

Epigeic bryophytes of the forest ecosystems, peculiarities of their water exchange and productivity depending on the ecological locality conditions

Oksana V. LOBACHEVSKA  | Iryna V. RABYK  | Lyudmyla I. KARPINETS 

Affiliation

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, Ukraine

Correspondence

Oxana Lobachevska, e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Funding information

not support

Co-ordinating Editor

Mykhylo Boiko

Data

Received: 29 March 2023

Revised: 09 May 2023

Accepted: 30 June 2023

e-ISSN 2308–9628

doi: 10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-3



ABSTRACT

Question: What is the species diversity of epigeic bryophytes in the forest ecosystems of the Ukrainian Roztochya?

Locations: Ukrainian Roztochya

Methods: field study in the plots with certain ecological values

Nomenclature: Hodgetts *et al.* 2020

Results: Differences in their water exchange and productivity have been established depending on locality conditions. A total of 48 species of bryophytes were found in the epigeic communities, of which the largest number (33 species of bryophytes and 2 species of liverworts) is found in the protected area of ancient forests. An increase in the number of xeromorphic ruderal and colonists in forest mesomorphic communities is an indicator of the degree of disruption of forest ecosystems by both natural and anthropogenic factors. More stable conditions of the water regime and higher humidity were determined in bryophytes and in the soil under them in the territory of old beech forests and stands of pine, compared to the areas of stationary recreation. Research results indicate that mosses of forest ecosystems had a fairly high chlorophyll content and low values (1.48–2.17) of Chl *a/b* ratio, which indicates not only their shade tolerance, but also greater adaptability to a wide range of lighting. For forest dominants of the family Polytrichaceae, the highest indicators of phytomass and photosynthetic productivity were recorded. In ancient forests, the phytomass of these species, depending on locality conditions, reached 337.55–784.57 g/m², the indicators of the content of Chl *a+b* ranged from 3.82 to 4.61 mg/g of dry matter mass, ChI – 1.27–7.87 g/m². Somewhat lower values of phytomass (584.86–784.57 g/m²) were established for subdominant species of the genus *Plagiomnium*, the content of Chl *a+b* in which was 3.18–3.73 mg/g of dry matter mass, and ChI – 1.86–2.93 g/m². In the disturbed areas, for small turf synuses of mosses-colonist and thallose-weft synusiae with the participation of liverworts, the above-ground phytomass of assimilating shoots (428.11–726.79 g/m²) and photosynthetic productivity (0.39–0.80 g/m²).

Conclusions: Indicators of primary productivity show that the ability of the bryophyte cover to bind atmospheric carbon has an indicative value for assessing the state and functional features of forest ecosystems and depends on the species composition of bryosinuses, their phytomass indicators, and the content of chlorophylls in different locality conditions.

KEYWORDS

bryophytes, water-holding capacity, pigment complex, chlorophyll index

CITATION

Lobachevska, O.V., Rabyk, I.V., Karpinets, L.I. (2023). Epigeic bryophytes of the forest ecosystems, peculiarities of their water exchange and productivity depending on the ecological locality conditions. *Chornomorski Botanical Journal* 19(1): 187–199 (in Ukrainian). doi: 10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-3

ВСТУП

Мохоподібним властиві риси, відмінні від судинних рослин, багато з яких стосуються динамічних водних відносин (пойкилогідрія, толерантність до висихання), морфології (архітектура пагонів, структура листків) та множинних варіантів взаємодії з навколишнім середовищем. Мохи завжди ростуть групами, утворюючи більше чи менше щільні дернинки. Такий груповий розвиток пагонів, безумовно, впливає на екологічні властивості кожного виду мохоподібних. Пригнічення процесу транспірації у мохів призводить до фізіологічного охолодження, в основному внаслідок випаровування капілярної води, яка в порожнинах дернинок затримується з більшою силою, ніж в дернинах вищих рослин (Glime 2019). Транспірація у мохів через клітинні стінки відбувається повільніше, порівняно з продирами судинних рослин (Proctor 2000, Hanson & Rice 2014).

У багатьох екосистемах бріофітні угруповання впливають на численні властивості ґрунту, починаючи від температури (Porada et al. 2016, Xiao & Bowker 2020) до водоутримуючої здатності та швидкості розкладу підстилки (Cornelissen et al. 2007, Van Zuijlen et al. 2020). Відомо, що багато мохів можуть утримувати велику кількість води (приблизно 200–3000% їх сухої маси), що допомагає підтримувати високу вологість у ґрунті та ролинній підстилці протягом тривалого періоду (Michel et al. 2013). Моховий покрив має значний гідрологічний вплив на перехоплення опадів (Porada et al. 2018), що може значно збільшити надходження і зберігання води, гідравлічну провідність ґрунту, інфільтрацію та стік води (Xiao et al. 2019, Eldridge et al. 2020a,b). У вологий період жива частина мохових дернинок переважно є вологішою, ніж підстилка. Це пояснюється більшою вологоємністю живої частини і тим, що вона перехоплює вологу туману, опадів. У сухий період вологішою залишається підстилка, як наслідок її ізоляції та захисту від висушування живою частиною. Встановлено, що вологість мохових синузій була вдвічі більшою, тоді як у лишайникових синузій у сухий період вона зменшувалася до рівня вологості живої частини (Trofimet & Ipatov 1990). Очевидно, це пов'язано з потужнішими ізоляційними властивостями живої частини мохових дернин, порівняно з лишайниковими.

На сьогодні проблема зменшення запасів води в лісах через вплив потепління клімату та стрімка зміна поширення рослин у глобальному масштабі посилюється. Хоча мохоподібні вразливі до потепління клімату, вони відіграють важливу роль у збереженні вологи у лісових екосистемах (Mölder et al. 2015, Ah-Peng et al. 2017). Швидкості внутрішніх і зовнішніх потоків води в мохових дернинах в основному визначаються випаровуванням, на яке, у свою чергу, впливає температура, швидкість вітру та рівень вологості навколишнього середовища (Proctor 2009). Тому важливо оцінити продуктивність мохоподібних, їх водоутримуючу здатність та виявити вплив потепління клімату на гідрологічні процеси лісової підстилки. Сприяючи колообігу води в лісовій екосистемі, вони виконують різноманітні екологічні функції, насамперед зменшення ерозії ґрунту, збереження біорізноманіття та стабілізації мікроклімату (Oishi 2018). Ці впливи мохоподібних є фундаментальними для первинної сукцесії в багатьох екстремальних ситуаціях.

