данного исследования – определение на примере Лагонакского нагорья характера и скорости процессов восстановления субальпийских лугов на Западном Кавказе в течение последних двух десятилетий.

Район исследования, материал и методы

Лагонакское нагорье – самый северо-западный высокогорный массив Кавказа (43°56'–44°08' с.ш., 39°50'–40°02' в.д.), расположенный между реками Пшеха и Белая. Оно сформировано известняковыми породами (в основном верхнеюрскими) и включает ряд вершин (Фишт – 2867 м над ур. моря, Оштен – 2804 м над ур. моря, Пшеха-Су – 2744 м над ур. моря и др.) и платообразных хребтов (Абадзеш-Мурзикао – наивысшая точка 2287 м над ур. моря, Нагой-Чук – 2467 м над ур. моря, Лагонакский – 1995 м над ур. моря и др.). Высокогорная часть Лагонакского нагорья представлена двумя высотными поясами: альпийским и субальпийским. Альпийский пояс простирается в интервале высот 2300–2867 м над ур. моря. Несмотря на суровые условия, его растительность сформирована значительным числом сообществ. Наиболее распространены гераниевые луга (класс *Calluno-Ulicetea* Braun–Blanquet et Tüxen ex Klika et Nadač 1944) (здесь и далее по: Onipchenko, 2002), ковры (*Salicetea herbaceae* Braun–Blanquet 1948) и пустоши (*Juncetea trifidi* Nadač 1946). Субальпийскому поясу соответствуют высоты 1700–2300 м над ур. моря. Преобладающий тип растительных сообществ – среднетравные луга (класс *Mulgedio-Aconitetea* Nadač et Klika in Klika, Nadač 1944).

В основу работы положены 223 геоботанических описания высокогорных травяных сообществ, выполненных на площадках 15 (16) м² в периоды с 1988 по 1993 г. и с 2010 по 2014 г.; 87 описаний выполнены в течение обоих периодов времени на участках субальпийских среднетравных лугов и других типов сообществ, не используемых под выпас из-за их плохой доступности для

животных (условно – природные сообщества); 90 описаний сделаны в 1988–1993 гг. на участках субальпийских лугов с выпасом – нарушенные сообщества (при этом стойбища скота и скотопрогоны не рассматривались); 46 описаний были сделаны в 2010–2014 гг. на участках субальпийских лугов, которые использовались под выпас в прошлом (восстанавливающиеся сообщества).

Используя табличный метод обработки геоботанических описаний Браун–Бланке, мы сгруппировали природные, нарушенные и восстанавливающиеся сообщества в безранговые типы (фитоценоны). Участие видов растений в ценозах разных типов оценивали через их проективное покрытие и постоянство. На основе первого показателя мы определяли доминирующие виды, на основе второго – участие сопутствующих видов в формировании сообществ. Характер и скорость постпастбищных процессов оценивали путем сопоставления общего проективного покрытия, высоты травостоя, видовой насыщенности (на 16 м²) и участия видов растений в типах природных, нарушенных и восстанавливающихся сообществ. Непосредственным объектом стали те виды, которые имели постоянство более 40% (III–V) хотя бы в одном из выделенных фитоценонов. Названия видов даны по: Зернов (2006); Зернов, Онипченко (2011).

Результаты и обсуждение

В результате табличной обработки описаний природные (малонарушенные), нарушенные и восстанавливающиеся растительные сообщества были объединены в типы, характеристика которых представлена в табл. 1, 2.

Природные (малонарушенные) сообщества

Природные сообщества были объединены в шесть типов, два из которых относятся к субальпийским среднетравным лугам, по одному – к гераниевым лугам и к альпийским коврам, два – к альпийским пустошам. Сообщества субальпийских лугов (типы 1, 2) использовались нами в качестве эталона, другие рассматривались как возможный источник миграции видов для нарушенных сообществ.

На Лагонакском нагорье малонарушенные участки субальпийских среднетравных лугов сохранились лишь в труднодоступных для животных местах. Они расположены преимущественно на крутых южных и юго-западных склонах горы Абадзеш и в ущелье р. Армянка. Эти сообщества характеризуются высоким постоянством ряда видов (*Achillea millefolium*, *Anem-*

Т а б л и ц а 1

Характеристика природных, нарушенных и восстанавливающихся растительных сообществ высокогорной зоны Лагонакского нагорья

| Номер типа сообщества | <i>n</i> | Доминирующие виды | Высота над ур. моря, м | <i>H</i> , см | ОПП, % | <i>S</i> |
|--|----------|----------------------------------|------------------------|---------------|--------|--------------|
| Природные (малонарушенные) сообщества (1993 г., 2010–2013 гг.) | | | | | | |
| 1 | 10 | не выражены | 1900–2400 | 50 | 85–100 | 47.1 (41–59) |
| 2 | 14 | <i>Festuca varia</i> | 1900–2260 | 50 | 95–100 | 44.1 (25–56) |
| 3 | 14 | <i>Geranium gymnocaulon</i> | 1890–2200 | 30 | 95–100 | 20.7 (10–26) |
| 4 | 8 | не выражены | 2350–2400 | 10 | 70–90 | 14.3 (10–21) |
| 5 | 27 | не выражены | 2200–2800 | 15 | 85–100 | 22.6 (18–28) |
| 6 | 14 | не выражены | 2250–2800 | 15 | 85–100 | 25.7 (21–32) |
| Нарушенные сообщества (1988–1993 гг.) | | | | | | |
| 7 | 25 | <i>Trifolium ambiguum</i> | 1950–2100 | 50 | 90–100 | 30.5 (18–43) |
| 8 | 15 | <i>Trifolium ambiguum</i> | 2050–2150 | 50 | 95–100 | 32.6 (27–46) |
| 9 | 25 | <i>Bromopsis variegata</i> | 1900–2100 | 40 | 90–100 | 33.0 (25–37) |
| 10 | 25 | <i>Trifolium ambiguum</i> | 2100–2150 | 35 | 80–99 | 23.8 (19–30) |
| Восстанавливающиеся сообщества (2010–2014 гг.) | | | | | | |
| 11 | 13 | не выражены | 1950–2150 | 80 | 95–100 | 22.5 (17–26) |
| 12 | 5 | <i>Agrostis vinealis</i> | 1850–1900 | 40 | 95–98 | 18.6 (17–22) |
| 13 | 15 | <i>Calamagrostis arundinacea</i> | 1900–2100 | 40 | 98–100 | 20.7 (14–31) |
| 14 | 13 | <i>Alchemilla vulgaris</i> aggr. | 2100–2150 | 40 | 100 | 6.4 (3–10) |

