

УДК 582.32:502.75

К БРИОФЛОРЕ СТЕПЕЙ БАШКИРСКОГО ЗАУРАЛЬЯ

© С.М. Азнабаева, Э.З. Баишева

В степях Башкирского Зауралья выявлено 45 видов мохообразных (42 вида листостебельных мхов и 3 печеночника). Ведущие семейства бриофлоры: *Grimmiaceae* (8 видов), *Pottiaceae* (6), *Dicranaceae* (5), *Brachytheciaceae* (5), *Bryaceae* (3). Приведены полный список видов и результаты экологического анализа бриофлоры. Видовое богатство мохообразных в горных степях на 70% выше, чем в равнинных степях. Это связано с широким распространением в горных степях каменистых выходов, на которых отмечены значительное количество эпилитных видов. Преобладают виды с жизненной стратегией колонистов, которые составляют 47.7% видов (в том числе 40% среди напочвенных видов и 49% среди эпилитов). Анализ жизненных форм показал, что среди напочвенных мхов важную роль играют виды с формой роста настоящая дерновина (Tf), которая способствует сохранению влаги и характерна для мест с сухим и жарким климатом. Среди эпилитных мхов нет явного преобладания какой-либо одной формы роста, что отражает разнообразие экологических условий этих местообитаний. Ксерофитные виды являются постоянными членами степных ценозов и составляют 35–52% бриофлор разных природных районов. Роль ксеромезофитов также существенна (24–27%), но эти виды, как правило, имеют низкое постоянство в степях. Выявлены местонахождения редких видов *Dicranum dispersum*, *D. muehlenbeckii*, *Grimmia anodon* и *Syntrichia montana*. Сравнение данных по бриофлоре степей Башкирского Зауралья и бассейна Дона, Алтая, Волгоградской и Оренбургской областей показало низкое сходство бриоценофлор. Группа общих видов, имеющих высокое постоянство в степях Европейской части России и Сибири (*Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*), очень немногочисленна, а остальной состав бриоценофлор может сильно различаться как между регионами, так и в степях разных типов в пределах одного района исследования.

Ключевые слова: мохообразные, степь, лесостепь, Башкирское Зауралье, редкие виды.

Башкирское Зауралье (БЗ) является одним из наиболее слабо изученных в бриологическом отношении регионов Республики Башкортостан (РБ). Сведения о бриофлоре данной территории немногочисленны [1]. Район исследования включает низкогорья и предгорья восточного склона Южного Урала, а также Сакмаро-Таналыкскую и Кизило-Уртазымскую равнины. В административном отношении в территорию частично или полностью входят Учалинский, Абзелиловский, Баймакский и Хайбуллинский районы РБ. Территория относится к западному крылу Магнитогорского мегасинклинория, сложена вулканическими и метаморфизированными породами (гранитами, гнейсами, порфиритами), претерпевшими в позднем палеозое подвиж-

ки осадочными породами палеозоя (кремнисто-глинистыми сланцами, яшмами, известняками). Амплитуда абсолютных высот – 350–600 м над ур.м. Преобладающими типами почв являются черноземы (выщелоченные, типичные, обыкновенные, южные и солонцеватые), в полосе расчлененных предгорий распространены серые лесные почвы, в понижениях – лугово-черноземные и болотные типы почв. Климат континентальный. Зима холодная и малоснежная, лето теплое и засушливое. Среднегодовая температура воздуха плюс 1.5–2.0°C, средняя температура января минус 15.5–16°C, июля плюс 18.0–19.5°C, средняя продолжительность безморозного периода 65–120 дней, среднегодовое количество осадков 350–400 мм, средняя высота снежно-

го покрова 30–45 мм. Часты засухи и суховеи. Растительность представлена лесостепными и степными ассоциациями [2].

В БЗ широко распространены степные сообщества, большинство из которых в разное время подвергалось распашке. Естественные степи из ковылей, типчака и разнотравья (в том числе и различные варианты эталонных каменистых степей) сохранились небольшими участками на склонах увалов и сопок. В соответствии с природным районированием РБ [3], БЗ относится к Лесостепному району восточного склона Южного Урала, в котором представлены горные варианты степей, и Зауральскому степному району, в котором преобладают равнинные степи. Природные условия этих районов существенно различаются, поэтому характеристика их степного бриокомпонента дана отдельно (табл. 1). В северной части восточных предгорий Южного Урала, в Учалинском районе степные сообщества встречаются небольшими участками между массивами березовых и осиновых лесов, представлены разными вариантами луговых и каменистых степей, прерываемых скалистыми обнажениями горных вершин и сопок. Южнее, в предгорьях хребтов Крыкты и Ирендык, сохранившиеся фрагменты разнотравных степей контактируют с участками лугов, березовых колочных лесов и зарослями кустарников. По мере продвижения на юг и восток в растительном покрове Зауральского степного района доля лугов и степей возрастает, лесные и кустарниковые группировки занимают незначительные площади. В понижениях распространены галофитные варианты степей [3].