Метою дослідження було встановити видове різноманіття епігейних мохоподібних в лісових екосистемах в умовах повного заповідання і різного ступеня антропогенного навантаження та виявити відмінності їх водного обміну і первинної продуктивності залежно від екологічних умов місцевиростань.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Об'єктами досліджень були епігейні види бріофітів з дослідних ділянок, що відрізнялися за водним і температурним режимами та інтенсивністю освітлення:

Природного заповідника «Розточчя» – зона повного заповідання старовікових букових лісів Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення (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) і території вирубки 40-річного віку Страдчівського навчально-виробничого лісокомбінату (t повітря над моховою дерниною – +36,0–+39,0°C, t у дернині – +30,0–+33,0°C, вологість повітря 22%, інтенсивність світла 80–100 тис. лк) та 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).

Систематичне опрацювання бріофітів здійснювали за Г. Бачуриною, В. Мельничуком (Bachuryna & Melnychuk 1987, 1988, 1989, 2003), М. Ігнатовим, Є. Ігнатовою (Ignatov & Ignatova 2003, 2004). Класифікація та номенклатура видів мохів подана за Н. Хотгетсом зі співавторами (Hodgetts et al. 2020), судинних рослин – за С.А. Мосякіним, М.М. Федорончуком (Mosyakin & Fedoronchuk 1999). Визначення оводненості гаметофіту мохів та ґрунту під ними здійснювали за загальноприйнятими методиками (Ipatov & Tarhova 1982). Показники коефіцієнтів водоутримання (в %) визначали (як відношення маси пагонів після підсихання 24 год при кімнатній температурі до маси свіжих пагонів) ваговими і розрахунковими методами (Mineev 1989, Polchyna 1991, Grigoryuk et al. 2003). Динаміку втрати вологи пагонами аналізували за методом А. Арланда (Gusev & Kinaeva 1978). Спочатку зважували сирі свіжі пагони, а потім визначали їх масу через кожні 30 хв протягом 4 год від початку закладання досліду, а також масу сухих пагонів. Зменшення маси свідчило про втрату води внаслідок випаровування. Суху масу зразка визначали після висушування протягом 48 год за 70°C. Біомасу бріофітного покриву у зразках однакової площі встановлювали за методикою Б. Ван Тоорена із співавторами (van Tooren et al. 1990). Температуру верхнього шару 0–3 см субстрату визначали за методикою О.В. Аринушкіної (Arynushkyna 1970). Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали люксометром Ю–116. Концентрацію фотосинтетичних пігментів вимірювали за методом Г. Хольма та Д. Ветштейна (Musienko et al. 2001). Для визначення хлорофільного індексу (ХІ) було використано величини вмісту хлорофілів *a* і *b* та дані фітомаси усіх компонентів мохових угруповань (Shmakova & Kudryavtseva, 2002, Shmakova et al. 2006, Tuzhilkina & Bobkova 2010).

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

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

У досліджених лісових екосистемах визначено 48 видів мохоподібних з 33 родів, 21 родини, 5 класів, 2 відділів. За кількістю видів родини мохоподібних розміщуються так: Brachytheciaceae – 9 видів; Mniaceae – 7, Polytrichaceae – 6, Plagiotheciaceae – 4, Bryaceae, Ditrichaceae – по 3 види, Hylocomiaceae – 2 види; Lophocoleaceae, Marchantiaceae, Tetraphidaceae, Funariaceae, Dicranellaceae, Fissidentaceae, Dicranaceae, Flexitrichaceae, Pottiaceae, Meesiaceae, Climaciaceae, Amblystegiaceae, Thuidiaceae, Hypnaceae по 1 виду.

Найчисельнішими за кількістю видів є рід *Plagiomnium*, який налічує 7 видів та *Brachythecium* – 3 види. Оліговидових родів є лише 2, більшість моновидових – 27.

У зоні повного заповідання старовікових лісів Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення на ґрунті всього виявлено 33 види мохів (*Atrichum tenellum*, *A. undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Dicranella heteromalla*, *Ditrichum pusillum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *P. medium*, *P. rostratum*, *Polytrichum formosum*, *Herzogiella seligeri*, *Hylocomium splendens* *Hypnum cupressiforme*,

Tetraphis pellucida), 1 сланевий (*Marchantia polymorpha*) та 1 листяний (*Lophocolea heterophylla*) печіночники (TABLE 1). На досліджуваних ділянках частота трапляння та проективне покриття окремих видів та угруповань мохоподібних невеликі, оскільки їх поширення обмежується потужним шаром листового опаду едіфікатора – бука звичайного. Розвиток епігейних мохових синузій пов'язаний із вивільненням субстрату від підстилки внаслідок діяльності тварин, вітровалу дерев та ерозійних процесів на схилах ярів.

На свіжопорушених ділянках ґрунту у процесах відновлення рослинного покриву після природних пошкоджень визначені види-поселенці *Dicranella heteromalla*, *Ditrichum pusillum*, *Flexitrichum flexicaule*, *Marchantia polymorpha*, *Polytrichum piliferum*, *Ptychostomum capillare*, *Trichodon cylindricus*. На ґрунті з повністю перегнилою деревиною переважають факультативні епіксільні та епігейні мохоподібні (*Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Dicranum montanum*, *Herzogiella seligeri*, *Hypnum cupressiforme*, *Lophocolea heterophylla*, *Tetraphis pellucida*). Таку зміну видів в угрупованнях вітровальних комплексів вважають демутаційною сукцесією рослинного покриву (Anishchenko 2009).

У зоні рекреаційного навантаження Яворівського Національного природного парку виявлено менше (22) лісових видів мохів (TABLE 1), ніж у зоні заповідання, однак проективне покриття мохових угруповань є більшим, оскільки значно підвищилася площа ділянок без підстилки. У зоні стаціонарної рекреації відзначено виразну мережу стежок, відсутність підліску та значну кількість порушених ділянок унаслідок витоуптування й облаштування відпочинкових зон. Серед лісових видів на таких ділянках виявлено лише *Atrichum undulatum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi* натомість переважають види лук та відкритих місцевиростань, здебільшого космополітичних видів мохів: *Brachythecium glareosum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Eurhynchium striatum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Pseudoscleropodium purum*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Thuidium tamariscinum*, та рудерали: *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Ptychostomum imbricatulum*.

У основних насадженнях після вирубки (Страдчівський навчально-виробничий лісокомбінат) відзначено істотний антропогенний вплив, зумовлений випалюванням рослинності, внаслідок якого згорів практично весь 1–3-річний підріст *P. sylvestris*. На ділянці збільшуються площі притоптаних ділянок, потужність підстилки зменшується, що призводить до проникнення невибагливих рудеральних космополітичних видів мохів: *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Ptychostomum imbricatulum*. Серед доміантних видів мохів, характерних для лісових ценозів трапляються: *Atrichum undulatum*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum* (TABLE 1).

Отже, встановлено, що видовий склад мохоподібних є чутливим до змін умов місцевиростань, спричинених як природними чинниками (порушення повноти деревостану, вітровали), так і антропогенними (витоуптування, випалювання). Збільшення кількості видів ксероморфних рудералів та поселенців у складі лісових мезоморфних угруповань може слугувати показником ступеня порушення лісових екосистем.

