

30 ЛЕТ ПОСТПАСТБИЩНОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ СУБАЛЬПИЙСКИХ ЛУГОВ ЛАГОНАКСКОГО НАГОРЬЯ: ОЦЕНКА РЕЗУЛЬТАТОВ ПО СОСТАВУ И СТРУКТУРЕ КОМПЛЕКСОВ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ (ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ, РОССИЯ)

В. В. Акатов^{1,2,*} , Т. В. Акатова², С. Г. Чефранов¹

¹Майкопский государственный технологический университет, Россия

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Россия

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила: 31.01.2025. Исправлена: 16.07.2025. Принята к опубликованию: 26.07.2025.

Лагонакское нагорье – самая западная высокогорная часть Большого Кавказа. Долгое время его луга использовались как пастбище. Чрезмерные нагрузки привели к их существенной трансформации, в частности, к увеличению обилия устойчивых к выпасу растений, смене доминирующих видов первичных сообществ на пастбищные. После возвращения в 1992 г. пастбищ Лагонакского нагорья в состав Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГПБЗ) в качестве биосферного полигона выпас скота на большей части его территории прекратился. Результаты 30-летнего постпастбищного восстановления субальпийских лугов этого горного массива мы оценили по составу и структуре комплексов видов, доминирующих на относительно крупных визуально однородных участках местности. В соответствии с этим подходом, на участках растительного покрова площадью 1500–2000 м² (пробных площадях) регулярным способом было заложено по 100–150 учетных площадок по 1 м². На каждой учетной площадке мы оценивали проективное покрытие доминантов. В 2023 и 2024 гг. в пределах восстанавливающейся растительности Лагонакского нагорья было заложено 24 пробные площади. Дополнительно пять пробных площадей заложили в нарушенных сообществах в районе действующей стоянки скота и шесть – в естественных (малонарушенных) сообществах зоны ядра КГПБЗ. Наши исследования показали, что в настоящее время на большинстве участков восстанавливающихся субальпийских лугов общая частота доминирования видов, характерных для нарушенных сообществ, не превышает 5%. Среди первичных доминантов наибольшее распространение, как и в зоне ядра КГПБЗ, получил *Calamagrostis arundinacea*. При этом восстанавливающиеся участки растительного покрова по сравнению с естественными (малонарушенными) характеризуются относительно низкой частотой встречаемости полидоминантных сообществ и более высокой – участков с высоким покрытием доминантов. Сделано предположение, что в дальнейшем эти сообщества будут изменяться в сторону снижения участия доминантов (как пастбищных, так и естественных) и, как следствие, увеличения участия других (сопутствующих) видов.

Ключевые слова: вторичная сукцессия, вторичные доминанты, пастбищная дигрессия, первичные доминанты, частота доминирования

Введение

В последние десятилетия во многих регионах мира, в том числе и в России, наблюдается отказ от отгонно-пастбищного животноводства (Austin et al., 1986; Peco et al., 2006; Gellrich et al., 2007; Başnou et al., 2009; Кандалова, Лысанова, 2010; Vassilev et al., 2011; Setten & Austrheim, 2012; Navarro & Pereira, 2012). В значительной мере это связано с его нерентабельностью в условиях индустриализации и глобализации сельского хозяйства (Кандалова, Лысанова, 2010; Baumann et al., 2011; Plieninger et al., 2014; Суков и др., 2024). В некоторых случаях прекращение выпаса было связано с деградацией кормовых угодий из-за их чрезмерного использования и/

или с включением их в состав особо охраняемых природных территорий (Акатов и др., 2002; Самбуу, 2022). В результате на пастбищах многих регионов широкое распространение получили восстановительные сукцессии. Их направление, механизмы и скорость существенно различаются, а результаты могут иметь не только позитивные, но и негативные последствия (например, гомогенизация ландшафтов, потеря биоразнообразия, рост вероятности возникновения природных пожаров) (Ewans, 2004; Barrio et al., 2013; Pornaro et al., 2013; Plieninger et al., 2014). При этом более или менее полно информация о них собрана только в Центральной и Западной Европе. Данные по другим регионам мира, в том

числе и по Кавказу, остаются ограниченными (Гаджиев, 1979; Austin et al., 1986; Юнусбаев и др., 2001; Vassilev et al., 2011; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013; Акатов, Акатова, 2012, 2017; Чадаева и др., 2019; Самбуу, 2022).

Лагонакское нагорье считается «вековым пастбищным массивом» (Шифферс, 1953). Однако наиболее интенсивный выпас домашних животных на его высокогорных лугах осуществлялся, по-видимому, в 1951–1992 гг. после исключения этой территории из состава Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГПБЗ). Чрезмерные нагрузки, а также несоблюдение пастбищеоборота и сроков выпаса, привели к существенному нарушению растительного и почвенного покрова на больших площадях (Горчарук, Семагина, 1985; Акатов и др., 2002; Чумаченко, 2002; Алтухов, 2017). Трансформация субальпийской растительности выразилась в смене коренных (первичных) типов лугов вторичными с доминированием и значительным участием в их составе плохо поедаемых, ядовитых и низкорослых растений, существенном снижении их продуктивности и видового богатства (Горчарук, Семагина, 1985; Акатов и др., 2002; Акатов, Акатова, 2012, 2017; Алтухов, 2017). В целом характер выявленных изменений хорошо соответствовал представлениям о воздействии выпаса на растительные сообщества, изложенным во многих работах (Овчинникова, 1943; Шифферс, 1953; Юнусбаев и др., 2001; Díaz et al., 2007; Golodets et al., 2010; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013; Chadaeva et al., 2021). При этом расположенные на больших высотах альпийские фитоценозы из-за менее интенсивного использования (удаленность от стоянок скота) и высокой природной устойчивости к выпасу (Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985) почти не пострадали (Акатов, Акатова, 1991, 2012).

После возвращения в 1992 г. пастбищ Лагонакского нагорья в состав КГПБЗ в качестве биосферного полигона ограниченный выпас скота был разрешен только на одном специально выделенном участке. На остальной территории он был прекращен. Сравнение геоботанических описаний субальпийской растительности нагорья, выполненных в периоды с 1988 г. по 1994 г. и с 2010 г. по 2015 г., показало, что за 15–20 лет «отдыха» она изменилась в направлении к допастбищному состоянию: повысилось постоянство видов, характерных для ненарушенных субальпийских среднетравных лугов,

а устойчивых к выпасу, а также относительно низкорослых растений, снизилось; выпали из травостоя многие виды, более характерные для альпийских сообществ (Акатов, Акатова, 2012, 2017, 2018). При этом вторичная сукцессия только на очень ограниченном числе участков бывших пастбищ привела к восстановлению позиций первичных (естественных) доминантов (Акатов, Акатова, 2017).

Высказывается мнение, что при индикации изменений растительного покрова следовало бы шире использовать доминирующие виды (Gaston, 2011; Lindenmayer et al., 2015; Avolio et al., 2019). Они нередко быстрее реагируют на антропогенные воздействия и изменение систем землепользования, чем видовое богатство, функциональный состав сообществ и другие показатели биоразнообразия (Gaston, 2011; Avolio et al., 2019; Alves et al., 2023). Кроме того, сосредоточение внимания на доминирующих видах позволяет упростить сложные системы многовидовых сообществ и обеспечить лучшее понимание характера экологических процессов (Lindenmayer et al., 2015; Schmitz, 2015; Alves et al., 2023). Это касается и постпастбищных смен растительности, которые часто рассматриваются на примере поведения именно доминантов и содоминантов (Юнусбаев и др., 2001; Ewans, 2004; Кандалова, Лысанова, 2010; Чадаева и др., 2019; Chadaeva et al., 2021; Самбуу, 2022). Наконец, они позволяют проводить наблюдения в более крупном пространственном масштабе и в более короткие временные сроки, чем это было бы возможно, если бы объектом мониторинга выступал видовой состав сообществ в целом (Lindenmayer et al., 2015; Avolio et al., 2019).

К настоящему времени субальпийская растительность Лагонакского нагорья находится в состоянии «отдыха» уже более 30 лет. Данное обстоятельство стало поводом оценить в очередной раз ее состояние, а именно, результаты постпастбищной демутиации. Однако, учитывая характер восстановительных процессов, выявленный нами в 2010–2015 гг., а также для расширения масштаба исследования, в 2023–2024 гг. мы акцентировали внимание на составе и структуре комплексов видов, доминирующих в сообществах на относительно крупных визуально однородных участках местности (1500–2000 м²). Ранее мы уже использовали этот подход для оценки степени антропогенной трансформации растительного покрова некоторых районов юга России (Акатов и др., 2024; Akatov et al., 2025).

Результаты показали, что уровень синантропизации доминантных комплексов на участках растительности как в низкогорном, так и в высокогорном поясах Западного Кавказа, хорошо соответствует нашим представлениям о степени их нарушенности, а параметры структуры и разнообразия этих комплексов оказались статистически значимо связаны с долей синантропных видов в их составе. В частности, сильно трансформированные участки растительности, по сравнению с малонарушенными, характеризовались существенно более низкой частотой встречаемости полидоминантных сообществ, но более высокой – сообществ с покрытием доминирующих видов 60–80% и более. При этом максимальное разнообразие доминантных комплексов наблюдалось при средних значениях уровня синантропизации. Цель данной работы – оценить на основе этого подхода результаты 30 лет постпастбищного восстановления субальпийских лугов Лагонакского нагорья.

Материал и методы

Район и объекты исследования

Район исследований включает юго-восточную часть Лагонакского нагорья и хр. Пастбище Абаго (рис. 1). Лагонакское нагорье является самым западным высокогорным массивом Большого Кавказа и представляет собой органографически обособленную горную систему, расположенную между реками Пшеха и Белая. Оно сформировано известняковыми породами (в основном верхнеюрскими) и включает ряд вершин (наиболее высокие: Фишт – 2867 м н.у.м., Оштен – 2808 м н.у.м., Пшеха-Су – 2744 м н.у.м.) и платообразных хребтов. Высокогорные ландшафты занимают южную и юго-восточную части Лагонакского нагорья и представлены двумя высотными поясами: альпийским и субальпийским. Субальпийскому поясу соответствуют высоты 1700–2300 м н.у.м. Для него характерны широкие ровные склоны, перемежающиеся с карстовыми воронками, карами, рвами, каменными россыпями и скальными обнажениями.

