

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2024.40.125-132>

УДК 582.32:561.32

Щербаченко О.І., Соханьчак Р.Р.

## МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ТА ФОТОСИНТЕТИЧНА АКТИВНІСТЬ ЕПІГЕЙНИХ МОХІВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ ЗАЛЕЖНО ВІД ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ МІСЦЕВИРОСТАНЬ

Досліджено особливості морфологічної мінливості та фотосинтетичної активності домінуючих епігейних видів мохів *Polytrichastrum formosum*, *Plagiomnium affine* і *Atrichum undulatum* залежно від мікрокліматичних умов і ступеня антропогенних змін лісових екосистем Українського Розточчя. У роботі використовували свіжозібрані зразки мохів та субстрат під ними, які відбирали із дослідних ділянок, що відрізнялися за водним і температурним режимами місцевиростань: територія повного заповідання у старовіковому лісі Верецького природоохоронного науково-дослідного відділення; зона стаціонарної рекреації «Верецьця» на території Яворівського національного природного парку; територія вирубки 40-річного віку Страдчівського навчально-виробничого лісокомбінату. Встановлено морфологічну мінливість мохових дернин в різних екологічних умовах лісових екосистем, зокрема, виявлено вплив рівня зволоженості та інтенсивності освітлення місцевиростання їх дернин на морфометричні параметри мохів. Пагони і листки досліджуваних мохів з території вирубки були меншими, а щільність дернин більшою порівняно з іншими локалітетами. Визначено, що зменшення висоти пагонів, розмірів листків, збільшення обліственості та щільності пагонів сприяло збереженню водного балансу всередині дернин мохів і верхньому шарі субстрату. Виявлено залежність показників інтенсивності фотосинтезу листків домінуючих мохів від вмісту вологи у їх дернинах та верхньому шарі ґрунту на дослідних ділянках лісових екосистем. Зміни функціонування пігментної системи не лише визначали фотосинтетичну активність мохів у різних локалітетах, а й слугували маркерами їх стійкості до умов середовища. Найнижчу інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> визначено у гаметофіті мохів на ділянках з рекреаційним навантаженням. Ймовірно, вища інтенсивність освітлення призводила до порушення водного і температурного режиму рослин, а відтак і до зниження їхньої фотосинтетичної активності.

**Ключові слова:** мохи, мікрокліматичні умови, морфологічна структура, життєва форма, інтенсивність фотосинтезу.

Посилення антропогенного навантаження на фітобіоту та глобальні зміни клімату зумовлюють важливість дослідження морфо-фізіологічних адаптивних реакцій рослин, зокрема як природоохоронних, так і техногенно порушених територій.

Мохоподібні є важливим компонентом лісових екосистем, однією із груп рослин, чутливих до впливу умов середовища існування (Proctor, 2009; Щербаченко та ін., 2015; Rabyk et al., 2018; Кууак et al., 2020). Відомо, що бріофіти завдяки багаторівневій адаптаційній стратегії стійкі до фізіологічно екстремальних умов навколишнього середовища, зокрема до водного дефіциту, низьких та високих температур повітря, підвищеного рівня ультрафіолетового випромінювання (Glime, 2007; Müller et al., 2016). Мохоподібні, особливостями водного режиму яких є пойкилогідричність і високий вміст поверхневої води, на відміну від гомойогідричних рослин, відзначаються високою цитоплазматичною стійкістю як до тривалого водного стресу, так і

висушування (Proctor, Tuba, 2002; Glime, 2007). Вони витривалі і не гинуть навіть в умовах водного дефіциту, зберігаючи здатність до регідратації і нормального функціонування після припинення дії стресу (Pressel et al., 2006). Важливо, що пойкилогідричні мохоподібні завдяки особливостям їхньої морфологічної будови чутливіше реагують на дію екологічних чинників, ніж судинні рослини. Відтак за їх реакціями на вплив абіотичних та біотичних екологічних факторів середовища можна визначати напрямок дії факторів і спрогнозувати зміни природного середовища.