П р и м е ч а н и е. Сообщества: 1, 2, 7–14 – субальпийские среднетравные луга; 3 – гераниевые луга; 4 – альпийские ковры; 5 и 6 – альпийские пустоши); *n* – число геоботанических описаний; *H* – высота травостоя, см; ОПП – общее проективное покрытие травостоя, %; *S* – среднее число видов на 16 м² (в скобках показаны предельные значения).

one narcissiflora, *Anthemis macroglossa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Astrantia maxima*, *Vupleurum falcatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Campanula collina*, *Festuca varia*, *Geranium sylvaticum*, *Linum hypericifolium*, *Psephellus dealbatus*, *Rumex alpestris*, *Solidago virgaurea*, *Stachys macrantha*), которые являются диагностическими для ассоциации *Betonici macranthae – Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002, описанной в бассейне р. Теберда (Onipchenko, 2002), союза *Calamagrostion arundinaceae* Oberd 1950, порядка *Calamagrostietalia villosae* Pawlowski et al. 1928 и класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadac, Klika in Klika, Hadac 1944. Вероятно, данные ценозы можно отнести к этим синтаксонам. Многие из перечисленных выше видов (*Geranium sylvaticum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Linum hypericifolium*, *Anthemis macroglossa* и др.) следует также рассматривать как диагностические или константные для ассоциации *Poa longifolii–Calamagrostietum arundinaceae* Semagina

1992, описанной в бассейнах рек Белая и Малая Лаба (Семагина, 1992).

Выделены два типа этих лугов: с *Poa longifolia* и *Festuca varia* (для точного определения их синтаксономического положения требуется специальный анализ). Сообщества с *Poa longifolia* (тип 1) распространены на склонах со средними условиями увлажнения и снегонакопления. Отчетливо выраженные доминанты отсутствуют. Сообщества с *Festuca varia* (тип 2) распространены на более крутых и сухих склонах. Доминирующий вид – *Festuca varia*, субдоминант – *Calamagrostis arundinacea*. Оба варианта сообществ характеризуются проективным покрытием, близким к 100%, высотой травостоя около 50 см и относительно высоким видовым богатством – в среднем 47,1 и 44,1 видов на 16 м² соответственно (табл. 1).

Гераниевые луга (тип 3, табл. 1, 2) характеризуются доминированием и высоким постоянством *Geranium gymnocaulon*. Физиономически и экологически они сходны с сообществами ассоциа-

Т а б л и ц а 2

Постоянство видов в природных, нарушенных и восстанавливающихся растительных сообществах высокогорной зоны Лагонакского нагорья

| Виды | Сообщества | | | | | | | | | | | | | |
|--|------------|-----|----|---|---|----|------------|-----|-----|----|---------------------|-----|----|----|
| | Природные | | | | | | Нарушенные | | | | Восстанавливающиеся | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Характерные для субальпийских лугов в целом или их вариантов | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Stachys macrantha</i> | IV | V | II | | | | V | V | V | V | V | V | V | I |
| <i>Anemone narcissiflora</i> | IV | V | I | | I | | IV | IV | III | | I | I | V | |
| <i>Centaurea abbreviata</i> | V | III | I | | | | IV | V | III | | V | II | II | |
| <i>Cephalaria gigantea</i> | V | III | | | | | IV | III | I | | III | II | I | |
| <i>Knautia involucrata</i> | III | III | I | | | | III | III | I | | | | II | |
| <i>Pimpinella rhodantha</i> | V | III | I | | | | | | V | | II | III | IV | |
| <i>Vicia tenuifolia</i> | III | V | I | | | | | | V | | | | V | |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | III | V | I | | | | | | III | | II | II | V | |
| <i>Vicia truncatula subsp. balansae</i> | V | V | | | | | II | II | II | | I | II | I | |
| <i>Festuca varia</i> | IV | V | | | I | II | II | III | III | IV | II | | IV | |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | IV | V | | | | | III | III | I | | IV | I | II | |
| <i>Asyneuma campanuloides</i> | III | III | | | | | | | IV | | | I | I | |
| <i>Cruciata laevipes</i> | V | V | I | | | | | | | I | | III | II | |
| <i>Trifolium canescens</i> | IV | V | | | | | I | | II | | III | | II | |
| <i>Stachys balansae</i> | IV | III | | | | | I | | | | II | | | |
| <i>Linum hypericifolium</i> | IV | III | | | | | | | | | I | | | |
| <i>Anthemis macroglossa</i> | V | IV | | | | | | | | | | | | |
| <i>Poa longifolia</i> | V | I | I | | | | III | IV | I | | IV | V | | II |
| <i>Trisetum flavescens</i> | III | | II | | | | III | | | | III | | | |
| <i>Carduus adpressus</i> | IV | II | | | | | III | IV | | | | | | |
| <i>Aconitum nasutum</i> | IV | II | | | | | III | III | | | I | | I | |
| <i>Rhinanthus minor</i> | III | | | | | | | | I | | | | | |
| <i>Helictotrichon pubescens</i> | III | II | | | | | | | II | | | | I | |
| <i>Solidago virgaurea</i> | V | I | | | | | II | | | | III | | | |
| <i>Chaerophyllum aureum</i> | V | I | | | | | I | | | | II | I | II | |
| <i>Silene vulgaris</i> | V | | | | | | III | | | | I | | | |
| <i>Trollius ranunculinus</i> | III | | | | | | | | | | V | | | |
| <i>Bupleurum polyphyllum</i> | V | II | | | | | | | | | | | I | |
| <i>Dactylis glomerata</i> | III | | | | | | | | | | | II | | |
| <i>Cirsium arachnoideum</i> | V | | | | | | | | | | II | | | |
| <i>Euphorbia oblongifolia</i> | III | I | | | | | | | | | I | | | |
| <i>Thalictrum minus</i> | IV | | | | | | | | | | | | | |

