

**РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ, СТАТЕВА СТРУКТУРА
ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ФЕРТИЛЬНИХ РОСЛИН ЕПІГЕЙНОГО МОХУ
ATRICHUM UNDULATUM (HEDW.) P. BEAUV. ЗАЛЕЖНО ВІД
МІКРОКЛІМАТИЧНИХ УМОВ МІСЦЕВИРОСТАНЬ**

О. Лобачевська*, Л. Карпінець, І. Смерек

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: ecobryologia@gmail.com*

Досліджено вплив мікрокліматичних умов середовища на репродуктивні ознаки багатодомного моху *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. Проаналізовано зразки моху з дослідних ділянок у лісових екосистемах ПЗ “Розточчя” (старовіковий буковий ліс) і Яворівського НПП (території рекреації та вирубки), що відрізнялися за водним і температурним режимами й інтенсивністю освітлення. Вибірку моху здійснювали навесні, влітку і восени методом конверту, загалом не менш ніж 150 рослин для кожної території. Результати визначення висоти і ваги жіночих рослин зі спорогонами свідчать про зв’язок між їхнім вегетативним ростом і частотою спорофітів. На всіх дослідних ділянках жіночі рослини мали більші розміри та вагу, мабуть, через потребу нагромаджувати значні запаси біомаси й енергетичних ресурсів для утворення гаметангіїв та підтримання розвитку спорофітів, тоді як неспорофітним особинам властиві порівняно нижчі темпи росту, мабуть, унаслідок вищих репродуктивних інвестицій, насамперед чоловічих рослин, в утворення гамет. Установлено, що навесні в дернинках моху переважали рослини, які є функціонально дводомними. У квітні на заповідній території виявляли фенотипно одностатеві чоловічі та жіночі рослини, тоді як на ділянках вирубки і рекреації – лише рослини з чоловічими гаметангіями. Влітку на всіх ділянках визначали як чоловічі, так і жіночі одностатеві рослини, проте на антропогенно порушених територіях переважали жіночі особини. Крім того, на території вирубки встановлено 20 % рослин із двостатевими гаметангіями з близьким розташуванням різностатевих гаметангіїв і найвищою продуктивністю антеридіїв. Восени в основі двостатевих рослин виявляли по 2–3 антеридіальні гілки з антеридіями. На території рекреації визначено найменшу кількість рослин *A. undulatum* зі спорофітами. Влітку там переважали одностатеві жіночі рослини, тоді як восени – чоловічі, двостатевих рослин не виявлено. Протягом року продуктивність жіночих і чоловічих гаметангіїв на цій ділянці була низькою та неістотно зростала восени. Встановлено, що, залежно від адаптаційних можливостей фертильних особин *A. Undulatum*, екологічні умови середовища лісових екосистем зумовлювали зміну співвідношення статей, їхньої репродуктивної продуктивності й частоти спорофітів.

Ключові слова: розмноження, фертильні рослини, гаметангії, мохи, *Atrichum undulatum*

Багато мохоподібних можуть розмножуватись як генеративними, так і вегетативними способами, і відносна важливість кожного з них часто змінюється у межах виду [13, 24]. Такі зміни в онтогенезі регулюються біотичними, абіотичними та генетичними факторами [10, 31]. Спосіб розмноження (статевий, нестатевий чи їхнє поєднання) є головною ознакою життєвої стратегії мохоподібних. Він впливає на їхній географічний ареал, чисель-