На малонарушенных участках этого горного массива преобладающим типом растительных сообществ субальпийского пояса являются среднетравные луга. Они характеризуются высоким постоянством ряда видов (например, *Betonica macrantha* K.Koch, *Gentiana septemfida* Pall., *Trifolium canescens* Willd., *Festuca varia* Haenke, *Bupleurum falcatum* L.), которые являются диа-

гностическими для асс. *Betonici macranthae–Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002, описанной на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ныне Тебердинский национальный парк) (Onipchenko, 2002). Основными доминирующими видами являются *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и *Festuca varia*. Часто они содоминируют. Реже доминирует *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. и некоторые виды разнотравья (*Betonica macrantha*, *Anemonastrum fasciculatum* (L.) Holub, *Geranium sylvaticum* L.). Нередко явное преобладание одного или двух видов не выражено (Акатов, Акатова, 2024). Такой же состав доминантов характерен и для субальпийских лугов зоны ядра КГПБЗ, которые не испытывали воздействие выпаса домашних животных уже более 100 лет (Акатов и др., 2003; Алтухов, 2017). Считается, что эти луга имеют разное происхождение. Некоторые из них сформированы в результате зарастания осыпей и россыпей, другие связаны с лесом и развиты в местах бывшего его произрастания (Еленевский, 1939; Шифферс, 1953; Тумаджанов, 1963). Существенно меньшую площадь занимают участки субальпийского высокотравья, заросли *Rhododendron caucasicum* Pall., сообщества болот, гидрофильных лугов и ручьев, скал и осыпей (Акатов, Акатова, 2024).

Основным объектом исследований явились сообщества субальпийских среднетравных лугов, которые до 1992 г. использовались под выпас домашних животных (крупного рогатого скота, овец и лошадей). Результаты постпастбищного восстановления растительности мы оценивали на склонах хребтов Каменное море (1850–1895 м н.у.м.), Мурзикао (верховье р. Курджипис, 1750–2025 м н.у.м.) и Абадзеш (верховье р. Армянка, 2050–2250 м н.у.м.). В качестве эталона сильно нарушенных сообществ рассматривали растительность участка нагорья, используемого под выпас и в настоящее время (район расположения действующего стойбища на восточном склоне хр. Мурзикао, 1880–1900 м н.у.м.). Подобрать эталонные сообщества ненарушенных субальпийских лугов на Лагонакском нагорье не удалось из-за их небольшой площади (Акатов, Акатова, 2024). Поэтому в качестве эталона естественных среднетравных сообществ использовали растительность хр. Пастбище Абаго, находящегося в зоне ядра КГПБЗ относительно недалеко от Лагонакского нагорья (бассейн

р. Белая, отрог г. Тыбга, 1700–2100 м н.у.м.). Сообщества среднетравных субальпийских лугов этого горного массива также близки к асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002.

Методы сбора фактического материала

Фактический материал был собран в период массового развития растений (июль – август) в 2023 и 2024 гг. на визуально однородных участках растительного покрова площадью 1500–2000 м² (пробные площади – SP). В пределах каждой пробной площади регулярным способом было заложено 100–150 учетных площадок по 1 м² (AP). На каждой

учетной площадке была оценена роль доминирующих видов в формировании травостоя по пятибалльной шкале: 1 – доминирующий вид не выражен; 2 – проективное покрытие доминирующего вида менее 40%; 3 – 40–60%; 4 – 60–80%; 5 – более 80%. Общее число пробных площадей, заложенных в пределах субальпийских среднетравных сообществ, составило 35 (число учетных площадок – 4050), в том числе в районе действующего стойбища – пять (618), на хр. Пастбище Абаго – шесть (680). На склонах хр. Абадзеш пробные площади были заложены преимущественно вдоль высотного профиля, на других участках района исследования более или менее равномерно.

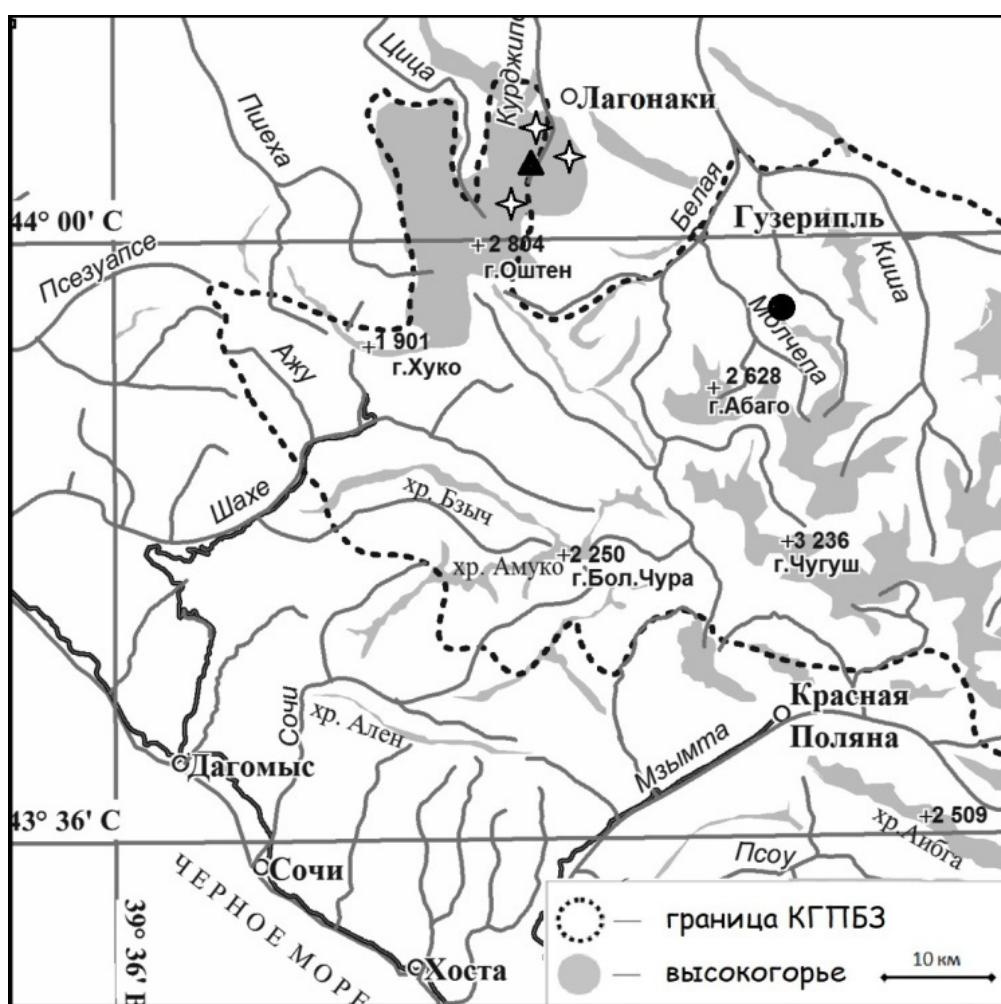


Рис. 1. Карта района исследований (Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Западный Кавказ, Россия). Обозначения: черным кружком обозначено местоположение описанных участков ненарушенных (слабо нарушенных) среднетравных сообществ (хр. Пастбище Абаго, 1700–2100 м н.у.м.); черным треугольником – сильно нарушенных сообществ (восточный склон хр. Мурзикао, 1880–1900 м н.у.м.); пустыми звездочками – восстанавливающимися сообществ на склонах хребтов Камненное море (1850–1895 м н.у.м.), Мурзикао (1750–2025 м н.у.м.) и Абадзеш (2050–2250 м н.у.м.).

Fig. 1. Map of the study area (Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Western Caucasus, Russia). Designations: the black dot – the study sites of undisturbed middle-grass communities (Pastbishche Abago Ridge, 1700–2100 m a.s.l.); the black triangle – heavily disturbed plant communities (eastern slope of the Murzikao Ridge, 1880–1900 m a.s.l.); empty stars – recovering plant communities on the slopes of the Kamennoye More Ridge (1850–1895 m a.s.l.), Murzikao Ridge (1750–2025 m a.s.l.) and Abadzesh Ridge (2050–2250 m a.s.l.).

Методы анализа

На основе результатов учетов были рассчитаны и сопоставлены значения нескольких показателей: 1) доля учетных площадок (АР) без выраженного доминанта от общего числа таких площадок, заложенных в пределах SP; 2) доля АР с покрытием доминантов менее 40%, 40–60%, 60–80% и более 80%; 3) доля АР с доминированием определенного вида; 4) доля АР с первичными (естественными), а также с вторичными (пастбищными) доминантами; 5) разнообразие доминантов на SP ($d = S/\log n$, где S – число доминирующих видов, выявленных на АР в пределах SP, n – число АР). Предполагается, что доля учетных площадок (АР) с вторичными доминантами от общего числа АР на пробной площади отражает уровень нарушенности (трансформации, синантропизации, по: Горчаковский, 1984) растительности района исследования (индекс SL), то есть степень различия между ее реальным (актуальным) состоянием и потенциальным или близким к нему растительным покровом, представленным на расположенных рядом особо охраняемых природных территориях. Под вторичными доминантами в данной работе понимаются устойчивые к выпасу и нитрофильные растения, а также виды, достигающие наиболее высокого покрытия в сообществах первых или промежуточных стадий постпастбищного восстановления. В качестве первичных (естественных) доминантов мы рассматривали те, которые занимают лидирующие позиции на ненарушенных или слабонарушенных (например, дикими копытными животными) участках субальпийских лугов охраняемых территорий Западного Кавказа. Определение статуса видов было выполнено на основе работ, посвященных высокогорной растительности Тебердинского национального парка, Лагонакского нагорья и зоны ядра КГПБЗ (Onipchenko, 2002; Акатов и др., 2003; Алтухов, 2017; Акатов, Акатова, 2024), публикаций, касающихся проблемы воздействия выпаса домашних животных на высокогорные сообщества (Овчинникова, 1943; Шифферс, 1953; Акатов, Акатова, 2012, 2017, 2018; Алтухов, 2017; Жашуев и др., 2019; Чадаева и др., 2019, 2022; Chadaeva et al., 2021). Пробные площади со сходным видовым составом доминантных комплексов мы объединили в группы и ранжировали в по-

рядке роста значений индекса SL. Названия таксонов в тексте и таблице даны согласно базе данных Plants of the World Online (<https://powo.science.kew.org/>).

Для визуализации сходства видового состава доминантных комплексов использовался метод главных компонент (РСА-ординация). Ординацию проводили на основе данных о наличии/отсутствии доминирующих видов на SP. Статистический анализ результатов проводили с использованием пакета программ PAST 3.16 (Hammer et al., 2001). Для визуализации сходства (различия) в структуре доминирования видов на пробных площадях использовали диаграммы и линейные модели регрессии. Тесноту связи между характеристиками определяли путем расчета нескорректированного коэффициента детерминации (для оценки статистической значимости его значений использовали F-критерий Фишера). Расчеты проводили с использованием программы Microsoft Excel 2013 с надстройкой Real Statistic Data Analysis Tools.