Продолжение табл. 2

| Виды | Сообщества | | | | | | | | | | | | | |
|--|------------|-----|-----|-----|-----|-----|------------|-----|-----|-----|---------------------|----|-----|----|
| | Природные | | | | | | Нарушенные | | | | Восстанавливающиеся | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| <i>Clinopodium vulgare</i> | V | I | | | | | | | | | | | | |
| <i>Delphinium pyramidatum</i> | IV | I | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cerastium davuricum</i> | III | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Doronicum macrophyllum</i> | III | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pastinaca armena</i> | | IV | | | | | IV | IV | I | I | | | I | |
| <i>Fritillaria collina</i> | I | IV | | | I | | | I | IV | | I | | | |
| <i>Polygala caucasica</i> | I | IV | | | | | II | II | III | | | | | |
| <i>Achillea millefolium</i> | I | IV | I | | | | II | II | V | III | I | V | III | |
| <i>Veratrum album</i> | II | III | | | | | V | V | III | III | III | V | III | II |
| <i>Tragopogon reticulatus</i> | I | III | | | | | II | II | III | | | | | |
| <i>Cerastium purpurascens</i> | | III | II | | | | V | V | II | IV | | | | |
| <i>Thymus nummularius</i> | I | V | | | | | | I | I | I | | | II | |
| <i>Campanula collina</i> | II | IV | | | | | I | | II | | | | I | |
| <i>Scabiosa caucasica</i> | | III | | | I | | | | | | | | | |
| <i>Psephellus dealbatus</i> | II | IV | | | | | | | | | | | I | |
| <i>Lathyrus cyaneus</i> | | V | | | | | | | | | | | III | |
| <i>Hypericum hirsutum</i> | I | IV | | | | | | | | | | | | |
| Константные в сообществах субальпийских лугов и других типах сообществ | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Astrantia maxima</i> | V | III | IV | | | | III | V | I | III | IV | | I | |
| <i>Ranunculus caucasicus</i> | III | V | IV | | | | V | V | V | V | V | | | II |
| <i>Polygonum carneum</i> | V | V | V | | III | III | V | V | V | III | V | V | IV | IV |
| <i>Alchemilla vulgaris</i> aggr. | V | V | V | | | | V | V | V | V | V | V | V | V |
| <i>Primula amoena</i> | III | V | III | | I | I | III | III | V | III | I | | | |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | III | IV | V | III | I | | III | III | IV | V | II | | I | |
| <i>Bromopsis variegata</i> | I | V | I | | III | III | | | V | IV | II | V | III | II |
| <i>Myosotis alpestris</i> | IV | III | IV | II | I | | IV | V | III | III | I | | | |
| <i>Veronica gentianooides</i> | III | IV | IV | | V | II | IV | IV | III | V | II | | | |
| <i>Helictotrichon versicolor</i> | | III | II | | V | V | I | | I | I | | | | |
| <i>Carex huetiana</i> | | IV | | I | IV | III | | II | I | | | | | |
| <i>Gentiana septemfida</i> | II | II | IV | II | II | | IV | IV | IV | II | V | | II | |
| <i>Pedicularis condensata</i> | I | II | I | IV | I | | | IV | V | I | | | I | |
| <i>Luzula multiflora</i> | I | III | II | V | V | III | IV | IV | V | V | | | I | |
| <i>Festuca ovina</i> | | III | | V | V | V | II | II | V | | | | I | |
| Константные в сообществах с доминированием <i>Geranium gymnocaulon</i> | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Geranium gymnocaulon</i> | | | V | | | | | | | | IV | | | |
| <i>Agrostis vinealis</i> | | I | IV | | I | | | I | V | | V | V | V | I |

Окончание табл. 2

| Виды | Сообщества | | | | | | | | | | | | | |
|--|------------|----|----|----|-----|-----|------------|----|-----|-----|---------------------|-----|-----|-----|
| | природные | | | | | | нарушенные | | | | восстанавливающиеся | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| <i>Chaerophyllum rubellum</i> | | I | IV | | | | IV | IV | | V | V | | | |
| <i>Deschampsia caespitosa</i> | | II | V | II | I | | IV | V | III | V | III | V | | V |
| <i>Phleum alpinum</i> | II | | V | I | | | V | V | | V | II | | | I |
| <i>Trifolium ambiguum</i> | | | IV | | | | V | V | III | V | II | II | | |
| <i>Cirsium simplex</i> | | | V | II | IV | | III | II | I | III | II | | | I |
| Константные в сообществах альпийских ковров и пустошей | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Taraxacum stevenii</i> | | | | V | | | I | II | | | | I | | |
| <i>Sibbaldia parviflora</i> | | | II | V | | | I | | | II | | | | |
| <i>Gnaphalium supinum</i> | | | | IV | I | | | | | II | | | | |
| <i>Taraxacum porphyranthum</i> | | I | | IV | I | | V | | I | II | | | | |
| <i>Potentilla erecta</i> | | | II | IV | | I | | | II | | I | | III | |
| <i>Nardus stricta</i> | | | II | V | I | | II | II | I | V | I | | | |
| <i>Ranunculus oreophilus</i> | | | I | | | III | III | | | I | I | | | I |
| <i>Alchemilla caucasica</i> | | | | | V | V | | | III | I | | | I | |
| <i>Carex tristis</i> | | I | | | V | V | | | II | I | | | | |
| <i>Pedicularis sibthorpii</i> | | II | | | V | V | III | II | | | | | | |
| <i>Potentilla gelida</i> | | II | | | III | IV | I | I | | I | | | | |
| <i>Gentiana pyrenaica</i> | | | | II | III | V | I | | I | | | | | |
| <i>Alyssum trichostachyum</i> | | II | | | V | III | II | I | | I | | | | |
| <i>Valeriana alpestris</i> | | I | | | III | II | I | I | I | | | | | |
| <i>Viola oreades</i> | | | I | | IV | II | | | I | II | | | | |
| <i>Euphrasia ossica</i> | | I | | | III | I | I | II | II | | | | | |
| Редкие в природных сообществах | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Taraxacum ceratophorum</i> | | II | | | I | | | IV | IV | V | | | | IV |
| <i>Sanguisorba officinalis</i> | | | I | | | | | | IV | | | II | | IV |
| <i>Phleum phleoides</i> | | | | | | | IV | | | II | I | | | |
| <i>Koeleria sp.</i> | | I | | | | | | | IV | | | | | II |
| <i>Cerastium arvense</i> | | | | | | | I | | | IV | | | | |
| <i>Galium verum</i> | | | | | | | II | I | III | | | | | III |
| <i>Phleum pratense</i> | | I | | | | | II | I | | | | IV | | |
| <i>Cirsium obvallatum</i> | | | I | | | | | | I | III | IV | | | |
| <i>Peucedanum pschawicum</i> | | | | | | | | | III | | | V | | |
| <i>Vicia sepium</i> | | | | | | | | | | | | V | | |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | | | | | | | | | | | | III | | |

Примечание. Сообщества: 1, 2, 7–14 – субальпийские среднетравные луга, 3 – гераниевые луга, 4 – альпийские ковры, 5 и 6 – альпийские пустоши. Классы постоянства: I – до 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%.