ність популяції й толерантність до впливу умов антропогенно зміненого середовища [7, 12, 15]. Нестатеве розмноження та самозапліднення можуть впливати на генетичну мінливість бріофітів, сприяючи розширенню популяції у відносно невеликих просторових масштабах завдяки підтриманню добре адаптованих фенотипів в екологічно стабільних середовищах існування. Водночас статеве розмноження через рекомбінацію генетичних варіацій підвищує шанси на виживання у нових районах заселення або в періоди змін навколишнього середовища, збільшуючи потенціал поширення на великі відстані [19, 25]. Дослідження репродуктивної біології мохів має вирішальне значення для з'ясування динаміки популяції та еволюційних процесів, які формують їхню різноманітність [18]. Тому важливо досліджувати внутрішньовидову мінливість способів розмноження і репродуктивних ознак мохів, таких як статеве вираження та співвідношення статей і їхня продуктивність, залежно від екологічних умов місцевиростань. У зв'язку з цим метою дослідження було з'ясувати, як впливають мікрокліматичні умови середовища на репродуктивну модель, закономірності прояву статі й на варіації фенотипного співвідношення статей, їхньої продуктивності у багатодомного моху *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження був домінуючий епігейний вид моху *A. undulatum* із дослідних ділянок у лісових екосистемах ПЗ “Розточчя” та Яворівського НПП, що відрізнялися водним і температурним режимами й інтенсивністю освітлення: території повного заповідання у старовіковому буковому лісі Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення, вирубки 40-річного віку Страдцівського навчально-виробничого лісокомбінату та стаціонарної рекреації “Верещиця” Яворівського НПП.

Визначення зразків моху здійснювали за Г. Бачуриною, В. Мельничуком [1]. Класифікацію та номенклатуру видів мохів подано за Н. Хотгетсом зі співавторами [20].

Упродовж 2024 р. на кожній дослідній ділянці визначали місця з майже суцільним понад 1 м² покривом *A. undulatum*. Місця відбору проб розділили мінімальною відстанню 100 м, щоб уникнути відбору з одного клону [8]. Вибірку зразків моху здійснювали навесні, влітку і восени методом конверта у 5 місцях із зеленими рослинами та закритими молодими коробочками на відстані ~ 1 м одна від одної: 1 – у центральній частині та 4 – на кутах мохового покриву по 10 рослин з кожного, загалом не менш ніж 150 рослин для кожної досліджуваної території.

Спочатку вимірювали довжину рослин з коробочками та без них за допомогою стереобінокуляра “Stemi 2000–C” (Carl Zeiss). Потім встановлювали стать особин за репродуктивними структурами, підраховували кількість жіночих і чоловічих рослин, відзначаючи розміщення гаметангіїв на пагоні, а у відокремлених гаметангіях визначали кількість статевих органів (археогоніїв і антеридіїв). Для зважування виділяли тільки фотосинтетично активну частину рослини без спорофіту і біомаси коричневої частини, яка не впливає на розподіл ресурсів, призначених для відтворення [5, 27]. Після висушування (72 год за 70 °C) кожену рослину зважували на торсійних вагах.

Вміст вологи у мохових дернинках і у верхньому шарі ґрунту на досліджуваних ділянках заповідних і антропогенно порушених лісових екосистем визначали за С. М. Польчиною методом зважування та обчисленням її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини [3]. Польову вологість рослин і ґрунту розраховували як свіжу вагу зразка мінус його суху вагу, поділену на суху вагу, та виражали у відсотках. Температуру в моховій дернинці та повітря над нею вимірювали ртутними термометрами. Інтенсивність освітлення місцевиростання встановлювали люксометром Ю–116.

Досліди проводили у трикратній повторності. Для статистичного опрацювання отриманих результатів використовували програми “Excel” і “Statistica”.

Результати і їхнє обговорення

Результати аналізу показників мікрокліматичних умов на дослідних ділянках лісових екосистем Природного заповідника “Розточчя” (заповідний старовіковий буковий ліс) та Яворівського Національного природного парку (території рекреації та вирубки) свідчать про істотні відмінності між ними. Для ділянок старовікових букових лісів встановлено найбільш стабільні умови водного й температурного режиму повітря та ґрунту, досить низьку інтенсивність освітлення внаслідок високих показників зімкнутості крон (0,8–0,9) і добре розвинутого різновікового підросту (табл. 1). У зоні вирубки істотно зменшилася повнота деревостану (0,6–0,7) та проєктивного покриття підліску, проте зросла площа відкритих, антропогенно порушених ділянок, що призвело до значного підвищення інтенсивності освітлення і температурних показників повітря та втрати вологи у верхніх шарах ґрунту й мохових дернинках. Для території стаціонарної рекреації відзначено істотне збільшення площі стежок і місць облаштування відпочинку, що спричинило появу значних площ витоптування підстилки та рослинного покриву й істотних змін мікрокліматичних і едафічних умов місцевиростань моху *A. undulatum* (табл. 1).