Мохоподібні є індикаторами стану лісових екосистем не лише на основі змін їх родової і видової приналежності, а й еколого-біоморфологічної структури та показників метаболічних процесів, які можуть свідчити про певні механізми пристосувань організму в нестабільних умовах навколишнього середовища (Müller et al., 2016). Відомо, що пігментний комплекс є найчутливішою системою рослин до змін умов існування, насамперед, режиму освітлення та вологості. Ефективність фотосинтетичного апарату визначається відповідністю його структурно-функціональних характеристик кліматичним та екологічним умовам місцевиростань (Glime, 2019). Дослідження взаємозв'язків цих ознак є недостатньо вивченими і актуальними для з'ясування адаптивної стратегії мохоподібних лісових екосистем (Rice, 2012; Oishi, 2018).

Тому метою дослідження було встановити пристосувальні особливості морфологічної структури дернинок домінантних епігейних видів мохів та виявити відмінності їхньої фотосинтетичної активності під впливом екологічних умов місцевиростань в заповідних та антропогенно порушених лісових екосистемах.

#### Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень були домінантні епігейні види мохоподібних відкритих ділянок букових і соснових насаджень, що відрізнялися за водним, температурним режимами та інтенсивністю освітлення місцевиростань: *Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G.L., *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck), G.L. Smith. та *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. (рис. 1).



Рис. 1. Загальний вигляд досліджуваних мохів А) *Polytrichastrum formosum*, Б) *Plagiomnium affine*, В) *Atrichum undulatum*.

У роботі використовували свіжозібрані зразки мохів та субстрат під ними, які відбирали із дослідних ділянок на території природного заповідника «Розточчя» та Яворівського національного природного парку, що відрізнялися за водним, температурним режимами та інтенсивністю освітлення місцевиростань: 1) – зона повного заповідання старовікових букових лісів Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення (показники з цієї ділянки використовували як контроль) (t повітря над моховою дерниною – +24,0–+26,3 °C, t у дернині – +20,0–+23,0 °C, вологість повітря – 32%, інтенсивність світла – 30–50 тис. лк); 2) на території вирубки 40-річного віку Страдцівського навчально-виробничого лісокомбінату (t повітря над моховою дернинкою – +31,0–+33,0 °C, t у дернині – +25,0–+26,0 °C, вологість повітря – 22%, інтенсивність світла – 80–100 тис. лк) ; 3) зони стаціонарної рекреації «Верещиця» Яворівського національного природного парку (t повітря – +23–+27 °C, t у дернині – +19–+22,5 °C, вологість повітря – 28%, інтенсивність світла – 90–100 тис. лк).

Морфометричний аналіз рослин (вимірювання довжини пагонів, розмірів листків та їх кількості на стеблі) виконували на моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss) з використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та UTHSCSA Image Tool 3.0, стереобінокулярі Stemi 2000-C (Carl Zeiss) з фотонасадкою та цифровою камерою «Nikon».

Температуру повітря та температуру у моховій дернині, а також верхнього шару 0–3 см субстрату визначали ртутними термометрами. Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали люксометром Ю–116. Визначення оводненості гаметофіту мохів та ґрунту під ними здійснювали за загальноприйнятими методиками (Польчина, 1991).

Інтенсивність фотосинтезу визначали безкамерним способом за методикою В.І. Ніколайчука (Ніколайчук та ін., 2000). Для цього наважку свіжозібраного рослинного матеріалу (50 мг) занурювали у пробірки з 0,4 н хромовою сумішшю і кип'ятили на водяній бані протягом 20 хв., поки пробірки не розчинилися (згоріли). Через 2 год. дослід повторювали. Після охолодження пробірок вміст спектрофотометрично аналізували за  $\lambda=590$  нм. Інтенсивність фотосинтезу виражали в мг  $\text{CO}_2$ /мг маси сухої речовини/год.

Отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу з використанням пакету програмного забезпечення Microsoft Excel.

### Результати дослідження та їх обговорення

Встановлено, що у дернинах досліджуваних видів залежно від екологічних умов, насамперед від вологості та інтенсивності освітлення, змінювалася кількість і розміри листків, висота пагонів і їх щільність у дернині. На затінених ділянках старовікових букових лісів середні значення довжини зелених пагонів *Polytrichastrum formosum* і *Atrichum undulatum* сягали  $5,12 \pm 0,18$  і  $3,35 \pm 0,14$  см, а індекс листової поверхні –  $97,4 \pm 12,5$   $\text{мм}^2/\text{см}^2$ , що свідчить про сприятливі мікрокліматичні та едафічні умови (табл. 1).

На відкритих дослідних ділянках букових і соснових насаджень (вирубка) та у зоні стаціонарної рекреації, які відрізнялися за водним, температурним режимами та інтенсивністю освітлення місце виростань, висота зелених пагонів *P. formosum* і *A. undulatum* зменшувалася, порівняно з ділянками старовікових букових лісів. Відзначено зменшення розмірів листків, збільшення кількості листків і щільності

пагонів, що сприяло збереженню вологи всередині дернин мохів. Окрім того, значно збільшувалися показники індексу листової поверхні, порівняно з ділянками старовікових букових лісів. Очевидно, це спричинено умовами локалітетів існування моху і забезпечує зменшення випаровування вологи.

Таблиця 1

**Морфологічна структура дернин мохів *Polytrichastrum formosum*, *Plagiomnium affine* та *Atrichum undulatum* із різних локалітетів в лісових екосистемах**

Локалітет	Висота пагонів, см <u>зелені</u> бурі,	Розміри листків, мм		Індекс листової поверхні, мм <sup>2</sup> /см <sup>2</sup>	Щільність дернин, паг/см <sup>2</sup>
		Довжина	Ширина		
<b><i>Polytrichastrum formosum</i></b>					
Заповідні старовікові букові ліси	<u>5,12±0,18</u> 7,58±0,04	7,71±0,10	1,73±0,03	97,4±4,2	41,25±8,19
Територія вирубки	<u>4,35±0,19*</u> 6,35±0,34*	7,19±0,09	1,18±0,03*	117,4±7,1*	49,74±2,98*
Зона рекреації “Верещиця”	<u>4,22±0,14*</u> 6,89±0,27*	6,88±0,06*	1,31±0,06*	121,1±3,5*	53,92±1,12*
<b><i>Plagiomnium affine</i></b>					
Заповідні старовікові букові ліси	<u>3,35±0,11</u> 5,49±0,27	3,96 ± 0,1	2,61 ± 0,2	65,4±3,1	29,12±1,17
Територія вирубки	<u>3,44±0,16</u> 6,09±0,13	3,24±0,2*	2,78±0,4	71,3±2,3*	38,92±3,45*
Зона рекреації “Верещиця”	<u>3,02±0,14</u> 6,49±0,27	4,15 ± 0,4*	3,02 ± 0,2*	79,7±2,1*	35,18±1,32*
<b><i>Atrichum undulatum</i></b>					
Заповідні старовікові букові ліси	<u>3,12±0,11</u> 5,58±0,24	6,34±1,2	1,23±0,7	77,25±8,13	52,93±3,17
Територія вирубки	<u>2,87±0,08*</u> 4,94±0,14*	5,91±0,4*	1,82±0,2*	92,11±2,81*	56,32±3,87*
Зона рекреації “Верещиця”	<u>2,38±0,08*</u> 4,08±0,14*	5,67±0,2*	1,56±0,3*	89,0±2,44*	64,34±4,08*

\* – різниця між зразками одного виду статистично достовірна порівняно до показників у старовікових букових лісах (контроль) при  $p < 0,05$ .