ции *Hedysaro caucasicae-Geranietum gymnocauli* Onipchenko, 2002 (для точного определения их синтаксономического положения требуется специальный анализ). Описаны в интервале высот 1890–2200 м над ур. моря. Приурочены к небольшим понижениям мезорельефа со значительной аккумуляцией снега в зимний период.

Альпийские ковры объединяют низкотравные сообщества местообитаний с обильным снегонакоплением зимой (тип 4, табл. 1, 2). Описаны в цирках и на склонах карстовых воронок в интервале высот от 2350 до 2400 м над ур. моря. По характеру занимаемых местообитаний, видовому составу и физиономически эти сообщества близки к ассоциациям *Ranunculetum brachilobi* Pokarzhevskaya et Onipchenko, 2002 и *Hyalopoo ponticae-Pedicularietum nordmanniana* Rabotnova et Onipchenko, 2002.

Сообщества альпийских пустошей (типы 5 и 6, табл. 1, 2) развиваются на выпуклых участках склонов и гребнях хребтов в условиях малой мощности или отсутствия снежного покрова в интервале высот 2200–2800 м над ур. моря. Выделены два типа этих сообществ: с *Valeriana alpestris* (тип 5) и *Minuartia oreina* (тип 6). В тип 5 объединены пустоши с сомкнутым задернованным травостоем, распространенные на пологих склонах и платообразных поверхностях. К типу 6 относятся сообщества, распространенные преимущественно на крутых каменистых склонах. Флористически, физиономически и экологически сообщества этих типов сходны с сообществами описанных ранее ассоциаций *Pediculari comosae* – *Eritrichietum caucasici* Minaeva et Onipchenko 2002 и *Campanulo-Chamaesciadietum acaulis* Minaeva et Onipchenko 2002.

Нарушенные сообщества

Нарушенные сообщества были объединены в четыре типа (7–10), которые затем были встроены в диагностическую таблицу для природных сообществ (табл. 2). Они характеризуются разной степенью нарушенности и приурочены к склонам разной экспозиции: сообщества типов 7 и 8 – к южным и юго-восточным склонам горы Абдзеш, 9 – к северо-восточным склонам хребта Мурзикао, 10 – к более или менее ровным участкам подножья горы Оштен. По характеру занимаемых местообитаний к природным (малонарушенным) субальпийским лугам, используемым нами в качестве эталона, наиболее близки нарушенные сообщества 7-го и 8-го типов. Однако можно ожидать, что константные виды сообществ этого типа,

имеющие высокое постоянство в разных районах Западного Кавказа, должны также иметь высокое постоянство на свойственных им местообитаниях Лагонакского нагорья. Сопоставление природных и нарушенных сообществ позволило сделать определенные выводы.

1. Общее проективное покрытие и высота травостоя в нарушенных выпасом сообществах субальпийских лугов почти не отличаются от таковых в природных сообществах, однако видовое богатство в них в 1,5–2 раза ниже (табл. 1).

2. В период выпаса в большинстве нарушенных сообществ Лагонакского нагорья, так же как и других районов Западного Кавказа (Onipchenko, 2002), доминировал устойчивый к выпасу низкорослый вид – *Trifolium ambiguum*. На склонах северо-восточной экспозиции в качестве вторичного доминанта выступал злак *Bromopsis variegata* (табл. 1, тип 9), который по данным Е.А. Овчинниковой (1948) хорошо адаптирован к умеренному выпасу.

3. Многие виды растений, характерные для природных субальпийских лугов в целом, либо для их вариантов (группы 1 и 2, табл. 2), на всех или некоторых участках нарушенных выпасом сообществ имели относительно низкое постоянство или отсутствовали. Среди них виды, считающиеся неустойчивыми к выпасу (по: Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985): *Calamagrostis arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Vicia truncatula* subsp. *balansae*, *Trifolium canescens* и др. Постоянство видов, считающихся устойчивыми к выпасу (*Anemone narcissiflora*, *Aconitum nasutum*, *Carduus adpressus*, *Cerastium purpurascens*, *Stachys macrantha*, *Veratrum album* и некоторые другие), в нарушенных сообществах было примерно таким же или более высоким, чем в природных.

4. В составе нарушенных лугов, в отличие от природных, присутствовали и имели высокое постоянство многие виды растений, характерные для гераниевых лугов и низкотравных альпийских ковров и пустошей. Считается, что это один из признаков пастбищной дигрессии (по: Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953).

5. На отдельных участках пастбищ высокого участия достигали некоторые виды растений с относительно низким постоянством (или отсутствующие) в природных сообществах различных типов, в частности *Taraxacum ceratophorum*, *Cerastium arvense*, *Sanguisorba officinalis* и *Cirsium obvallatum* (табл. 2).

6. Постоянство широко распространенных видов в разных типах высокогорных природных со-

обществ на нарушенных и ненарушенных участках субальпийских лугов примерно одинаково (табл. 2).

Таким образом, как следует из полученных результатов, к началу 90-х годов прошлого века вследствие выпаса сообщества субальпийских лугов Лагонакского нагорья были в разной, но существенной степени трансформированы. Это выразилось в смене первичных доминантов на пастбищные, снижении участия в их составе большинства типичных для природных сообществ видов растений, увеличении доли плохо поедаемых и низкорослых растений, существенном снижении видовой насыщенности. Как видно из табл. 1, 2, среди описанных сообществ наиболее нарушенными являются принадлежащие к типу 10. Они сформированы преимущественно устойчивыми к выпасу видами растений (*Veratrum album*, *Nardus stricta*, *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Festuca varia*, *Alchemilla vulgaris* agg., *Cerastium purpurascens* и др.); в них почти полностью отсутствуют виды, характерные для природных субальпийских лугов; они имеют самое низкое видовое богатство, несомкнутый и относительно низкий травостой. По сравнению с ними другие описанные нами пастбищные сообщества можно рассматривать как менее нарушенные (типы 7–9), в том числе фитоценозы типа 9 – как умеренно нарушенные (характеризуются наиболее высоким видовым богатством, доминированием *Bromopsis variegata*, относительно низким постоянством *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Veratrum album*, *Nardus stricta* и относительно высоким – *Calamagrostis arundinacea*).