Результаты и обсуждение

На 35 пробных площадях (SP), заложенных на участках среднетравной растительности Лагонакского нагорья и хр. Пастбище Абаго, было выявлено 36 видов, доминирующих хотя бы на одной из учетных площадок (АР) (табл. 1). В их числе девять доминантов (из них один вторичный, то есть более характерный для пастбищ, 11%) были выявлены на эталонных участках растительности хр. Пастбище Абаго, 19 (13 вторичных, 68%) – на участках в окрестностях ныне действующего пастушеского стойбища и 29 (11 вторичных, 38%) – на SP, заложенных на участках восстанавливающейся растительности (табл. 1). При этом средняя суммарная частота доминирования видов, устойчивых к выпасу (уровень нарушенности), на пробных площадях, заложенных на хр. Пастбище Абаго, составила 1.2% (варьирует от 0.0% до 6.4%), в окрестностях стойбища – 73.6% (64.8–84.8%) и на участках восстанавливающейся растительности – 5.6% (0.0–25.8%). Большинство участков из последней группы (58.3%) характеризуется уровнем нарушенности от 0.1% до 5.0%, 20.8% участков – от 5.0% до 10.0%, 12.5% – от 10.0% до 26.0%. На учетных площадках двух участков (8.3%) вторичные доминанты не были выявлены.

Таблица 1. Частота доминирования видов в группах пробных площадей с разными значениями индекса нарушенности (Кавказский государственный природный биосферный заповедник; пробные площади заложены в 2023 и 2024 гг.)
Table 1. Frequency of species dominance in groups of sample plots with various values of the disturbance index (Caucasian State Nature Biosphere Reserve; sample plots were established in 2023 and 2024)

Номер группы SP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Состояние растительности	NAT	NAT	REC	REC	REC	REC	REC	REC	REC	DIS	DIS
<i>N</i>	4	2	3	5	2	3	3	5	3	2	3
<i>n</i>	446	234	373	605	232	341	319	515	367	255	363
<i>SL</i> ,%	0.0	3.6	0.8	2.5	2.7	3.2	4.8	5.6	19.8	62.8	80.8
<i>d</i>	1.7	1.94	2.9	3.1	2.9	3.3	2.8	4.5	5.4	4.7	4.5
Первичные доминанты											
<i>Iris sibirica</i> L.	–	16.0	–	–	0.4	2.4	–	–	–	–	–
<i>Anemonastrum fasciculatum</i> (L.) Holub	13.4	–	1.6	3.0	6.7	7.5	0.3	5.0	0.3	–	–
<i>Festuca varia</i> Haenke	–	–	7.5	1.3	34.3	10.9	3.6	9.4	3.3	–	–
<i>Poa longifolia</i> Trin.	0.5	0.4	–	–	0.5	3.6	0.6	0.2	–	1.0	0.6
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	18.4	21.2	51.0	42.2	15.9	27.9	33.7	15.4	6.3	1.7	0.3
<i>Betonica macrantha</i> K.Koch	0.7	–	0.8	9.0	1.2	4.1	7.6	11.5	20.0	3.2	2.9
<i>Centaurea phrygia</i> subsp. <i>abbreviata</i> (K.Koch) Dostál	1.6	–	2.7	0.3	2.4	8.1	–	2.9	2.4	1.3	2.3
<i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) Bobrov	–	0.5	0.8	0.2	1.9	3.4	–	3.9	6.7	4.1	2.2
Вторичные доминанты											
<i>Nardus stricta</i> L.	–	3.6	–	–	–	–	–	–	–	–	1.6
<i>Alchemilla oxysepala</i> Juz.	–	–	1.8	0.5	0.8	0.5	2.7	2.7	8.8	29.4	34.4
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.	–	–	–	0.4	1.4	–	1.5	1.4	0.0	0.7	0.3
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	–	–	–	0.7	–	–	0.3	0.2	0.3	–	2.8
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	–	–	–	0.9	–	2.1	–	0.2	1.9	2.0	3.3
<i>Cirsium pugnax</i> Sommier & Levier	–	–	–	–	0.5	–	–	–	0.3	2.9	–
<i>Cirsium obvallatum</i> (M.Bieb.) M.Bieb.	–	–	–	–	–	–	0.3	0.2	1.5	19.3	–
<i>Rumex alpinus</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	0.7	–	3.6	20.5
<i>Cirsium czerkessicum</i> Kharadze	–	–	–	–	–	–	–	–	6.6	–	–
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6.9	11.4
<i>Trifolium ambiguum</i> M.Bieb.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2.7

Примечание: Продолжение таблицы – неустойчивые к выпасу виды с низкой частотой доминирования на участках растительности: *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (номер группы SP – 1), *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. (3, 9), *Trifolium canescens* Willd. (4, 7), *Psephellus hypoleucus* Boiss. (4, 8), *Cirsium simplex* C.A.Mey. (6), *Trollius ranunculinus* (Sm.) Stearn (6, 9), *Alopecurus pratensis* L. (7), *Inula grandiflora* Willd. (7, 9), *Geranium sylvaticum* L. (8, 9), *Primula amoena* M. Bieb. (9), *Galega orientalis* Lam. (9), *Caucasalia macrophylla* (M.Bieb.) B.Nord. (11); устойчивые к выпасу виды с низкой частотой доминирования на участках растительности: *Carduus adpressus* C.A.Mey. (8), *Cirsium* sp. (8), *Bromus variegatus* M. Bieb. (10), *Urtica dioica* L. (11). Обозначения: *N* – число пробных площадей (SP) в группе; *n* – общее число учетных площадок (AP), заложённых на участках; *SL* – уровень нарушенности участков растительности (%); NAT – естественные участки растительного покрова, REC – восстанавливающиеся участки, DIS – участки, испытывающие воздействие выпаса в настоящее время. Значения частоты доминирования видов более 10% выделены полужирным шрифтом.

В составе среднетравной растительности хр. Пастбище Абаго, принятой нами в качестве эталона естественных лугов, доминирует преимущественно *Calamagrostis arundinacea*, существенно реже *Anemonastrum fasciculatum*, изредка *Poa longifolia* Trin., *Betonica macrantha*, *Centaurea phrygia* subsp. *abbreviata* (K.Koch) Dostál и *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobrov (табл. 1). Причем *Calamagrostis arundinacea* – это

один из наиболее характерных доминантов субальпийских лугов на охраняемых территориях Западного Кавказа (Еленевский, 1939; Onipchenko, 2002; Акатов и др., 2003; Алтухов, 2017). Другие из указанных видов, являясь обычным компонентом вейниковых лугов, становятся доминантами на отдельных учетных площадках с низким покрытием *Calamagrostis arundinacea*. Доминирование на некоторых SP *Nardus stricta* L.

(совместно с *Iris sibirica* L.) является скорее результатом устойчивости этого вида к избыточному увлажнению почв, чем последствием пастбищного использования этой территории в отдаленном прошлом. Известно, что сообщества с доминированием плохо поедаемого и устойчивого к вытаптыванию *Nardus stricta* имеют широкое распространение на высокогорных лугах Кавказа, подвергающихся интенсивному пастбищному использованию (Шифферс, 1953; Косенко, Костылев, 1964; Алтухов, 2017). Однако *Nardus stricta* может достигать высокого обилия и на естественных, но малопродуктивных местообитаниях, например, на бедных кислых субстратах, почвах с высокой влажностью и плохой аэрацией (Овчинникова, 1943; Шифферс, 1953; Акатов, 1989; Алтухов, 2017). Как следует из результатов проводимого нами мониторинга, после прекращения выпаса на Лагонакском нагорье *Nardus stricta* почти полностью исчез из травостоя среднетравных лугов уже к 2010 г. (Акатов, Акатова, 2012, 2017).

Согласно полученным данным, в настоящее время на участках нагорья, испытывающих существенное влияние скота, наиболее часто доминируют *Alchemilla oxypepala* Juz., *Cirsium obvallatum* (M.Bieb.) M.Bieb., *Rumex alpinus* L. и *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. Реже, например, – *Agrostis vinealis* Schreb., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Trifolium ambiguum* M.Bieb., *Cirsium pugnax* Sommier & Levier, *Urtica dioica* L., *Sanguisorba officinalis* L. (табл. 1). Эти виды либо в той или иной степени устойчивы к выпасу и увеличивают свое участие в сообществах при его воздействии, либо являются нитрофилами (Овчинникова, 1943; Шифферс, 1953; Алтухов, 2017; Чадаева и др., 2019, 2022; Chadaeva et al., 2021). Все они, а также *Bromus variegatus* M.Bieb. – устойчивый к умеренному выпасу благодаря высокой способности к регенерации – с разной частотой доминировали на значительных по площади участках субальпийских пастбищ нагорья до прекращения выпаса в 1992 г. (Еленевский, 1939; Овчинникова, 1943; Акатов и др., 2002; Акатов, Акатова, 2012, 2017; Алтухов, 2017). В частности, на склонах хр. Абадзеш в 1988 г. наиболее часто доминировал или содоминировал *Trifolium ambiguum* (сильная деградация растительности), а на

отрогах хр. Мурзикао по данным 1994 г. – *Bromus variegatus* (умеренная деградация). На широкое распространение пестрокостных лугов на пастбищах Лагонакского нагорья еще в 1930-е гг. указывал Еленевский (1939). Значительное распространение на пастбищах в период выпаса (Алтухов, 2017) и особенно в первые 15 лет после его прекращения (Акатов, Акатова, 2017) имели вторичные сообщества с доминированием *Agrostis vinealis*, что могло быть связано с накоплением мощного слоя ветоши (Кононов, 1960). Область доминирования *Alchemilla oxypepala* и (в меньшей степени) *Deschampsia cespitosa* расширилась в первое десятилетие восстановительной сукцессии за счет сокращения участков пастбищ с доминированием *Trifolium ambiguum* (Акатов, Акатова, 2017). Аналогичная смена доминантов после снижения пастбищной нагрузки была отмечена в высокогорьях Центрального Кавказа (Чадаева и др., 2019). При этом *Alchemilla oxypepala* является обычным компонентом естественных луговых сообществ, причем местами может достигать высокого покрытия (Akotov et al., 2021; Акатов, Акатова, 2024), а *Deschampsia cespitosa* в зоне ядра КГПЗ часто доминирует в избыточно увлажненных местообитаниях (Шифферс, 1953; Акатов, 1989). Отметим также, что и другие виды, доминирование которых связано с воздействием выпаса или первым этапом постпастбищной демутации, могут произрастать и на участках ненарушенной (слабонарушенной) растительности. Исключением, по-видимому, является только *Urtica dioica*.