Мохоподібні залежно від типу життєвих форм, морфологічної структури пагонів створюють своєрідні умови власного мікросередовища, що впливає на продуктивність мохових синузій і сприяє покращенню водного режиму верхнього шару ґрунту, що надалі спричиняє зміни його біологічної активності в лісових екосистемах (Elumeeva et al. 2011, Michel et al. 2013, Oishi 2018).

ТАБЛИЦЯ 1. Видовий склад мохоподібних лісових екосистем Українського Розточчя

TABLE 1. The species composition of bryophytes from the territory of Ukrainian Roztochya

Назва виду	Досліджувані ділянки на території		
	старовікових буково-грабові лісів (Природний заповідник «Розточчя»)	соснових насаджень після вирубки (Страдчівський навчально- виробничий лісокомбінат)	зони рекреаційно- го навантаження (Яворівський Національний природний парк)
<i>Amblystegium serpens</i>	+		
<i>Atrichum tenellum</i>	+		
<i>Atrichum undulatum</i>	+		+
<i>Barbula unguiculata</i>		+	+
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	+		
<i>Brachythecium glareosum</i>			+
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+		
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+		
<i>Bryum argenteum</i>	+	+	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+
<i>Climacium dendriodes</i>	+		
<i>Dicranella heteromalla</i>	+		
<i>Dicranum montanum</i>	+	+	
<i>Ditrichum pusillum</i>	+		
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>			+
<i>Eurhynchium striatum</i>			+
<i>Flexitrichum flexicaule</i>	+		
<i>Fissidens taxifolius</i>	+		
<i>Funaria hygrometrica</i>	+	+	+
<i>Herzogiella seligeri</i>	+		
<i>Hylocomium splendens</i>	+	+	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+		
<i>Leptobryum pyriforme</i>		+	+
<i>Lophocolea heterophylla</i>	+		
<i>Marchantia polymorpha</i>	+		
<i>Oxyrrhynchium hians</i>			+
<i>Plagiomnium affine</i>	+		
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	+	+	+
<i>Plagiomnium elatum</i>	+		
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	+	+	+
<i>Plagiomnium medium</i>	+		
<i>Plagiomnium rostratum</i>	+		
<i>Plagiomnium undulatum</i>			+
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	+		
<i>Plagiothecium laetum</i>	+		
<i>Plagiothecium nemorale</i>	+		
<i>Pleurozium schreberi</i>		+	+
<i>Polytrichum commune</i>		+	
<i>Polytrichum formosum</i>	+	+	+
<i>Polytrichum juniperinum</i>		+	
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	+	+
<i>Pseudoscleropodium purum</i>			+
<i>Ptychostomum capillare</i>	+	+	+
<i>Ptychostomum imbricatum</i>	+	+	+
<i>Sciuro-hypnum populeum</i>			+
<i>Tetraphis pellucida</i>	+		
<i>Thuidium tamariscinum</i>			+
<i>Trichodon cylindricus</i>	+		
Всього	35	17	22

ТАБЛИЦЯ 2. Мікрокліматичні умови місцевиростань домінантних видів мохів в лісових екосистемах Українського Розточчя, липень 2022 року, (n=25)*

TABLE 2. Microclimatic conditions of localities of dominant moss species in the forest ecosystems of the Ukrainian Roztochya, July 2022, (n=25)*

Назва виду	Температура, °C		Інтенсивність освітлення, тис. лк	Відносний вміст вологи, %	
	повітря над дернинкою	в дернинці		дернинки	грунту під мохом
Територія старовікового лісу					
<i>Atrichum undulatum</i>	25,0 – 25,5	20,0 – 21,0	35,0 – 40,0	19,7 ± 0,9	12,0 ± 1,3
	26,0 – 26,3	20,0 – 22,0	30,0 – 50,0	15,6 ± 0,5	10,8 ± 1,2
<i>Polytrichum formosum</i>	24,0 – 25,6	21,0 – 22,0	30,0 – 45,0	29,7 ± 1,5	15,3 ± 1,6
	25,0 – 26,0	21,0 – 23,0	45,0 – 55,0	12,3 ± 0,6	6,8 ± 0,7
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	24,0 – 25,0	21,5 – 22,5	30,5 – 45,0	17,4 ± 1,3	11,4 ± 1,2
	24,0 – 24,8	20,5 – 23,0	30,0 40,0	16,9 ± 0,8	14,8 ± 1,3
Територія вирубки і соснових насаджень					
<i>Atrichum undulatum</i>	36,0 – 39,0	30,0 – 31,5	80,0 – 90,0	21,5 ± 1,5	6,3 ± 0,6
<i>Polytrichum formosum</i>	37,0 – 39,0	32,0 – 33,5	85,0 – 90,0	16,2 ± 1,1	15,5 ± 1,4
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	36,0 – 37,5	30,0 – 32,0	75,0 – 85,0	16,5 ± 0,9	11,3 ± 0,9
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	36,0 – 38,0	32,0 – 33,0	80,0 – 90,0	14,3 ± 1,0	7,1 ± 0,6
Зона стаціонарної рекреації					
<i>Atrichum undulatum</i>	25,0 – 28,0	20,0 – 22,0	95,0 – 100,0	11,3 ± 1,3	7,5 ± 0,9
<i>Polytrichum formosum</i>	26,0 – 28,0	19,0 – 22,0	90,0 – 100,0	8,9 ± 0,8	3,6 ± 0,5
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	25,0 – 27,0	19,0 – 20,0	80,0 – 100,0	45,3 ± 3,5	39,5 ± 4,0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	26,0 – 27,0	22,0 – 22,5	90,0 – 100,0	8,7 ± 0,6	4,1 ± 0,7

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

На основі результатів визначення відносного вмісту вологи (в.в.в.) у дернинах домінантних видів мохів та ґрунті (TABLE 2) під ними встановлено незначну мінливість показників як на території старовікових букових лісів (15,1–31,2% і 6,1–16,9% відповідно), так і насаджень сосни звичайної (13,3–23,0 % і 5,7–16,9% відповідно). Найбільша мінливість в.в.в. у мохових рослинах (8,1–48,8%) та в ґрунті під ними (3,1–43,5%) зафіксована на ділянках стаціонарної рекреації.

Отримані результати свідчать, що моховий покрив перехоплює більше вологи і є значно вологоємнішим завдяки повільнішим темпам випаровування. У результаті під моховими синузійми підтримуються стабільніші умови і вищий рівень вологи у верхніх шарах ґрунту в широкому діапазоні зімкнутості деревостанів.