Следует отметить, что природные и нарушенные фитоценозы были описаны нами на разных местообитаниях (первые – на недоступных для животных участках, вторые – на доступных), и поэтому различия между ними в определенной степени обусловлены данным обстоятельством. Однако в целом характер выявленных изменений хорошо соответствует представлениям о воздействии выпаса на растительные сообщества, изложенным во многих работах (Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953; Работнов, 1984; Шилов, Уразов, 1984; Горчарук, Семагина, 1985; Юнусбаев и др., 2001; Díaz et al., 2007; Golodets et al., 2010; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013). Это касается и устойчивости к таким нарушениям широко распространенных видов растений. Аналогичная ситуация была выявлена на луговых пастбищах Западных Балкан (Болгария) (Vassilev et al., 2011). По мне-

нию авторов, это результат длительного существования видов-генералистов в условиях пастбищного режима.

Восстанавливающиеся сообщества

Восстанавливающиеся сообщества разделены на четыре типа (11–14), которые также встроены в диагностическую таблицу для природных сообществ (табл. 2). По характеру занимаемых местообитаний сообщества 11-го и 12-го типов соответствуют нарушенным сообществам 7-го и 8-го типов (южные и юго-восточные склоны горы Абадзеш), 13-го типа – сообществам 9-го (северо-восточные склоны хребта Мурзикао) и 14-го – сообществам 10-го типа (подножье горы Оштен). При сопоставлении природных, нарушенных и восстанавливающихся сообществ мы оценили характер и скорость восстановительных процессов, при этом был выявлен ряд изменений.

1. Высота травостоя за более чем 20 лет отдыха изменилась незначительно, общее проективное покрытие несколько увеличилось и достигло 100%, видовая насыщенность еще более снизилась (в 1,5–4 раза) (табл. 1).

2. Существенно снизилось покрытие пастбищных доминантов (*Trifolium ambiguum* и *Bromopsis variegata*), однако только в одной из четырех групп восстанавливающихся сообществ высокого покрытия достиг первичный доминант субальпийских лугов – *Calamagrostis arundinacea* (табл. 1).

3. Произошел рост постоянства у некоторых видов, характерных для субальпийских среднетравных лугов (*Calamagrostis arundinacea*, *Trifolium canescens*, *Cruciata laevipes*, *Pimpinella rhodantha*, *Lathyrus cyaneus*). При этом у некоторых других видов из этой группы, преимущественно устойчивых к выпасу, постоянство снизилось (*Veratrum album*, *Cerastium purpurascens*) (табл. 2).

4. Некоторые виды растений, типичные для субальпийских лугов (*Knautia involucrata*, *Pastinaca armena*, *Polygala caucasica*, *Tragopogon reticulatus*), и большинство широко распространенных видов с относительно высоким постоянством в природных и нарушенных сообществах за период отсутствия выпаса существенно снизили свое участие в ценозах.

5. Выпали из травостоя или снизили постоянство многие (преимущественно низкорослые) виды растений, характерные для альпийских сообществ (гераниевых лугов, ковров и пустошей). Однако один из них (*Agrostis vinealis*) существенно его увеличил и даже стал доминировать на некоторых участках восстанавливающихся со-

обществ (табл. 1, 2). По данным В.Н. Кононова (1960), этот вид становится более конкурентоспособным после накопления в фитоценозах мощного слоя ветоши.

6. Участие в травостое видов, характеризующихся относительно низким постоянством в природных сообществах различных типов, существенно не изменилось (табл. 2).

В процессе восстановительной сукцессии большинство (около 70%) видов, которые в нарушенных сообществах имели явно более высокое постоянство, чем в природных, снизили этот показатель, а 15% видов, имеющих более низкое постоянство в нарушенных сообществах, его повысили. Снизилось постоянство растений, преимущественно устойчивых к выпасу, а также относительно низкорослых видов, повысилось постоянство преимущественно типичных луговых видов растений. Все вышеизложенное, а также снижение покрытия пастбищных доминантов, позволяют сделать вывод, что нарушенные в прошлом сообщества изменяются преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако вторичная сукцессия осложняется рядом процессов. Так, увеличение участия *Agrostis vinealis* практически на всех участках восстанавливающихся сообществ может свидетельствовать об увеличении слоя ветоши. Возможно, по этой причине в них снизилось постоянство не только устойчивых к выпасу, но также и некоторых типичных луговых и большинства широко распространенных видов. На участках наиболее нарушенных в прошлом ценозов (типы 10 и 14) за период отсутствия выпаса очень высокого участия достигла *Alchemilla vulgaris* aggr. (ее покрытие в настоящее время составляет более 75%), которая почти полностью вытеснила из ценозов остальные виды растений. Поскольку в течение последних 20 лет на участках изученных сообществ процессы выпадения и снижения постоянства одних видов в значительной мере преобладали над процессами появления и роста постоянства других, в настоящее время состав восстанавливающихся сообществ все еще значительно отличается от природных, а их видовое богатство является более низким, чем в период выпаса. В связи с этим отметим, что замедление вторичной сукцессии и снижение видового богатства сообществ из-за значительного роста проективного покрытия некоторых видов, а также увеличения слоя ветоши отмечено в разных частях Европы (Sedláková, Fiala 2001; Házi et al., 2011).

Таким образом, наши данные в целом согласуются с представлением о невысокой скорости

восстановительных процессов, по крайней мере, в первые 20 лет отдыха пастбищных сообществ, и необходимости для завершения вторичной сукцессии более длительного периода времени. Этот вывод, вероятно, может быть экстраполирован на растительность других пастбищных районов Северного Кавказа. Однако необходимо учитывать, что сообщества известняковых массивов из-за особенностей их видового состава и почвенных условий менее устойчивы к воздействию выпаса и для их восстановления требуется больший период времени (Сохадзе, 1982; Ваşnou et al., 2001).