В степях и на остепненных лугах БЗ (табл. 1) выявлены 45 видов мохообразных, относящихся к 26 родам и 21 семейству (в том числе 42 вида мхов и 3 печеночника). Ведущие семейства: *Grimmiaceae* (8 видов), *Pottiaceae* (6), *Dicranaceae* (5), *Brachytheciaceae* (5), *Bryaceae* (3).

Основными субстратами, на которых растут мохообразные в степных сообществах, являются почва и выходы камней. На почве отмечено 15 видов. Наиболее часто встреча-

ются *Bryum argenteum*, *B. caespiticium*, *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*, *Polytrichum piliferum* и *Ceratodon purpureus*. На каменистых субстратах обнаружены 37 видов, вдвое больше, чем на почве, что связано с разнообразием микроместообитаний. Виды были отмечены непосредственно на поверхности камней и скальных выходов (*Grimmia longirostris*, *G. laevigata*, *G. muehlenbeckii*, *Schistidium apocarpum*, *S. papillosum*, *S. submuticum*, *Orthotrichum rupestre*, *Tortella tortuosa* и др.), на мелкозем, покрывающем камни (*Bryum caespiticium*, *Abietinella abietina*, *Hypnum cupressiforme*, *Pohlia cruda*), в расщелинах камней (*Bryum argenteum*, *Frullania dilatata*, *Bryum capillare* и др.). Видовое богатство мохообразных степных сообществ Лесостепного района восточного склона Южного Урала на 70% выше, чем в степях Зауральского степного района. Разнообразие бриокомпонента горных степей в основном складывается из видов, растущих на каменистых субстратах. Это облигатные эпилиты (*Grimmia anodon*, *Hedwigia ciliata*, *Tortella tortuosa*, виды р. *Schistidium* и др.), а также лесные виды (*Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Cephaloziella divaricata*, *Platygyrium repens* и др.), которые могут расти на почве, гнилой древесине, а также изредка встречаются на камнях. Они попадают на каменистые выходы остепненных участков, расселяясь из близлежащих участков леса, либо, что более вероятно, сохранились с тех пор, когда на месте современных степных сообществ росли леса. Результаты экологического анализа бриофлоры степей БЗ представлены в табл. 2. Анализ жизненных стратегий видов, выделенных по системе Н. During [4], показал, что в степях преобладают нацеленные на активное расселение и освоение новых местообитаний виды-колонисты (*Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Grimmia longirostris* и др.) – 47.7% бриофлоры степей (в том числе 40% среди напочвенных видов и 49% среди эпилитов). Виды со стратегией стайеров, имеющие низкую репродуктивную активность (*Abietinella*

abietina, *Rhytidium rugosum*, *D. muehlenbeckii* и др.), находятся на втором месте. Участие видов со стратегией челноков, имеющих крупный размер спор или размножающихся преимущественно вегетативно, менее значи-

тельно. В основном это типичные лесные виды, которые изредка встречаются на каменистых выходах на участках горных степей, окруженных лесами.