Из табл. 1 также видно, что в настоящее время (2023 и 2024 гг.) участие вторичных доминантов в формировании восстанавливающегося растительного покрова весьма ограничено, в том числе и наиболее распространенных в период выпаса или в первые годы восстановительной сукцессии (*Trifolium ambiguum*, *Bromus variegatus* и *Agrostis vinealis*). Как следует из геоботанических описаний, выполненных нами в 2010 г. на отрогах хр. Мурзикао, значимое снижение частоты их встречаемости и покрытия произошло уже в первые 15 лет восстановительной сукцессии (Акатов, Акатова, 2012, 2017). К 2010 г. *Trifolium ambiguum* и *Bromus variegatus* практически перестали

доминировать на наблюдаемых участках растительности, а неустойчивый к выпасу *Calamagrostis arundinacea* существенно усилил свои позиции (Акатов, Акатова, 2017). В настоящее время *Calamagrostis arundinacea* с разной частотой доминирует на всех 24 изученных нами участках (SP) восстанавливающейся растительности, а на 14 SP из них частота его доминирования существенно выше, чем у любого другого вида (табл. 1). Кроме того, на большинстве этих участков, также, как и в аналогичных сообществах хр. Пастбище Абаго, изредка в качестве доминантов выступают, например, *Anemonastrum fasciculatum*, *Betonica macrantha*, *Centaurea phrygia* subsp. *abbreviata*. При этом участие некоторых из этих таксонов (включая *Calamagrostis arundinacea*) в составе сообществ нагорья местами выше, чем на эталонных лугах. На трех участках (SP) восстанавливающейся растительности относительно высокую частоту доминирования имеет плотнoderновинный злак *Festuca varia*. Однако, по нашим данным, в целом с момента прекращения выпаса и до настоя-

щего времени позиции этого вида на склонах хребтов Абадзеш и Мурзикао изменились несущественно. *Festuca varia* плохо поедается скотом и поэтому считается видом, устойчивым к воздействию выпаса (Шифферс, 1953; Алтухов, 2017). Однако ее дернины легко разбиваются копытами животных, и при интенсивном выпасе она обычно выпадает из травостоя (Чадаева и др., 2019, 2022). *Festuca varia* не был обнаружен нами в качестве доминанта на хр. Пастбище Абаго, но на высокогорных массивах зоны ядра КГПБЗ пестроовсяницевые луга, хотя и уступают по распространению вейниковым, но также являются ландшафтообразующими (Еленевский, 1939; Шифферс, 1953; Акатов и др., 2003; Алтухов, 2017). На рис. 2 представлены результаты ординации доминантных комплексов на участках естественных (полуестественных), нарушенных и восстанавливающихся субальпийских сообществ. Из нее следует, что по составу доминирующих видов участки восстанавливающихся лугов значительно более сходны с участками первичных, чем нарушенных сообществ.

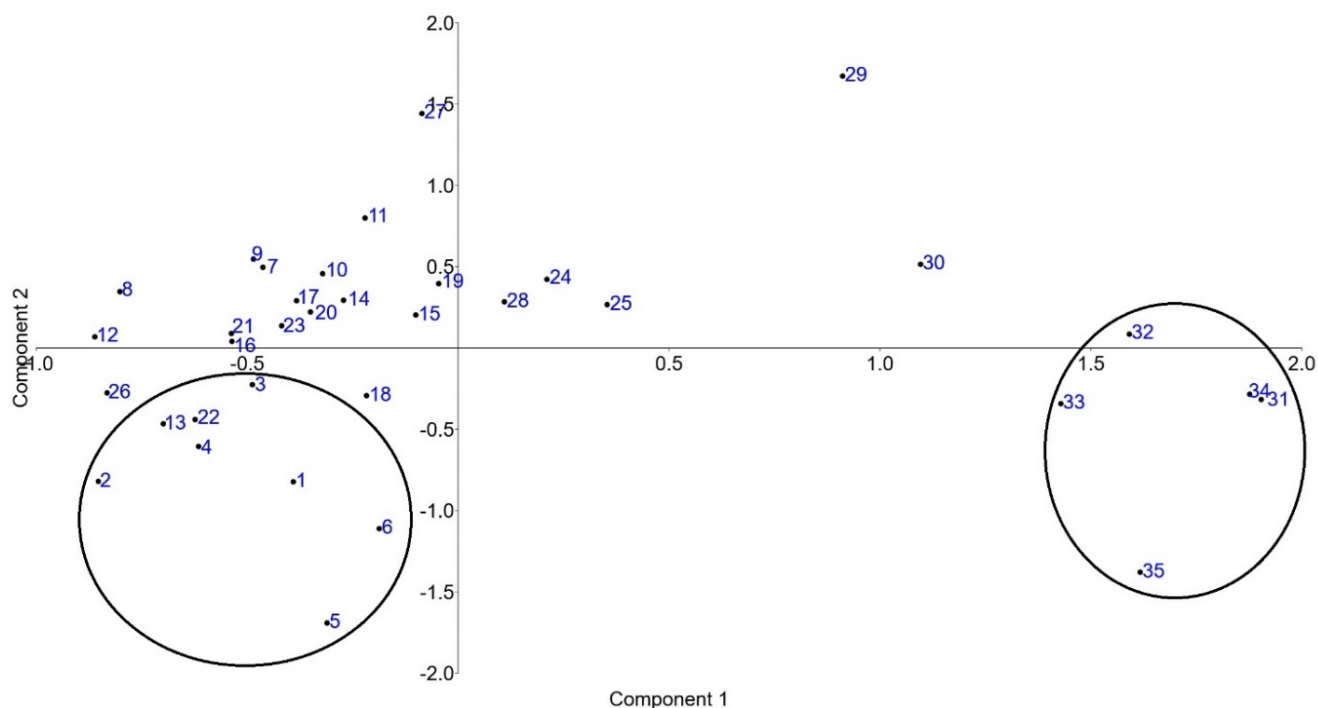


Рис. 2. Ординация комплексов доминирующих видов на участках естественных (пробные площади 1–6), нарушаемых (31–35) и восстанавливающихся (7–30) субальпийских лугов. Анализ проводился методом главных компонент (PCA) на основе данных о наличии и отсутствии видов на пробных площадях. Линиями обведены участки естественных и нарушенных субальпийских сообществ.

Fig. 2. Ordination of dominant species complexes on sites of natural (sample plots 1–6), disturbed (31–35) and recovering (7–30) subalpine meadows. The analysis was performed using the principal components analysis (PCA) based on data on the presence and absence of dominant species at the sample plots. Sites of natural and disturbed subalpine communities are surrounded with lines.

На рис. 3 показано соотношение встречаемости сообществ с различным покрытием доминирующих видов на участках эталонной (как естественной, так и сильно нарушенной) и восстанавливающейся растительности. Как видно из диаграмм, участки естественной и нарушенной выпасом растительности демонстрируют существенно различную структуру доминирования (рис. 3А). Для первых характерна относительно высокая встречаемость полидоминантных сообществ (более 50% или 60%) и, наоборот, низкая встречаемость сообществ с высоким (60–80% и более 80%) покрытием доминантов. Причем, чем выше степень доминирования, тем ниже встречаемость таких сообществ на участках. Для сильно нарушенных участков характерна примерно равная представленность сообществ с различным покрытием доминирующих видов, и соответственно, относительно высокая встречаемость сообществ со значительной степенью доминирования. Ранее подобные структуры были выявлены на многих других участках как высокогорной, так и низкогорной растительности (Акатов и др., 2024; Akatov et al., 2025). Например, на участках растительного покрова с разной степенью антропогенной трансформации в окрестностях горного поселка Гужерипль и одноименного кордона КГПБЗ. Растительность пустырей, обочин дорог и молодых залежей характеризовалась высоким уровнем синантропизации, низкой встречаемостью полидоминантных сообществ и высоким покрытием доминирующих видов. Растительность старых залежей и сенокосов имела противоположную структуру (Акатов и др., 2024). На высокое покрытие доминантов в сообществах высокогорных лугов Центрального Кавказа, сильно нарушенных выпасом, обращают внимание работы Chadaeva et al. (2021) и Чадаева и др. (2024).

Как видно на рис. 3В,С, структура частоты встречаемости сообществ с разным проективным покрытием доминирующих видов на 15 из 24 участков восстанавливающейся растительности весьма сходна с аналогичной структурой участков естественной растительности (чем выше степень доминирования сообществ, тем ниже их встречаемость на участках). При этом на большинстве из этих участков частота встречаемости поли-

доминантных сообществ существенно ниже, а сообществ с покрытием доминантов более 60% или 80% несколько выше, чем на эталонных. Еще более отчетливо такие особенности восстанавливающейся растительности видны на рис. 4. Кроме того, как следует из табл. 1, комплексы доминирующих видов на участках восстанавливающейся растительности характеризуются более высоким видовым разнообразием (*d*) по сравнению с участками лугов хр. Пастбище Абаго. Как показали результаты ранее выполненных исследований, относительно высокое разнообразие доминантов является характерной чертой умеренно трансформированного растительного покрова. Причина – совместное доминирование на них как несинантропных, так и синантропных видов (Chadaeva et al., 2021; Akatov et al., 2025).

Считается, что скорость постпастбищных сукцессий зависит от многих факторов, в том числе от типа растительности, количества осадков, истории выпаса, продолжительности отдыха, а поэтому существенно различается в разных случаях (Smith & Rushton, 1994; Bai et al., 2001; Ewans, 2004; Karatassiou & Koukoura, 2009). Так, в некоторых работах делается вывод о высокой скорости восстановительных процессов, по крайней мере, в их начале (Persson, 1984; Кандалова, Лысанова, 2010; Golodets et al., 2010; Тания и др., 2019; Чадаева и др., 2019; Самбуу, 2022); в других работах – о незначительных изменениях в первые 10–25 лет (Ewans, 2004; Valone & Sauter, 2005; Vassilev et al., 2011; Pornaro et al., 2013) и ускорении в последующие годы (Finegan, 1984; Valone & Sauter, 2005; Pornaro et al., 2013). Для полного естественного восстановления растительности на сильно сбитых пастбищах, по-видимому, необходимы десятилетия (Гаджиев, 1979; Шилов, Уразов, 1984; Горчарук, Семагина, 1985; Кандалова, Лысанова, 2010). В частности, однолетние евразийские виды, укоренившиеся на месте сильно нарушенных выпасом прерий Калифорнии, оказались очень устойчивыми к сукцессионным изменениям и доминируют в преобразованных сообществах в течение многих десятилетий. Причем, как показали наблюдения, прекращение выпаса скота не привело к их исчезновению (Bartolome & Gemmill, 1981; Corbin & D'Antonio, 2004).