Адаптація рослин до мінливих умов середовища значною мірою залежить від їх здатності підтримувати стабільність водного балансу організму, що має важливе значення для їх життєзабезпечення: як субстрат для фотосинтезу, метаболічних і синтетичних процесів, продуктивності. Серед фізіологічних показників пристосовування до умов місцевиростань одним з визначальних для пойкилогідрічних мохоподібних є водний баланс. Навіть за незначного напруження водного режиму мохів, спричиненого дефіцитом вологи, порушується нормальний перебіг метаболічних процесів, у результаті чого знижується їх продуктивність (Thielen et al. 2021).

Серед проаналізованих мохів найбільші коефіцієнти водоутримання визначені для *Plagiomnium ellipticum* (95,2±7,5%) і *Polytrichum formosum* (78,7±8,1%) з території рекреації, *Plagiomnium cuspidatum* (77,7±9,2%) і *Polytrichum formosum* (70,5±6,3%) з території соснових насаджень та для *Atrichum undulatum* (66,1±10,5%) та *Polytrichum formosum* (60,4±5,3%) з території старовікових букових лісів. На основі результатів аналізу динаміки втрати вологи пагонами досліджуваних видів мохів встановлено, що

найбільші її показники (у % маси абсолютно сухої речовини) виявлено в зразках мохів зі зовнішньою провідністю води з антропогенно змінених територій. Так, для зразків *Plagiomnium ellipticum* з ділянок рекреації визначено $14,4 \pm 2,0\%$ втрати води, тоді як для *Polytrichum formosum* $13,7 \pm 1,2\%$, з території вирубки – для *Plagiomnium cuspidatum* $14,9 \pm 1,6\%$ і *Polytrichum formosum* $13,3 \pm 1,1\%$, але найменшу кількість вологи втрачали рослини як екзогідричних, так і ендогогідричних мохів з букового лісу *Atrichum undulatum* $9,6 \pm 0,7\%$ та *Polytrichum formosum* $7,8 \pm 0,5\%$.

Для пагонів мохів *Plagiomnium*, які мали найбільші коефіцієнти водоутримання, відзначено високу швидкість водовіддачі, що може свідчити про їх високу водопоглинальну здатність. Значна швидкість втрати води є показником нестабільності водного балансу та порушення гомеостазу клітин, що дає змогу прогнозувати негативну реакцію мохів на вплив недостатнього зволоження і високих температур в антропогенно порушених лісових екосистемах. Низькі темпи втрати вологи за стабільних мікрокліматичних умов у старовіковій лісовій екосистемі свідчать про збалансований водний режим мохів, що характерно для мезофітної групи рослин.

Встановлено, що видовий і біоморфний склад бріугруповань, співвідношення життєвих стратегій та конкурентні взаємовідносини синузоутворюючих видів проявляють високу чутливість до еколого-ценотичних змін на територіях лісових екосистем – зміни вологості, освітлення, появи нових субстратів (Lobachevska et al. 2019). Характерною рисою старовікових букових лісів є високе затінення внаслідок добре розвинутого різновікового підросту *Fagus sylvatica* L. та *Pinus sylvestris* L., що зумовлює рідкий трав'яний і моховий покрив. Під наметом деревостану, зімкненість крон становить $0,8–0,9$, інсоляція – 30–50 тис. лк, вологість повітря над моховими дернинами визначали в межах 45–50%, а температуру – $24–26,3^{\circ}\text{C}$.

У зоні стаціонарної рекреації зімкнутість крон деревостану становить $0,4–0,5$. Ця територія характеризується II стадією дигресії рослинного покриву (коефіцієнт рекреації $0,05–0,1$), понад 5–15% площі зайняті стежками, подекуди трапляється витоптування підстилки, підлісок зберігся місцями, лише на невеликих ділянках. У результаті підвищення антропогенного впливу на довкілля істотно змінилися екологічні умови місцевиростань: збільшилася інтенсивність освітлення до 80–100 тис. лк та температура повітря подекуди до $25–28^{\circ}\text{C}$, що спричинило зменшення вологості повітря над моховими дернинами (до 15–20%).

Показник зімкнутості крон на території соснових насаджень становить $0,6–0,7$, тоді як на ділянках пошкодженого після вирубки деревостану – $0,4–0,6$. Для цієї зони характерна III стадія дигресії рослинного покриву: зменшення проективного покриття деревостану та підліску, а також значна площа витоптаних ділянок. Унаслідок вирубки деревостану збільшилося інтенсивність освітлення до 75–90 тис. лк і температура повітря над моховими дернинами до $36–39^{\circ}\text{C}$, а вологість ґрунту під ними становила 25–35%. Зміна мікрокліматичних умов призвела до переважання невибагливих рудеральних видів, зокрема, у трав'яному ярусі доміантним видом на значній площі став *Calamagrostis epigeios*, а серед мохів *Ceratodon purpureus*, *Dicranum montanum*, *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica*.

Відомо, що пігментний комплекс є найчутливішою системою рослин до змін умов існування, ефективність якої залежить від екологічних умов місцевиростань, насамперед забезпечення водою, інтенсивності освітлення і температурного режиму (Babenko & Kosakivska 2017, Tao & Zhang 2012, Glime 2019). Визначено, що фотосинтетична продуктивність мохового покриву за показником потенційної здатності до зв'язування атмосферного вуглецю – хлорофільного індексу (ХІ) змінюється залежно від видового складу мохових синузій, показників їх фітомаси та вмісту хлорофілів у різних мікрокліматичних умовах місцевиростань. Хлорофільний індекс слугує показником порівняння рослинних компонентів різної морфології і систематичного положення та

відображає не лише внесок бріосинузій у первинну продуктивність рослинного покриття, а й зміни фітоценозів під впливом біотичних й абіотичних факторів (Shmakova et al. 2006, Malenovsky et al. 2015).

Основою продуктивності рослин, що забезпечує процеси росту, морфогенезу та збільшення біомаси протягом сприятливого періоду вегетації, є фотосинтетична діяльність. Результати досліджень свідчать, що домінантні види мохів лісових екосистем Українського Розточчя мають досить високий вміст хлорофілів. Відомо, що тіншовитривалі рослини нагромаджують більше зелених пігментів (хлорофілів), ніж світлолюбні (Glime 2019). Головним пігментом реакційних центрів фотосистем був Хл *a* (табл. 3). Співвідношення вмісту зелених пігментів (Хл *a/b*) було в межах 1,48–2,17, що вказує не лише на збільшення розмірів фотосистеми II і тіншовитривалість бріофітів, а й на більшу їх адаптованість до широкого діапазону освітлення, оскільки ці види є рослинами четвертого ярусу лісових екосистем (TABLE 3). Мабуть, обмежену кількість доступної для росту світлової енергії мохи компенсували інтенсивним збільшенням вмісту пігментів (Хл *a* і *b*) та зменшенням співвідношення Хл *a/b* (Syvash et al. 2018).

