

ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ СУБАЛЬПИЙСКИХ ЛУГОВ ЛАГОНАКСКОГО НАГОРЬЯ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ВЫПАСА

Высокогорные луга Лагонакского нагорья издавна подвергались выпасу домашних животных, однако наиболее интенсивно они начали эксплуатироваться после изъятия этой территории из Кавказского заповедника с 1951 до 1992 года. В местах значительного многолетнего воздействия (стойбища и окрестности кошей, скотопрогоны, котловины, выположенные участки, ровные склоны, берега водоемов и др.) чрезмерные нагрузки привели к существенному увеличению плотности горно-луговых почв, снижению почти в два раза мощности их гумусного горизонта (Чумаченко, 2002), трансформации структуры и состава субальпийских лугов, снижению их продуктивности (Горчарук, Семагина, 1985; Акатов и др., 2002). При этом вышерасположенные альпийские фитоценозы из-за менее интенсивного использования (более удалены от мест стоянок животных) и высокой природной устойчивости к выпасу (Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985; Milchunas, 2006) почти не пострадали (Акатов, Акатова, 1991). Практически не испытывали негативного воздействия скалистые и осыпные участки, крутые каменистые склоны и другие труднодоступные места.

После возвращения в 1991–92 годах высокогорий Лагонакского нагорья в состав заповедника ограниченный выпас скота был разрешен только на отдельных участках биосферного полигона, а на большей части территории был прекращен. Там начались восстановительные процессы.

Целью исследований являлось выявление путем повторного описания модельных участков и постоянных пробных площадей тенденций в изменении состава, структуры и видового богатства высокогорных фитоценозов на трансформированных лугах Лагонакского нагорья за последние десятилетия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оценку интенсивности и характера процессов постпастбищной демутиации субальпийских лугов проводили двумя способами: 1) путем сопоставления геоботанических описаний, выполненных в разные годы; 2) методом изучения смен растительности на постоянных пробных площадях.

В соответствии с первым подходом были проанализированы 233 геоботанических описания высокогорных травяных сообществ, выполненных на площадках 15 (16) м² в периоды с 1988 по 1993 годы, а затем с 2010 по 2014 годы. Часть из них (87 описаний) была выполнена 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). Вторая группа описаний (90) была сделана в 1988–1993 годах на пастбищных участках субальпийских лугов – нарушенные сообщества (при этом стойбища скота и скотопрогоны не рассматривались); третья (56) – в 2010–2014 годах на участках субальпийских лугов, которые использовались под выпас в прошлом (восстанавливающиеся сообщества).

Используя табличный метод обработки геоботанических описаний Бран-Бланке, мы разделили природные, нарушенные и восстанавливающиеся сообщества на группы. Участие видов в ценозах разных групп 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, видового богатства и участия видов в группах природных, нарушенных и восстанавливающихся сообществ.

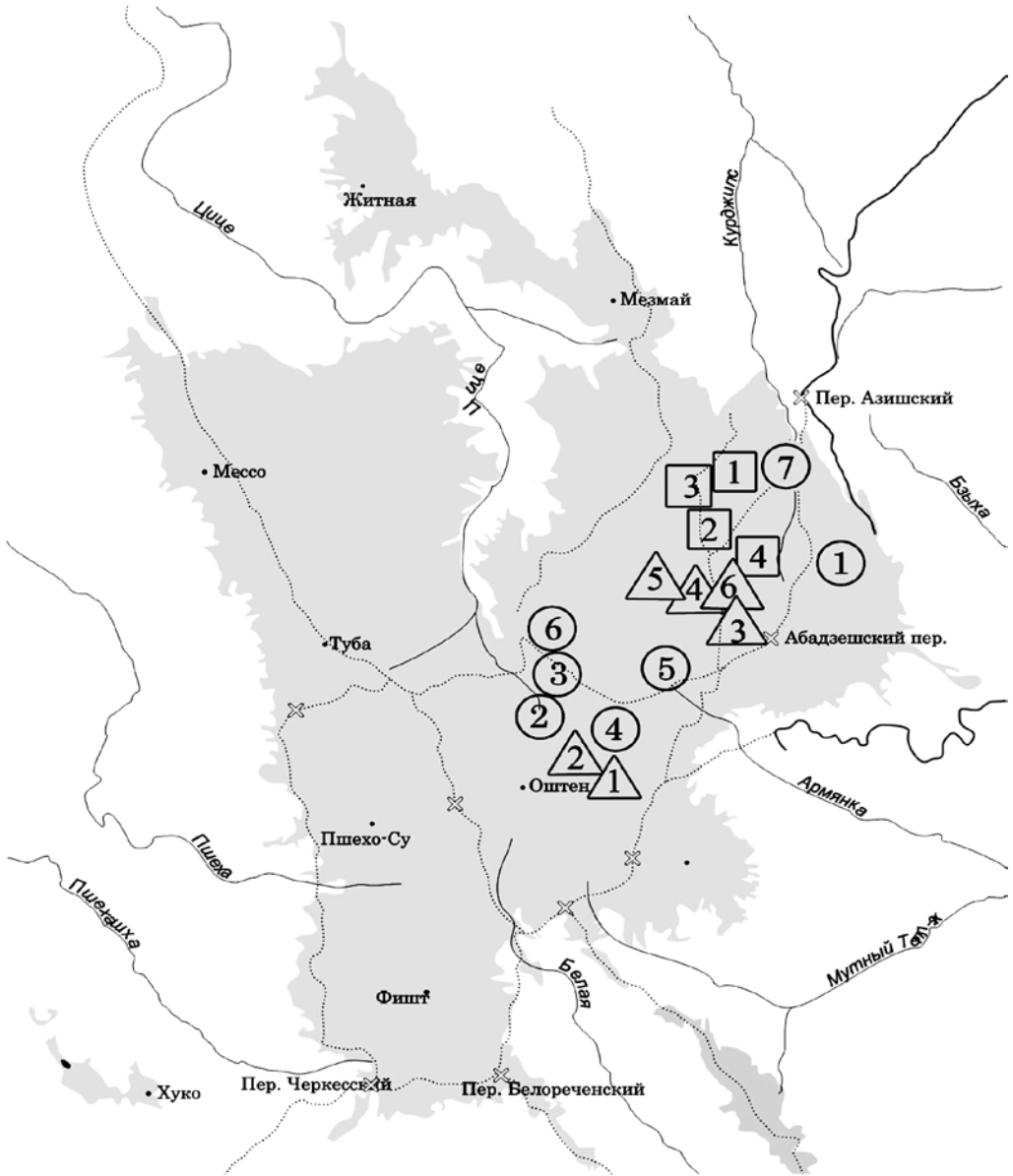


Рис. 1. Расположение объектов мониторинга на Лагонакском нагорье. Треугольники — участки альпийских лугов и пустошей; квадраты — участки субальпийских лугов; кружки — постоянные пробные площади 10x10 м. Цифры соответствуют номерам пробных площадей и участков