Таблиця 1

Мікрокліматичні умови місцевиростань *A. undulatum* на досліджуваних територіях заповідних (старовікові букові ліси) і антропогенно змінених (зони рекреації та вирубки) лісових екосистем Українського Розточчя

Місяці відбору зразків	Температура, °С		Діапазон інтенсивності освітлення, тис. лк	Вологість, %	
	повітря на поверхні мохової дернини	у дернинці		повітря на поверхні мохової дернинки	грунту під мохом
Квітень	Територія старовікових букових лісів (49°58'30.53" Пн. ш.; 23°38'8.99" Сх. д.)				
Липень	18,0 – 23,0	19,0 – 20,5	80 – 85	32,6 ± 3,4	15,4 ± 2,5
Жовтень	22,3 – 27,6	21,0 – 22,5	40 – 50	29,0 ± 4,0	12,4 ± 2,2
Квітень	10,3 – 12,2	8,3 – 9,8	30 – 40	48,0 ± 3,4	24,6 ± 2,9
Липень	Зона стаціонарної рекреації (49°59'8.46" Пн. ш.; 23°38'33.82" Сх. д.)				
Жовтень	18,0 – 23,7	18,0 – 19,8	75 – 80	31,0 ± 3,0	12,2 ± 2,2
Квітень	23,7 – 28,6	21,0 – 23,0	55 – 60	28,9 ± 3,4	10,5 ± 2,0
Липень	11,2 – 13,4	8,0 – 9,6	45 – 55	45,1 ± 3,2	21,1 ± 3,1
Жовтень	Зона вирубки (49°56'33.55" Пн. ш.; 23°38'13.20" Сх. д.)				
Квітень	18,1 – 25,3	21,0 – 22,1	80 – 95	29,2 ± 2,3	10,3 ± 2,4
Липень	27,0 – 31,2	24,2 – 26,0	85 – 95	22,3 ± 2,2	9,4 ± 1,7
Жовтень	13,0 – 15,2	10,0 – 12,1	65 – 70	42,8 ± 3,0	17,9 ± 2,4

Примітка: – у таблиці подано діапазони вимірюваних величин; похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

A. undulatum є представником родини Polytrichaceae Schwägr. класу Polytrichopsida Doweld (Bryophyta). Це – звичайний вид лісових епігейних мохів у нещільних, темно- або брудно-зелених дернинках. Має загальну назву великий зірчастий мох через його зіркоподібну форму пагонів. Переважно трапляється на вологому піщаному та глинистому ґрунті у листяних і мішаних лісах, по краю доріг, ґрунтових відслоненнях, затінених скелях у лісовому поясі. Надає перевагу тіні, але витримує часткове сонце. Стійкий до посухи та зневоднення, може витримувати втрату води до 90 % завдяки конститутивним адаптивним

механізмам стійкості, зокрема, значного збільшення загального вмісту розчинних цукрів під час зневоднення та їхнього високого рівня під час відновлення [21].

Для *A. undulatum* характерне як статеве, так і вегетативне розмноження підземними пагонами (клонами). Дернинку моху утворюють численні ортотропні пагони, часто зі спорогонами, та підземні ризоми. Нижня бура частина пагона з макронемою росте плагіотропно у моховій підстилці, підземні ризомні столони галузяться і формують нові ортотропні рослини моху. Генеративне розмноження здійснюється за допомогою гамет, які утворюються в гаметангіях на статевій стадії онтогенезу – гаметофіті. *A. undulatum* належить до багатодомних або одно-двудомних мохів, у яких жіночі та чоловічі гаметангії містяться або на одній і тій самій рослині (однодомні), або на різних рослинах (двудомні).

Визначено, що на всіх досліджених територіях в *A. undulatum* переважали жіночі рослини зі спорогонами: навесні їх найбільше було на заповідних дослідних ділянках, а влітку та восени – на території вирубки (табл. 2). Восени на заповідній території висота рослин із молодими коробочками та без них збільшувалася на 73,4 % та 82,2 % відповідно, порівняно з весняними показниками, що свідчить про найсприятливіші мікрокліматичні умови для росту моху. Менші показники збільшення висоти зафіксовано на ділянках рекреації: влітку на 22,2 % для пагонів із коробочками та на 30,0 % без коробочок і восени на 32,6 % і 35,4 % відповідно. Найменші показники висоти рослин визначено на території вирубки. Протягом весни – літа показники жіночих рослин зростали в межах 18 %, а без коробочок – лише на 10 %. Восени (до жовтня) висота рослин істотно не збільшувалася, що свідчить про гальмування росту в несприятливий період, насамперед за посушливих умов (див. табл. 1).