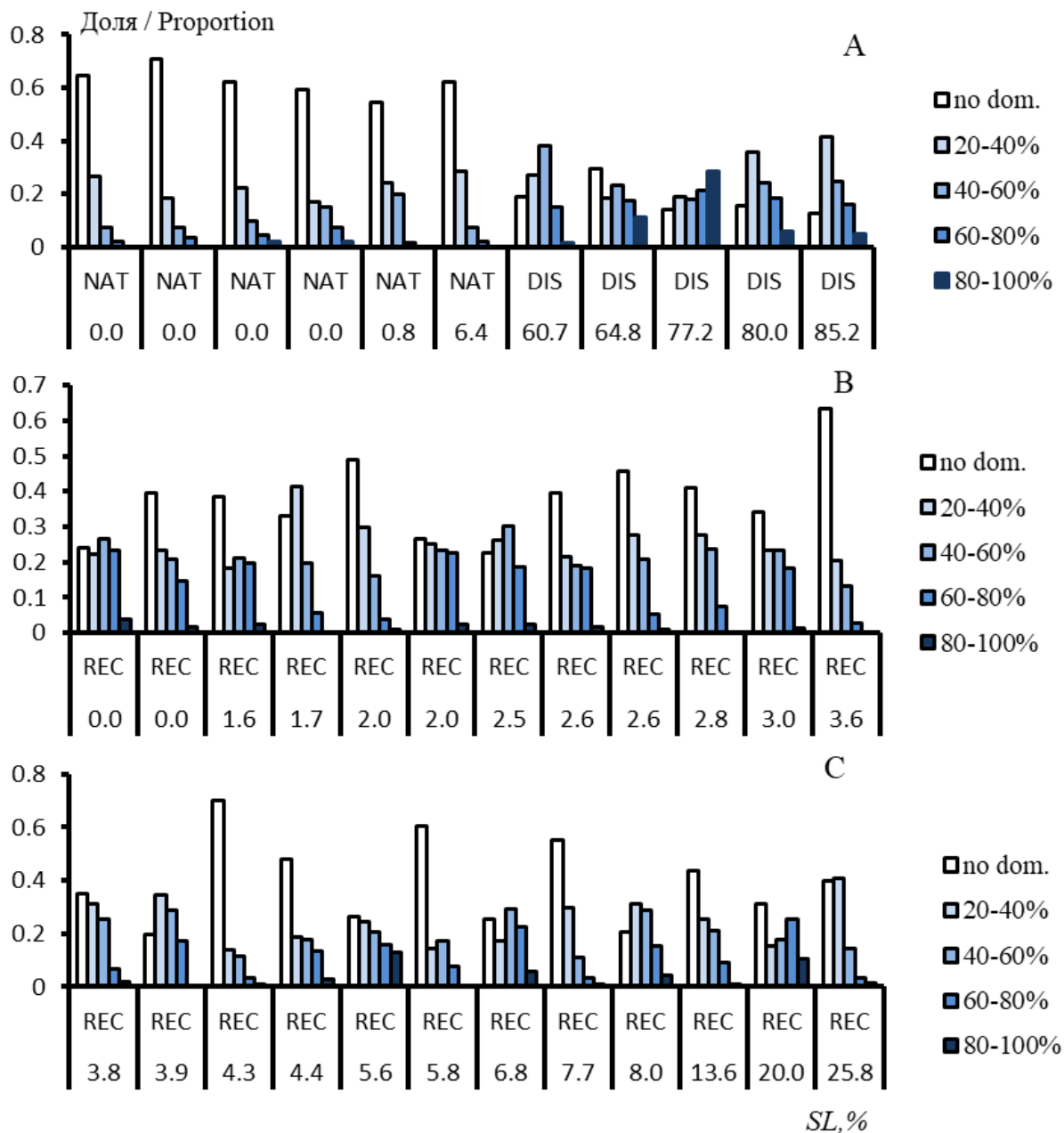


Рис. 3. Доля учетных площадок с различным проективным покрытием доминирующих видов на участках естественных, нарушенных и восстанавливающихся субальпийских лугов Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Обозначения: SL – уровень нарушенности участков растительности (%); NAT – участки естественной растительности, REC – участки восстанавливающейся растительности, DIS – участки растительности, в настоящее время испытывающие воздействие выпаса животных; no dom – полидоминантное сообщество, 20–40% ... 80–100% – проективное покрытие доминирующих видов.

Fig. 3. The proportion of study plots with various cover of dominant species on sites of natural, disturbed and recovering subalpine meadows in the Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Russia. Designations: SL – level of disturbance on vegetation sites (%); NAT – sites of natural grasslands, REC – sites of vegetation undergoing restoration, DIS – sites of vegetation currently experiencing the impact of animal grazing; no dom – polydominant community, 20–40% ... 80–100% – cover of dominant species.

Результаты сравнения описаний субальпийских лугов Лагонакского нагорья, выполненных в 1988–1993 гг. и 2010–2015 гг. показали, что они изменились в направлении к допастбищному состоянию. При этом было сделано предположение, что для

завершения вторичной сукцессии требуется более длительный период времени, поскольку она осложнилась рядом процессов. В частности, широкое распространение получили промежуточные доминанты, например, *Agrostis vinealis*, усиление позиций

которого могло свидетельствовать об увеличении на почве слоя ветоши. Напротив, первичные доминанты на участках бывших пастбищ имели в 2010–2015 гг. ограниченное распространение (Акатов, Акатова, 2017). Однако результаты оценки состояния субальпийских лугов нагорья в современный период, представленные в настоящей статье, позволяют, по-видимому, скорректировать сделанные ранее выводы относительно времени завершения этого процесса. Это связано с существенным усилением позиций *Calamagrostis arundinacea*, видом, господствующим на большей части субальпийской луговой растительности на особо охраняемых природных территориях Западного Кавказа (Onipchenko, 2002; Акатов и др., 2003; Алтухов, 2017). Если рассматривать состояние восстанавливающихся участков растительности нагорья с позиции частоты доминирования видов с разным уровнем толерантности к воздействию выпаса, то можно предположить, что они близки к достижению допастбищного состояния, причем, по-видимому, впервые за много десятилетий. По крайней мере, как следует из опубликованных работ, оценивающих состояние высокогорной растительности Лагонакского нагорья в 1930–1950-е гг., а затем в 1960–1980-е гг., вейниковые луга ни в один из этих периодов не составляли более 10% ее площади (Альпер, 1960; Косенко, Костылев, 1964; Алтухов, 2017; Акатов, Акатова, 2017). При этом, комментируя смены в растительном покрове субальпийского пояса Лагонакского нагорья в последние годы, хотелось бы обратить внимание на то, что снижение пастбищных нагрузок может вызывать в сообществах изменения, аналогичные климатогенным (Michelsen et al., 2011; Акатов, Акатова, 2012). В частности, нельзя исключить, что одной из причин снижения частоты доминирования на малоснежных отрогах хр. Мурзикао *Bromus variegatus*, способного развиваться в условиях глубокого зимнего промерзания почвы (Varybok et al., 2024; Онипченко и др., 2024), и замещение этого вида *Calamagrostis arundinacea*, не имеющим таких возможностей, может быть связано не только с восстановительными процессами, но и с потеплением климата, которое наблюдается на Западном Кавказе в последние 40 лет (Kostianov et al., 2021).

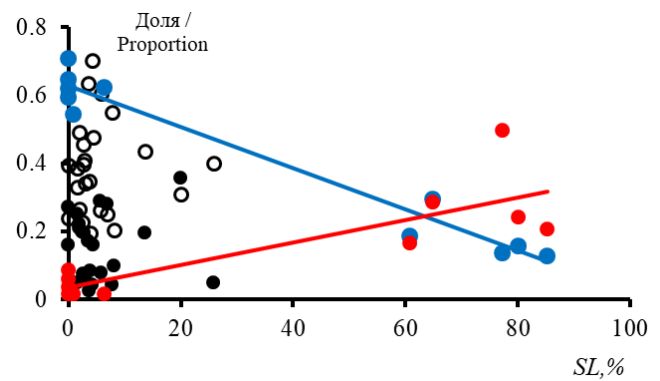


Рис. 4. Соотношение между уровнем нарушения растительности на пробных площадях (SL, %), долей учетных площадок с полидоминантными сообществами и с проективным покрытием доминирующих видов более 60% (Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Россия). Обозначения: синие кружки – доля учетных площадок с полидоминантными сообществами на участках естественной и сильно нарушенной растительности; синяя прямая – линия регрессии для этих данных; красные кружки – доля учетных площадок с проективным покрытием доминирующих видов более 60%; красная прямая – линия регрессии для этих данных. Значения нескорректированного коэффициента детерминации (R^2) для этих регрессий (0.954 и 0.696) статистически значимы при $P < 0.01$. Белые и черные кружки – доля учетных площадок с полидоминантными сообществами и с покрытием доминантов более 60%, соответственно, на участках восстанавливающейся растительности.

Fig. 4. The relationship between the level of vegetation disturbance in the sample plots (SL, %), the proportion of survey plots with polydominant communities and with a cover of dominant species of more than 60% (Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Russia). Designations: blue dots – the proportion of survey plots with polydominant communities in sites of natural and heavily disturbed vegetation; the blue straight line – the regression line for these data; red dots – the proportion of survey plots with a cover of dominant species of more than 60%; the red straight line – the regression line for these data. The values of the uncorrected coefficient of determination (R^2) for these regressions (0.954 and 0.696) are statistically significant at $P < 0.01$. White and black dots are the proportion of survey plots with polydominant communities and with a cover of dominants of more than 60%, respectively, in sites of recovering vegetation.

Заключение

Отказ во многих регионах мира от масштабного использования травяной растительности в качестве кормовых угодий привел к широкому распространению восстановительных сукцессий. Они могут характеризоваться разной скоростью и неоднозначными, с точки зрения природоохранной практики, результатами, а поэтому их изучение является одной

из важных задач фитомониторинга. В данной работе мы показали возможности одного из подходов к ее решению в относительно крупном пространственном масштабе – путем оценки частоты и степени доминирования видов на относительно крупных участках растительного покрова. Объектом исследования явились субальпийские луга Лагонакского нагорья, которые десятилетиями интенсивно эксплуатировались в качестве пастбищ, но последние 30 лет охраняются в составе КГПБЗ. Результаты проведенных исследований свидетельствуют об ускорении в последние 10–15 лет процесса замещения вторичных (пастбищных) доминантов первичными, причем преимущественно *Calamagrostis arundinacea*, видом, наиболее часто доминирующим в сообществах субальпийских лугов особо охраняемых природных территорий Западного Кавказа. При этом все еще наблюдаются некоторые отличия восстанавливающихся сообществ Лагонакского нагорья от естественных (эталонных): некоторое присутствие вторичных доминантов (1) и, как следствие, относительно высокое разнообразие доминантных комплексов (2); относительно низкая частота встречаемости полидоминантных сообществ в сочетании с относительно высокой встречаемостью участков со значительным покрытием доминирующих видов (3). Сделано предположение, что в дальнейшем восстанавливающиеся сообщества будут изменяться в сторону снижения участия в них доминирующих видов (как устойчивых, так и не устойчивых к выпасу) и роста участия других (сопутствующих) видов.

В целом, наши результаты показывают, что анализ состава и структуры комплексов доминирующих видов позволяет сформировать представление о характере, интенсивности и степени завершенности постпастбищного восстановления растительного покрова района исследования, причем в значительном пространственном масштабе при относительно небольших затратах времени на сбор фактического материала. При этом следует обратить внимание, что данный подход не позволяет получить информацию об изменениях в ходе этого процесса состава и видового разнообразия восстанавливающихся сообществ. Поэтому при решении аналогичных задач на других территориях, в том числе на особо охраняемых природных территориях, было бы

желательно его сочетание с традиционными методами, как, например, с многолетними наблюдениями на постоянных площадках и/или с выполнением в пределах участков растительности, используемых для оценки частоты доминирования видов, серии полных геоботанических описаний.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№FZRG-2024-0012).