В соответствии со вторым подходом в 2001–2003 годах на участках трансформированных субальпийских лугов (в основном в местах бывших кошей и загонов для скота) было заложено семь неогороженных, но определенным образом зафиксированных на местности пробных площадей размером 10x10 м. В течение 2001–2004 годов описания пробных площадей проводились ежегодно, затем – с периодичностью раз в пять лет (в 2010 и 2015 годах.). На пробных площадях отмечалось общее проективное покрытие растительности (определялось глазомерно), видовой состав. Для оценки встречаемости видов в пределах пробных площадей методом случайного заложения описывалось по 25 площадок 0,1 м². Доля маленьких площадок, содержащих конкретный вид, к общему числу этих площадок (25) в пределах пробной площади рассматривалась как показатель встречаемости данного вида на пробной площади. Дополнительно отмечались единичные виды, не зафиксированные на маленьких площадках. Выводы об интенсивности изменения видового состава сообществ были сделаны на основании сходства видовых списков первого и последнего года наблюдений, рассчитанного с использованием коэффициента Сьеренсена.

Местонахождение участков мониторинга и постоянных пробных площадей представлено на рис. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Результаты анализа восстановительных процессов путем сопоставления геоботанических описаний природных (малонарушенных), нарушенных вытасом и восстанавливающихся сообществ, выполненных в разные периоды времени

В результате табличной обработки описаний природные сообщества были разделены на шесть групп, две из которых относятся к субальпийским среднетравным лугам (группы 1 и 2), по одной – к гераниевым лугам (3) и к альпийским коврам (4), две – к альпийским пустошам (5 и 6) (табл. 1 и 2). Из них субальпийские луга являются собственно объектом исследований. Другие сообщества рассматриваются как возможный источник иммиграции видов в нарушенные субальпийские ценозы.

Таблица 1

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

№	<i>n</i>	Высота над ур. м., м	Высота травостоя, см	ОПП, %	Доминирующие виды	S
Природные (малонарушенные) сообщества (1993 г., 2010–2013 гг.)						
1	10	1900–2400	50	100	Не выражены	47,1
2	14	1900–2260	50	95	<i>Festuca varia</i>	47,1
3	14	1890–2200	30	100	<i>Geranium gymnocaulon</i>	20,7
4	8	2350–2400	10	80	Не выражены	14,3
5	27	2200–2800	15	100	Не выражены	22,6
6	14	2250–2800	15	90	Не выражены	25,7

Нарушенные сообщества (1988–1993 гг.)						
7	25	1950–2100	50	95	<i>Trifolium ambiguum</i>	30,5
8	15	2050–2150	50	97	<i>Trifolium ambiguum</i>	32,6
9	25	1900–2100	40	95	<i>Bromopsis variegata</i>	33,0
10	25	2100–2150	35	90	<i>Trifolium ambiguum</i>	23,8
Восстанавливающиеся сообщества (2010–2014 гг.)						
11	13	1950–2150	80	100	Не выражены	22,5
12	10	1850–1900	35	100	<i>Scabiosa caucasica</i>	31,1
13	15	1900–2100	40	100	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	20,7
14	5	1850–1900	40	97	<i>Agrostis vinealis</i>	18,6
15	13	2100–2150	40	100	<i>Alchemilla vulgaris aggr.</i>	6,4

Примечание. Сообщества: 1, 2, 7–15 – субальпийские среднетравные луга; 3 – галиевые луга; 4 – альпийские ковры; 5 и 6 – альпийские пустоши; *n* – число геоботанических описаний; ОПП – общее проективное покрытие травостоя; *S* – среднее число видов на 16 м².

Таблица 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	15
Характерные для субальпийских лугов в целом или их вариантов															
<i>Betonica macrantha</i>	IV	V	II				V	V	V	V	V	III	V	V	I
<i>Anemone fasciculata</i>	IV	V	I		I		IV	IV	III		I	IV	V	I	
<i>Centaurea abbreviata</i>	V	III	I				IV	V	III		V		II	II	
<i>Cephalaria gigantea</i>	V	III					IV	III	I		III		I	II	
<i>Knautia involucrata</i>	III	III	I				III	III	I				II		
<i>Pimpinella rhodantha</i>	V	III	I						V		II	II	IV	III	
<i>Vicia tenuifolia</i>	III	V	I						V			IV	V		
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	III	V	I						III		II	III	V	II	
<i>Vicia truncatula</i>	V	V					II	II	II		I		I	II	
<i>Festuca varia</i>	IV	V			I	II	II	III	III	IV	II	V	IV		
<i>Geranium sylvaticum</i>	IV	V					III	III	I		IV		II	I	
<i>Asyneuma campanuloides</i>	III	III							IV			I	I	I	
<i>Cruciata laevipes</i>	V	V	I							I			II	III	
<i>Trifolium canescens</i>	IV	V					I		II		III	III	II		
<i>Stachys balansae</i>	IV	III					I				II				

<i>Linum hypericifolium</i>	IV	III									I	II			
<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			III			
<i>Helictotrichon pubescens</i>	III	II							II			I	I		
<i>Solidago virgaurea</i>	V	I					II				III				
<i>Chaerophyllum aureum</i>	V	I					I				II		II	I	
<i>Silene wallichiana</i>	V						III				I				
<i>Trollius ranunculinus</i>	III										V				
<i>Bupleurum polyphyllum</i>	V	II										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														
<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		III	I		
<i>Fritillaria collina</i>	I	IV		I				I	IV		I	III			
<i>Polygala caucasica</i>	I	IV					II	II	III			II			
<i>Achillea millefolium</i>	I	IV	I				II	II	V	III	I	I	III	V	
<i>Veratrum lobelianum</i>	II	III					V	V	III	III	III	I	III	V	II
<i>Tragopogon reticulatus</i>	I	III					II	II	III						
<i>Cerastium purpurascens</i>		III	II				V	V	II	IV		I			
<i>Thymus nummularius</i>	I	V						I	I	I		IV	II		
<i>Campanula collina</i>	II	IV					I		II			II	I		
<i>Scabiosa caucasica</i>		III		I								V			
<i>Psephellus dealbatus</i>	II	IV										III	I		
<i>Lathyrus cyaneus</i>		V										II	III		