Результати визначення висоти і ваги рослин, насамперед жіночих за наявності спорогонів, свідчать про зв'язок між вегетативним ростом їхнього гаметофіту й утворенням спорофітів. На всіх дослідних ділянках жіночі рослини мали більші розміри та вагу, мабуть, через потребу нагромадження значних запасів біомаси й енергетичних ресурсів для утворення гаметангіїв і підтримання розвитку спорофітів, тоді як неспорофітним особинам властиві порівняно нижчі темпи вегетативного росту, очевидно, внаслідок вищих репродуктивних інвестицій, насамперед чоловічих рослин, у запліднення, в першу чергу на утворення значної маси антеридіїв і високого вмісту енергетично вартісних олій у парафізах андроцеїв [4, 5, 9]. Очевидно, зниження вегетативного росту неспорофітних особин, насамперед чоловічих рослин, пов'язане з інвестуванням більшої кількості ресурсів на розмноження, тому може залишитися менше потенцій на стресостійкість і виживання в несприятливих чи стресових екологічних умовах навколишнього середовища [30]. Було запропоновано низку гіпотез, аби пояснити зміщення співвідношення статей у мохів, хоча їх неможливо повністю перевірити без визначення генотипної статі неекспресованих рослин. Надлишок фенотипних жіночих особин у популяції моху пояснюють багатьма факторами: диференційоване виживання чоловічих і жіночих спор або після їхнього проростання; рідкість чоловічих особин унаслідок вищої смертності на певній стадії розвитку або переваги жіночих завдяки клональному розмноженню та нижчий прояв чоловічої статі, ніж жіночої, можливо, через вищий поріг певної ознаки навколишнього середовища або фізіологічної потреби [6, 14, 26, 27]. Жодне з цих пояснень зміщення статевого співвідношення не є взаємовиключним, тому певна їхня комбінація може пояснити окремі випадки експресії статі та її конкурентної переваги на різних стадіях життєвої стратегії моху, що спричиняє утворення жіночих популяцій.

Отже, створені життєдіяльністю мохів ресурси в основному спрямовані на виконання трьох основних функцій: ріст, захист і розмноження. У багатьох випадках репродуктивні

зусилля конкурують з іншими функціями, спричиняючи зниження швидкості росту і клонального розмноження [11, 24].

Таблиця 2

Статева структура дернин і продуктивність гаметангіїв фертильних рослин
Atrichum undulatum залежно від умов місцевиростань у лісових екосистемах
Українського Розточчя