На вопрос, какие ценозы на Лагонакском нагорье должны сформироваться в итоге восстановительных процессов – луговые или лесные, ответить сложно по нескольким причинам. Во-первых, считается, что субальпийские луга Западного Кавказа имеют разное происхождение. Некоторые из них формируются в результате зарастания осыпей и россыпей, другие связаны с лесом и развиваются в местах недавнего его произрастания. Причем, и первичные и вторичные луга включают одновременно виды травяного яруса субальпийских лесных формаций и типично луговые виды, свойственные вышерасположенным горным поясам (Шифферс, 1953; Тумаджанов, 1963). Поэтому их трудно идентифицировать в природе (Тумаджанов, 1963), а значит, и прогнозировать дальнейшее направление восстановительных сукцессий. Во-вторых, сомкнутый травяной покров и слой ветоши препятствуют прорастанию семян древесных растений, нередко надолго останавливая вторичную сукцессию на луговой стадии (механизм ингибирования: Бигон и др., 1989). В результате на многих высокогорных массивах Кавказского заповедника положение искусственно сниженной когда-то верхней границы леса существенно не меняется в течение, по крайней мере, многих десятилетий.

Заключение

Длительный выпас на Лагонакском нагорье привел к существенной трансформации сообществ субальпийских лугов. После возвращения высокогорий этого массива в 1992 г. в состав Кавказского заповедника началось их восстановление. Как следует из наших данных, изменения идут преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако вторичная сукцессия осложняется рядом процессов (накоплением ветоши, появлением промежуточных доминантов), сопровождается снижением видового богатства сообществ и к настоящему времени все еще далека от завершения.

При этом имеется ряд обстоятельств (неясность происхождения субальпийских лугов, ингибирование вторичных сукцессий и пр.), которые не позволяют точно прогнозировать – луговые или лес-

ные ценозы сформируются в итоге этого процесса.

Авторы благодарны С.М. Ямалову за ознакомление с рукописью и рекомендации по ее опубликованию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Акатов В.В., Акатова Т.В.* О современном состоянии фитогеофонда альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Тр. ВГИ. 1991. Вып. 84. С. 114–124 [*Akatov V.V., Akatova T.V.* O sovremennom sostoyanii fitogenofonda al'piiskikh nizkotravnykh lugov i lishainikovykh pustoshei na vysokogornykh pastbishchakh Zapadnogo Kavkaza // Vysokogornye ekosistemy pod vozdeistviem cheloveka. Tr. VGI. 1991. Vyp. 84. S. 114–124].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Глушков В.Д.* Влияние выпаса скота на видовой состав и богатство субальпийских фитоценозов Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Тр. Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Новочеркасск, 2002. Вып. 16. С. 310–317 [*Akatov V.V., Akatova T.V., Glushkov V.D.* Vliyanie vypasa skota na vidovoi sostav i bogatstvo subal'piiskikh fitotsenozov Lagonakskogo nagor'ya (Zapadnyi Kavkaz) // Tr. Kavkazskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Novocherkassk, 2002. Vyp. 16. S. 310–317].
- Амирханов А.М., Тишков А.А., Белоновская Е.А.* Сохранение биологического разнообразия гор России / Министерство природных ресурсов Российской Федерации, Институт географии РАН, Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия». М., 2002. 80 с. [*Amirkhanov A.M., Tishkov A.A., Belonovskaya E.A.* Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya gor Rossii / Ministerstvo prirodnikh resursov Rossiiskoi Federatsii, Institut geografii RAN, Proekt GEF «Sokhranenie bioraznoobraziya». M., 2002. 80 s.].
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М., 1989. 477 с. [*Bigon M., Harper Dzh., Taunsend K.* Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva. T. 2. M., 1989. 477 s.].
- Гаджиев В.Д.* Особенности восстановления сообществ в высокогорьях Кавказа // Проблемы ботаники. Т. 14. Вып. 1. Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. С. 178–182 [*Gadzhiev V.D.* Osobennosti vosstanovleniya soobshchestv v vysokogor'yakh Kavkaza // Problemy botaniki. T. 14. Vyp. 1. Flora i rastitel'nost' vysokogorii. Novosibirsk: Nauka, 1979. S. 178–182].
- Горчарук Л.Г., Семagina Р.Н.* Влияние хозяйственной деятельности на высокогорные луга Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов-на-Дону, 1985. С. 130–145 [*Gorcharuk L.G., Semagina R.N.* Vliyanie khozyaistvennoi deyatelnosti na vysokogornye luga Zapadnogo Kavkaza // Ekologicheskie issledovaniya v Kavkazskom biosfernom zapovednike. Rostov-na-Donu, 1985. S. 130–145].
- Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с. [*Zernov A.S.* Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006. 664 s.].
- Зернов А.С., Онипченко В.Г.* Сосудистые растения Карачаево-Черкесской Республики. (Конспект флоры). М., 2011. 240 с. [*Zernov A.S., Onipchenko V.G.* Sosudistye rasteniya Karachaevo-Cherkesskoi Respubliki. (Konspekt flory). M., 2011. 240 s.].
- Кандалова Г.Т., Лысанова Г.И.* Восстановление степных пастбищ Хакасии // География и природ. ресурсы. 2010. № 4. С. 79–85 [*Kandalova G.T., Lysanova G.I.* Vosstanovlenie stepnykh pastbishch Khakasii // Geografiya i prirod. resursy. 2010. № 4. S. 79–85].
- Кононов В.Н.* Естественные кормовые угодья бассейна верховьев Кубани, вопросы их заповедности и хозяйственного использования // Проблемы ботаники. Т. 5. Мат-лы по изучению флоры и растительности высокогорий. М.; Л., 1960. С. 140–148 [*Kononov V.N.* Estestvennye kormovye ugod'ya basseina verkhov'ev Kubani, voprosy ikh zapovednosti i khozyaistvennogo ispol'zovaniya // Problemy botaniki. T. 5. Mat-ly po izucheniyu flory i rastitel'nosti vysokogorii. M.; L., 1960. S. 140–148].
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа, 2012. 488 с. [*Mirkin B.M., Naumova L.G.* Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti. Ufa, 2012. 488 s.].
- Овчинникова Е.А.* К вопросу о сменах луговой растительности высокогорий Западного Кавказа под влиянием выпаса // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 4. С. 443–451 [*Ovchinnikova E.A.* K voprosu o smenakh lugovoi rastitel'nosti vysokogorii Zapadnogo Kavkaza pod vliyaniem vypasa // Bot. zhurn. 1948. T. 33. № 4. S. 443–451].
- Семagina Р.Н.* К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. ВИНТИ (рукопись № 2831-B2). М., 1992. 30 с. [*Semagina R.N.* K sintaksonomii vysokogorno-lugovykh soobshchestv Kavkazskogo biosfernogo zapovednika. VINITI (rukopis' № 2831-B2). M., 1992. 30 s.].
- Работнов Т.А.* Луговедение. М., 1984. 320 с. [*Rabotnov T.A.* Lugovedenie. M., 1984. 320 s.].
- Сохадзе Е.В.* Известняки и растительность. Тбилиси, 1982. 162 с. [*Sokhadze E.V.* Izvestnyaki i rastitel'nost'. Tbilisi, 1982. 162 s.].
- Тумаджанов И.И.* Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). Тбилиси, 1963. 240 с. [*Tumadzhanov I.I.* Opyt drobnogo geobotanicheskogo raionirovaniya severnogo sklona Bol'shogo Kavkaza (na primere Karachaya). Tbilisi, 1963. 240 s.].
- Шилов М., Уразов И.* Охрана лугов. Иваново, 1984. 95 с. [*Shilov M., Urazov I.* Okhrana lugov. Ivanovo, 1984. 95 s.].
- Шифферс Е.В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., 1953. 400 с.