Значне збільшення вмісту Хл *b*, насамперед на ділянці стаціонарної рекреації за високої інтенсивності освітлення та низької вологості повітря є проявом компенсаторної реакції пігментного комплексу на зміну мікрокліматичних умов місцевиростань. Оскільки Хл *b* стійкіший до впливу несприятливих умов, ніж Хл *a*, завдяки більшій гідратованості молекул та міцнішим зв'язкам у хлорофіл–білкових комплексах хлоропластів (Lobachevska 2014, Hanson & Rice 2014, Glime 2019).

Наземні мохові синузії у лісових екосистемах виявлено лише на ділянках, не покритих щільно лісовою підстилкою, на виворотах коренів дерев, кротовинах, на стрімких схилах мікрорельєфу або нових субстратах, що утворилися після повного розкладу опалої деревини.

Встановлено, що у старих бучинах переважають довготривалі пухкі низькодернинкові синузії з домінуванням *Atrichum undulatum* і *Polytrichum piliferum* та високодернинкові синузії переважно *Polytrichum formosum* (*P. commune*, *P. juniperinum*), які здебільшого утворюють моновидові синузії. Найбільші показники фітомаси, вмісту хлорофілів і відповідно хлорофільного індексу визначено для домінантних видів *Polytrichaceae* (*Atrichum undulatum*, *Polytrichum formosum*, *P. commune*, *P. juniperinum*). У Верещицькому лісництві фітомаса цих видів залежно від мікроумов місцевиростань досягала 337,55–2058,45 г/м², показники вмісту хлорофілів *a+b* змінювалися в межах 3,18–4,61 мг/г маси сухої речовини. XI становив 1,27–7,87 г/м². Дещо менші показники фітомаси (584,86–784,57 г/м²) визначено для субдомінантних синузоутворюючих видів *Plagiomnium*, які формують пухкі дернини з повзучими галузками (*P. ellipticum*, *P. rostratum*, *P. affine*, *P. medium*, *P. cuspidatum*): у Верещицькому лісництві, показники вмісту хлорофілів *a+b* змінювалися в межах 3,18–3,73 мг/г маси сухої речовини, XI становив 1,86–2,93 г/м² (TABLE 3).

Місцевиростання *Hylocomnium splendens*, чутливого до інтенсивності освітленості, визначено в істотно вологіших місцевиростаннях на території Верещицького урочища. Сприятливі умови для росту моху і покращення приземного мікроклімату створював підлісок з грабу, клену, явору та швидко відновлювальний чагарниковий покрив бузини чорної і малини звичайної. Для пухкого плетива *H. splendens* встановлено невеликі показники фітомаси (669,01 г/м²) та XI (1,87 г/м²) – за досить високого вмісту хлорофілу 2,8 мг/г маси сухої речовини.

Отже, на дослідних ділянках урочища “Верещиця”, де показники вологості і температури верхнього шару ґрунту були стабільнішими, відзначено оптимальний водний і температурний режим ґрунту для розвитку різних типів мохових синузій, порівняно з територією стаціонарної рекреації та соснових насаджень.

ТАБЛИЦЯ 3. Хлорофільний індекс мохового покриву на досліджуваних ділянках у лісових екосистемах, (n=5)

TABLE 3. Chlorophyll index of the moss cover in the studied areas of forest ecosystems, (n=5)

Назва виду	Фітомаса, г/м ²	Вміст хлорофілів (мг/г маси сух. р.)				Хлорофільний індекс, г/м ²
		Хл a	Хл b	Хл a + b	Хл a/b	
Територія старовікового лісу						
<i>Atrichum undulatum</i>	937,0 ± 0,29	2,80 ± 0,05	1,81 ± 0,12	4,61 ± 0,14	1,55	4,31 ± 0,12
<i>Polytrichum formosum</i>	2058,45 ± 0,53	2,44 ± 0,11	1,38 ± 0,09	3,82 ± 0,22	1,77	7,87 ± 0,21
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	584,86 ± 0,25	2,12 ± 0,12	1,06 ± 0,06	3,18 ± 0,12	2,00	1,86 ± 0,06
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	784,57 ± 0,38	2,42 ± 0,10	1,31 ± 0,08	3,73 ± 0,12	1,85	2,93 ± 0,22
<i>Atrichum tenellum</i>	337,55 ± 0,32	2,48 ± 0,12	1,27 ± 0,09	3,75 ± 0,11	1,95	1,27 ± 0,05
<i>Dicranella heteromalla</i>	377,85 ± 0,22	0,77 ± 0,06	0,41 ± 0,02	1,18 ± 0,10	1,88	0,45 ± 0,02
Всього:	5080,28					18,69
Територія вирубки і соснових насаджень						
<i>Atrichum undulatum</i>	405,83 ± 0,31**	2,48 ± 0,12	1,27 ± 0,08*	3,74 ± 0,12**	1,95	1,52 ± 0,04**
<i>Polytrichum formosum</i>	1226,89 ± 0,43**	1,77 ± 0,09**	0,89 ± 0,02**	2,66 ± 0,09**	1,99	3,26 ± 0,22**
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	469,69 ± 0,32**	0,99 ± 0,02**	0,46 ± 0,01**	1,45 ± 0,04**	2,15	0,68 ± 0,01**
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	412,74 ± 0,30**	2,19 ± 0,16	1,06 ± 0,04*	3,25 ± 0,14*	2,07	1,34 ± 0,10**
<i>Polytrichum piliferum</i>	564,79 ± 0,42	1,17 ± 0,04	0,54 ± 0,02	1,71 ± 0,05	2,17	0,97 ± 0,02
<i>Dicranum montanum</i>	350,75 ± 0,22	2,75 ± 0,10	1,84 ± 0,06	4,59 ± 0,22	1,49	1,61 ± 0,03
Всього:	3430,69					9,38
Зона стаціонарної рекреації						
<i>Atrichum undulatum</i>	331,41 ± 0,22**	2,81 ± 0,18	2,31 ± 0,11*	5,12 ± 0,21	1,22	1,70 ± 0,15**
<i>Polytrichum formosum</i>	690,91 ± 0,31**	2,90 ± 0,19	2,62 ± 0,10*	5,52 ± 0,13**	1,11	3,81 ± 0,18**
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	233,88 ± 0,17**	2,78 ± 0,12*	1,88 ± 0,09**	4,66 ± 0,15**	1,48	1,09 ± 0,09**
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	247,15 ± 0,15**	2,79 ± 0,10*	1,84 ± 0,07**	4,63 ± 0,12**	1,52	1,15 ± 0,07**
<i>Pleurosium schreberi</i>	551,20 ± 0,43	0,66 ± 0,03	0,32 ± 0,01	0,98 ± 0,02	2,06	0,54 ± 0,02
<i>Ceratodon purpureus</i>	428,11 ± 0,27	0,70 ± 0,04	0,40 ± 0,01	1,10 ± 0,05	1,75	0,47 ± 0,02
Всього:	2482,66					8,76

Примітка: * – різниця між зразками одного виду порівняно з показниками за повного заповідання статистично достовірна при $p < 0,05$; ** при $p < 0,01$.