<i>Hypericum hirsutum</i>	I	IV										I			
Константные в сообществах субальпийских лугов и в других типах сообществ															
<i>Astrantia maxima</i>	V	III	IV				III	V	I	III	IV	I	I		
<i>Ranunculus caucasicus</i>	III	V	IV				V	V	V	V	V	IV			II
<i>Rumex alpestris</i>	III		V								III				
<i>Polygonum carneum</i>	V	V	V		III	III	V	V	V	III	V	III	IV	V	IV
<i>Alchemilla vulgaris aggr.</i>	V	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	V			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	III	IV	V	III	I		III	III	IV	V	II	III	I		
<i>Bromopsis variegata</i>	I	V	I		III	III			V	IV	II	V	III	V	II
<i>Myosotis alpestris</i>	IV	III	IV	II	I		IV	V	III	III	I	I			
<i>Veronica gentianoides</i>	III	IV	IV		V	II	IV	IV	III	V	II	I			
<i>Helictotrichon adzhagicum</i>		III	II		V	V	I		I	I		V			
<i>Carex huetiana</i>		IV		I	IV	III		II	I			I			
<i>Gentiana septemfida</i>	II	II	IV	II	II		IV	IV	IV	II	V	III	II		
<i>Pedicularis condensata</i>	I	II	I	IV	I			IV	V	I		IV	I		
<i>Luzula multiflora</i>	I	III	II	V	V	III	IV	IV	V	V		III	I		
<i>Festuca ovina</i>		III		V	V	V	II	II	V			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	IV	V	V	I
<i>Chaerophyllum rubellum</i>		I	IV				IV	IV		V	V				
<i>Deschampsia caespitosa</i>		II	V	II	I		IV	V	III	V	III	I		V	V
<i>Phleum alpinum</i>	II		V	I			V	V		V	II				I
<i>Trifolium ambiguum</i>			IV				V	V	III	V	II	I		II	
<i>Cirsium simplex</i>			V	II	IV		III	II	I	III	II	III			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	II	III		
<i>Nardus stricta</i>			II	V	I		II	II	I	V	I				
<i>Plantago atrata</i>				II								II			

<i>Ranunculus oreophilus</i>			I		III	III				I	I	III			I
<i>Alchemilla caucasica</i>					V	V			III	I		V	I		
<i>Carex tristis</i>		I			V	V			II	I					
<i>Pedicularis sibthorpii</i>		II			V	V	III	II				I			
<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			III			
<i>Viola oreades</i>			I		IV	II			I	II					
<i>Euphrasia ossica</i>		I			III	I	I	II	II			III			

Редкие в природных сообществах

<i>Taraxacum ceratophorum</i>		II			I			IV	IV	V		IV			
<i>Sanguisorba officinalis</i>			I						IV			IV	IV	II	
<i>Phleum montanum</i>								IV			II	I			
<i>Koeleria sp.</i>		I							IV				II	I	
<i>Cerastium arvense</i>								I			IV				
<i>Galium verum</i>								II	I	III			III	II	
<i>Phleum pratense</i>	I							II	I					III	IV
<i>Cirsium obvallatum</i>		I								I	III	IV			
<i>Peucedanum pschawicum</i>										III				I	V
<i>Vicia sepium</i>															V
<i>Veronica chamaedrys</i>															III

Примечание. Сообщества: 1, 2, 7–15 – 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%.

Пастбищная дигрессия

Нарушенные сообщества были разделены на четыре группы (7–10), которые были встроены в диагностическую таблицу для природных сообществ (табл. 2). Сопоставление природных и нарушенных сообществ позволило оценить характер воздействия выпаса на субальпийские луга в прошлом. Его результаты:

1. Общее проективное покрытие и высота травостоя в результате выпаса почти не изменились, видовое богатство снизилось в 1,5–2 раза (табл. 1).

2. В большинстве нарушенных сообществ доминировал низкорослый вид – *Trifolium ambiguum*. Отметим, что он же доминирует на высокогорных пастбищах и в других районах Западного Кавказа (Onipchenko, 2002). На склонах северо-восточной экспозиции в качестве вторичного доминанта выступал злак *Bromopsis variegata* (табл. 1, группа 9), который по данным Е.А. Овчинниковой (1948) хорошо адаптирован к умеренному выпасу.

3. Существенно изменилось постоянство большинства видов растений, характерных для природных субальпийских лугов в целом, либо их вариантов (группы 1 и 2, табл. 2). В частности, оно в той или иной мере снизилось у многих видов, в первую очередь у считающихся неустойчивыми к выпасу (по: Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985): *Calamagrostis arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Vicia truncatula* subsp. *balansae*, *Trifolium canescens* и др. Увеличили участие только два вида из этой группы: ядовитое растение *Veratrum lobelianum* и низкорослое — *Cerastium purpurascens* (табл. 2). Почти не изменили участие в травостое устойчивые к выпасу (по: Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985): *Anemone fasciculata*, *Aconitum nasutum*, *Betonica macrantha*, *Carduus adpressus* и некоторые другие.

4. На пастбищных участках появились либо в той или иной степени увеличили постоянство некоторые виды растений, характерные для гераниевых лугов и низкотравных альпийских ковров и пустошей, что является одним из признаков пастбищной дигрессии (по: Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953).

5. На отдельных участках пастбищ высокого участия достигли некоторые преимущественно устойчивые к выпасу растения с относительно низким постоянством (или отсутствующие) в природных сообществах различных типов, в том числе: *Taraxacum ceratophorum*, *Cerastium arvense*, *Sanguisorba officinalis*, *Cirsium obvallatum* (табл. 2).

6. В наименьшей степени изменилось постоянство широко распространенных видов, то есть константных как в сообществах субальпийских лугов, так и в некоторых других типах высокогорных природных сообществ (табл. 2).

Среди описанных сообществ наиболее нарушенными являются включенные в группу 10. Они сформированы преимущественно устойчивыми к выпасу видами растений: *Veratrum lobelianum*, *Nardus stricta*, *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Festuca varia*, *Alchemilla vulgaris* aggr., *Cerastium purpurascens* и др.; характеризуются почти полным отсутствием в них видов, характерных для природных субальпийских лугов, самым низким видовым богатством, несомкнутым и относительно низким травостоем. По сравнению с ними другие описанные нами пастбищные сообщества можно рассматривать как менее нарушенные (группы 7–9), в том числе фитоценозы группы 9 — как умеренно нарушенные (характеризуются наиболее высоким видовым богатством, доминированием *Bromopsis variegata*, относительно низким постоянством *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Veratrum lobelianum*, *Nardus stricta* и относительно высоким — *Calamagrostis arundinacea*).

Таким образом, как следует из полученных результатов, к началу 90-х годов прошлого века вследствие выпаса сообщества субальпийских лугов на значительной части территории Лагонакского нагорья были в разной 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 видового богатства. В целом характер выявленных изменений хорошо соответствует представлениям о воздействии выпаса на растительные сообщества, изложенным во многих работах (Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953; Работнов, 1984; Горчарук, Семагина, 1985; Юнусбаев и др., 2001; Díaz et al., 2007; Golodets et al., 2010; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013 и др.). В том числе 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 мнению авторов, это результат длительного существования видов-генералистов в условиях пастбищного режима.

