

Біоморфологічна структура бріофлори Лісостепу України

СВІТЛАНА ВАСИЛІВНА ГАПОН

ГАПОН С.В., 2010: **Біоморфологічна структура бріофлори Лісостепу України.** *Чорноморськ. бот. ж.*, Т. 6, № 1: 41-47.

Охарактеризовані життєві форми мохоподібних бріофлори Лісостепу України. Встановлено перевагу трьох життєвих форм (низька нещільна дернина, плоский килим, низька щільна дернина) як в межах всього досліджуваного регіону, так і в його підпровінціях. Певні зміни в бік зниження чи підвищення частки біоморф в межах підпровінцій обумовлені регіональними особливостями бріофлори.

Ключові слова: мохоподібні, Лісостеп України, біоморфи, життєві форми

GAPON S.V., 2010: **Biomorphological structure of bryoflora in the forest steppe zone of Ukraine.** *Chornomorsk. bot. z.*, Vol. 6, № 1: 41-47.

The life forms of mosses in the forest-steppe zone of Ukraine is discussed. Three life forms (low loose sod, flat carpet, low dense turf) are shown to be dominate within the whole region studied as well in its subprovinces. Some changes (reduction or increase) in biomorphs' fraction within the subprovinces are explained by special features of regional bryoflora.

Key words: mosses, forest-steppe zone of Ukraine, biomorphs, life forms

ГАПОН С.В., 2010: **Биоморфологическая структура бриофлоры Лесостепи Украины.** *Черноморск. бот. ж.*, Т. 6, № 1: 41-47.

Охарактеризированы жизненные формы мохообразных бриофлоры Лесостепи Украины. Установлено преобладание трех жизненных форм (низкой рыхлой дерновины, плоского ковра, низкой плотной дерновины) как в пределах всего исследуемого региона, так и в его подпровинциях. Некоторые изменения в сторону снижения или повышения биоморф в пределах подпровинций обусловлены региональными особенностями бриофлоры

Ключевые слова: мохообразные, Лесостепь Украины, биоморфы, жизненные формы.

Мохоподібні, в силу специфіки своєї морфолого-анатомічної будови, еколого-ценотичних та хорологічних особливостей, здатності пристосовуватися до умов середовища, характеризуються і своєрідними, притаманними лише їм життєвими формами або біоморфами. Біоморфологічна структура бріофлори є її характерною особливістю. Тому метою нашої роботи і було вивчення такої структури флори мохоподібних Лісостепу України, з'ясування її зональних та регіональних особливостей.

Матеріалом для написання даної роботи є складений флористичний список мохоподібних Лісостепу України, в якому враховані оригінальні збори при дослідженні мохового покриву, а також результати аналізу літературних даних та перегляду бріологічних гербаріїв. Дотримуючись розуміння тотожності понять «життєва форма» і «форма росту», ми в своїх дослідженнях використовуємо класифікацію життєвих форм К. Гаймінгама і М. Робертсона з доповненнями К.О. Уличної [1970], М.Ф. Бойка [1991] і виділяємо такі типи життєвих форм мохоподібних (на основі будови дернинки,

їх консистентності, висоти та ін.): дернини, килими, подушки, плетива. У межах кожного з типів встановлюємо ряд відмін. Назви мохоподібних подані за «Чеклістом мохоподібних України» [Бойко, 2008].

Поняття «життєва форма», «форма росту», «біоморфа», в певній мірі є тотожними. «Життєва форма» за Б.М. Міркіним – «это комплекс морфологических (а также физиологических и анатомических) признаков, отражающих приспособленность вида к условиям среды, а форма роста – комплекс морфологических признаков, в известной мере независимых от этих условий» [МИРКИН, 2002]. К. Мегдефрау в своїй роботі “Life-forms of Bryophyte in “Bryophyte Ecology” [MAGDEFRAU, 1982] вважає, що життєва форма складається з форми росту і сукупності індивідів. Обидві вони можуть змінюватися під впливом зовнішнього середовища. Тобто під життєвою формою автор розуміє габітус рослин, що відповідає умовам існування. Виходячи з цього розуміння життєвої форми, спостерігаємо, що вживається це поняття не до однієї рослини, а до їх сукупності. Тобто в мохоподібних поняття життєва форма вживається не до окремого екземпляру, а до цілої дернинки. Але таке розуміння життєвої форми виникло не відразу. Довгий час ці поняття не розділялися. Так, наприклад, Т. ГЕРЦОГ [1926] вирізняє серед одновидових угруповань в залежності від форм росту такі типи: «стадо», низькі і високі дернинки, подушки, килими та ін. Тобто до уваги взята не морфологія окремого індивіда, а цілої дернинки. Форми росту мохів досліджує Х. Мойсель [MOUSEL, 1935], який докладно вивчає морфологію стебел мохів, способи поновлення гонів у дернинці [цит. за К.О. Уличною, 1970, с. 189]. Ця класифікація більше базувалася на розгляді конкретних індивідів. Вона була не лише детальною, а і досить громіздкою [Улична, 1970, Бойко, 1991], складною. Не дістала широкого поширення, як зауважує М.Ф. Бойко, в більшій мірі через те, що не відображала суть життєвої форми, адже в мохів переважає колективна форма росту [Бойко, 1999]. Тому класифікації життєвих форм розроблялися на основі аналізу будови мохової дернинки [Слободян, 1950; GIMINGAM, ROBERTSON, 1950; 1970] та в послідуєчому доповнювалися [IWATSUKI, 1960, MAGDEFRAU, 1969, 1982; Улична, 1970, GIMINGAM, SMITH, 1971; Бойко, 1991]. Так, наприклад, М.П. Слободян [1950] для листяних мохів за характером мохової дернинки виділяє: дернинки, килими, подушки, павутини, обшинки, протонематичні, плаваючі та висячі форми. Ряд життєвих форм автор розподіляє на дрібніші відміни. Наприклад, плетиво є тонке, грубе, кучеряве. Але ця класифікація, можливо через її певну нечіткість у виділенні життєвих форм, неповного розгляду всієї їх різноманітності не дістала поширення в бріологічних роботах.