Порівнюючи морфометричні показники *Plagiomnium affine* на відкритих ділянках старовікових букових лісах та території вирубки відзначено більшу щільність дернин. Також встановлено більші у 1,2-1,3 рази показники вологості субстрату під дернинами

моху, порівняно із субстратом без рослинності. Відзначено, що високі пухкі дернини *Polytrichastrum formosum* і низькі пухкі дернини *Atrichum undulatum* містили менше вологи, порівняно з дернинами з повзучими галузками *P. affine*, і становили 29%, 32% і 54% відповідно. Окрім того, у всіх домінуючих мохів на відкритих ділянках оголеного субстрату розміри пагонів були менші, ніж на субстраті, вкритому рослинністю. Краща водоутримувальна здатність у *P. affine*, вочевидь, зумовлена видовими особливостями (переважанням у плоскій дернині стерильних пагонів з добре розвинутою повстю), оскільки мікрокліматичні умови місць існування досліджуваних видів були подібними, що забезпечувало оптимальний водний і температурний режим ґрунту для розвитку типових лісових мохових синузій.

Отже, встановлено пряму залежність ростових параметрів домінуючих видів мохів від рівня оводненості їх дернин та зміни інтенсивності освітлення на дослідних ділянках різних лісових екосистем. Зменшення висоти пагонів, розмірів листків, збільшення облиственості та щільності пагонів сприяє збереженню водного балансу всередині дернин мохів і верхньому шарі субстрату.

У найвологіших місцевиростаннях мохи утворювали пухкіші дернини з меншою густиною пагонів. Вважають, що такі життєві форми можуть бути більш ефективними для надходження поживних речовин із середовища, сприяння дифузії CO<sub>2</sub> до хлоропластів, а також спроможності конкурувати за простір з іншими рослинними організмами (Bates, 1998). Із зниженням ступеня зволоженості субстрату досліджуваних екоотопів густина пагонів зростала, а параметри стебел та листків зменшувалися. На відміну від дернини одного місцевиростання, розміри пагонів одного і того ж виду з різних місцевиростань проявляли істотну мінливість. Збільшення щільності дернин мохів внаслідок зростання кількості пагонів на одиницю площі призводить до підвищення вологості рослин в умовах водного дефіциту.

Значні відмінності кількості листків на пагоні виявлено в дернинах мохів з зони рекреації, порівняно з ділянками у старовікових лісах. Встановлено тенденцію до зменшення розмірів листової пластинки. Очевидно, в несприятливих мікрокліматичних умовах у мохів проявляються ознаки ксероморфності: мохи формували невисокі дещо щільніші дернини з меншими листками на пагонах, що забезпечувало зниження випаровування вологи. Фенотипна мінливість (зменшення висоти пагонів, розмірів листової пластинки, збільшення облиственості та щільності) дернин мохів є проявом адаптації до водного дефіциту. Отже, структура дернини мохів є важливою для збереження вологи і залежить від екологічних умов місцевиростання.

Для мохів як пойкилогідричних рослин вологість є лімітаційним чинником фотосинтетичних процесів. Встановлено, що інтенсивність фотосинтезу в листках *Plagiomnium affine* була найнижчою у всіх досліджуваних локалітетах, порівняно з іншими домінуючими видами мохів. Визначено, що на території повного заповідання у *Polytrichastrum formosum* середнє значення інтенсивності фотосинтезу становило  $3,57 \pm 0,4$  мг·СО<sub>2</sub>/г маси с.р./год, тоді як у *Atrichum undulatum* –  $3,74 \pm 0,3$  мг СО<sub>2</sub>/г маси с.р./год, що було у 1,3 і 1,2 рази вищими, ніж у рослин із території рекреації і вирубки (табл. 2).