- [Shiffers E.V. Rastitel'nost' Severnogo Kavkaza i ego prirodnye kormovye ugod'ya. M.; L., 1953. 400 s.].
- Юнусбаев У.Б., Баширова Э.В., Мусина Л.Б. Особенности пастбищной дигрессии и демутиации степей Зауралья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России / под ред. А.А. Чибилева и др. М., 2001. С. 75–83. [Yunusbaev U.B., Bashirova E.V., Musina L.B. Osobennosti pastbishchnoi digressii i demutatsii stepei Zaural'ya // Sovremennaya dinamika komponentov ekosistem pustynno-stepnykh raionov Rossii / pod red. A.A. Chibileva i dr. M., 2001. S. 75–83].
- Anderson J.E., Holte K.E. Vegetation development over 25 years without grazing on Sagebrush-Dominated Rangeland in Southeastern Idaho // *J. Range Management*. 1981. Vol. 34. N 1. P. 25–29.
- Asner G.P., Andrew J.E., Olander L.P., Martin R.E., Harris A.T. Grazing systems, ecosystem responses and global change // *Ann. Rev. Environmental Resources*. 2004. Vol. 29. P. 261–299.
- Austin D.D., Urness P.J., Riggs R.A. Vegetal change in the absence of livestock grazing, Mountain Brush Zone, Utah // *J. Range Management*. 1986. Vol. 39. P. 514–517.
- Bai Y.G., Zoheir A., Robert E.R. Relationship between plant species diversity and grassland condition // *J. Range Management*. 2001. Vol. 54. P. 177–183.
- Barrio I.C., Bueno C.G., Nagy L., Palacio S., Grau O., Munilla I., Garcia M.B., Garcia-Cervigón A.I., Gartzia M., Gazol A., Lara-Romero C., Anadon-Rosell A., Ninot J.M., Chocarro C., Alados C.L., Fillat F., Zamora R.R. Alpine ecology in the Iberian Peninsula: what do we know, and what do we need to learn? // *Mountain Research and Development*. 2013. Vol. 33. N 4. P. 437–442.
- Başnou C., Pino J., Šmilauer P. Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depends on the bedrock type // *Preslia*. 2009. Vol. 81. P. 91–104.
- Baumann M., Kuemmerle T., Elbakidze M., Ozdogan M., Radeloff V.C., Keuler N.S., Prishchepov A.V., Kruhlov I., Hostert P. Patterns and drivers of post-socialist farmland abandonment in Western Ukraine // *Land Use Policy*. 2011. Vol. 28. P. 552–562.
- Bielsa I., Pons X., Bunce B. Agricultural abandonment in the north eastern Iberian Peninsula: the use of basic landscape metrics to support planning // *J. Environmental Planning and Management*. 2005. Vol. 48. N 1. P. 85–102.
- Catorci A., Cesaretti S., Gatti R. Effect of long-term abandonment and spring grazing on floristic and functional composition of dry grasslands in a Central Apennine armland // *Pol. J. Ecol.* 2013. Vol. 61. N 3. P. 505–518.
- Cingolani A.M., Renison D., Tecco P.A., Gurrich D.E., Cabido M. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach // *J. Biogeogr.* 2008. Vol. 35. P. 538–551.
- Costin A.B. Alpine ecosystems of the Australasian regions // *Arctic and Alpine environments* / Eds H.E. Wright, W.H. Osburn/ Bloomington, 1967. P. 55–87.
- Deng L., Sweeney S., Shanguan Z.-P. Grassland responses to grazing disturbance: plant diversity changes with grazing intensity in a desert steppe // *Grass and Forage Science*. 2013. Vol. 69. P. 524–533.
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe Ch., Sternberg G.R., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B. Plant traits responses to grazing: a global synthesis // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 313–341.
- Ewans R. Effects of removing grazing from native grasslands in the eastern South Island of New Zealand: a literature review // *DOC Science Internal Series 168*. Department of Conservation, Wellington. 2004. 25 p.
- Finegan B. Forest succession // *Nature*. 1984. Vol. 312. P. 109–114.
- Frank D.A., McNaughton S.J., Tracy B.F. Tracy the ecology of the earth's grazing ecosystems // *Bio Science*. 1998. Vol. 48. N 7. P. 513–521.
- Gellrich M., Baur P., Koch B., Zimmermann N.E. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: a spatially explicit economic analysis // *Agriculture Ecosystems and Environment*. 2007. Vol. 118. P. 93–108.
- Golodets C., Kigel J., Sternberg M. Recovery of plant species composition and ecosystem function after cessation of grazing in a Mediterranean grassland // *Plant Soil*. 2010. Vol. 329. P. 365–378.
- Házi J., Bartha S., Szentes S., Wichmann B., Penksza K. Seminatural grassland management by mowing of *Calamagrostis epigejos* in Hungary // *Plant Biosystems*. 2011. Vol. 145. P. 699–707.
- Hopkins A., Holz B. Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality // *Agron Res*. 2006. N 4. P. 3–20.
- Karatassiou M., Koukoura Z. Protection from grazing: a way to restore vegetation in semiarid grasslands in Northern Greece // *Nutritional and foraging ecology of sheep and goats* / Eds T.G. Papachristou, Z.M. Parissi, H. Ben Salem, P. Morand-Fehr Zaragoza: CIHEAM / FAO / NAGREF. 2009. P. 99–104.
- MacDonald D., Crabtree J. R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Lazpita J.G., Gibon A. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response // *J. Environmental Management*. 2000. Vol. 59. P. 47–69.
- Metzger E., Sakowski T., Słoniewski K., Romanowicz B. Grazing as a tool to maintain biodiversity of grassland – a review // *Animal Science Papers and Reports*. 2010. Vol. 28. N 4. P. 315–334.
- Milchunas D.G. Responses of plant communities to grazing in the southwestern United States. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-169. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 2006. 126 p.
- Miller G.R., Geddes C., Mardon D.K. Response of the alpine gentian *Gentiana nivalis* L. to protection from grazing by sheep. *Biological Conservation*. 1999. Vol. 87. P. 311–318.
- Navarro L.M., Pereira H.M. Rewilding abandoned landscapes in Europe // *Ecosystems*. 2012. Vol. 15. P. 900–912.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel, Zürich*, 2002. H. 130. 168 p.
- Peco B., Sánchez A.M., Azcárate F.M. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil // *Agr. Ecosyst. Environ.* 2006. Vol. 113. P. 284–294.
- Persson S. Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden // *Vegetatio*. 1984. Vol. 55. N 2. P. 65–92.
- Plieninger T., Hui C., Gaertner M., Huntsinger L. The impact of land abandonment on species richness and abundance in the Mediterranean Basin: a meta-analysis // *PLoS*

