

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ МОХОВИХ ДЕРНИН НА ТЕХНОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЧЕРВОНОГРАДСЬКОГО ГІРНИЧОПРОМИСЛОВОГО РАЙОНУ

О. Лобачевська, Р. Соханьчак, С. Бешлей

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com*

Встановлено структурні та функціональні особливості бріофітів із різною життєвою формою залежно від умов зволоження локалітетів на техногенно трансформованих територіях Червоноградського гірничопромислового району. Виявлено значні відмінності водопоглинання та водоутримання ортотропними асиміляційними й ортотропними бурими з ризоїдною повстю частинами пагонів у *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (низька щільна дернина) і *Polytrichum piliferum* Hedw. (низька пухка дернина) та плагіотропними ризомами у *Polytrichum juniperinum* Hedw. (висока пухка дернина). На відміну від дернин *Campylopus introflexus*, у яких співвідношення між асиміляційною та бурою частинами пагонів за довжиною і масою сухої речовини майже однакові, у *Polytrichum piliferum* зелена частина становить 20–30 % від довжини пагонів і 74,0–77,6 % від їхньої загальної сухої маси. Встановлено, що в ектогідричного моху *Campylopus introflexus* бура частина пагонів із ризоїдною повстю втрачала воду набагато повільніше, ніж асиміляційна, незалежно від водного режиму локалітету виду моху, що зумовлювало зовнішню провідність уздовж усієї поверхні густооблиствених пагонів. У ектогідричних дернинах політрихових водний баланс забезпечувався в основному апікальним поглинанням і утриманням води асиміляційною частиною пагонів, бура необлиствена частина стебла й підземні ризоми в основному запобігають втраті ектогідричної води та проявляють лише капілярну функцію – утримання зовнішньої води між ризоїдами пагонів окремих рослин моху. Апікально-базальний градієнт асиміляції карбогідратів у пагонах *Campylopus introflexus* сприяв стійкості до нестачі води й утворенню верхівкових виводкових органів, тоді як у дернинах мохів роду *Polytrichum* Hedw. вища ефективність збереження крохмалю та здатність до вегетативного розмноження проявлялася у бурій і плагіотропній частинах пагонів.

Ключові слова: екто- й ектогідричні бріофіти, ризоми, життєва форма, карбогідрати

Мохоподібні як важливий компонент рослинного покриву відіграють значну роль у нагромадженні органічної речовини, зміні енергетичного балансу та біологічного колообігу мінеральних елементів в екосистемах. Мохи підтримують водний і температурний режим ґрунту, заселяючи та закріплюючи насамперед техногенні субстрати на початкових стадіях первинної сукцесії. Здатність зберігати вологу є найбільш критичним фактором функціонування екосистем, мохоподібні можуть покращувати поглинання й утримання води і в такий спосіб регулювати доступність води для коренів судинних рослин [11, 31].

Залежно від структури життєвої форми, мохоподібні поглинають до 1400 % їхньої маси сухої речовини [16, 22]. На відміну від судинних рослин, вони отримують вологу завдяки поглинанню атмосферної води (роса, туман або опади) і конденсованої водяної пари із землі через клітинну поверхню або ззовні унаслідок транспортування з вологих до сухих

зон рослин по капілярних каналах [16, 21]. Мохоподібні можуть забезпечувати збереження до 5 мм атмосферних опадів у лісових екосистемах, при цьому епігейні види проявляють більшу (2–5 мм) здатність утримувати вологу, ніж епіфітні (0,8–1,3 мм) [23].

На відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПР) поширення видів родин Polytrichaceae (*Polytrichum piliferum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw.) і Leucobryaceae (*Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.) значною мірою пов'язане з рекультиваційними заходами – засипання шахтних порід піщаними ґрунтами. Автохтонний вид *Polytrichum piliferum* є прямим конкурентом адвентивного виду моху *Campylopus introflexus*, їхні екологічні ніші дуже подібні, але не тотожні [17]. *Polytrichum piliferum* поширюється підземними ризоїдами і тому має переваги на рухомих субстратах (пісковиках, кам'янистих розсипах), тоді як *Campylopus introflexus* розмножується переважно наземними виводковими пропагулами здебільшого на осілих, збагачених органікою пісках, використовуючи ресурси нового середовища, недоступні для аборигенних видів, проявляє підвищену конкурентну спроможність, істотно впливає на розвиток рослинних угруповань і гомеостаз екосистеми. Для запобігання зростаючій деградації рослинного покриву і зменшенню біологічного різноманіття важливо досліджувати амплітуду пристосувань адвентивного моху до чинників природного середовища та його екологічну пластичність.

На сьогодні окремі фізіологічні й екологічні аспекти адаптивної стратегії мохоподібних у стресових умовах (нестачі вологи, високої інтенсивності освітлення, забруднення) лише починають досліджувати [20, 22, 27]. На відміну від судинних рослин, водний режим яких фізіологічно контролюється завдяки відкриттю і закриттю продохів, втрата води у більшості мохоподібних визначається розмірами та структурними властивостями окремих пагонів і мохових дернин. Показники водного обміну (водопоглинання, швидкість випаровування й толерантність до висихання) істотно відрізняються серед видів мохоподібних [15, 16] і бріоугруповань [19, 25].

Метою дослідження було встановити особливості водного обміну та метаболічної активності піонерних видів бріофітів із різною життєвою формою: *Campylopus introflexus* (низька щільна дернина), *Polytrichum piliferum* (низька пухка дернина) і *P. juniperinum* (висока пухка дернина).

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були піонерні види мохоподібних на техногенно трансформованих територіях ЧГПР: відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) “Червоноградська”, терикону діючої шахти “Надія” та природно зарослого відвалу недіючої шахти “Візейська” біля м. Соснівки Сокальського р-ну Львівської області.

Польові дослідження проводили на породних відвалах стандартним маршрутним методом. Фізико-хімічні властивості субстратів і мікрокліматичні умови під дернинами мохів визначали за загальноприйнятими методиками: вологість субстрату й повітря за С.В. Аринушкіною [1], інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю–116.

Таксономічне опрацювання матеріалів здійснювали за загальноприйнятим порівняльно-морфологічним методом із використанням визначників мохоподібних [2, 3, 10]. Життєві форми визначали за модифікованою системою К. Гаймінгама, Е. Робертсона [16, 18, 24].

Відбирали мохові дернини із п'яти виявлених локалітетів, які відрізнялися мікрокліматичними й едафічними умовами: *Campylopus introflexus* – (1) з тераси відвалу шахти “Візейська” та (2) вершини відвалу шахти “Надія”; *Polytrichum piliferum* – (3) з тераси відвалу ЦЗФ і (4) вершини відвалу шахти “Надія”. *Polytrichum juniperinum* аналізували лише з вершини відвалу шахти “Надія” (5), оскільки локалітету з більшою контрастністю умов не вдалося виявити.

Біомасу бріофітів і морфологічну структуру мохових дернин встановлювали за методикою Б. Ван Торена зі співавторами [29]. З кожної ділянки відбирали зразки однакової площі. Для визначення біомаси бріофіти, включаючи коричневу частину, відділяли від часток субстрату, промивали водою, а після висушування протягом 48 год за 70 °С визначали суху масу зразка.

Морфологічну структуру мохових дернин оцінювали за висотою пагонів та їхньою кількістю, використовуючи стереобінокуляр Stemi 2000-C (Carl Zeiss) із фотонасадкою та цифровою камерою „Nikon”.

Стратегію життєвого циклу бріофітів встановлювали за Г. Дюрінгом [13, 14].

Загальний вміст вуглеводів визначали фенол-сульфатним методом після кислотного гідролізу проб [26], розчинних цукрів – за методом У. Дюбойса [7], вміст крохмалю – за методикою Х. Починка [9].

Визначення оводненості й водного дефіциту гаметофіту мохів здійснювали за загальноприйнятими методиками [4]. Показники водоутримування та водовідновлення визначали ваговими і розрахунковими методами [6].