Т а б л и ц а 1

Мохообразные степные сообщества Башкирского Зауралья

Виды	Типы субстратов		Природные районы		Типы стратегий	Жизненные формы
	Почва	Камни	I	II		
1	2	3	4	5	6	7
Печеночники						
<i>Cephaloziella divaricata</i>	Rar		Rar		C	Ms
<i>Frullania dilatata</i>	Rar		Rar		L	Ms
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>		Rar	Rar		L	Mr
Мхи						
<i>Abietinella abietina</i>	Com	Rar	Sp	Com	Ps	We
<i>Brachythecium albicans</i>		Rar	Rar		Ps	Mr
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Rar			Rar	C	Mr
<i>Bryum argenteum</i>	Com	Com	Sp	Com	C	Tf
<i>Bryum caespiticium</i>	Com	Sp	Sp	Com	C	Tf
<i>Bryum capillare</i>		Rar		Rar	C	Tf
<i>Ceratodon purpureus</i>	Sp	Com	Com	Sp	C	Tf
<i>Cynodontium strumiferum</i>		Rar	Rar		C	Cu
<i>Dicranum dispersum</i>		Rar	Rar		L	Tuft
<i>Dicranum montanum</i>		Rar	Rar		Ps	Tuft
<i>Dicranum muehlenbeckii</i>	Rar	Rar	Rar	Rar	Ps	Tuft
<i>Dicranum scoparium</i>		Rar	Rar		Ps	Tuft
<i>Dicranum spadiceum</i>		Rar	Rar		Ps	Tf
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>		Rar		Rar	Ps	Mr
<i>Grimmia anodon</i>		Rar	Rar		C	Cu
<i>Grimmia laevigata</i>		Sp	Rar	Rar	C	Cu
<i>Grimmia longirostris</i>		Com	Sp	Sp	C	Cu
<i>Grimmia muehlenbeckii</i>		Rar	Rar	Rar	C	Cu
<i>Hedwigia ciliata</i>		Com	Sp	Sp	L	Mr
<i>Hypnum cupressiforme</i>		Rar	Rar		Ps	Ms
<i>Leucodon sciuroides</i>		Rar	Rar		L	Mr
<i>Orthotrichum rupestre</i>		Rar	Rar		L	Cu
<i>Platygyrium repens</i>		Rar	Rar		C	Ms
<i>Pohlia cruda</i>	Rar		Rar		L	Tf
<i>Polytrichum juniperinum</i>		Rar	Rar	Rar	Ps	Tf
<i>Polytrichum piliferum</i>	Com		Sp	Sp	Ps	Tf
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	Rar			Rar	C	Mr
<i>Pseudoleskeella tectorum</i>		Rar		Rar	C	Mr
<i>Pterygoneurum ovatum</i>	Rar			Rar	L	Ts
<i>Pterygoneurum subsessile</i>	Rar			Rar	L	Ts
<i>Rhytidium rugosum</i>	Sp	Com	Com	Sp	Ps	We
<i>Sanionia uncinata</i>		Rar	Rar		C	Mr
<i>Schistidium apocarpum</i>		Rar		Rar	C	Cu
<i>Schistidium papillosum</i>		Rar	Rar		C	Cu

1	2	3	4	5	6	7
<i>Schistidium submuticum</i>		Rar	Rar		C	Cu
<i>Schistidium tenuinerve</i>		Rar	Rar		C	Cu
<i>Sciuro-hypnum populeum</i>		Rar	Rar		Ps	Mr
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>		Rar	Rar		C	Mr
<i>Syntrichia montana</i>		Rar	Rar		Ps	Tuft
<i>Syntrichia ruralis</i>	Sp	Com	Sp	Sp	Ps	Tf
<i>Tortella inclinata</i>		Rar	Rar		C	Tuft
<i>Tortella tortuosa</i>		Rar	Rar		Ps	Tuft
Всего видов:	15	37	37	21	45	45

Примечание: природные районы: I – Лесостепной район восточного склона Южного Урала, II – Зауральский степной район. Частота встречаемости: Rar – редко, Sp – спорадически, Com – часто.

Для мохообразных понятия «форма роста», «жизненная форма» и «биоморфа», являются синонимами и отражают связь морфологического строения дерновины с экологическими условиями местообитания. Спектр жизненных форм определяется условиями влажности, температурного режима, освещенности и других характеристик местообитания [5]. В группе степных напочвенных мхов важную роль играют виды с формой роста настоящая дерновина, которая способствует сохранению влаги в плотно прижатых к друг другу побегах и характерна для мест с сухим и жарким климатом [6]. Среди эпилитных мхов нет явного преобладания какой-либо одной формы роста, что, вероятно, отражает разнообразие экологических условий охарактеризованных выше микростообитаний.

Анализ экологических групп видов по отношению к влажности показал, что в степях высока доля ксерофитов (*Abietinella abietina*, *Grimmia anodon*, *Pseudoleskeella tectorum*, *Schistidium tenuinerve*, *Syntrichia ruralis* и др.) – 35–52% в разных природных районах. В общем видовом составе роль ксеромезофитов (*Brachythecium salebrosum*, *Dicranum muehlenbeckii*, *Leucodon sciuroides*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Tortella inclinata*) также существенна (24–27%), но эти виды, как правило, имеют низкое постоянство в степях.

По отношению к фактору освещенности в степях высока доля гелиофитов (*Bryum caespiticium*, *Grimmia anodon*, *G. laevigata*, *G. longirostris*, *Orthotrichum rupestre*, *Schistidium apocarpum*, *S. papillosum*,

S. submuticum, *Syntrichia montana*) и гелиосциофитов (*Cynodontium strumiferum*, *Dicranum montanum*, *Dicranum muehlenbeckii*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Leucodon sciuroides*) – более 80%. Данные результаты сходны с материалами М.Ф. Бойко по бриофлоре степной зоной Европы [5], где на долю гелиофитов приходится 40% бриофлоры.