- ONE. 2014. Vol. 9. N 5: e98355. doi:10.1371/journal.pone.0098355.
- Pornaro C., Schneider M.K., Macolino S.* Plant species loss due to forest succession in Alpine pastures depends on site conditions and observation scale // *Biological Conservation*. 2013. Vol. 161. P. 213–222.
- Ram J.* Biodiversity and conservation of high altitude meadows of Uttaranchal Himalaya // *Bulletin of the National Institute of Ecology*. 2005. Vol. 15. P. 11–17.
- Schultz N.L., Morgan J.W., Lunt I.D.* Effects of grazing exclusion on plant species richness and phytomass accumulation vary across a regional productivity gradient // *J. Vegetation Science*. 2011. Vol. 22. N 1. P. 130–142.
- Sedláková I., Fiala K.* Ecological degradation of alluvial meadows due to expanding *Calamagrostis epigejos* // *Ekológia (Bratislava)*. 2001. Vol. 20. N 3. P. 226–333.
- Semenov I.K., Petelin D.A.* Human activity: history of land use // *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* / Eds Onipchenko V.G. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2004. P. 355–359.
- Setten G., Austrheim G.* Changes in land use and landscape dynamics in mountains of northern Europe: challenges for science, management and conservation // *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*. 2012. Vol. 8. N. 4. P. 287–291
- Smith R.S., Rushton S.P.* The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England // *J. Appl. Ecol.* 1994. Vol. 31. P. 14–24.
- Soussana J.-F., Duru M.* Grassland science in Europe facing new challenges: biodiversity and global environmental change // *Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2007. Vol. 2. N 2. P. 1–11.
- Turner G.T., Paulsen Jr.H.A.* Management of mountain grasslands in the central Rockies: the status of our knowledge. Res. Pap. RM-161. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 1976. 24 p.
- Tzanopoulos J., Kallimanis A.S., Bella I., Labrianidis L., Sgardelis S., Pantis J.D.* Agricultural decline and sustainable development on mountain areas in Greece: Sustainability assessment of future scenarios // *Land Use Policy*. 2011. Vol. 28. P. 585–593.
- Valone T.J., Sauter P.* Effects of long-term cattle enclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site // *Journal of Arid Environments*. 2005. Vol. 61. P. 161–170.
- Vassilev K., Pedashenko H., Nikolov S.C., Apostolova I., Dengler J.* Effect of land abandonment on the vegetation of upland semi-natural grasslands in the Western Balkan Mts., Bulgaria // *Plant Biosystems*. 2011. Vol. 145. N 3. P. 654–665.
- Wu J., Zhang X., Shen Z., Shi P., Yu C., Song M., Li X.* Species richness and diversity of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau: effects of grazing exclusion and growing season precipitation // *J. Resour. Ecol.* 2012. Vol. 3. N 3. P. 236–242.
- Xystrakis F., Theodoropoulos K., Eleftheriadou E., Samaras D. A., Damianidis C., Papadopoulos T.* Succession rates and patterns twelve years after land use abandonment in the estuary of the River Aliakmon, N. Greece // *Acta Bot. Croat.* 2014. Vol. 73. N 1. P. 21–35.
- Zhang W.* Changes in species diversity and canopy cover in steppe vegetation in Inner Mongolia under protection from grazing // *Biodiversity and Conservation*. 1998. Vol. 7. N 10. P. 1365–1381.

Поступила в редакцию / Received 04.05.2016
Принята к публикации / Accepted 30.03.2017

POST-GRAZING RECOVERY OF SUBALPINE MEADOWS ON LAGONAKI UPLAND (THE WEST CAUCASUS)

V.V. Akatov¹, T.V. Akatova²

Post-grazing recovery of subalpine meadows in the West Caucasus (Lagonaki upland) was analyzed. The results show that for last 15–20 years of “rest” earlier disturbed the subalpine communities have changed mainly towards the pre-pasture state. However, they still differ greatly from natural communities, including lower species richness. There are examples of secondary degradation of pasture communities. It is hypothesized that recovery of overgrazed subalpine vegetation requires considerably more time.

Key words: subalpine meadows, livestock grazing, digression, secondary succession, species composition, species richness, dominants.

¹ Akatov Valeriy Vladimirovich, Department of ecology and environmental protection, Maikop State Technological University (akatovmgti@mail.ru); ² Akatova Tatjana Vladislavovna, Caucasus State Nature Biosphere Reserve (hookeria@mail.ru).