Для статистичного опрацювання отриманих результатів використовували математичні програми “Excel” і “Statistica” [5, 8].

Результати і їхнє обговорення

У ектогідричного моху *Campylopus introflexus*, для якого характерна лише зовнішня провідність води, у вертикальних пагонах розрізняли ортотропну зелену (асиміляційну із зеленими листками поточного та попереднього років) і ортотропну буру (нижню з бурими листками й ризоїдною повстю) частини (рис. 1: 1, 2).



Рис. 1. Рослини мохів із досліджуваних локалітетів: *Campylopus introflexus*: 1 – з тераси відвалу шахти “Візейська”; 2 – з вершини відвалу шахти “Надія”; *Polytrichum piliferum*: 3 – з тераси відвалу ЦЗФ; 4 – з вершини відвалу шахти “Надія”; *Polytrichum juniperinum*; 5 – з вершини відвалу шахти “Надія”

Встановлено, що залежно від рівня вологості локалітетів змінювалася густина пагонів у дернині мохів, проте співвідношення між масами зеленої та бурої частин пагонів істотно не відрізнялося (табл. 1, 2).

Таблиця 1

Мікрокліматичні умови й едафічні властивості субстрату під моховими дернинами на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району

Локалітет	Місяць відбору зразків	Мікрокліматичні умови				Едафічні властивості	
		Діапазон мінливості інтенсивності освітлення, тис. лк	Температура повітря, °С	Температура на поверхні мохової дернини, °С	Відносна вологість повітря, %	Температура, °С	Вологість, %
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.							
1	Квітень	59,7 ± 13,3	24,7 ± 4,0	26,0 ± 2,1	69,0 ± 0,5	30,0 ± 2,0	3,5 ± 0,2
	Листопад	90,1 ± 6,6	13,3 ± 2,2	11,3 ± 2,5	89,0 ± 0,2	15,9 ± 3,2	23,4 ± 0,2
2	Квітень	64,5 ± 13,5	27,1 ± 3,2	24,7 ± 3,3	77,9 ± 0,9	22,5 ± 2,3	22,2 ± 0,5
	Листопад	86,3 ± 10,7	15,7 ± 2,3	12,6 ± 4,9	93,0 ± 0,3	21,3 ± 3,1	29,5 ± 0,7
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.							
3	Квітень	58,6 ± 11,4	26,5 ± 4,6	28,2 ± 1,4	70,5 ± 0,7	32,0 ± 1,2	2,5 ± 0,5
	Листопад	93,2 ± 5,3	10,3 ± 2,1	9,5 ± 3,7	96,5 ± 0,3	10,5 ± 2,9	10,3 ± 1,1
4	Квітень	53,5 ± 14,7	25,3 ± 4,0	28,0 ± 2,1	77,0 ± 0,3	25,5 ± 3,3	2,9 ± 0,9
	Листопад	83,1 ± 10,0	11,5 ± 1,7	12,3 ± 2,1	98,1 ± 0,4	9,5 ± 1,9	13,3 ± 2,3
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.							
5	Квітень	60,4 ± 13,1	26,4 ± 2,3	22,4 ± 3,0	77,9 ± 0,3	22,7 ± 2,8	9,1 ± 1,2
	Листопад	88,5 ± 15,0	11,8 ± 3,2	12,9 ± 2,2	98,0 ± 0,1	27,0 ± 2,5	35,7 ± 3,1

Таблиця 2

Морфометричні показники мохів на дегазованих територіях шахтних відвалів Червоноградського гірничопромислового району