Місцевиростання моху	Висота рослин, мм		Рослини зі спорофітом, %	Молоді фертильні рослини, %							
	Вага, мг			Кількість гамет, шт.		Багатодомні ♀/ ♂; ♂					
	з коробоч- ками	без коробочок		Одностатеві (двodomні)							
				Жіночі (♀ архегонії)	Чоловічі (♂ антеридії)						
Весна (квітень)											
Заповідні старовікові букові ліси	20,7 ± 4,5	18,5 ± 3,0	73,1	10 3,8 ± 0,7	90 7,5 ± 3,7	—					
Зона	22,1 ± 4,1	19,8 ± 3,4	72,7	—	100	—					
стаціонарної рекреації “Верещиця”	1,9 ± 0,2	1,2 ± 0,1			7,1 ± 3,3						
Територія	18,5 ± 3,9	17,3 ± 2,7			100						
вирубки	1,6 ± 0,2	1,5 ± 0,1	67,5	—	18,4 ± 8,6	—					
Літо (липень)											
Заповідні	23,2 ± 4,7	21,5 ± 4,0			66,0		9,9	90	—		
старовікові	2,3 ± 0,2	2,1 ± 0,2	61,5	3,5 ± 0,5	25,7 ± 10,3						
букові ліси	27,0 ± 3,0	25,8 ± 3,2		91,5	8,5	—					
Зона							2,1 ± 0,2	1,5 ± 0,1	5,3 ± 2,8	7,7 ± 5,1	—
стаціонарної рекреації “Верещиця”			21,9 ± 4,7				19,1 ± 3,1	71,7	45	35	20
Територія	1,9 ± 0,2	1,8 ± 0,2	71,7	4,0 ± 0,3	19,0 ± 10,3	♀(3,5 ± 0,9) /					
вирубки	1,9 ± 0,2	1,8 ± 0,2		4,0 ± 0,3	19,0 ± 10,3	♂(17,7 ± 10,1)					
Осінь (жовтень)											
Заповідні			35,9 ± 4,9*				33,7 ± 6,9*	62,0	61,5	23,1	15,4
старовікові	3,4 ± 0,2	3,2 ± 0,2	62,0	4,4 ± 1,4	8,7 ± 3,4	♀(3,5 ± 0,5)					
букові ліси	29,3 ± 3,3	26,8 ± 3,4		52,5	10	90	/ ♂ (12,0 ± 4,0)				
Зона							2,3 ± 0,1	1,6 ± 0,1	4,0 ± 0,2	10,0 ± 4,2	—
стаціонарної рекреації “Верещиця”			21,5 ± 3,2				19,9 ± 2,5	69,5	33	67	
Територія	2,1 ± 0,2	2,0 ± 0,1	69,5	—	9,3 ± 4,1	♀(3,3 ± 0,9) /					
вирубки	2,1 ± 0,2	2,0 ± 0,1			9,3 ± 4,1	—	♂(13,5 ± 6,6)				

Примітка: * – різниця між зразками одного виду порівняно з показниками за повного заповідання статистично достовірна за $p < 0,05$

Установлено, що навесні в дернинках моху переважали рослини, які є функціонально дводомними, містять лише чоловічі або жіночі гаметангії. На верхівці окремих молодих рослин здебільшого розвивалися андроцеї з антеридіями, а на інших рослинах – гінецеї з архегоніями. Звісно, у нас немає доказів того, що одностатеві особини є генетично чоловічими або жіночими, або що вони виражали лише одну стать на момент, коли ми їх

відібрали. У квітні на заповідній території виявляли фенотипно одностатеві чоловічі та жіночі рослини, тоді як на дослідних ділянках вирубки і рекреації – лише рослини з чоловічими гаметангіями (табл. 2). Відомо, що чоловічі рослиникладають більше життєвих ресурсів у розвиток гамет, ніж неспорофітні та спорофітні жіночі особини [5]. Припускають, що для того, аби впоратися з метаболічними витратами на формування андроцеїв, дозрівання чоловічих гамет триває у мохів досить довго [29]. У *A. undulatum* відзначали збільшення кількості антеридіїв протягом весни і літа (табл. 2).

Улітку на всіх ділянках визначали як чоловічі, так і жіночі одностатеві рослини, проте на антропогенно порушених територіях переважали здебільшого жіночі особини. Крім того, на території вирубки виявлено 20 % рослин із двостатевими гаметангіями з близьким розташуванням різностатевих гаметангіїв і найвищою продуктивністю антеридіїв, мабуть, як прояв адаптації до обмеженої доступності води [28]. На заповідній території протягом весни й літа визначено майже однакове співвідношення одностатевих жіночих і чоловічих рослин у дернинах моху, проте кількість антеридіїв у андроцеях влітку зростала у 3,4 раза (табл. 2).

Восени на одній рослині закладалися дво- й одностатеві (переважно чоловічі) гаметангії, причому статеві органи містилися в безпосередній близькості на пазушних гілках або були просторово розділені між бічними гілками. У зразках моху із заповідної території встановлено переважання (до 61,5 %) рослин з одностатевими жіночими гаметангіями, тоді як чоловічих рослин виявлено тільки 23,1 % і рослин з двостатевими гаметангіями – незначний відсоток (15,4 %). Очевидно, у стабільних мікрокліматичних умовах менший розподіл життєвих ресурсів на чоловічу функцію може відображати стратегію їхньої економії, оскільки одна чоловіча рослина здатна запліднити кілька жіночих рослин і дає можливість уникнути надлишку чоловічих гамет щодо жіночих гамет, які можуть бути заплідненими [18, 24].