Для доміантних і субдоміантних лісових видів мохів старих бучин були зафіксовані найбільші показники фітомаси і продуктивності (хлорофільного індексу) (TABLE 3).

Під пологом лісу на свіжих оголеннях ґрунту (вивороти дерев, кротовиння, осипи схилів) виділено короткотривалі низькодернинні синузії з верхоспорогонних мохів-поселенців переважно з коротким циклом розвитку (*Ptychostomum capillare*, *Ditrichum pusillum*, *Ceratodon purpureus*) та зрідка таломно-плетивні синузії за участю печіночних мохів (*Marchantia polymorpha*).

Під пологом лісу на свіжих оголеннях ґрунту (вивороти дерев, кротовиння, осипи схилів) виділено короткотривалі низькодернинні синузії з верхоспорогонних мохів-поселенців переважно з коротким циклом розвитку (*Ptychostomum capillare*, *Ditrichum pusillum*, *Ceratodon purpureus*) та зрідка таломно-плетивні синузії за участю печіночних

мохів (*Marchantia polymorpha*). Для цих мохів характерні невеликі показники фітомаси 226,30–417,00 г/м², оскільки надземна фітомаса представлена переважно вегетативними асимілюючими органами. Істотно більші показники фітомаси (428,11–726,79 г/м²) та фотосинтетичної продуктивності (0,39–0,80 г/м²) відзначно для щільнодернинкових мохів-поселенців, зокрема для *Ceratodon purpureus* за значної маси відмерлої мохової підстилки.

На невеликих пристовбурових ділянках та субстратах після повного розкладу відмерлої деревини визначено плетивні синузії з бокоспорогонних мохів *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum* та *Hypnum cupressiforme*, які часто поступаються довготривалим щільним низькодернинним синузям конкурентоздатніших домінантів *Tetraphis pellucida*, *Dicranum montanum* та *Dicranella heteromalla*. Щільні дернини цих мохів стають недоступними для проникнення пагонів інших видів завдяки утворенню численних сильно розгалужених коротких і кучерявих гілочок на верхівці головного пагона у *Dicranum montanum*, добре розвинутій ризоїдній повсті на стеблах та великій кількості виводкових кошиків у *Tetraphis pellucida* та великій кількості інновацій на пагонах *Dicranella heteromalla*. ХІ цих мохів змінювався в межах 1,88–2,56 г/м² залежно від мікрокліматичних умов їх місцевиростань, кількості рослин на одиницю площі ґрунту, асиміляційної поверхні мохів та маси відмерлих пагонів. Так, у дернинах *Dicranella heteromalla* з фітомасою 337,85 г/м² вміст хлорофілів був найбільшим 1,18 мг/г маси сухої речовини, ХІ становив 0,45 г/м². У значно вологіших місцевиростаннях фітомаса дернинок моху була набагато більшою 1088,33 г/м², вміст хлорофілів зменшувався вдвічі до 2,0 мг/г маси сухої речовини, але ХІ був значно більшим 2,18 г/м².

Отже, показники продуктивності підвищувались у бріосинузій, до складу яких належали мохи з біоморфною структурою щільної дернини, що формувала найбільшу надземну асимілюючу фітомасу та потужну мохову підстилку. Виявлені моновидові мохові синузії характеризують певні сукцесійні стадії розвитку рослинного покриву. У сукцесійному ряді заростань оголень ґрунту зрідка траплялися малочисленні двовидові мохові синузії *Herzogiella seligeri-Atrichum tenellum*, *Dicranella heteromalla-Plagiomnium ellipticum*.

У зріджених деревостанах на території вирубки буково-дубового лісу і насаджень сосни звичайної збільшується площа живлення дерев, що в свою чергу підвищує інтенсивність фотосинтезу рослинного покриву, пришвидшує розпад та мінералізацію лісової підстилки, сприяє збагаченню ґрунту. На цій території нами виявлено у вологих місцевиростаннях *Polytrichum commune* для бріосинузії якого визначено найбільші показники фітомаси 3203,01 г/м² та ХІ – 5,29 г/м², тоді як у сухих місцевиростаннях *P. juniperinum* утворював меншу (2620,20 г/м²) фітомасу, проте мав дещо більші показники, ХІ – 7,78 г/м². Для значно поширенішого *P. formosum* встановлено значно менші показники як фітомаси (1226,89 г/м²), так і фотосинтетичної продуктивності (3,26 г/м²).

У домінантних видів лісових мохів на території стаціонарної рекреації виявлено значне підвищення вмісту хлорофілів, насамперед за рахунок Хл *b* (табл. 3), оскільки за високої інтенсивності освітлення він бере участь у дисипації надлишку поглинутої світлової енергії, стабілізації антенних комплексів та підтримці організації тилакоїдних мембран (Syvash et al. 2018). Проте підвищений вміст зелених пігментів не істотно впливав на показники ХІ, очевидно за несприятливих умов антропогенного навантаження на екосистему сповільнювався ріст і утворення біомаси моховими дернинками. Навіть у вологих місцевиростаннях фітомаса *Plagiomnium ellipticum* була удвічі меншою, ніж на території вирубки та 2,5 рази – на ділянці старовікового лісу (табл. 2, 3). Поява бріосинузій *Pleurozium shreberi* на території стаціонарної рекреації з невеликими показниками ХІ (0,27–0,54 г/м²) може свідчити про відновлення ценозів після антропогенного навантаження та значну мінливість едафічних і мікрокліматичних умов (TABLE 3).

Варто відзначити, що встановлені показники хлорофільного індексу мохового покриву досліджених лісових екосистем набагато більші (0,47–7,87 г/м²), порівняно з раніше визначеними показниками фотосинтетичної продуктивності чагарниково-мохових угруповань (0,50–0,60 г/м²) гірської тундри Хібін (Shmakova & Kudryavtseva 2002) та мохового покриву (0,17–0,56 г/м²) на техногенно зміненій території, а саме відвалу видобутку сірки (Кууак 2013).

ВИСНОВКИ

Отже, завдяки унікальній життєвій формі, фізіологічним характеристикам та чутливості реакцій на мікрокліматичні градієнти видове різноманіття мохоподібних і бріосинузій є адекватними маркерами екологічних умов середовища існування. Встановлено, що мохоподібні виконують вагомую роль у продукційному процесі рослинного покриву на природних територіях та підвищують функціональну здатність антропогенно змінених екосистем на стадії первинної сукцесії. Основні показники фотосинтетичної продуктивності мохів мають визначальне значення для оцінювання стану та функціональних особливостей лісових екосистем. Значні межі мінливості вмісту хлорофілів і співвідношення Хл *a/b* слугують показником адаптованості мохів до широкого діапазону змін рівня освітленості, зволоження та температури. Показники продуктивності підвищувались у синузій, до складу яких належали мохи з біоморфами високої та щільної дернинки, які, порівняно з іншими видами, формують найбільшу надземну фітомасу і мохову підстилку.