Постпастбищное восстановление

Восстанавливающиеся сообщества были разделены на пять групп (11–15), которые также были встроены в диагностическую таблицу для природных сообществ (табл. 2). Сопоставив природные, нарушенные и восстанавливающиеся сообщества, мы оценили характер и скорость восстановительных процессов (табл. 1 и 2).

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

2. Произошла смена доминирующих видов, однако только в одной из пяти групп сообществ восстановился первичный доминант субальпийских лугов – *Calamagrostis arundinacea* (табл. 1).

3. Произошел рост постоянства у некоторых видов, характерных для субальпийских среднетравных лугов (*Calamagrostis arundinacea*, *Trifolium canescens*, *Vicia tenuifolia*, *Pimpinella rhodantha*). При этом у некоторых других видов из этих групп, преимущественно устойчивых к выпасу, постоянство снизилось (*Veratrum lobelianum*, *Aconitum nasutum*, *Carduus adpressus*, *Tragopogon reticulatus*, *Cerastium purpurascens*) (табл. 2).

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

5. Участие в травостое широко распространенных видов немного снизилось, а видов, характеризующихся относительно низким постоянством в природных сообществах различных типов, существенно не изменилось (табл. 2).

В целом, в процессе восстановительной сукцессии 64% видов, которые в нарушенных сообществах имели более низкое постоянство, чем в природных, его повысили, а 71% видов, которые имели повышенное постоянство, – снизили. Повысилось постоянство преимущественно типичных луговых видов растений, снизилось – устойчивых к выпасу, а также относительно низкорослых видов. Соответственно, можно сделать вывод, что нарушенные в прошлом сообщества изменяются преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако 20-летний итог этого процесса мы оцениваем как весьма скромный: только в одной группе сообществ произошло восстановление позиций первичного доминанта; изменения постоянства видов относительно невелики; видовое богатство снизилось, поскольку выпадение или снижение постоянства одних видов не было полностью компенсировано появлением или ростом постоянства других. Кроме того, существенное увеличение постоянства *Agrostis vinealis* практически на всех участках восстанавливающихся сообществ может свидетельствовать об увеличении слоя ветоши, что можно рассматривать как фактор, осложняющий вторичную сукцессию. Следует также обратить внимание на то, что наиболее значимые изменения произошли на участках

наиболее нарушенных в прошлом ценозов (группы 10 и 15), которые, однако, не приблизили их к природным сообществам. За период отсутствия выпаса очень высокого обилия на этих участках достигла *Alchemilla vulgaris aggr.* (ее покрытие в настоящее время составляет более 75%), которая почти полностью вытеснила из ценозов остальные виды растений (среднее видовое богатство снизилось с 23,8 до 6,4 видов на 16 м²).

II. Анализ динамики растительных сообществ на постоянных пробных площадях

Постоянные пробные площади были заложены на участках с различной степенью деградации растительного покрова и в момент первого описания находились на разных стадиях восстановления растительности. Расположение и основные характеристики пробных площадей представлены в табл. 3.

Таблица 3

Характеристика постоянных пробных площадей

№ п/п	Местоположение	Координаты	Высота н.у.м., м	Эксп., уклон	Год закладки	Примечание
1	Урочище Сухой Курджипис	44°05,643 с.ш. 40°02,164 в.д.	1830	ровн.	2001	Бывшее пастбище
2	Между г. Оштен и г. Абадзеш, исток р. Цица	44°01,155 с.ш. 39°56,320 в.д.	1960	с-в, 15°	2001	Бывшее пастбище
3	В 200 м севернее пл. № 2	44°01,265 с.ш. 39°56,441 в.д.	1950	юж., 1°	2001	Бывшее стойбище
4	Под сев. склоном вост. отрога г. Оштен	44°00,812 с.ш. 39°57,571 в.д.	2040	сев., 5°	2001	Бывший загон для скота возле коша
5	Истоки р. Армянка, «Рубленый балаган»	44°01,211 с.ш. 39°58,320 в.д.	1960	юж., 3°	2001	Бывший загон для скота возле коша
6	Рядом с пр.пл. № 3	44°01,265 с.ш. 39°56,441 в.д.	1950	ровн.	2002	Бывшее стойбище
7	Лев. бер. р. Курджипис в р-не Азишского пер.	44°04,492 с.ш. 39°59,977 в.д.	1515	ровн.	2003	Бывший загон для скота возле коша

При анализе восстановительных процессов сравнивались значения общего проективного покрытия и видового богатства растительных сообществ, число и доля сукцессионных и сорных видов растений, видовой состав ценозов на каждой площадке за весь период наблюдений (табл. 4, рис. 2–5). Характер изменений этих показателей отражает как общие тенденции постпастбищного восстановления луговых фитоценозов, так и специфические особенности смены растительности на каждом конкретном участке.

Как видно из табл. 4, на всех пробных площадях, изначально имевших в разной степени разреженный травяной покров, произошло увеличение проективного покрытия (на 5–40%). К моменту последнего описания практически на всех пробных площадях оно достигло 100%. Исключение составляет пробная площадь № 6, имевшая самое низкое проективное покрытие (10%), которое за

период наблюдений возросло до 30%. Так как на пробной площади № 1 20% территории занято выходами горных пород, проективное покрытие растений на ней за весь период наблюдений не менялось и составляло 80%.

Изменения значений видового богатства и доли сукцессионных и сорных видов растений на пробных площадях представлены в табл. 4 и на рис. 2–4.

Таблица 4

Состояние растительных сообществ на момент первого и последнего описания

№ п/п	Первое описание					Последнее описание				
	P	S	S _R	S _R /S	виды с высокой встречаемостью	P	S	S _R	S _R /S	виды с высокой встречаемостью
1	80	60	8	13	<i>Helianthemum ovatum</i>	80	54	5	9	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca varia</i> , <i>Helianthemum ovatum</i>
2	95	41	9	22	<i>Trifolium ambiguum</i> , <i>Plantago saxatilis</i>	100	30	4	13	<i>Ranunculus caucasicus</i> , <i>Trifolium ambiguum</i> , <i>Phleum alpinum</i>
3	60	22	10	45	<i>Deschampsia caespitosa</i>	100	37	8	22	<i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Chaerophyllum rubellum</i> , <i>Trifolium ambiguum</i>
4	100	21	10	48	<i>Rumex alpinus</i>	100	22	9	41	<i>Rumex alpinus</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.
5	100	24	13	54	<i>Deschampsia caespitosa</i>	100	10	4	40	<i>Rumex alpinus</i> , <i>Urtica dioica</i>
6	10	17	7	41	<i>Deschampsia caespitosa</i>	30	23	5	22	Отсутствуют
7	75	10	10	100	<i>Polygonum aviculare</i>	100	13	6	46	Отсутствуют

Примечание: P – общее проективное покрытие (%); S – общее число видов; S_R – число сукцессионных (в том числе сорных) видов; S_R/S – доля сукцессионных (в том числе сорных) видов (%). Годы первого описания: №№ 1-5 – 2001 г., № 6 – 2002 г., № 7 – 2003 г.; годы последнего описания: №№ 1-5 – 2015 г., №№ 6-7 – 2010 г.