Локалітет	Довжина частин пагонів, см				Біомаса пагона, мг				Біомаса дернини, мг/см ²	Густина дернини, паг./см ²
	зелена	бура	ризомна	загальна	зелена	бура	ризомна	загальна		
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.										
1	1,32 ± 0,08	2,10 ± 0,13	–	3,37 ± 0,07	5,81 ± 0,15	7,92 ± 0,07	–	13,7 ± 0,09	46,0 ± 2,1	55,5 ± 7,1
	1,65 ± 0,07	3,25 ± 0,75	–	5,09 ± 0,22	10,47 ± 0,19	14,78 ± 0,05	–	25,2 ± 1,00	103,0 ± 5,3	40,7 ± 3,5
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.										
3	0,85 ± 0,07	1,76 ± 0,13	–	2,37 ± 0,09	5,24 ± 0,12	1,51 ± 0,09	–	6,75 ± 0,06	19,1 ± 0,7	14,5 ± 2,7
	0,70 ± 0,03	2,15 ± 0,08	–	2,78 ± 0,07	5,52 ± 0,20	1,92 ± 0,07	–	7,44 ± 0,04	22,5 ± 3,3	20,3 ± 3,9
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.										
5	1,14 ± 0,13	6,45 ± 0,28	4,05 ± 0,35	7,08 ± 0,23	5,11 ± 0,18	2,81 ± 0,50	2,35 ± 0,47	10,27 ± 0,09	134,0 ± 7,2	16,7 ± 3,0

На терасі відвалу шахти “Візейська” (вологість мохових дернин 3,6 %) бура частина пагонів становила 57,6 % від сухої маси пагонів, тоді як на виступі вершини відвалу шахти “Надія” (вологість дернин 15,2 %) – 58,5 %. Проте зелена і бура частини пагонів *Campylopus introflexus* із досліджуваних локалітетів характеризувалися різною поглинальною та водоутримувальною здатністю (табл. 3).

За нестачі води (тераса відвалу шахти “Візейська”) зелена частина пагонів моху поглинала більшу кількість води (187 %), порівняно з бурою (149,8 %), тоді як у вологих умовах на вершині відвалу шахти “Надія” трохи вища поглинальна здатність була характерна для бурої частини пагонів (158,8 %), порівняно із зеленою (154 %). Встановлено, що бура

частина пагонів із ризоїдною повстю втрачала воду набагато повільніше, ніж асиміляційна, незалежно від водного режиму локалітету моху (табл. 3). Очевидно, така морфологічна організація низьких щільних дернин ектогідричного моху *Campylopus introflexus* забезпечує ефективне поглинання й утримання вологи всією поверхнею густооблиствених пагонів і її зовнішню провідність.

Таблиця 3

Водоутримувальна здатність мохів із різних локалітетів породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району за динамікою втрати води під час експозиції зразків на повітрі

Локалітет	Частина пагонів	Початкова маса сухих пагонів, г	Маса пагонів після 2 год у H ₂ O, мг	Маса пагонів (мг) через				Абсолютно суха маса пагонів, г	Відносний вміст вологи, %
				Віддача води (%)					
				30 хв	1 год	2 год	3 год		
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.									
1	Зелена	0,764 ± 0,034	1,429 ± 0,063	0,810 ± 0,035	0,790 ± 0,025	0,781 ± 0,019	0,778 ± 0,019	1,768 ± 0,013	3,6 ± 0,2
	Бура	1,068 ± 0,027	1,600 ± 0,045	1,235 ± 0,042	1,013 ± 0,021	0,998 ± 0,013	0,994 ± 0,011		
2	Зелена	1,052 ± 0,030	1,623 ± 0,050	1,213 ± 0,061	0,927 ± 0,048	0,898 ± 0,024	0,890 ± 0,021	2,205 ± 0,019	15,2 ± 0,2
	Бура	1,488 ± 0,025	2,363 ± 0,032	1,805 ± 0,047	1,463 ± 0,031	1,928 ± 0,015	1,398 ± 0,012		
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.									
3	Зелена	0,522 ± 0,043	0,693 ± 0,042	0,647 ± 0,023	0,582 ± 0,037	0,529 ± 0,023	0,525 ± 0,033	0,633 ± 0,020	3,0 ± 0,1
	Бура	0,130 ± 0,025	0,279 ± 0,019	0,230 ± 0,015	0,151 ± 0,019	0,137 ± 0,016	0,132 ± 0,017		
4	Зелена	0,505 ± 0,061	0,625 ± 0,021	0,606 ± 0,030	0,573 ± 0,043	0,526 ± 0,020	0,473 ± 0,037	0,652 ± 0,011	7,2 ± 0,2
	Бура	0,193 ± 0,032	0,259 ± 0,020	0,224 ± 0,013	0,205 ± 0,032	0,200 ± 0,012	0,192 ± 0,010		
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.									
5	Зелена	0,277 ± 0,030	0,347 ± 0,036	0,316 ± 0,037	0,310 ± 0,030	0,290 ± 0,017	0,275 ± 0,021	0,462 ± 0,024	7,6 ± 0,3
	Бура	0,220 ± 0,021	0,243 ± 0,018	0,223 ± 0,010	0,208 ± 0,017	0,206 ± 0,015	0,207 ± 0,010		