REFERENCES

- Ah-Peng, C., Cardoso, A.W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D. & Hedderson, T.A. (2017). The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology* **548**: 665–673. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.03.043>
- Anishchenko, L.N. (2009). *Bioraznoobrazie mokhovoho pokrova i perspektivy yego ispolzovanya v fitoindykatsii ecosystem raiona hvoynno-shyrokolistvennykh lesov evropeiskoi chasty Rossiyskoy Federatsiy*. DSc thesis. Bryansk: Bryanskiy Gosudarstvennyy Universitet im. ak. I.G.Petrovskogo. (In Russian)
- Arynushkyna, E.V. (1970). *Rukovodstvo po khymicheskomu analyzu pochv*. M.: MHU, 488 s. (in Russian)
- Babenko, L.M. & Kosakivska, I.V. (2017). Peculiarities of the chloroplast pigment composition and ultrastructure of different plant taxa. *Fiziologia rasteniy i genetika* **49**(1): 25–35. (in Ukrainian)
- Bachuryana, H.F. & Melnychuk, V.M. (1987). *Flora mokhiv Ukrainiskoi RSR*. Vyp. 1. K.: Naukova dumka. 180 s. (in Ukrainian)
- Bachuryana, H.F. & Melnychuk, V.M. (1988). *Flora mokhiv Ukrainiskoi RSR*. Vyp. 2. K.: Naukova dumka. 179 s. (in Ukrainian)
- Bachuryana, H.F. & Melnychuk, V.M. (1989). *Flora mokhiv Ukrainiskoi RSR*. Vyp. 3. K.: Naukova dumka. 176 s. (in Ukrainian)
- Bachuryana, H.F. & Melnychuk, V.M. (2003). *Flora mokhiv Ukrainy*. Vyp. 4. K.: Akadempriodyka. 255 s. (in Ukrainian)
- Cornelissen, J.H.C., Lang, S.I., Soudzilovskaia N.A. & During, H.J. (2007). Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry. *Annals of Botany* **99**(5): 987–1001. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
- Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M., Quero, J.L., Ochoa, V., Gozalo, B., García-Palacios, P., Escolar, C., García-Gómez, M., Prina, A., Bowker, M.A., Bran, D.E., Castro, I., Cea, A., Derak, M., Espinosa, C.I., Florentino, A., Gaitán, J.J., Gatica, G., Gómez-González, S., Ghiloufi, W., Gutierrez, J.R., Guzmán-Montalván, E., Hernández, R.M., Hughes, F.M., Muiño, W., Moneris, J., Ospina, A., Ramírez, D.A., Ribas-Fernández, Y.A., Romão, R.I., Torres-Díaz, C., Koen, T.B. & Maestre, F.T. (2020a). Surface indicators are correlated with soil multifunctionality in global drylands. *Journal of Applied Ecology* **57**(2): 424–435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13540>
- Eldridge, D.J., Reed, S.C., Travers, S.K., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Ding, J., Havrilla, C., Rodriguez-Caballero, E., Barger, N., Weber, B., Antoninka, A., Belnap, J., Chaudhary, B., Faist, A., Ferrenberg, S., Huber-Sannwald, E., Issa, O.M. & Zhao, Y. (2020b). The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global Change Biology* **26**(10): 1–12. <https://doi.org/10.1111/gcb.15232>

- Elumeeva, T.G., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J. & Cornelissen, J.H. (2011). The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science* **22**: 152–164. <https://www.jstor.org/stable/41059630>
- 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/bryop-hyte-ecology1/> [accessed 7 January 2019].
- Grigoryuk, I.A., Tkachev, V.I., Savinskiy S.V. & Musienko, N.N. (2003). Sovremennyye metody issledovaniya i otsenki zasuhno- i zharoustoychivosti rasteniy. K.: Naukovy Svit. 139 s. (In Russian)
- Gusev, N.A. & Kinaeva, L.S. (1978). O fiziologicheskome znachenii i sovremennykh metodakh issledovaniya vodoobmena i sostoyaniya vody v rasteniyah. *Fiziologiya i biohimiya kulturnykh rasteniy* **10**(1): 113–123. (in Russian)
- Hanson, D.T. & Rice, S.K. (2014). Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants. E-Book Springe. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6988-5>
- Hodgetts, N.G., Söderström, L., Blockeel, T.L., Caspari, S., Ignatov, M.S., Konstantinova, N.A., Lockhart, N., Papp, B., Schröck, C., Sim-Sim, M., Bell, D., Bell, N.E., Blom, H.H., Bruggeman-Nannenga, M.A., Brugués, M., Enroth, J., Flatberg, K.I., Garilleti, R., Hedenäs, L., Holyoak, D.T., Hugonnot, V., Kariyawasam, I., Köckinger, H., Kučera, J., Lara, F. & Porley, R.D. (2020). An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* **42**(1): 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- Ignatov, M.S. & Ignatova E.A. (2003). Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Moscow: KMK, 608 s. (In Russian)
- Ignatov, M.S. & Ignatova, E.A. (2004). Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 2: Fontinalaceae – Amblistegiaceae. Moscow: KMK, 335 s. (in Russian)
- Ipatov, V.S. & Tarhova, T.N. (1982). Mikroklimat mohovyh i lishaynikovyh sinuziy v sosnyake zelenomoshno-lishaynikovom. *Ekologiya* **4**: 27.
- Kyyak, N. (2013). Photosynthetic activity of the mosses on the devastated territories of sulphur extraction. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* **62**: 170–179. (in Ukrainian)
- Lobachevska, O.V. (2014). Bryophytes as a model for the study of ecophysiological adaptation to environmental conditions. *Chornomorski Botanical Journal* **10**(1): 48–60. (in Ukrainian) <http://dx.doi.org/10.14255/2308-9628/14.101/6>
- Lobachevska, O.V., Kyyak, N.Y. & Rabyk I.V. (2019). Ecological and physiological eculiarities of bryophytes on a post-technogenic salinized territory. *Biosystems Diversity* **27**(4): 342–348.
- Malenovský, Z., Turnbull, J.D., Lucieer, A. & Robinson, S.A. (2015). Antarctic moss stress assessment based on chlorophyll content and leaf density retrieved from imaging spectroscopy data. *New Phytology* **208**(2): 608–624. <https://doi.org/10.1111/nph.13524>
- Michel, P., Payton, I.J., Lee, W.G. & During H.J. (2013). Impact of disturbance on above-ground water storage capacity of bryophytes in New Zealand indigenous tussock grassland ecosystems. *New Zealand Journal of Ecology* **37**(1): 114–126.
- Mineev, V.G. (1989). Praktikum po agrohimii. Moskva: izd-vo MGU, 304 s. (in Russian)
- Mölder, A., Schmidt M., Schönfelder, E., Engel, F. & Schulz, F. (2015). Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators* **54**: 12–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.01.044>
- Mosyakin, S. & Fedoronchuk, M. (1999). Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev, 345 p. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Musienko, M.M., Parshikova, T.V. & Slavnyiy, P.S. (2001). Spektrofotometricheskie metody v praktike fiziologii, biohimii i ekologii rasteniy. K.: Fitosotsiotsentr, 200 s. (in Russian)
- 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>
- Polchyna, S.M. (1991). Metodichni rekomendatsii do laboratornykh i praktychnykh robot z gruntoznavstva. Chernivtsi: ChDU, 60 s. (in Ukrainian)
- Porada, P., Ekici, A. & Beer, C. (2016). Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. *The Cryosphere* **10**: 2291–2315. <https://doi.org/10.5194/tc-10-2291-2016>
- Porada, P., Van Stan, J.T. & Kleidon, A. (2018). Significant contribution of non-vascular vegetation to global rainfall interception. *Nature Geoscience* **11**(8): 563–567. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0176-7>
- Proctor, M.C.F. (2000). Mosses and alternative adaptation to life on land. *New Phytologist* **148**(1): 1–6.
- Proctor, M.C.F. (2009). Physiological ecology. In: Bryophyte Biology. Eds. B. Goffinet, A.J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univer. Press: 237–268.
- Shmakova, N.Yu. & Kudryavtseva, O.V. (2002) Sravnitel'naya otsenka listovogo i hlorofilnogo indeksov dlya opredeleniya godichnoy produktsii organicheskogo veschestva v soobschestvakh gornoy tundry i Hibir. *Botanical zhurnal* **87**(3): 85–97. (In Russian)
- Shmakova, N.Yu., Lukyanova, L.M., Bulyicheva, T.M. & Kudryavtseva O.V. (2006) Produktsionnyy protsess v soobschestvakh gornoy tundry Hibir. Apatityi. 125 s. (in Russian)