Наименьшие изменения произошли на пробных площадях №№ 1 и 2. Они были заложены на участках с умеренным воздействием выпаса и изначально характеризовались не столь сильно нарушенным растительным покровом, относительно высоким видовым богатством (60 видов и 41 вид соответственно) и наименьшей среди всех пробных площадей долей сорных и сукцессионных видов (13% и 22%), представленных в основном альпийским низкотравьем и некоторыми пасторальными многолетниками.

За 15 лет мониторинга на этих площадках отмечено снижение общего числа видов, числа и доли сукцессионных и сорных видов (табл. 4, рис. 2).

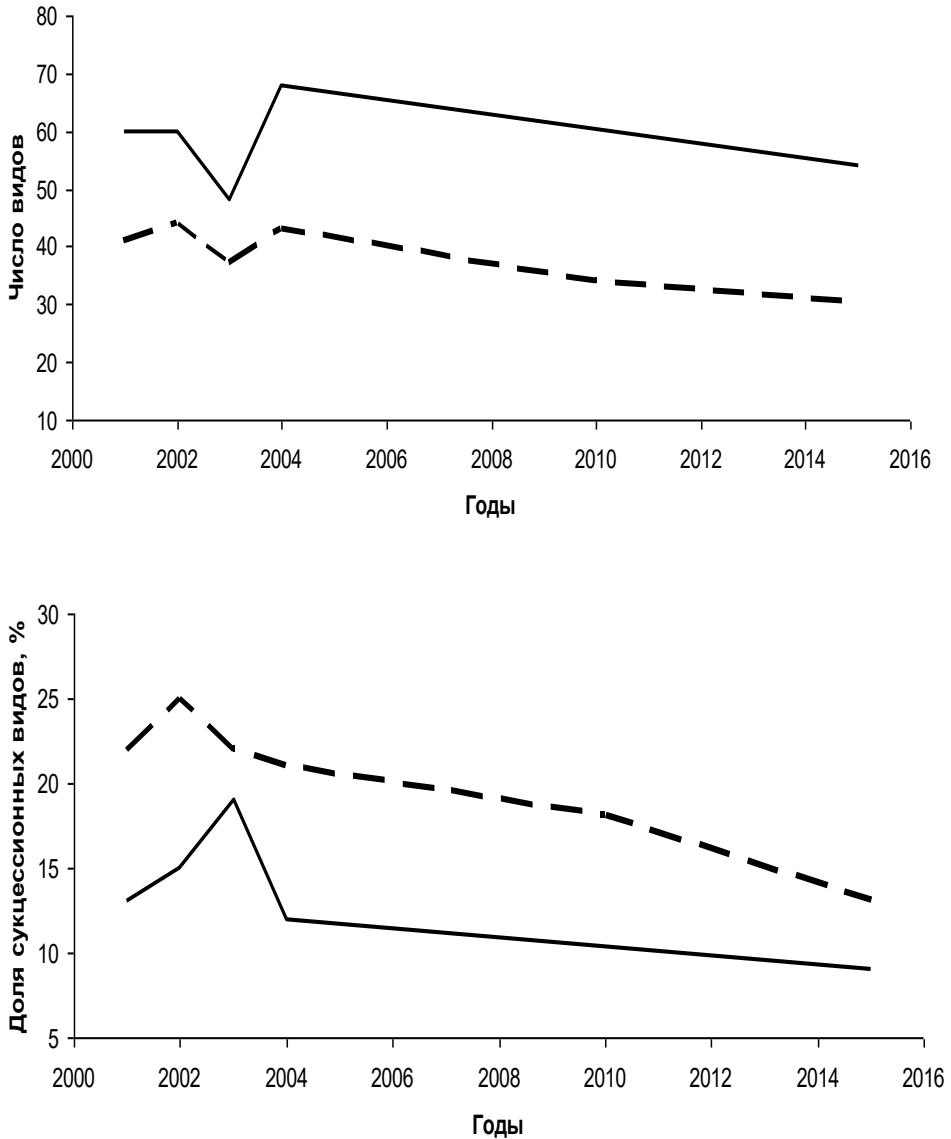


Рис. 2. Динамика общего числа видов растений и доли сукцессионных и сорных видов на постоянных пробных площадях № 1 (сплошная линия) и № 2 (пунктирная линия)

Существенного изменения видового состава на обеих площадках не произошло, списки первого и последнего года описаний имеют довольно высокое сходство (75 и 76%) (рис. 5). Однако на пробной площадке № 1 за период наблюдений отмечено значительное увеличение встречаемости *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca varia*, *Trifolium canescens*, свойственных природным и мало-

нарушенным сообществам и являющихся диагностическими видами асс. ***Betonici macranthae*** – ***Calamagrostietum arundinaceae*** Onipchenko 2002 и союза ***Calamagrostion arundinaceae*** Oberd 1950; увеличение встречаемости рыхлокусто-вого злака *Bromopsis variegata*, исчезающего при чрезмерном воздействии скота. С другой стороны, изменения коснулись и некоторых устойчивых к выпасу видов: встречаемость снизилась у *Scabiosa caucasica*, но несколько возросла у *Sanguisorba officinalis*. Многие виды (32), несмотря на колебания значений встречаемости по годам, в целом занимают достаточно стабильные позиции. Среди них наибольшей встречаемостью характеризуются виды разнотравья *Betonica macrantha*, *Ranunculus caucasicus*, *Alchemilla retinervis*, *Vicia grossheimii*, *Psephellus dealbatus*, *Helianthemum ovatum*, многие из которых устойчивы к выпасу, а также злак *Helictotrichon adzharicum*. Значительное число видов (22) не было отмечено в описании 2015 г. Все они ранее имели низкую встречаемость и отмечались на пробной площади не каждый раз. Из них наиболее длительный период (более 10 лет подряд) не фиксировались *Poa longifolia*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Traunsteinera sphaerica*, *Deschampsia caespitosa*, *Gentiana biebersteinii*. При этом в последние годы появилось 8 видов, не отмечавшихся ранее, например, *Gymnadenia conopsea*, *Vicia balansae*, *Muscari coeruleum*, *Tragopogon reticulatus* и др. Важным моментом является исчезновение сорного пастбищного вида *Veratrum lobelianum*, а также отсутствие в последних описаниях целого ряда видов, более свойственных альпийскому поясу (*Campanula biebersteiniana*, *Hamaescidium acaule*, *Gentiana oschtenica*, *Gentiana pyrenaica*, *Erigeron caucasicus*).