Таблиця 2

**Інтенсивність фотосинтезу у пагонах мохів *Polytrichastrum formosum*, *Plagiomnium affine* та *Atrichum undulatum* із різних локалітетів в лісових екосистемах, мг CO<sub>2</sub>/г маси сухої речовини/год (M±m; n=5)**

Місце відбору зразків мохів	Інтенсивність фотосинтезу, мг CO <sub>2</sub> /г маси сухої речовини/год		
	<i>Polytrichastrum formosum</i>	<i>Plagiomnium affine</i>	<i>Atrichum undulatum</i>
Заповідні старовікові букові ліси (контроль)	3,57±0,4	2,51±0,11	3,74±0,3
Територія вирубки	2,76±0,17*	1,98±0,06*	2,99±0,11*
Зона стаціонарної рекреації «Верещиця»	2,49 ±0,12*	1,77±0,09*	2,68±0,12*

\* – різниця між зразками одного виду порівняно до показників із заповідних старовікових букових лісів (контроль) статистично достовірна при  $p < 0,05$ .

Визначено, що у всіх досліджуваних видів показники асиміляції вуглекислого газу були найменшими у зоні стаціонарної рекреації «Верещиця», що, очевидно, зумовлено підвищеним антропогенним впливом (господарська діяльність, збільшення площі, зайнятої стежками), а у старовікових букових лісах вони, відповідно, були найбільшими (повне заповідання, відсутність господарської діяльності). Встановлено діапазон мінливості показників асиміляції вуглекислого газу досліджуваних мохів – 1,77-3,74 мг·CO<sub>2</sub>/г маси с.р./год. Значні межі варіювання показників фотосинтетичної активності свідчать про здатність рослин пристосовуватися до широкого діапазону змін рівня освітленості, зволоження та температури.

Виявлено високу залежність ( $r=0,88$  і  $r=0,67$ ) показників інтенсивності фотосинтезу листків домінуючих мохів від вмісту вологи у їх дернинах та верхньому шарі ґрунту під дернинами на дослідних ділянках лісових екосистем. Найнижчу інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> визначено у пагонах *Plagiomnium affine* на ділянках з рекреаційним навантаженням. Ймовірно, вища інтенсивність освітлення призводила до порушення водного й температурного режиму рослин, а відтак і до зниження їхньої фотосинтетичної активності. Мох *Atrichum undulatum*, що росте переважно в незатінених місцях виростання, виявляє вищу здатність до адаптації при зростанні інтенсивності світла, зміни температурного і водного режиму, порівняно з *Polytrichastrum formosum*, який поширений здебільшого в умовах затіння.

### Висновки

Встановлено морфологічну мінливість мохових дернин в різних екологічних умовах лісових екосистем, зокрема, виявлено вплив рівня зволоженості місцевиростання на морфометричні параметри мохів (висоту пагонів, густоту облистнення та щільність дернин). Пагони і листки досліджуваних мохів з території

вирубки були меншими, а щільність дернин більшою порівняно з іншими локалітетами. Визначено, що зменшення висоти пагонів, розмірів листків, збільшення облиственості та щільності пагонів сприяло збереженню водного балансу всередині дернин мохів і верхньому шарі субстрату. Морфологічна структура дернин мохів є важливою для збереження вологи і залежить від їх життєвої форми.

Встановлено пряму залежність інтенсивності фотосинтезу мохів від рівня оводненості їх дернин. Показано, що діапазон мінливості фотосинтетичної активності домінуючих мохів лісових екосистем залежав від їх видових особливостей та мікрокліматичних умов місцевиростань і свідчить про високу пластичність мохів. Найнижчу інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> визначено у гаметофіті мохів на ділянках з рекреаційним навантаженням. Ймовірно, вища інтенсивність освітлення призводила до порушення водного й температурного режиму рослин, а відтак і до зниження їхньої фотосинтетичної активності.