Литература

- Акатов В.В. 1989. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. Деп. в ВИНТИ АН СССР. №7472-В 89. Москва. 32 с.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. 1991. О современном состоянии фитоценофа альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Труды Высокотропического геофизического института. Вып. 84. С. 114–124.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. 2012. Изменения фитоценозов высокогорных лугов и пустошей Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) за последние 15–20 лет // Растительность России. №21. С. 3–12. DOI: 10.31111/vegus/2012.21.3
- Акатов В.В., Акатова Т.В. 2017. Постпастбищное восстановление субальпийских лугов на Лагонакском нагорье (Западный Кавказ) // Бюллетень МОИП. Т. 122(2). С. 42–54.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. 2018. Изменения сообществ субальпийских лугов Лагонакского нагорья после прекращения выпаса // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 23. С. 72–90.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. 2024. Состав и видовое разнообразие природных и малонарушенных растительных сообществ высокогорной части Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 25. С. 50–75.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Глушков В.Д. 2002. Влияние выпаса скота на видовой состав и богатство субальпийских фитоценозов Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 16. С. 310–317.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескин Н.Б. 2003. Состав и видовое богатство растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Кавказского заповедника и сопредельных территорий // Труды Кавказ-

- ского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 17. С. 216–239.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. 2024. Оценка степени антропогенной трансформации послелесной растительности пос. Гузерипль и его окрестностей (Республика Адыгея, Западный Кавказ) по составу и структуре комплексов доминирующих видов // Новые технологии. Т. 20(3). С. 103–114. DOI: 10.47370/2072-0920-2024-20-3-103-114
- Алтухов М.Д. 2017. Растительный покров высокогорий Северо-Западного Кавказа, его рациональное использование и охрана. Краснодар: Изд-во ИП Солодовникова А.Н. 238 с.
- Альпер В.Н. 1960. Краткий очерк флоры и растительности известнякового массива Фишта и Оштена // Труды Кавказского госзаповедника. Вып. 6. С. 3–56.
- Гаджиев В.Д. 1979. Особенности восстановления сообществ в высокогорьях Кавказа // Проблемы ботаники. Т. 14(1): Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука. С. 178–182.
- Горчаковский П.Л. 1984. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. №5. С. 3–16.
- Горчарук Л.Г., Семагина Р.Н. 1985. Влияние хозяйственной деятельности на высокогорные луга Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета. С. 130–145.
- Еленевский Р.А. 1939. Горнолуговые этюды Кавказского заповедника // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 2. С. 129–159.
- Жашуев А.Ж., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Ханов З.М. 2019. Постпастбищное восстановление субальпийских лугов национального парка «Приэльбрусье» // Материалы VII Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 30-летию научной школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 25-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (г. Нальчик, 15–20 сентября 2019 г.). Махачкала: АЛЕФ. С. 65–66.
- Кандалова Г.Т., Лысанова Г.И. 2010. Восстановление степных пастбищ Хакасии // География и природные ресурсы. №4. С. 79–85.
- Кононов В.Н. 1960. 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. С. 140–148.
- Косенко И.С., Костылев Е.А. 1964. Высокогорные луга массива Лагонаки–Фишт–Оштен // Труды Кубанского сельскохозяйственного института. Вып. 9(37). С. 117–124.
- Овчинникова Е.А. 1943. К вопросу о сменах луговой растительности высокогорий Западного Кавказа под влиянием выпаса // Ботанический журнал. Т. 33(4). С. 443–451.
- Онипченко В.Г., Варыбок С.Д., Ахметжанова А.А. 2024. Что такое субальпийский пояс на Кавказе? // Доклады Адыгской (Черкесской) Международной Академии Наук. Т. 24(2). С. 85–94. DOI: 10.47928/1726-9946-2024-24-2-85-94
- Самбу А.Д. 2022. Вторичные сукцессии фитоценозов в степных экосистемах Тувы // Экосистемы. Вып. 32. С. 15–23.
- Суров А.И., Лапенко Н.Г., Хонина О.В., Оганян Л.Р., Старостина М.А. 2024. Степные экосистемы юга России как фактор эффективного развития животноводства // Юг России: экология, развитие. Т. 19(1). С. 95–104. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-1-10
- Тания И.В., Ямалов С.М., Хасанова Г.Р., Суворов А.В. 2019. Изучение восстановительных сукцессий и урожайности субальпийских лугов Рибинского реликтового национального парка (Республика Абхазия) // Материалы VII Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 30-летию научной школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 25-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (г. Нальчик, 15–20 сентября 2019 г.). Махачкала: АЛЕФ. С. 8–9.
- Тумаджанов И.И. 1963. Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). Тбилиси: Мецниереба. 240 с.
- Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Пшегусов Р.Х. 2019. Динамика растительности урочища Джилы-Су (Центральный Кавказ) на фоне изменений характера антропогенной нагрузки на луговые экосистемы за последние 35 лет // Turczaninowia. Т. 22(2). С. 169–180. DOI: 10.14258/turczaninowia.22.2.13
- Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Маремкулова А.К. 2022. Видьы-индикаторы состояния субальпийских пастбищ Центрального Кавказа // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. Вып. 142. С. 62–74.
- Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Жашуев А.Ж., Маремкулова А.К., Ханов З.М. 2024. Оценка пастбищной деградации субальпийских лугов Центрального Кавказа: комплексный подход на основе растительных и почвенных индикаторов // Горные экосистемы и их компоненты. Нальчик. С. 25–26.
- Чумаченко Ю.А. 2002. Особенности горно-луговых почв Лагонакского нагорья КГПБЗ // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 16. С. 216–229.
- Шилов М., Уразов И. 1984. Охрана лугов. Иваново: Изд-во Ивановского университета. 95 с.
- Шифферс Е.В. 1953. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 400 с.

- Юнусбаев У.Б., Баширова Э.В., Мусина Л.Б. 2001. Особенности пастбищной дигрессии и демутиации степей Зауралья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М.: РАСХН. С. 75–83.
- Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G., Eskina T.G. 2021. Impact of dominants on the species richness and compositional dissimilarity of high mountain plant communities of the Western Caucasus (Caucasian State Nature Reserve, Russia) // Nature Conservation Research. Vol. 6(4). P. 52–61. DOI: 10.24189/ncr.2021.046
- Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G. 2025. Relationship Between the Synanthropization Level, Structure, and Diversity of Complexes of Dominant Species in Vegetation Sites with Different Degrees of Anthropogenic Transformation // Russian Journal of Ecology. Vol. 56(1). P. 23–32. DOI: 10.1134/S106741362460294X
- Alves C., Marcos B., Gonçalves J., Verburg P., Pellisier L., Lomba A. 2023. Co-occurrences and species distribution models show the structuring role of dominant species in the Vez watershed, in Portugal // Ecological Indicators. Vol. 151. Article: e110306. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.110306
- Austin D.D., Urness P.J., Riggs R.A. 1986. Vegetal change in the absence of livestock grazing, Mountain Brush Zone, Utah // Journal of Range Management. Vol. 39(6). P. 514–517. DOI: 10.2307/3898761
- Avolio M.L., Forrester E.J., Chang C.C., La Pierre K.J., Burghardt K.T., Smith M.D. 2019. Demystifying dominant species // New Phytologist. Vol. 223(3). P. 1106–1126. DOI: 10.1111/nph.15789
- Bai Y., Abouguendia Z., Redmann R.E. 2001. Relationship between plant species diversity and grassland condition // Journal of Range Management. Vol. 54(2). P. 177–183. DOI: 10.2307/4003180
- Barrio I.C., Bueno C.G., Nagy L., Palacio S., Grau O., Munilla I., García M.B., García-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. 2013. Alpine ecology in the Iberian Peninsula: what do we know, and what do we need to learn? // Mountain Research and Development. Vol. 33(4). P. 437–442. DOI: 10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00052.1
- Bartolome J.W., Gemmill B. 1981. The ecological status of *Stipa pulchra* (Poaceae) in California // Madroño. Vol. 28(3). P. 172–184.
- Başnou C., Pino J., Šmilauer P. 2009. Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depends on the bedrock type // Preslia. Vol. 81(2). P. 91–104.
- Baumann M., Kuemmerle T., Elbakidze M., Ozdogan M., Radeloff V.C., Keuler N.S., Prishchepov A.V., Kruhlov I., Hostert P. 2011. Patterns and drivers of post-socialist farmland abandonment in Western Ukraine // Land Use Policy. Vol. 28(3). P. 552–562. DOI: 10.1016/j.landusepol.2010.11.003
- Catorci A., Cesaretti S., Gatti R. 2013. Effect of long-term abandonment and spring grazing on floristic and functional composition of dry grasslands in a Central Apennine farmland // Polish Journal Ecology. Vol. 61(3). P. 505–518.
- Chadaeva V., Gorobtsova O., Pshegusov R., Tsepikova N., Tembotov R., Khanov Z., Gedgafova F., Zhashuev A., Uligova T., Khakunova E., Stepanyan E. 2021. Stages of grassland degradation in subalpine ecosystems of the Central Caucasus, Russia // Chilean Journal Agricultural Research. Vol. 81(4). P. 630–642. DOI: 10.4067/S0718-58392021000400630
- Corbin J.D., D’Antonio C.M. 2004. Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion // Ecology. Vol. 85(5). P. 1273–1283. DOI: 10.1890/02-0744
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe Ch., Rusch G., Sternberg G.R., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis // Global Change Biology. Vol. 13(2). P. 313–341. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x
- Ewans R. 2004. Effects of removing grazing from native grasslands in the eastern South Island of New Zealand: a literature review // DOC Science Internal Series 168. Wellington: Department of Conservation. 25 p.
- Finegan B. 1984. Forest succession // Nature. Vol. 312. P. 109–114. DOI: 10.1038/312109a0
- Gaston K.J. 2011. Common ecology // BioScience. Vol. 61(5). P. 354–362. DOI: 10.1525/bio.2011.61.5.4
- Gellrich M., Baur P., Koch B., Zimmermann N.E. 2007. Agricultural land abandonment and natural forest regrowth in the Swiss mountains: a spatially explicit economic analysis // Agriculture Ecosystems and Environment. Vol. 118(1–4). P. 93–108. DOI: 10.1016/j.agee.2006.05.001
- Golodets C., Kigel J., Sternberg M. 2010. Recovery of plant species composition and ecosystem function after cessation of grazing in a Mediterranean grassland // Plant and Soil. Vol. 329(1). P. 365–378. DOI: 10.1007/s11104-009-0164-1
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. Vol. 4(1). P. 9.
- Karatassiou M., Koukoura Z. 2009. Protection from grazing: a way to restore vegetation in semiarid grasslands in Northern Greece // Nutritional and foraging ecology of sheep and goats / T.G. Papachristou, Z.M. Parissi, H. Ben Salem, P. Morand-Feh (Eds.). Zaragoza: CIHEAM / FAO / NAGREF. P. 99–104.