На пробной площади № 2 наиболее существенный рост встречаемости за период наблюдений был отмечен у ряда видов, многие из которых являются диагностическими видами сообществ долгоснежных местообитаний союза ***Hedysaro caucasicae-Geranion gymnocauli*** Onipchenko 2002 порядка ***Nardetalia*** Oberd ex Preising 1949 (*Geranium gymnocaulon*, *Rumex alpestris*, *Chaerophyllum rubellum*, *Phleum alpinum*). При этом *Taraxacum stevenii*, характерный вид альпийских ковров кл. ***Salicetea herbaceae*** Braun-Blanquet 1948, напротив, снизил свою встречаемость с максимальной в 2002 г. (84%) до 12% в 2015 г. Из видов субальпийских лугов высокой встречаемостью за весь период наблюдений характеризовались устойчивые к выпасу виды *Deschampsia caespitosa*, *Alchemilla retinervis*, *Trifolium ambiguum*, *Ranunculus caucasicus*. При этом наблюдается значительное снижение встречаемости, либо исчезновение ряда видов, характерных для альпийских лугов и пустошей (*Festuca ovina*, *Plantago saxatilis*, *Ranunculus oreophilus*), либо нарушенных выпасом участков (*Nardus stricta*); исчезновение *Taraxacum officinalis* – вида, характерного для последних стадий пастбищной дигрессии, либо начальных стадий постпастбищной демутиации.

Пробные площади №№ 3 и 6 были заложены на участках с очень высокой степенью пастбищной дигрессии (возможно, на месте стойбища). Они имели сильно разреженный травяной покров (проективное покрытие растительности составляло 60 и 10% соответственно), обнаженная поверхность была подвержена ветровой и водной эрозии. Отмечалось низкое видовое богатство (22 и 17 видов) и довольно высокая доля сорных видов (45% и 41%), в том числе однолетников (*Poa annua*, *Sonchus arvensis*, *Matricaria matricarioides* и др.).

Начальная стадия постпастбищной демутиации характеризовалась высокой скоростью сукцессии, многие сорные виды выпали в первые годы наблюдений. За прошедший период наблюдался рост общего числа видов (в целом на 15 и на 6 видов соответственно). Число сукцессионных и сорных видов почти не

изменилось, однако их доля в составе сообществ снизилась за счет появления новых, преимущественно луговых видов (табл. 4, рис. 3).

За время наблюдения произошла существенная смена видового состава (рис. 5).

На пробной площади № 3 исчезли некоторые виды, свойственные начальным стадиям постпастбищной деградации (*Matricaria matricarioides*, *Trifolium repens*, *Sonchus arvensis*). При этом появились виды, свойственные так называемой «бурьянистой стадии» – *Urtica dioica*, *Cirsium obvallatum*, *Cirsium dealbatum*, *Cirsium pugnax*. Увеличил свою встречаемость *Rumex alpinus*. Одновременно возросла встречаемость ряда луговых, в том числе устойчивых к выпасу видов (*Deschampsia caespitosa*, *Phleum alpinum*, *Chaerophyllum rubellum*, *Ranunculus caucasicus*, *Trifolium ambiguum*, *Alchemilla oxicepala*, *Alopecurus pratensis*). В последние годы отмечено появление ряда видов, свойственных субальпийскому высокотравью (*Dactylis glomerata*, *Senecio platyphylloides*, *Heracleum ponticum*, *Silene wallichiana*, *Campanula latifolia*, *Valeriana officinalis*, *Cephalaria gigantea*, *Ligusticum alatum* и др.). Многие из них являются диагностическими видами ассоциации ***Cephalario giganteae-Ligusticetum alani*** Onipchenko 2002. Учитывая этот факт, а также рост значений встречаемости щавеля альпийского, можно предположить, что на данном участке начинает формироваться высокотравное сообщество, относящееся к союзу ***Rumicion alpini*** Rubel ex Klika in Klika et Hadač 1944.

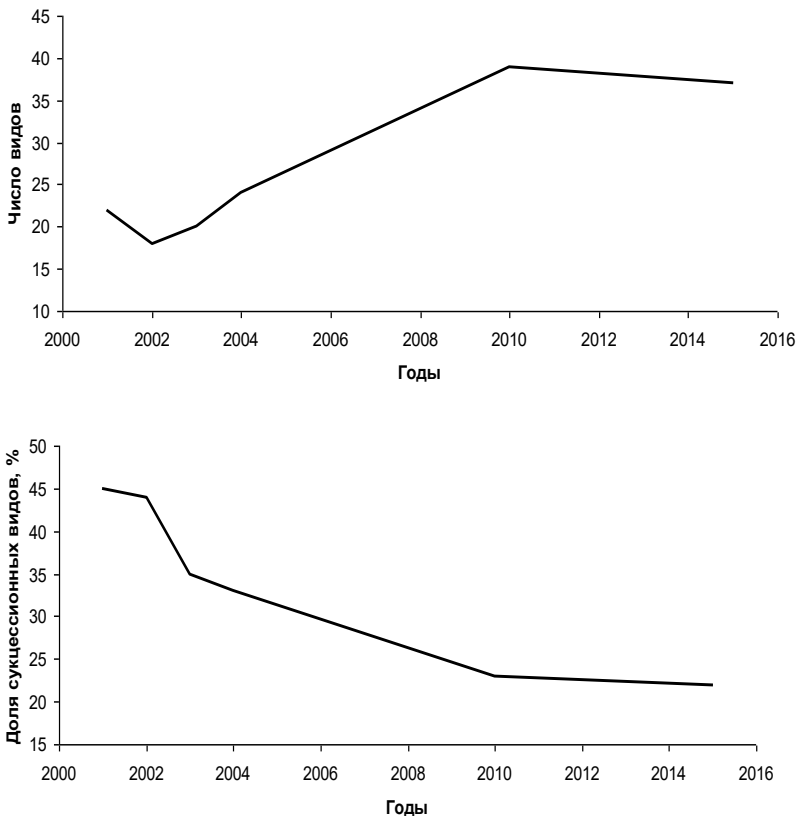


Рис. 3. Динамика общего числа видов растений и доли сукцессионных и сорных видов на постоянной пробной площади № 3

На пробной площади № 6 за период наблюдений отмечено появление 12 луговых видов (*Phleum montanum*, *Trisetum flavescens*, *Carum meifolium*, *Centaurea abbreviata*, *Solidago virgaurea* и др.), зафиксировано исчезновение ряда видов, большинство из которых характерны для начальной стадии сукцессии (*Capsella bursa-pastoris*, *Matricaria matricarioides*, *Poa annua*, *Cerastium cerastioides*) либо для альпийских лугов (*Festuca ovina*). Однако некоторые сукцессионные виды занимают стабильное положение (*Trifolium rytidosemium*, *Taraxacum officinale*). В 2010 г. отмечено появление *Rumex alpinus*, что свидетельствует о переходе сообщества к следующей стадии сукцессии.