Пагони у невисоких дернинах *Polytrichum piliferum* росли вертикально, їхня зелена асиміляційна частина (2/3 сухої маси пагонів) з віком втрачала листки й утворювала буру ортотропну частину, в основі з ріденькою ризоїдною повстю (рис. 1: 3, 4). У високих пагонах *P. juniperinum*, окрім асиміляційної та бурої ортотропних частин, розрізняли підземні неасиміляційні ризоми, які утворювалися, коли нижня бура частина пагона росла плагіотропно у моховій підстилці (рис. 1: 5). Плагіотропні ризомні столони галузилися і формували нові ортотропні рослини моху.

Відомо, що у центральному пучку пагонів ектогідричних мохів *Polytrichum piliferum* і *Polytrichum juniperinum* наявна система трахеїдоподібних провідних клітин (гідродів) і ситоподібних трубок (лептоїдів), по яких переміщуються вода й цукри відповідно [16]. Показано, що, крім внутрішнього транспортування води, ці види мохів реалізують і ектогідричну провідність, рухаючи воду ззовні уздовж стебел [30]. Так, встановлено, що дернини *Polytrichum commune* Hedw. можуть бути ектогідричними у локалітетах з помірним зво-

женням, але переважно є ендогідричними в умовах сухого повітря, що посилює інтенсивність транспіраційного потоку [16].

На відміну від дернин *Campylopus introflexus*, у яких співвідношення між асиміляційною та бурою частинами пагонів за довжиною і масою сухої речовини майже однакові, у *Polytrichum piliferum* зелена частина становить 20–30 % від довжини пагонів та 74,0–77,6 % від їхньої загальної маси сухої речовини (табл. 2). У посушливих умовах тераси ЦЗФ (3 % вологості рослин) у *P. piliferum* встановлено вищу поглинальну здатність пагонів, особливо її бурій частини, завдяки численній ризоїдній повсті, проте асиміляційна частина істотно довше утримувала вологу. Зелена та бура частини пагонів моху з вогішого локалітету внаслідок регідратації збільшували масу на 24 % і 34 % відповідно. Бура частина втрачала поглинуту воду майже повністю протягом години від початку дегідратації, тоді як зелена частина утримувала до 57 % поглинутої вологи (табл. 3). Вищу ефективність використання води встановлено у *Polytrichum juniperinum*, унаслідок більшої здатності до апікального поглинання (25 %) та утримання води на поверхні листків асиміляційної частини пагонів, яка потім рухається по центральному пучку бурій ортотропної частини пагонів униз.

Вважають, що серед мохів листки *P. juniperinum* найбільш подібні за структурно-функціональною організацією до листків судинних рослин [12]. Листки моху диференційовані на піхвову основу та листкову пластинку, вкриту епідермальним восковим шаром на абаксальному боці та поздовжніми, вертикальними асиміляційними пластинками на адаксіальному. У плагіотропній частині визначено найнижчий (до 5 %) відсоток поглинутої води, оскільки на ризомах *P. juniperinum* виявлено водовідштовхувальну поверхню [30]. Це свідчить, що ризоїди, як і бура необлиственена частина стебла, у політрихових відіграють неістотну роль у поглинанні вологи, а в основному запобігають втраті ендогідричної води, тобто проявляють лише капілярну функцію – утримання зовнішньої води між ризоїдами пагонів окремих рослин моху.