Географический анализ бриофлоры степей БЗ по широтным элементам показал, что в формировании бриофлоры степей основное участие принимают плюризональные виды (44.2% в Лесостепном районе восточного склона Южного Урала (I) и 52.4% – в Зауральском степном районе (II)), также значительна роль этого элемента среди бриофитов, растущих на почве (60%). Доля арктобореально-монтанных видов, распространенных в Арктике, бореальной зоне и горах более южных широт отражает широкую представленность в степях БЗ каменистых субстратов и составляет 29.7% среди эпилитных видов, 27% в степной бриофлоре района I и 23.8% – района II. В спектре долготных элементов природных районов пропорции плюрегиональных видов (40.5–47.6%) и голарктических (омниголарктических) видов (42.8–48.6%) приблизительно равны.

В группу редких видов, отмеченных в степных стообществах БЗ, входят *Dicranum dispersum* и *Dicranum muehlenbeckii* – монтанные виды с дизъюнктивным ареалом, распространенные в горах центральной Европы, на Кавказе, Урале и горах Сибири, а также аридные виды *Grimmia anodon* и *Syntrichia montana*.

Спектр бриофлоры степей Башкирского Зауралья
(в % от видового богатства субстратных групп и природных районов)

Названия групп	Типы субстратов		Природные районы		Число видов
	Почва	Камни	I	II	
Типы стратегий					
колонисты (C)	40	48.6	43.2	52.4	21
челноки (L)	26.7	13.5	18.9	14.3	9
стайеры (Ps)	33.3	37.8	37.8	33.3	15
Жизненные формы					
настоящая дерновина (Tf)	40	18.9	21.6	33.3	9
рыхлая дерновина (Ts)	13.3	–	–	9.5	2
подушка (Cu)	–	27	24.3	19	10
подушковидная дерновина (Tuft)	6.7	18.9	18.9	4.8	7
вертикально-ветвистый ковер (Mg)	13.3	24.3	18.9	23.8	11
гладкий ковер (Ms)	13.3	5.4	10.8	–	4
сплетение (We)	13.3	5.4	5.4	9.5	2
Экогруппы по отношению к освещению					
гелиофиты	33.3	37.8	37.8	47.6	16
гелиосциофиты	33.3	48.6	43.2	38.1	21
сциофиты	13.3	8.1	13.5	–	5
индифферентные к освещению	20	5.4	5.4	14.3	3
Экогруппы по отношению к влажности					
ксерофит	33.3	37.8	35.1	52.4	17
ксеромезофит	26.7	27	27	23.8	12
мезофит	20	27	29.7	9.5	13
индифферентные виды	20	8.1	8.1	14.3	3
Всего:	15	37	37	21	45

Примечание: природные районы: I – Лесостепной район восточного склона Южного Урала, II – Зауральский степной район.

Сравнение с материалами других исследователей [7–10] показало, что бриокомпонент степей БЗ по общему видовому богатству (37 видов в горных степях и 21 вид в равнинных степях) в целом сопоставим с данными по другим регионам (табл. 2). В то же время в степях БЗ отсутствуют *Weissia longifolia*, *Brachythecium glareosum*, *Funaria hygrometrica* и некоторые другие виды, характерные для степей Европейской части России, но встречается большая группа эпилитных видов (*Grimmia longirostris*, *G. muehlenbeckii*, *Hedwigia ciliata*, *Dicranum spadicum* и др.), которые отражают широкое распространение скальных выходов и соседство с лесами. Некоторое сходство бриокомпонента степей БЗ было выявлено с бриоце-

нофлорами петрофитных степей Алтая [9] и степями Оренбургской области [10], но значения коэффициента Жаккара были невысокими и не превышали 0.2. Это связано с тем, что группа общих видов, имеющих высокое постоянство в степях Европейской части России и Сибири (*Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*) очень немногочисленна, а остальной состав бриоценофлор может сильно различаться как между регионами, так и в степях разных типов в пределах одного района исследования.

Авторы выражают искреннюю признательность Е.А. Игнатовой за помощь в определении ряда видов.