Пробные площади №№ 4 и 5 были заложены в местах бывших загонов для скота. На момент первого описания проективное покрытие растений на обеих пробных площадях составляло 100%. Первоначально быстрое снижение доли сорных видов происходило, прежде всего, за счет исчезновения однолетников, поселившихся на начальных этапах восстановления растительного покрова. При этом наблюдалось возрастание роли видов-нитрофилов *Rumex alpinus* и *Urtica dioica*, что свидетельствует о формировании на данных участках нитрофильных сообществ, относящихся к союзу **Rumicion alpini** Rubel ex Klika in Klika et Hadač 1944. Т.к. во время первых описаний площадок сообщества находились на разных стадиях восстановления, изменения видового состава на площадке № 4 за время наблюдений оказались менее существенными, чем на площадке № 5 (табл. 4, рис. 4, 5).

За период наблюдений проективное покрытие и общее число видов на площадке № 4 практически не изменились. Наблюдается незначительное снижение доли сукцессионных видов в видовом составе. На данной пробной площади отмечен рост значений встречаемости ряда луговых, в том числе устойчивых к выпасу видов (*Alopecurus pratensis*, *Alchemilla oxicepala*, *Alchemilla retinervis*), при этом такой устойчивый к выпасу вид как *Deschampsia caespitosa* проявляет постоянное снижение встречаемости. За последние 10 лет на площадке не отмечался характерный для пасторальных сообществ *Trifolium ambiguum*, при этом появился высокотравный вид – *Valeriana officinalis*. Среди сорных и сукцессионных видов на данной площадке высокой встречаемостью в течение всего периода характеризуется *Rumex alpinus* – вид, предпочитающий почвы, обогащенные азотом. Также из группы сукцессионных и сорных видов стабильное положение занимают *Veratrum lobelianum*, *Urtica dioica*, *Cirsium obvallatum*, *Cirsium pugnax* и др. Одновременно существенно возросла встречаемость *Veronica filiformis*, которая хорошо переносит затенение. В первые годы наблюдений исчезли и затем более не появлялись *Viola arvensis*, *Cerastium cerastioides*, *Taraxacum officinale*.

На пробной площади № 5 за 15 лет произошло существенное падение общего числа видов. Отмечено исчезновение большинства видов начальной стадии сукцессии (*Capsella bursa-pastoris*, *Polygonum aviculare*, *Poa annua*, *Plantago major*, *Trifolium rytidosemium*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Barbarea arcuata*, *Cerastium cerastioides*), некоторых пасторальных видов (*Cirsium obvallatum*, *Cirsium dealbatum*), а также многих луговых видов, имеющих в первые годы наблюдений стабильное положение (*Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Bromopsis variegata*, *Phleum alpinum*, *Veronica gentianoides* и др.). Причиной этого может быть значительное возрастание встречаемости *Urtica dioica* (с 8 до 84%) и *Rumex alpinus* (с 44 до 96%). При этом в последние годы появились некоторые виды, свойственные высокотравным сообществам: *Heracleum ponticum*, *Heracleum calcareum*, *Ligusticum alatum*. В настоящее время растительный покров на пробной площадке представляет собой заросли крапивы двудомной и щавеля альпийского

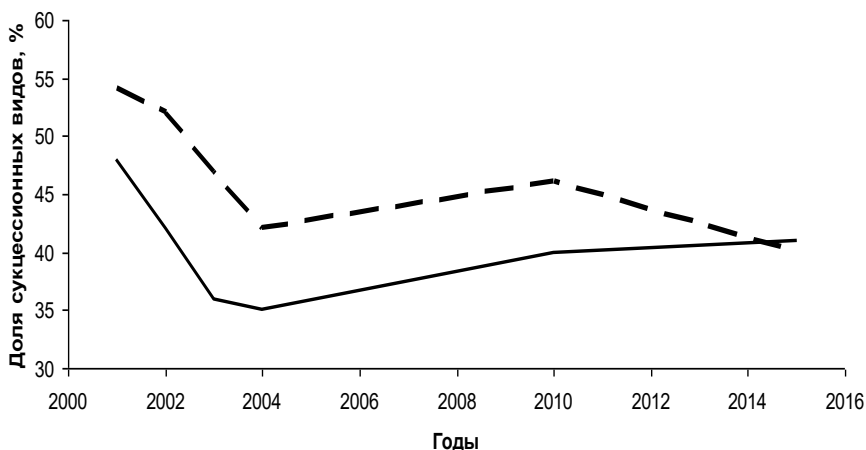
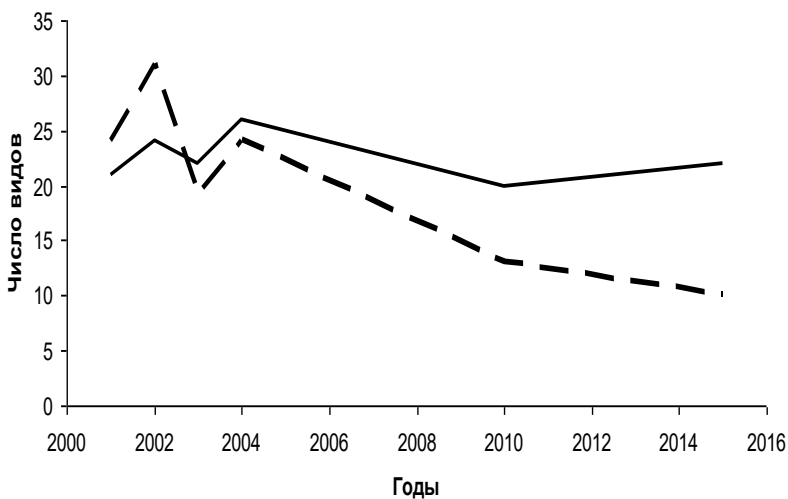


Рис. 4. Динамика общего числа видов растений и доли сукцессионных и сорных видов на постоянных пробных площадях №№ 4 и 5 (сплошная линия – площадка № 4, пунктирная – № 5)

с вкраплениями небольшого числа разнообразных видов, в том числе сорных, а также свойственных переувлажненным местообитаниям.

Пробная площадка № 7 расположена на месте бывшего загона для скота возле коша и изначально представляла собой сильно выбитый эродированный участок. Растительный покров был полностью сформирован сорными видами, доминировал *Polygonum aviculare*.