- Kostianoy A.G., Serykh I.V., Lebedev S.A., Kostianaia E.A., Varshanina T.P. 2021. Regional climate change in the Republic of Adygea // The Republic of Adygea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry, vol. 106. / M.K. Bedanokov, S.A. Lebedev, A.G. Kostianoy (Eds.). Cham: Springer. P. 311–357. DOI: 10.1007/698_2021_734
- Lindenmayer D., Pierson J., Barton Ph., Beger M., Branquinho C., Calhoun A., Caro T., Greig H., Gross J., Heino J., Hunter M., Lane P., Longo C., Martin K., McDowell W.H., Mellin C., Salo H., Tulloch A., Westgate M. 2015. A new framework for selecting environmental surrogates // Science of the Total Environment. Vol. 538. P. 1029–1038. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.08.056
- Michelsen O., Syverhuset A.O., Pedersen B., Holten J.I. 2011. The impact of climate change on recent vegetation changes on Dovrefjell, Norway // Diversity. Vol. 3(1). P. 91–111. DOI: 10.3390/d3010091
- Navarro L.M., Pereira H.M. 2012. Rewilding Abandoned Landscapes in Europe // Ecosystems. Vol. 15(6). P. 900–912. DOI: 10.1007/s10021-012-9558-7
- Onipchenko V.G. 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Heft 130. 168 p.
- Peco B., Sánchez A.M., Azcárate F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil // Agriculture, Ecosystems and Environment. Vol. 113(1–4). P. 284–294. DOI: 10.1016/j.agee.2005.09.017
- Persson S. 1984. Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden // Vegetatio. Vol. 55(2). P. 65–92. DOI: 10.1007/BF00037330
- Plieninger T., Hui C., Gaertner M., Huntsinger L. 2014. The impact of land abandonment on species richness and abundance in the Mediterranean Basin: a meta-analysis // PLoS ONE. Vol. 9(5): e98355. DOI: 10.1371/journal.pone.0098355
- Pornaro C., Schneider M.K., Macolino S. 2013. Plant species loss due to forest succession in alpine pastures depends on site conditions and observation scale // Biological Conservation. Vol. 161. P. 213–222. DOI: 10.1016/j.biocon.2013.02.019
- Schmitz O.J., Buchkowski R.W., Burghardt K.T., Donihue C.M. 2015. Functional traits and trait-mediated interactions: Connecting community-level interactions with ecosystem functioning // Advances in Ecological Research. Vol. 52. P. 319–453. DOI: 10.1016/bs.aecr.2015.01.003
- Setten G., Austrheim G. 2012. 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. Vol. 8(4). P. 287–291. DOI: 10.1080/21513732.2012.738094
- Smith R.S., Rushton S.P. 1994. The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England // Journal of Applied Ecology. Vol. 31(1). P. 14–24. DOI: 10.2307/2404595
- Valone T.J., Sauter P. 2005. Effects of long-term cattle enclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site // Journal of Arid Environments. Vol. 61(1). P. 161–170. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2004.07.011
- Varybok S.D., Onipchenko V.G., Gulov D.M., Elumeeva T.G. 2024. Functional Traits in Plants and Diversity of Subalpine *Bromus variegatus* Grasslands in the Northwestern Caucasus // Moscow University Biological Sciences Bulletin. Vol. 79(4). P. 246–252. DOI: 10.3103/S0096392525600188
- Vassilev K., Pedashenko H., Nikolov S.C., Apostolova I., Dengler J. 2011. Effect of land abandonment on the vegetation of upland semi-natural grasslands in the Western Balkan Mts., Bulgaria // Plant Biosystems. Vol. 145(3). P. 654–665. DOI: 10.1080/11263504.2011.601337
- Wu J., Zhang X., Shen Z., Shi P., Yu C., Song M., Li X. 2012. Species richness and diversity of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau: effects of grazing exclusion and growing season precipitation // Journal of Resources and Ecology. Vol. 3(3). P. 236–242. DOI: 10.5814/j.issn.1674-764x.2012.03.006

References

- Akatov V.V. 1989. On the syntaxonomy of communities of high-mountain bogs and hydrophilic meadows of the Western Caucasus. Dep. in VINITI of the AS USSR. №7472-B 89. Moscow. 32 p. [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V. 1991. On the current state of the phytogen pool of alpine short-grass meadows and lichen wastelands on high-mountain pastures of the Western Caucasus. *Proceedings of the High-Mountain Geophysical Institute* 84: 114–124 [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V. 2012. Changes of alpine meadow and heath phytocoenoses in the Lagonaki upland (West Caucasus) during the last 15–20 years. *Vegetation of Russia* 21: 3–12. DOI: 10.31111/vegrus/2012.21.3 [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V. 2017. Post-Grazing Recovery of Subalpine Meadows on Lagonaki Upland (the West Caucasus). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 122(2): 42–54. [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V. 2018. Changes in subalpine meadow communities of the Lagonaki Highlands after the cessation of grazing. *Proceedings of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve* 23: 72–90. [In Russian]

- Akatov V.V., Akatova T.V. 2024. Composition and species diversity of natural and slightly disturbed plant communities of the high-mountain part of the Lagonaki Highlands (Western Caucasus). *Proceedings of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve* 25: 50–75. [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V., Glushkov V.D. 2002. The influence of cattle grazing on the species composition and richness of subalpine phytocenoses of the Lagonaki Highlands (Western Caucasus). *Proceedings of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve* 16: 310–317. [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V., Eskin N.B. 2003. Composition and species richness of plant communities of high-mountain meadows and wastelands of the Caucasian Reserve and adjacent territories. *Proceedings of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve* 17: 216–239. [In Russian]
- Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G., Eskina T.G. 2021. Impact of dominants on the species richness and compositional dissimilarity of high mountain plant communities of the Western Caucasus (Caucasian State Nature Reserve, Russia). *Nature Conservation Research* 6(4): 52–61. DOI: 10.24189/ncr.2021.046
- Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G. 2024. Assessment of the anthropogenic transformation of post-forest vegetation in the village of Guzeripl and its environs (the Republic of Adygea, the Western Caucasus) based on the composition and structure of complexes of dominant species. *New technologies* 20(3): 103–114. [In Russian] DOI: 10.47370/2072-0920-2024-20-3-103-U4
- Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G. 2025. Relationship Between the Synanthropization Level, Structure, and Diversity of Complexes of Dominant Species in Vegetation Sites with Different Degrees of Anthropogenic Transformation. *Russian Journal of Ecology* 56(1): 23–32. DOI: 10.1134/S106741362460294X
- Alper V.N. 1960. Brief outline of the flora and vegetation of the limestone massif of Fisht and Oshten. *Proceedings of the Caucasian State Nature Reserve* 6: 3–56. [In Russian]
- Altukhov M.D. 2017. *Vegetation cover of the highlands of the North-West Caucasus, its rational use and protection*. Krasnodar: Publishing house of IP Solodovnikov A.N. 238 p. [In Russian]
- Alves C., Marcos B., Gonçalves J., Verburg P., Pellisier L., Lomba A. 2023. Co-occurrences and species distribution models show the structuring role of dominant species in the Vez watershed, in Portugal. *Ecological Indicators* 151: e110306. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.110306
- Austin D.D., Urness P.J., Riggs R.A. 1986. Vegetal change in the absence of livestock grazing, Mountain Brush Zone, Utah. *Journal of Range Management* 39(6): 514–517. DOI: 10.2307/3898761
- Avolio M.L., Forrestel E.J., Chang C.C., La Pierre K.J., Burghardt K.T., Smith M.D. 2019. Demystifying dominant species. *New Phytologist* 223(3): 1106–1126. DOI: 10.1111/nph.15789
- Bai Y., Abouguendia Z., Redmann R.E. 2001. Relationship between plant species diversity and grassland condition. *Journal of Range Management* 54(2): 177–183. DOI: 10.2307/4003180
- Barrio I.C., Bueno C.G., Nagy L., Palacio S., Grau O., Munilla I., García 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. 2013. Alpine ecology in the Iberian Peninsula: what do we know, and what do we need to learn?. *Mountain Research and Development* 33(4): 437–442. DOI: 10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00052.1
- Bartolome J.W., Gemmill B. 1981. The ecological status of *Stipa pulchra* (Poaceae) in California. *Madroño* 28(3): 172–184.
- Başnou C., Pino J., Šmilauer P. 2009. Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depends on the bedrock type. *Preslia* 81(2): 91–104.
- Baumann M., Kueimmerle T., Elbakidze M., Ozdogan M., Radeloff V.C., Keuler N.S., Prishchepov A.V., Kruhlov I., Hostert P. 2011. Patterns and drivers of post-socialist farmland abandonment in Western Ukraine. *Land Use Policy* 28(3): 552–562. DOI: 10.1016/j.landusepol.2010.11.003
- Catorci A., Cesaretti S., Gatti R. 2013. Effect of long-term abandonment and spring grazing on floristic and functional composition of dry grasslands in a Central Apennine armland. *Polish Journal of Ecology* 61(3): 505–518.
- Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Pshegusov R.Kh. 2019. Vegetation dynamics in Dzhily-su stow (Central Caucasus) against the background of anthropogenic impact variations on meadow ecosystems over the last 35 years. *Turczaninowia* 22(2): 169–180. DOI: 10.14258/turczaninowia.22.2.13 [In Russian]
- Chadaeva V., Gorobtsova O., Pshegusov R., Tsepikova N., Tembotov R., Khanov Z., Gedgafova F., Zhashuev A., Uligova T., Khakunova E., Stepanyan E. 2021. Stages of grassland degradation in subalpine ecosystems of the Central Caucasus, Russia. *Chilean Journal of Agricultural Research* 81(4): 630–642. DOI: 10.4067/S0718-58392021000400630
- Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Maremkulova A.K. 2022. Species-indicators of the condition of subalpine pastures of the Central Caucasus. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* 142: 62–74. [In Russian]
- Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Zhashuev A.Zh., Maremkulova A.K., Khanov Z.M. 2024. Assessment of pasture degradation of subalpine meadows of the