На основі результатів аналізу вмісту розчинних і загальних вуглеводів та крохмалю визначено функціональні відмінності між асиміляційними ортотропними й бурими плагіотропними частинами пагонів мохів залежно від температурного і водного режимів їхніх локалітетів (табл. 4).

Для більшості варіантів досліду відзначено трохи більше нагромадження загальних вуглеводів у асиміляційній частині пагонів, особливо у *Campylopus introflexus* і *Polytrichum piliferum* в посушливих умовах локалітетів. Найбільше карбогідратів виявлено у *Polytrichum juniperinum*: навесні максимальні показники загальних вуглеводів визначено у ризомах, а восени – в апікальній частині пагонів моху.

В умовах нестачі вологи і навесні, і восени у *Campylopus introflexus* більше розчинних цукрів утворювалося в асиміляційній частині пагонів, у вологих умовах трохи переважали – у бурій частині. У *Polytrichum piliferum* таку ж тенденцію відзначали тільки навесні, тоді як восени більшу кількість розчинних цукрів визначали у бурій частині його пагонів, незалежно від водного режиму локалітетів. Для *Polytrichum juniperinum* виявлено апікально-базальний градієнт нагромадження розчинних цукрів: навесні й восени максимальні кількості встановлено в асиміляційній частині пагонів, трохи менше – в бурій ортотропній частині пагонів і найменше – в плагіотропних ризомах.

Нагромадження розчинних цукрів в асиміляційній частині пагонів мохів зумовлена їхньою високою метаболічною й транспортною активністю, що впливає на ріст і розвиток рослин, окрім того, це осмотично активні сполуки, які відіграють важливу роль у забезпеченні структурної та функціональної стабільності клітин в умовах водного дефіциту. Для

Polytrichum commune і *Polytrichum alpinum* Hedw. встановлено, що фотоасимілянти з надземної частини рослин транспортуються до підземних плагіотропних ризом, де вони, здебільшого, перетворюються на крохмаль [28]. На початку вегетаційного періоду (квітень) у досліджених локалітетах не виявлено залежності розподілу вмісту крохмалю від частин пагонів мохів, тоді як восени (листопад) його вміст переважав у всіх варіантах досліду в бурій частині (табл. 3). Очевидно, низька функціональна активність плагіотропної гетеротрофної частини пагонів зумовлена їхньою роллю у збереженні поживних речовин, що сприяє вегетативному розмноженню, особливо в умовах дефіциту вологи. Навесні у підземних ризомах визначено найбільший вміст загальних вуглеводів (63,3 мг/г маси сух.р.), а восени – найбільше крохмалю (1,1 мг/г маси сух.р.).

Таблиця 4

Розподіл карбогідратів у пагонах *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., *Polytrichum piliferum* Hedw. та *Polytrichum juniperinum* Hedw. із різних локалітетів на техногенно змінених територіях Червоноградського гірничопромислового району