С 2003 г. по 2010 г. проективное покрытие растений возросло с 75% до 100%. В целом за период наблюдений произошло небольшое увеличение общего числа видов (с 10 до 13), при этом произошла почти полная смена видового состава (рис. 5). На начальном этапе растительный покров на 100% был представлен видами начальных стадий восстановительной сукцессии. В 2010 г. было отмечено появление 7 луговых видов (*Dactylis glomerata*, *Achillea millefolium*, *Bromopsis*

variegata, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis planifolia* и др.), одновременно зафиксировано исчезновение ряда сукцессионных и сорных видов (*Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Matricaria matricarioides*, *Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*, *Brassica campestris*). При этом появился ряд сорных синантропных видов (*Lolium perenne*, *Elytrigia repens*, *Cirsium incanum*, *Cirsium circassicum*). Отмечается единичное присутствие видов, свойственных определенной стадии зарастания бывших загонов для скота — *Rumex alpinus* и *Urtica dioica*. В целом доля сукцессионных и сорных видов снизилась со 100% до 46%. Со всех сторон участок окружен сплошными зарослями *Urtica dioica* с вкраплениями *Cirsium circassicum*, *Dactylis glomerata*, *Heracleum sp.* Можно предположить, что на месте пробной площади № 7 постепенно сформируется сходное сообщество.

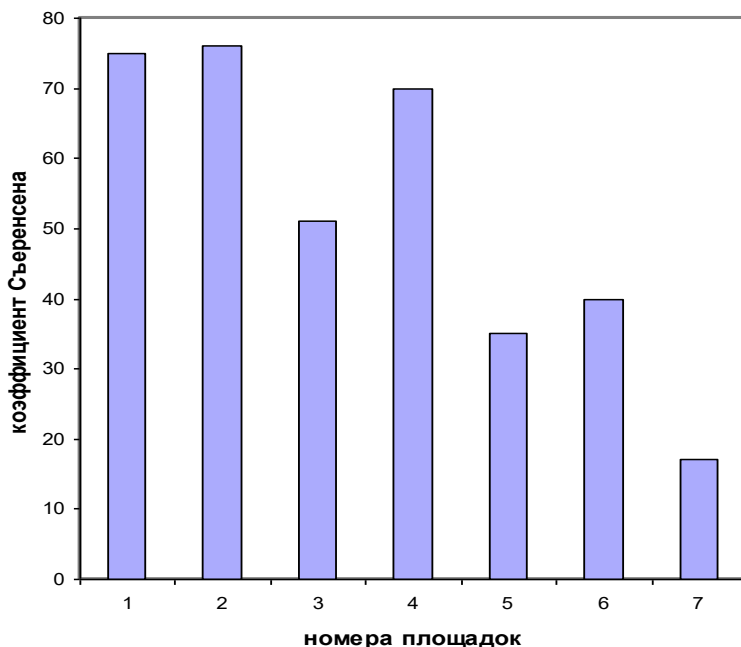


Рис. 5. Видовое сходство между сообществами, описанными на постоянных пробных площадях в первый и последний годы наблюдений

Важное значение в процессе восстановления лугов имеет динамика щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*) в составе сообществ. Этот плотнокустовой злак устойчив к воздействию скота, и его значение в травостое возрастает под влиянием выпаса. Однако, как показывает опыт, развившаяся в связи с воздействием выпаса щучка после его прекращения продолжает увеличивать свою встречаемость, препятствует восстановлению других злаков, а также способствует процессам заболачивания (Шифферс, 1953). По нашим данным: 1) значения встречаемости щучки имели тенденцию к росту на пробных площадях, заложенных на наиболее нарушенных участках (№№ 3, 6, 7); 2) этот вид исчез (№ 1) либо имел стабильно среднюю встречаемость (№ 2) на участках с изначально менее нарушенным растительным покровом; 3) изначально высокая встречаемость *Deschampsia caespitosa* существенно снизилась, либо вид исчез на участках с доминированием *Rumex alpinus* и *Urtica dioica* (№№ 4 и 5).

Заключение

Лагонакское нагорье является одним из «вековых пастбищных массивов» Западного Кавказа. Это привело к трансформации субальпийской растительности, что выразилось в смене первичных доминантов на пастбищные, снижении участия в их составе большинства типичных луговых видов, увеличении доли плохо поедаемых и низкорослых растений, существенном снижении видового богатства. В начале 90-х годов прошлого века на большинстве высокогорных массивов Западного Кавказа, в том числе и на Лагонакском нагорье, выпас был прекращен или в значительной мере ограничен. Анализ восстановительных процессов за примерно 20-летний срок сопоставления геоботанических описаний, выполненных в разные годы, показал, что нарушенные в прошлом сообщества субальпийских лугов изменяются преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако они все еще существенно отличаются от природных ценозов, в том числе значительно более низким видовым богатством. Кроме того, имеются примеры вторичной деградации пастбищных ценозов.

Наблюдения за процессами постпастбищного восстановления на постоянных пробных площадях показали, что скорость и направление сукцессии зависят от изначального состояния растительности на каждом конкретном участке. В целом на всех пробных площадях наблюдается рост проективного покрытия, смена видового состава, снижение доли сукцессионных и сорных видов. Для участков с изначально сильно нарушенным растительным покровом характерен рост видового богатства. Снижение видового богатства отмечено в местах бывших пастбищ с умеренной нагрузкой и в сообществах с доминированием крапивы двудомной и щавеля альпийского. На менее нарушенных участках отмечается начало формирования типичных субальпийских фитоценозов. В местах бывших загонов с сильной деградацией растительного покрова восстановлению субальпийских лугов препятствует развитие нитрофильных сообществ, что может существенно замедлить восстановительный процесс.

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, по-видимому, 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., 2009).

ЛИТЕРАТУРА

Акатов В. В., Акатова Т. В. О современном состоянии фитогеофлоры альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды ВГИ. 1991. Вып. 84. С. 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) // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Новочеркасск: Изд-во «Дорос», 2002. Вып. 16. С. 310–317.

Горчарук Л. Г., Семагина Р. Н. Влияние хозяйственной деятельности на высокогорные луга Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1985. С. 130–145.

Кононов В. Н. Естественные кормовые угодья бассейна верховьев Кубани, вопросы их заповедности и хозяйственного использования // Проблемы ботаники. Том 5. Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 140–148.

Овчинникова Е. А. К вопросу о сменах луговой растительности высокогорий Западного Кавказа под влиянием выпаса // Ботан. журн. 1948. Т. 33. № 4. С. 443–451.

Работнов Т. А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 320 с.

Сохадзе Е. В. Известняки и растительность. Тбилиси: Изд-во Мечниереба, 1982. 162 с.

Чумаченко Ю. А. Особенности горно-луговых почв Лагонакского нагорья КГПБЗ // Тр. КГПБЗ. Вып. 16. Новочеркасск. 2002. С. 216–229.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с.

Юнусбаев У. Б., Баширова Э. В., Мусина Л. Б. Особенности пастбищной дигрессии и демутации степей Зауралья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России / под ред. А. А. Чибилева и др. М.: РАСХН, 2001. С. 75–83.

Ваşnou С., Pino J., řmilauer P. Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depends on the bedrock type // Preslia. 2009. Vol. 81. p. 91–104.

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.

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.

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.

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.

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.

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.