- Syvash, O.O., Mykhaylenko, N.F. & Zolotareva, E.K. (2018). Variation of chlorophyll *a* to *b* ratio at adaptation of plants to external factors. *The bulletin of Kharkiv National agrarian university. Series Biology* 3(45): 49–73. (in Ukrainian)
- Tao, Y. & Zhang Y.M. (2012). Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation: Implications for desiccation tolerance. *Journal Plant Research* 125(3): 351–360. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0449-3>
- Thielen, S.M., Gall, C., Ebner, M., Nebel, M., Scholten, T. & Seitz, S. (2021). Water's path from moss to soil: A multi-methodological study on water absorption and evaporation of soil-moss combinations. *Journal of Hydrology and Hydromechanics* 69(4): 421–435. <https://doi.org/10.2478/johh-2021-0021>
- Trofimets, V.I. & Ipatov, V.S. (1990). Sredobrazuyuschaya rol lishaynikovogo i mohovogo pokrovov v suhих sosnyakah. *Botanical zhurnal* 75(8): 1102–1108. (in Russian)
- Tuzhilkina, V.V. & Bobkova, K.S. (2010). Hlorofillnyi indeks v fitotsenozah korennykh elnikov Evropeyskogo Severo-Vostoka. *Lesnoy zhurnal* 2: 17–23. (in Russian)
- Van Tooren, B.F., Ode, B., During, H.J. & Bobbink, R. (1990). Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands. *Lindbergia* 16: 153–160.
- Van Zuijlen, K., Roos, R.E., Klanderud, K., Lang, S.I. & Asplund, J. (2020). Mat-forming lichens affect microclimate and litter decomposition by different mechanisms. *Fungal Ecology* 44: 100905. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.100905>
- Xiao, B. & Bowker, M.A. (2020). Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of the Total Environment* 741: 140425. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140425>
- Xiao, B., Ma, S. & Hu, K. (2019). Moss biocrusts regulate surface soil thermal properties and generate buffering effects on soil temperature dynamics in dryland ecosystem. *Geoderma* 351: 9–24. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.05.017>

РЕЗЮМЕ

Лобачевська, О.В., Рабик, І.В., Карпінєць, Л.І. (2023). Епігейні мохоподібні лісових екосистем, особливості їх водного обміну та продуктивності залежно від екологічних умов місцевиростань. *Чорноморський ботаничний журнал* 19(2): 187–199. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-3

Проаналізовано видове різноманіття епігейних мохоподібних у лісових екосистемах Українського Розточчя та встановлено відмінності їх водного обміну і продуктивності залежно від умов локалітетів. Всього в епігейних угрупованнях визначено 48 видів мохоподібних, з них найбільшу кількість (33 види мохів та 2 види печіночників) – у зоні повного заповідання старовікових лісів. Збільшення кількості видів ксероморфних рудералів та поселенців у складі лісових мезоморфних угруповань є показником ступеня порушення лісових екосистем як природними, так і антропогенними чинниками. Стабільніші умови водного режиму і більший вміст вологи визначено у мохових рослинах та у ґрунті під ними на території букових старовікових лісів й насаджень сосни звичайної, порівняно з ділянками стаціонарної рекреації. Результати досліджень свідчать, що мохи лісових екосистем мали досить високий вміст хлорофілів та низькі показники (1,48–2,17) співвідношення $Hl\ a/b$, що вказує не лише на їх тіньовитривалість, а й на більшу адаптованість до широкого діапазону освітлення. Для домінантних лісових видів родини Polytrichaceae були зафіксовані найбільші показники фітомаси і фотосинтетичної продуктивності. У старовікових лісах фітомаса цих видів залежно від умов локалітетів досягала 337,55–784,57 г/м², показники вмісту хлорофілів $a+b$ змінювались в межах 3,82–4,61 мг/г маси сухої речовини, XI становив 1,27–7,87 г/м². Дещо менші показники фітомаси (584,86–784,57 г/м²) визначено для субдомінантних видів роду *Plagiomnium*, показники вмісту хлорофілів $a+b$ у яких становили 3,18–3,73 мг/г маси сухої речовини, а XI – 1,86–2,93 г/м². На порушених ділянках для низькодернинних синузій мохів-поселенців і сланево-плетивних синузій за участю печіночників встановлено невеликі показники наземної фітомаси асимілюючих пагонів (428,11–726,79 г/м²) та фотосинтетичної продуктивності (0,39–0,80 г/м²). Показники первинної продуктивності свідчать, що здатність бріофітного покриву до зв'язування атмосферного вуглецю має індикаційне значення для оцінки стану і функціональних особливостей лісових екосистем та залежить від видового складу бріосинузій, показників їх фітомаси, вмісту хлорофілів у різних умовах локалітетів.

Ключові слова: мохи, водоутримуюча здатність, пігментний комплекс, хлорофільний індекс