Локалітет	Частина пагонів	Загальні вуглеводи, мг/г маси сух.р.	Розчинні вуглеводи, мг/г маси сух.р.	Крохмаль, мг/г маси сух.р.
Квітень				
1	Зелена	52,1 ± 0,2	18,4 ± 0,1	1,12 ± 0,01
	Бура	49,3 ± 0,3	17,8 ± 0,2	1,06 ± 0,02
2	Зелена	51,5 ± 0,2	19,3 ± 0,2	0,76 ± 0,01
	Бура	51,7 ± 0,4	21,4 ± 0,2	0,75 ± 0,02
3	Зелена	56,0 ± 0,3	22,8 ± 0,2	1,11 ± 0,01
	Бура	46,8 ± 0,2	21,3 ± 0,2	1,58 ± 0,01
4	Зелена	52,9 ± 0,4	22,7 ± 0,1	1,79 ± 0,01
	Бура	34,0 ± 0,3	22,2 ± 0,2	1,41 ± 0,01
5	Зелена	53,1 ± 0,3	24,9 ± 0,1	0,85 ± 0,01
	Бура	53,0 ± 0,4	21,3 ± 0,3	0,98 ± 0,01
	Ризоми	63,3 ± 0,4	20,6 ± 0,3	0,85 ± 0,02
Листопад				
1	Зелена	55,2 ± 0,3	17,2 ± 0,1	0,95 ± 0,01
	Бура	48,7 ± 0,4	16,7 ± 0,2	1,03 ± 0,01
2	Зелена	56,0 ± 0,3	17,5 ± 0,2	0,77 ± 0,01
	Бура	45,1 ± 0,3	18,9 ± 0,2	0,79 ± 0,01
3	Зелена	52,1 ± 0,3	19,7 ± 0,2	1,21 ± 0,01
	Бура	38,1 ± 0,3	26,2 ± 0,3	1,34 ± 0,02
4	Зелена	52,1 ± 0,4	23,8 ± 0,2	1,19 ± 0,01
	Бура	30,5 ± 0,3	25,3 ± 0,3	1,32 ± 0,02
5	Зелена	62,2 ± 0,4	22,8 ± 0,2	0,84 ± 0,01
	Бура	61,0 ± 0,5	21,6 ± 0,3	0,93 ± 0,01
	Ризоми	53,8 ± 0,5	16,8 ± 0,3	1,09 ± 0,02

Встановлено, що апікально-базальний градієнт асиміляції карбогідратів у пагонах низьких щільних дернин ектогідричного моху *Campylopus introflexus*, забезпечуючи стійкість до нестачі води, сприяє високим темпам росту й утворенню верхівкових виводкових органів, тоді як у пухких дернинах ендогідричних мохів роду *Polytrichum* Hedw. вища ефективність збереження поживних речовин і води та здатність до вегетативного розмноження проявляється у бурій плагіотропній частині пагонів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Аринушкіна Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 488 с.
2. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1987. Вип. I. 180 с.
3. Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора средней части европейской России. Т. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. 608 с.

4. *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // *Экология*. 1982. № 4. С. 27.
5. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
6. *Нестерова Н. Г., Григорюк І. П.* Особливості водного режиму деревних видів рослин в екологічних умовах м. Київ // *Збалансоване природокористування*. 2013. № 2–3. С. 89–95.
7. *Ніколайчук В. І., Белчгазі В. Й., Білик П. П.* Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород, 2000. 210 с.
8. *Плешков Б. П.* Практикум по биохимии растений. М: Колос, 1976. 129 с.
9. *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
10. *Починок Х. Н.* Методы биохимического анализа растений. К.: Наук. думка, 1976. 335 с.
11. *Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхлоплодные мхи. Л.: Наука. Ленингр. отд., 1970. 826 с.
12. *Belnap J.* The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrology cycles // *Hydrological Processes*. 2006. Vol. 20. P. 3159–3178.
13. *Clayton-Greene K. A., Collins N. J., Green T. G. A., Proctor M. C. F.* Surface wax, structure and function in leaves of Polytrichaceae // *J. Bryol.* 1985. Vol. 13. P. 549–562.
14. *During H. J.* Life strategies of Bryophytes: a preliminary review // *Lindbergia*. 1979. Vol. 5. P. 2–18.
15. *During H. J.* Ecological classifications of bryophytes and lichens. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Oxford: Clarendon Press, 1992. P. 1–30.
16. *Elumeeva T. G., Soudzilovskaia N. A., During H. J., Cornelissen J. H. C.* The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species // *J. Veg. Sci.* 2011. Vol. 22. P. 152–164.
17. *Glime J. M.* Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. 2007. <http://www.bryoecon.mtu.edu/> (accessed 23 September 2015).
18. *Klinck J.* Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. – The Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS <http://www.nobanis.org/> / data of access (04.08.2017).
19. *Mägdefrau K.* Life-forms of bryophytes. *Bryophyte ecology*. London: New York, 1982. P. 45–58.
20. *Michel P., Lee W. G., During H. J., Cornelissen J. H. C.* Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions // *J. Ecol.* 2012. Vol. 100. N 1. P. 222–231.
21. *Oliver M. J., Velten J., Mishler B. D.* Desiccation-tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? // *Interg. Comp. Biol.* 2005. Vol. 45. P. 788–799.
22. *Proctor M. C. F.* The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought // *Plant Ecology*. 2000. Vol. 151. P. 41–49.
23. *Proctor M. C. F.* Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology* / Eds B. Goffinet, A.J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2009. P. 237–268.
24. *Pypker T. G., Unsworth M. H., Bond B. J.* The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage // *Can. J. Forest. Res.* 2006. Vol. 36. P. 809–818.
25. *Richards P. W.* The ecology of tropical forest bryophytes // *New Manual of Bryology*. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory, 1984. Vol. 2. P. 1233–1270.
26. *Rixen C., Mulder C. P. H.* Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities // *Oecologia*. 2005. Vol. 146. P. 287–299.
27. *Sadasivam S., Manickam A.* Biochemical methods. *New Age International*, 2007. 284 p.