- Central Caucasus: an integrated approach based on plant and soil indicators. In: *Mountain ecosystems and their components*. Nalchik. P. 25–26. [In Russian]
- Chumachenko Yu.A. 2002. Features of mountain meadow soils of the Lagonaki Highlands of the CSNBR. *Proceedings of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve* 16: 216–229. [In Russian]
- Corbin J.D., D’Antonio C.M. 2004. Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology* 85(5): 1273–1283. DOI: 10.1890/02-0744
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe Ch., Rusch G., Sternberg G.R., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13(2): 313–341. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x
- Elenevskiy R.A. 1939. Mountain meadow sketches of the Caucasian State Nature Reserve. *Proceedings of the Caucasian State Nature Reserve* 2: 129–159. [In Russian]
- Ewans R. 2004. Effects of removing grazing from native grasslands in the eastern South Island of New Zealand: a literature review. In: *DOC Science Internal Series 168*. Wellington: Department of Conservation. 25 p.
- Finegan B. 1984. Forest succession. *Nature* 312: 109–114. DOI: 10.1038/312109a0
- Gadzhiev V.D. 1979. Features of recovery of communities in the highlands of the Caucasus. In: *Problems of botany*. Vol. 14(1): Flora and vegetation of the highlands. Novosibirsk: Nauka. P. 178–182. [In Russian]
- Gaston K.J. 2011. Common ecology. *BioScience* 61(5): 354–362. DOI: 10.1525/bio.2011.61.5.4
- Gellrich M., Baur P., Koch B., Zimmermann N.E. 2007. Agricultural land abandonment and natural forest regrowth in the Swiss mountains: a spatially explicit economic analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment* 118(1–4): 93–108. DOI: 10.1016/j.agee.2006.05.001
- Golodets C., Kigel J., Sternberg M. 2010. Recovery of plant species composition and ecosystem function after cessation of grazing in a Mediterranean grassland. *Plant and Soil* 329(1): 365–378. DOI: 10.1007/s11104-009-0164-1
- Gorchakovskii P.L. 1984. Anthropogenic changes in vegetation: monitoring, estimation, forecasting. *Ecologiya* 5: 3–16. [In Russian]
- Gorcharuk L.G., Semagina R.N. 1985. The impact of economic activity on high-mountain meadows of the Western Caucasus. In: *Ecological research in the Caucasian State Nature Biosphere Reserve*. Rostov-on-Don: Rostov State University. P. 130–145. [In Russian]
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Kandalova G.T., Lysanova G.I. 2010. Recovery of steppe pastures in Khakassia. *Geography and Natural Resources* 4: 79–85. [In Russian]
- Karatassiou M., Koukoura Z. 2009. Protection from grazing: a way to restore vegetation in semiarid grasslands in Northern Greece. In: T.G. Papachristou, Z.M. Parissi, H. Ben Salem, P. Morand-Feh (Eds.): *Nutritional and foraging ecology of sheep and goats*. Zaragoza: CIHEAM / FAO / NAGREF. P. 99–104.
- Kononov V.N. 1960. Natural forage lands of the upper Kuban basin, issues of their conservation and economic use. In: *Problems of botany*. Vol. 5. Materials on the study of flora and vegetation of highlands. Moscow-Leningrad: AS USSR. P. 140–148. [In Russian]
- Kosenko I.S., Kostylev E.A. 1964. High-mountain meadows of the Lagonaki–Fisht–Oshten massif. *Proceedings of the Kuban Agricultural and Economic Institute* 9(37): 117–124. [In Russian]
- Kostianoy A.G., Serykh I.V., Lebedev S.A., Kostianaia E.A., Varshanina T.P. 2021. Regional climate change in the Republic of Adygea. In: *The Republic of Adygea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry, vol. 106* / M.K. Bedanokov, S.A. Lebedev, A.G. Kostianoy (Eds.). Cham: Springer. P. 311–357. DOI: 10.1007/978-94-007-734-7_34
- Lindenmayer D., Pierson J., Barton Ph., Beger M., Branquinho C., Calhoun A., Caro T., Greig H., Gross J., Heino J., Hunter M., Lane P., Longo C., Martin K., McDowell W.H., Mellin C., Salo H., Tulloch A., Westgate M. 2015. A new framework for selecting environmental surrogates *Science of the Total Environment* Vol. 538. P. 1029–1038. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.08.056
- Michelsen O., Syverhuset A.O., Pedersen B., Holten J.I. 2011. The impact of climate change on recent vegetation changes on Dovrefjell, Norway. *Diversity* 3(1): 91–111. DOI: 10.3390/d3010091
- Navarro L.M., Pereira H.M. 2012. Rewilding Abandoned Landscapes in Europe. *Ecosystems* 15(6): 900–912. DOI: 10.1007/s10021-012-9558-7
- Onipchenko V.G. 2002. *Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus*. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel. Heft 130. 168 p.
- Onipchenko V.G., Varybok S.D., Akhmetzhanova A.A. 2024. What is a subalpine belt in the Caucasus?. *Adyge International Scientific Journal* 24(2): 85–94. DOI: 10.47928/1726-9946-2024-24-2-85-94 [In Russian]
- Ovchinnikova E.A. 1943. On the issue of changes in meadow vegetation in the highlands of the Western Caucasus under the influence of grazing. *Botanicheskii Zhurnal* 33(4): 443–451. [In Russian]

- Peco B., Sánchez A.M., Azcárate F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113(1–4): 284–294. DOI: 10.1016/j.agee.2005.09.017
- Persson S. 1984. Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. *Vegetatio* 55(2): 65–92. DOI: 10.1007/BF00037330
- Plieninger T., Hui C., Gaertner M., Huntsinger L. 2014. The impact of land abandonment on species richness and abundance in the Mediterranean Basin: a meta-analysis. *PLoS ONE* 9(5): e98355. DOI: 10.1371/journal.pone.0098355
- Pornaro C., Schneider M.K., Macolino S. 2013. Plant species loss due to forest succession in Alpine pastures depends on site conditions and observation scale. *Biological Conservation* 161: 213–222. DOI: 10.1016/j.biocon.2013.02.019
- Sambuu A.D. 2022. Secondary successions of phytocenoses in steppe ecosystems of Tuva. *Ekosistemy* 32: 15–23. [In Russian]
- Schmitz O.J., Buchkowski R.W., Burghardt K.T., Donihue C.M. 2015. Functional traits and trait-mediated interactions: Connecting community-level interactions with ecosystem functioning. *Advances in Ecological Research* 52: 319–453. DOI: 10.1016/bs.aecr.2015.01.003
- Setten G., Austrheim G. 2012. 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* 8(4): 287–291. DOI: 10.1080/21513732.2012.738094
- Shiffers E.V. 1953. *The vegetation of the North Caucasus and its natural feeding grounds*. Moscow: AS USSR. 400 p. [In Russian]
- Shilov M., Urazov I. 1984. *Protection of meadows*. Ivanovo: Ivanovo State University. 95 p. [In Russian]
- Smith R.S., Rushton S.P. 1994. The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. *Journal of Applied Ecology* 31(1): 14–24. DOI: 10.2307/2404595
- Surov A.I., Lapenko N.G., Khonina O.V., Oganyan L.R., Starostina M.A. 2024. Steppe ecosystems of the south of Russia as a factor in the effective development of livestock farming. *South of Russia: Ecology, Development* 19(1): 95–104. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-1-10 [In Russian]
- Taniya I.V., Yamalov S.M., Khasanova G.R., Suvorov A.V. 2019. Study of recovery successions and productivity of subalpine meadows of the Ritsinsky relict national park (Republic of Abkhazia). In: F.A. Tembotova (Eds.): *Proceedings of the VII All-Russian conference with international participation dedicated to the 30th anniversary of the scientific school of Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences A.K. Tembotov and the 25th anniversary of the A.K. Tembotov Institute of Mountain Ecology of the Russian Academy of Sciences* (Nalchik, 15–20 September 2019). Makhachkala: ALEF. P. 8–9. [In Russian]
- Tumadzhyanov I.I. 1963. *Experience of fractional geobotanical zoning of the northern slope of the Greater Caucasus (using Karachay as an example)*. Tbilisi: Metzniereba. 240 p. [In Russian]
- Valone T.J., Sauter P. 2005. Effects of long-term cattle enclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site. *Journal of Arid Environments* 61(1): 161–170. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2004.07.011
- Varybok S.D., Onipchenko V.G., Gulov D.M., Elumeeva T.G. 2024. Functional Traits in Plants and Diversity of Subalpine *Bromus variegatus* Grasslands in the Northwestern Caucasus. *Moscow University Biological Sciences Bulletin* 79(4): 246–252. DOI: 10.3103/S0096392525600188
- Vassilev K., Pedashenko H., Nikolov S.C., Apostolova I., Dengler J. 2011. Effect of land abandonment on the vegetation of upland semi-natural grasslands in the Western Balkan Mts., Bulgaria. *Plant Biosystems* 145(3): 654–665. DOI: 10.1080/11263504.2011.601337
- Wu J., Zhang X., Shen Z., Shi P., Yu C., Song M., Li X. 2012. Species richness and diversity of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau: effects of grazing exclusion and growing season precipitation. *Journal of Resources and Ecology* 3(3): 236–242. DOI: 10.5814/j.issn.1674-764x.2012.03.006
- Yunusbaev U.B., Bashirova E.V., Musina L.B. 2001. Features of pasture digression and demutation of the steppes of the Trans-Urals. In: *Modern dynamics of ecosystem components of desert-steppe regions of Russia*. Moscow: Russian Academy of Agricultural Sciences. P. 75–83. [In Russian]
- Zhashuev A.Zh., Chadaeva V.A., Tsepikova N.L., Khanov Z.M. 2019. Post-grazing recovery of subalpine meadows of the Elbrus Region National Park. In: *Proceedings of the VII All-Russian Conference with International Participation Dedicated to the 30th Anniversary of the Scientific School of Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences A.K. Tembotov and the 25th Anniversary of the A.K. Tembotov Institute of Mountain Ecology of the RAS* (Nalchik, 15–20 September 2019). Makhachkala: ALEF. P. 65–66. [In Russian]

30 YEARS OF POST-GRAZING RESTORATION OF THE SUBALPINE MEADOWS IN THE LAGONAKI HIGHLANDS: EVALUATION OF RESULTS ON THE COMPOSITION AND STRUCTURE OF DOMINANT SPECIES COMPLEXES (WEST CAUCASUS, RUSSIA)

Valeriy V. Akatov^{1,2,*} , Tatyana V. Akatova², Sergey G. Chefranov¹

¹Maikop State Technological University, Russia

²Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Russia

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

The Lagonaki Highlands are the northwesternmost highland massif of the Greater Caucasus. For a long time, its vegetation was used as pasture. Excessive loads led to a considerable transformation of subalpine meadows, in particular, to an increase in the abundance of poorly palatable and low-growing plants and the replacement of dominant species of primary communities to pasture communities. After the Lagonaki Highlands became part of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Russia (CSNBR), as a biosphere polygon in 1992, cattle grazing ceased in most of its territory. We assessed the results of 30-year post-pasture restoration of subalpine meadows of this mountain range based on the composition and structure of complexes of dominant species in relatively large visually homogeneous sites of the landscape (sample plots, 1500–2500 m²). In accordance with this approach, within each sample plot, 100–150 accounting plots of 1 m² were regularly arranged. At each accounting plot, the role of dominant species in the formation of grass stand was assessed using a five-point scale for the projective cover. The total number of sampling plots established in 2023 and 2024 within the recovering vegetation of the Lagonaki Highlands was 24. We additionally established five sampling plots in disturbed communities in the area of the active cattle camp and six in natural communities of the CSNBR core zone. Our studies have shown that the overall dominance frequency of species characteristic for disturbed communities currently does not exceed 5% in most areas of recovering subalpine meadows. Among the primary dominants, *Calamagrostis arundinacea* is the most common, as in the CSNBR core zone. At the same time, the recovering sites of vegetation cover, compared to natural (slightly disturbed) ones, are characterised by a relatively low frequency of polydominant communities and a higher frequency of sites with a high coverage of dominants. It is assumed that in the future these communities will change towards a decrease in the participation of dominant species (both secondary and primary) and, as a consequence, an increase in the participation of other (associated) species.

Key words: frequency of dominance, pasture digression, primary dominants, secondary dominants, secondary succession