На території вирубки влітку фіксували 45 % жіночих і 35 % чоловічих одностатевих рослин та до 20 % двостатевих (табл. 2). Восени рослини з двостатевими гаметангіями становили більшість (67 %). Одностатевих чоловічих рослин було 33 %, при цьому одностатевих жіночих – не виявляли. Хоча восени продуктивність андроцеїв зменшувалась у 2,1 раза в одностатевих рослинах і в 1,3 раза у двостатевих, порівняно з літніми показниками, проте в основі двостатевих рослин виявляли по 2–3 чоловічі гілки з антеридіями на різних стадіях розвитку. Встановлено різні варіації розташування статевих структур моху з потенційними відмінностями для відбору статевих фенотипів, що, очевидно, зменшують автономне самозапліднення. Відомо, що ефекти навіть часткового самозапліднення за певних стресових умов можуть призвести до зниження виживання серед потомства [7, 9, 31]. Таким чином, вищий рівень статевого прояву чоловічих гаметангій, безперечно, покращував репродуктивний успіх, оскільки наявність численних антеридіїв збільшувала кількість запліднених гамет. Згідно з результатами досліджень Х. Корпелайнен, мінливість таких показників навколишнього середовища як інтенсивність освітлення, температура та низький рівень вологості сприяють вираженню чоловічої статі у рослин [22]. Очевидно, підвищення інтенсивності освітлення й температурних показників на території вирубки створювали потенціал для достатнього утворення сперматозоїдів завдяки збільшенню кількості чоловічих гаметангіїв, мабуть, через вивільнення ресурсів, що використовуються для захисту від стресу, зокрема, внаслідок зсуву вуглецевого балансу і/або зміни кругообігу поживних речовин і їхньої доступності [8].

На території рекреації визначено найменшу кількість рослин *A. undulatum* зі спорофітами. Можливо, умови природного середовища безпосередньо впливали на статевий прояв

моху, створюючи тиск на гени, які контролюють фенологію рослин [17]. Влітку на цій території переважали одностатеві жіночі рослин, тоді як восени – чоловічі. Протягом року продуктивність жіночих і чоловічих гаметангіїв на цій ділянці була низькою та неістотно зростала восени. Було висловлено припущення, що інтенсивність освітлення навколишнього середовища впливає на статеві-специфічні відмінності вегетативного та репродуктивного росту мохів [7, 26, 27]. Окрім того, значна мінливість показників вологості й температури, а також варіації тривалості сухого сезону та фотоперіоду змінюють фенологію мохів і їхню репродуктивну продуктивність [2, 23]. Тому мохи можуть підтримувати життєздатність популяції у стресових середовищах, виявляючи лише одну зі статей і розмножуючись тільки нестатевим способом. Мабуть, за несприятливих умов літа на території рекреації жіночі особини *A. undulatum* клонально швидше поширювалися, ніж чоловічі. Ця гіпотеза також може пояснити переважання чоловічих особин восени – вважають, що вони можуть займати відкриті місцевиростання через зниження конкуренції з жіночими особинами та проявляти підвищену клонову здатність там, де підвищена потреба в ресурсах для утворення спорофітів пригнічується умовами навколишнього середовища [16].

Таким чином, отримані результати можуть свідчити про специфічний зв'язок багатодомного моху *A. undulatum* і мікрокліматичних умов навколишнього середовища у визначенні змін фенотипного співвідношення статей із різними екологічними оптимумами чоловічих та жіночих рослин.

Отже, у *A. undulatum* статеве розмноження й утворення спорофітів залежали від наявності життєвих ресурсів, достатньої кількості чоловічих гамет і впливу екологічних умов навколишнього середовища. Репродуктивні органи проявляли не лише чутливість до змін середовища (особливо інтенсивності освітлення та вологості) лісових екосистем, а й адаптаційні можливості моху, засвідчуючи те, що відмінні екологічні умови відіграють вирішальну роль у формуванні його репродуктивних ознак.