28. Shaw A. J., Szövényi P., Shaw B. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98. N 3. P. 352–369.
29. Sveinbjörnsson B., Oechel W. C. Controls on CO₂ exchange in two *Polytrichum* moss species I. Field studies on the tundra near Barrow, Alaska // Oikos. 1981. Vol. 36. P. 114–128.
30. Tooren van B. F., Ode B., During H. J., Bobbink R. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands // Lindbergia. 1990. P. 23–79.
31. Trachtenberg S., Zamski E. The Apoplastic Conduction of Water in *Polytrichum juniperinum* Willd. Gametophytes // The New Phytologist. 1979. Vol. 83. N 1. P. 49–52.
32. Turetsky M. R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E. et al. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems // New Phytol. 2012. Vol. 196. N 1. P. 49–67.

Стаття: надійшла до редакції 07.05.18

доопрацьована 11.09.18

прийнята до друку 17.10.18

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF MOSS TURFS IN TECHNOGENICALLY TRANSFORMED TERRITORIES OF THE CHERVONOGRAD MINING AND INDUSTRIAL AREA

O. Lobachevska, R. Sokhanchak, S. Beshley

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
11, Stefanyk St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: ecomorpogenesis@gmail.com*

Structural and functional features of the bryophytes of different life forms, depending on the humidification of locality conditions of their growth in technogenically transformed territories of the Chervonohrad mining and industrial area, are established. Significant differences in water absorption and its retention by orthotropic assimilative and orthotropic brown parts of the shoots with rhizoid tomenta in *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (low dense turf) and *Polytrichum piliferum* Hedw. (low smooth turf) as well as plagiotropic heterotrophic rhizomes in *Polytrichum juniperinum* Hedw. (high smooth turf) were revealed. In contrast to *Campylopus introflexus* turf, in which the length and dry matter mass are almost the same in assimilating and brown parts of the shoots, in the *Polytrichum piliferum*, the green part constitute 20–30 % of the shoots length and 74.0–77.6 % of their total dry mass. It was established that in the ectohydric moss *Campylopus introflexus* brown part of the shoots with rhizoid tomenta was losing water more slowly than assimilative one regardless of the water regime of the moss' locality, which caused external conduction along the entire surface of densely foliaceous shoots. In endohydric moss clumps of *Polytrichum* genus the water balance was provided mainly by apical absorption and water retention by the assimilative part of the shoots; and brown non-foliaceous part of the stem and underground rhizomes mainly prevent the loss of endohydric water and carry out only capillary function – the maintenance of external water between the rhizoids of the shoots of individual moss plants. The apical and basal gradient of carbohydrates assimilation in the *Campylopus introflexus* shoots contributed to the resistance to water deficiency and the formation of apical reproductive organs, while in the high moss turf of the genus *Polytrichum* Hedw. more efficient starch storage and the ability to vegetative reproduction became apparent in brown and plagiotropic parts of the shoots.

Keywords: ectohydric and endohydric bryophytes, rhizomes, life form, carbohydrates