- Іващенко О.О., Іващенко О.О. 2019. Проблеми стресів у рослин і способи їх розв'язання // *Вісн. аграрн. науки*. № 7. С. 27–35. DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk201907-04>
- Ніколайчук В.І., Белчгазі В.Й., Білик П.П. 2000. Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород. 210 с.
- Польчина С. М. 1991. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства. Чернівці. 60 с.
- Щербаченко О.І., Рабик І.В., Лобачевська О.В. 2015. Участь мохоподібних у ренатуралізації деастрованих територій Немирівського родовища сірки (Львівська область) // *Український ботанічний журнал*. Т 72 № 6. С. 596–602.
- Bates, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, 82, 223–237. <https://doi.org/10.2307/3546962>
- Glime J. M. 2007. Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on: 03.11.2019 at: <http://www.bryoecol.mtu.edu>
- Glime, J. M. (2019). Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/> [accessed 7 January 2019]
- Kyyak, N.Y., Lobachevska, O.V., Rabyk, I.V., Kyyak, V.H. 2020. Role of the bryophytes in substrate revitalization on a posttechnogenic salinized territory // *Biosyst. Divers.* Vol. 28 N 4. P. 419–425.
- Müller, S. J., Gütle, D. D., Jacquot, J.-P., & Reski, R. 2016. Can mosses serve as model organisms for forest research? *Annals of Forest Science*. 73. 135–146.
- Oishi, Y. (2018). Evaluation of the water-Storage Capacity of Bryophytes along an Altitudinal gradient from Temperature Forests to the Alpine Zone. *Forests*. 9(7) 433. <https://doi.org/10.3390/f9070433>
- Pressel S., Ligrone R., Duckett J. 2006. Effects of de- and rehydration on food-conducting cells in the moss *Polytrichum formosum*: a cytological study. *Annals of Botany*. Vol. 98. P. 67–76. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl092>

- Proctor M.C.F., Tuba Z. 2002. Poikilohydry and homiohydric: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist*. Vol. 156. P. 327–349. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00526.x>
- Proctor, M. C. F. 2009. Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology*. Eds. B. Goffinet, A. J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univer. Press. 237–268.
- Rabyk I.V., Lobachevska O.V., Kyyak N.Y., Shcherbachenko O.I. 2018. Bryophytes on the devastated territories of sulphur deposits and their role in restoration of dump substrate *Biosystems Diversity*, 26 (4). P. 339–353. DOI:10.15421/011850
- Rice, S.K. (2012). The cost of capillary integration for bryophyte canopy water and carbon dynamics. *Lindbergia*. 35. 53–62.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів  
e-mail: scherbachenko.oksana@gmail.com

*Shcherbachenko O.I., Sokhanchak R.R.*

**The morphological variability and photosynthetic activity of the epigeic mosses in the forest ecosystems depending on the ecological locality conditions**

The peculiarities of morphological variability and photosynthetic activity of the dominant epigeic mosses *Polytrichastrum formosum*, *Plagiomnium affine* and *Atrichum undulatum* depending on microclimatic conditions and the degree of anthropogenic changes in forest ecosystems were investigated. The morphological variability of mossy turfs in different ecological conditions of forest ecosystems was established, in particular, the influence of the level of humidity and the intensity of light on the morphometric parameters of mosses was revealed. The shoots and leaves of the studied mosses from the felling area were smaller and the density of turfs was higher compared to other localities. It was determined that a decrease in shoot height, leaf size, increase in leafiness and shoot density contributed to the preservation of water balance within the moss turf and the upper layer of the substrate. The dependence of the photosynthetic intensity of the leaves of dominant mosses on the moisture content of their turf and topsoil in the experimental plots of forest ecosystems was revealed. Changes in the functioning of the pigment system not only determined the photosynthetic activity of mosses in different localities, but also served as markers of their resistance to environmental conditions. The lowest intensity of CO<sub>2</sub> assimilation was determined in the gametophyte of mosses in areas with recreational load. Probably, higher light intensity led to a violation of the water and temperature regime of plants, and thus to a decrease in their photosynthetic activity.

**Keywords:** mosses, microclimatic conditions, morphological structure, life form, photosynthetic intensity.