ЛИТЕРАТУРА

References

1. Баишева Э.З., Габитова С.М. К бриофлоре Башкирского Зауралья // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 80–84.
2. Атлас Республики Башкортостан. Уфа, 2005. 420 с.
3. Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа, 2010. 414 с.
4. During H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment. Oxford, 1992. P. 1–31.
5. Бойко М.Ф. Мохообразные в ценозах степной зоны Европы. Херсон, 1999. 160 с.
6. Рыковский Г.Ф. Биоморфы бриевых мхов во флоре Беларуси // Ботаника (исследования). Минск, 2011. Вып. 36. С. 126–137.
7. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1988. 168 с.
8. Сурагина С.А. Листостебельные мхи Волгоградской области (Юго-Восток Европейской России) // Arctoa. 2001. Т. 10. С. 45–70.
9. Писаренко О.Ю., Королюк А.Ю. Мохообразные в степных сообществах Алтайского края // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 2. С. 74–80.
10. Афонина О.М., Золотов В.И., Нотов А.А. К флоре мхов Оренбургского государственного природного заповедника // Степи Северной Евразии: Матлы IV междунар. симпоз. Оренбург, 2006. С. 71–75.

1. Baisheva E.Z., Gabitova S.M. On the bryophyte flora of the Bashkir Trans-Urals. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN, 2013, vol. 15, no. 3, pp. 80–84.
2. Atlas of the Republic of Bashkortostan. Ufa, 2005. 420 p.
3. List of specially protected natural areas in the Republic of Bashkortostan. Ufa, 2010. 414 p.
4. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: Bryophytes and lichens in a changing environment. Oxford, 1992, pp.1–31.
5. Boyko M.F. Bryophyta in coenoses of the European steppe zone. Kherson, 1999. 160 p.
6. Rykovsky G.F, Bryidae biomorphs in the flora of Belarus. Botanika (issledovaniya). Minsk, 2011, issue 36, pp. 126–137.
7. Khmelev K.F., Popova N.N. Bryophyte flora in the Middle Don Basin. Voronezh, 1988. 168 p.
8. Suragina S.A. Bryopsida of the Volgograd Oblast (south-eastern European Russia). Arctoa, 2001, vol. 10, pp. 45–70.
9. Pisarenko O.Yu., Korolyuk A.Yu. Bryophyta in steppe communities of the Altay Region. Botanicheskiy zhurnal, 2003, vol. 88, no. 2, pp. 74–80.
10. Afonina O.M., Zolotov V.I., Notov A.A. On the bryophyte flora of the Orenburg State Natural Reserve. Stepi Severnoy Evrazii. Materialy IV mezhdunarodnogo simpoziuma Orenburg, 2006, pp. 71–75.

ON THE BRYOPHYTE FLORA IN THE STEPPES OF THE BASHKIR TRANS-URALS

© S.M. Aznabaeva, E.Z. Baisheva

Ufa Institute of Biology, RAS,
69, prospekt Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

In the steppe communities of Bashkir Trans-Urals (eastern foothills of the Southern Urals and part of Trans-Urals peneplain), 45 bryophyte species (44 mosses and 3 liverworts) were found. The leading families are *Grimmiaceae* (8 species), *Pottiaceae* (6), *Dicranaceae* (5), *Brachytheciaceae* (5) and *Bryaceae* (3). The list of species is given. The results of ecological analyzes of bryophyte flora are discussed. In the mountainous steppes, the bryophyte diversity is by 70% more, than in flatlands steppes, because of high presence of rock outcrops and epilithic species. The species with life strategy of colonists predominate and consist 47.7% of bryoflora, i.e. 40% among the species growing on soil and 49% among epilithic species. The most of terricolous species has life form Turf (Tf) which allows to save moisture within plants group and is adapted to dry and warm climatic conditions. No one life form predominates among epilithic bryophytes. Probably, it may be explained by high heterogeneity of microhabitats conditions in this substrate. The xerophilous bryophytes have high frequency and abundancy and consist 35–52% of bryophyte flora in the mountainous and flatland steppes. The proportion of xero-mesophilous species is quite high (24–27%), but these species are rare in the steppe communities. The localities of rare species *Dicranum dispersum*, *D. muehlenbeckii*, *Grimmia anodon* and *Syntrichia montana* were revealed. The data on bryophyte composition in the steppes of Bashkir Trans-Urals, Don Basin, Altai, Sayany, Volgograd and Orenburg Provinces were compared and shown the low similarity. The species that have high constancy in the steppes of European Russia and Siberia (*Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*) are not numerous. The bryophyte composition in steppes may have the significant differences between regions as well as between different types of steppe communities within one region.

Key words: bryophytes, steppe, forest-steppe, Bashkir Trans-Urals, rare species.