Рослини моху утворювали різноманітні структурні, функціональні та часові варіації у прояві репродуктивних моделей, які розвивалися для посилення контролю над заплідненням. Очевидно, зміни умов середовища та конкурентних взаємодій статей впливали на репродуктивну продуктивність ресурсозалежних чоловічих статевих органів, а саме утворення антеридіальних гілок, що збільшувало шанси для статевого розмноження, зумовлюючи зміну статевих проявів, співвідношення статей і частоту спорофітів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1987. Вип. I. 180 с.
2. Лобачевська О. В., Соханьчак Р. Р. Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Camptylorus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини // Укр. ботан. журн. 2017. Т. 74. № 1. С. 6–55.
3. Польчина С. М. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства. Чернівці: ЧДУ, 1991. 60 с.
4. Barrett S. C. H., Hough J. Sexual dimorphism in flowering plants // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64. P. 67–82.
5. Bisang I., Ehrlén J. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum* // Bryologist. 2002. Vol. 105. P. 384–397.
6. Bisang I., Ehrlén J., Hedenäs L. Mate limited reproductive success in two dioicous mosses // Oikos. 2004. Vol. 104. P. 291–298.

7. Bisang I., Ehrlén J., Hedenäs L. Life-history characteristics and historical factors are important to explain regional variation in reproductive traits and genetic diversity in perennial mosses // *Annals of Botany*. 2023. Vol. 132. N 1. P. 29–42.
8. Bisang I., Ehrlén J., Persson C., Hedenäs L. Family affiliation, sex ratio and sporophyte frequency in unisexual mosses // *J. Linn. Soc. Bot.* 2014. Vol. 174. P. 163–172.
9. Boquete M. T., Varela Z., Fernández J. A. Current and historical factors drive variation of reproductive traits in unisexual mosses in Europe: A case study // *J. Syst. Evol.* 2023. Vol. 1. P. 213–226.
10. Chen S. B., Slik J. W. F., Gao J. et al. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: Roles of temperature and water availability // *J. Syst. Evol.* 2015. Vol. 53. P. 535–545.
11. Delph L. F. Sexual Dimorphism in Life History. In: Geber M. A., Dawson T. E., Delph L. F., Eds., *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, Springer, Heidelberg, 1999. P. 149–173.
12. Dorken M. E. Causes and consequences of sex ratio variation in plants. A commentary on: ‘Life history characteristics and historical factors are important to explain regional variation in reproductive traits and genetic diversity in perennial mosses’ // *Annals of Botany*. 2023. Vol. 132. N 1.
13. Eckert C. G. The loss of sex in plants // *Evolutionary Ecology*. 2002. Vol. 15. P. 279–298.
14. Ekwealor J. T. B., Benjamin S. D., Jomsky J. Z. et al. Genotypic confirmation of a biased phenotypic sex ratio in a dryland moss using restriction fragment length polymorphisms // *Appl. Plant Sci.* 2022. Vol. 10. N 2.
15. Eppley S. M., Rosenstiel T. N., Graves C. B., García E. L. Limits to sexual reproduction in geothermal bryophytes // *Int. J. Plant.* 2011. Vol. 172. N 7. P. 870–878.
16. Farah U. D. Evaluating the roles of environmental and geographic differentiation in the genetic structure of *Syntrichia caninervis*. 2020. M.S. thesis, California State University, Los Angeles, California, USA.
17. Glime J. M. Bryophyte ecology. 2019. Vol. 1. *Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/> [accessed 10 January 2019].
18. Haig D. Living together and living apart: The sexual lives of bryophytes // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2016. Vol. 371. Issue 1706.
19. Hedenäs L., Bisang I. Episodic but ample sporophyte production in the moss *Drepanocladus turgescens* (Bryophyta: Amblystegiaceae) in SE Sweden // *Acta Musei Silesiae Scientiae Naturales*. 2019. Vol. 68. P. 83–93.
20. Hodgetts N. G., Söderström L., Blockeel T. L. et al. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // *J. Bryol.* 2020. Vol. 42. N 1. P. 1–116.
21. Hu R., Xiao L., Bao F. et al. Dehydration-responsive features of *Atrichum undulatum* // *J. Plant Res.* 2016. Vol. 129. N 5. P. 945–954.
22. Korpelainen H. Labile sex expression in plants // *Biological Reviews*. 1998. Vol. 73. N 2. P. 157–180.
23. Maciel-Silva S., Válio I. F. M. Reproductive phenology of bryophytes in tropical rain forests: the sexes never sleep // *The Bryologist*. 2011. Vol. 114. N 4. P. 708–719.
24. Martins A., Patiño J., Sim-Sim M. Comparative Patterns of Sex Expression and Sex Ratios in Island and Continental Bryophyte Populations // *Plants*. 2025. Vol. 14. N 4. P. 573.
25. Niklas K. J., Cobb E. D. The evolutionary ecology (evo-eco) of plant asexual reproduction // *Evol. Ecol.* 2017. Vol. 31. P. 317–332.

26. Santos W. L., Bordin J., Pôrto K. C., Pinheiro F. Life-history traits and density dependence in metapopulations of a tropical moss: a monoicous species that is almost dioicous // *Oecologia*. 2023. Vol. 201. N 2. P. 287–298.
27. Santos W. L., Pôrto K. C., Greenwood J., Pinheiro F. Sex-specific differences in reproductive life-history traits of the moss *Weissia jamaicensis* // *Am. J. Bot.* 2022. Vol. 109. P. 645–654.
28. Stark L. R. Bisexuality as an adaptation in desert mosses // *Am. Midl. Nat.* 1983. Vol. 110. P. 445–448.
29. Stark L. R., Brinda J. C. An experimental demonstration of rhizautoicy, self-incompatibility, and reproductive investment in *Aloina bifrons* (Pottiaceae) // *The Bryologist*. 2013. Vol. 116. P. 43–52.
30. Stark L. R., McLetchie D. N., Mishler B. D. Sex expression, plant size, and spatial segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis* // *Bryologist*. 2005. Vol. 108. P. 183–193.
31. Yang Y. Y., Kim J. G. The optimal balance between sexual and asexual reproduction in variable environments: A systematic review // *J. Ecol. Environ.* 2016. Vol. 40. P. 1–18.

Стаття надійшла до редакції 13.03.25

доопрацьована 16.05.25

прийнята до друку 26.05.25

REPRODUCTIVE STRATEGY, SEXUAL STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF FERTILE PLANTS OF THE EPIGEIC MOSS *ATRICHUM UNDULATUM* (HEDW.) P. BEAUV. DEPENDING ON THE MICROCLIMATIC LOCALITY CONDITIONS

O. Lobachevska*, L. Karpinets, I. Smerek

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: ecobryologia@gmail.com*

The influence of microclimatic conditions on the reproductive traits of the heteroicous moss *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv was studied. Moss samples from research areas in the forest ecosystems of the Roztochchya Nature Reserve (ancient beech forest) and Yavoriv National Park (recreation and felling areas) were analyzed, which differed in water and temperature regimes and light intensity. Moss sampling was carried out in spring, summer and autumn by the envelope method, in general not less than 150 plants for each territory. The results of determining the height and weight of female plants with sporogones indicate a relationship between their vegetative growth and the frequency of sporophytes. In all research areas, female plants were larger and with more weight, probably through the need to accumulate significant reserves of biomass and energy resources for the formation of gametangia and support the development of sporophytes, while male individuals are characterized by relatively lower growth rates, probably due to higher reproductive investments in the formation of gametes. It was found that in spring, plants that are functionally dioecious prevailed in moss turfs. In April, phenotypically unisexual male and female plants were found in the reserve areas, while in the felling and recreation areas, only plants with male gametangia were detected. In summer, both male and female unisexual plants were found in all plots, but in anthropogenically disturbed areas, female individuals prevailed. In addition, 20% of plants with close proximity of bisexual gametangia and the highest productivity of

antheridia were established in the felling area. In autumn, 2–3 male branches with antheridia were revealed at the base of bisexual plants. The smallest number of *A. undulatum* plants with sporophytes was determined in the recreation area. In summer, unisexual female plants prevailed there, while in autumn – male plants, no bisexual plants were found. During the year, the productivity of female and male gametangia in this area was low and increased insignificantly in autumn. It was established that, depending on the adaptive possibilities of sexual individuals of *A. undulatum*, the environmental conditions of the forest ecosystems caused a change in the sex ratio, their reproductive productivity and the frequency of sporophytes.

Keywords: reproduction, fertile plants, gametangia, mosses, *Atrichum undulatum*