Основою для характеристики життєвих форм в послідуєчому дослідженні українських бріологів є праця С. ГАЙМІНГАМА і В. РОБЕРТСОНА [1950] із значними доповненнями К.О. Уличної [1970]. Гаймінгам та Робертсон виділили п'ять основних типів життєвих форм: подушки, дернини, «мініатюрні ліси», килими, плетива. Серед них, за відмінами в особливостях будови, розмірах, виділялися також підтипи. Наприклад, дернини великі і малі, подушки дрібні і великі. К.О. Улична, досліджуючи форми росту мохів мохоподібних Карпатського високогір'я [1970], застосувала для їх виділення роботу С. ГАЙМІНГАМА і В. РОБЕРТСОНА [1950], але більш деталізувала її. Автор пояснила особливості формування кожної форми, вказала їх дрібніші відміни. Так, наприклад, серед дернин К.О. Улична виділяє відкриті, справжні, кільчасто-галузисті, щільні, пухкі, високі, низькі. Подушкові форми росту поділяє на справжні подушки, дернисті, а також великі, малі, пухкі, щільні; килимові – на таломні, плоскі, вертикально-галузисті, крокуючі килими. Незважаючи на те, що К.О. Улична вживає термін «форма росту», в дійсності аналізується життєва форма дернинки моху.

Як уже було зазначено вище, поняття «життєва форма» і «форма росту» розподіляє К. МЕГДЕФРАУ [1969, 1982]. Автор виділяє такі форми росту для мохів: 1) ортотропні мохи, 2) протонемні мохи, 3) дернинні мохи, 4) плагіотропні мохи, 5)

крокуючі мохи, 6) гребінчасті мохи, 7) мохи з повзучими (сланкими) пагонами. Серед листостеблових печіночників, за словами автора, теж можна виділяти такі ж форми росту. Але для таломних печіночників є ще талоїдні форми росту. На основі цієї класифікації К. Мегдефрау будує свою класифікацію життєвих форм, яка включає їх наступні типи: 1) однорічні життєві форми; 2) короткодернинні; 3) високі дернинні; 4) подушки; 5) килими; 6) плетива; 7) висячі життєві форми; 8) хвостоподібні; 9) віялоподібні; 10) дендроїдні. Подаючи 10 типів життєвих форм, що характеризують різні типи дернинних мохів, автор вказує, що цим не закінчується вся їх різноманітність. Крім того, звертає увагу на певну відносність у приналежності того чи іншого моху до певної життєвої форми. Так, наприклад, один і той же вид може включати дві життєві форми. Стерильні пагони *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T. Кор. мають віялоподібну життєву форму, а фертильні – дендроїдну. Вид *Bazzania trilobata* (L.) Gray в залежності від умов може формувати або дернини, або плетива. Крім класифікації форм росту та життєвих форм мохів, автором також подається їх розподіл за типами екоотопів та рослинних угруповань та їх залежність від умов зростання.

М.Ф. Бойко, при вивченні бріофлори Степової зони Європи, аналізує життєві форми виявлених видів [Бойко, 1991]. Узагальнюючи питання розуміння життєвих форм, аналізуючи літературні джерела та вносячи своє бачення та доповнення, автор виділяє наступні життєві форми: килими (сланевий, плоский, павутинистий); дернини (подушкоподібну, щільну, пухку, деревоподібну); подушки (великі, малі); плетива (пухке, щільне). М.Ф. Бойко подає аналіз життєвих форм виявлених видів як в цілому для зони, так і для провінцій, підзон, вказуючи на специфіку їх розподілу в кожній з них. Крім того, автор простежує кореляцію між провідними родинами та провідними життєвими формами, а також з'ясовує специфіку біоморфологічної структури в бріоценофлорах. Результати таких всебічних аналізів біоморфологічної структури бріофлори степової зони доповнює показ специфіки її регіональних та зональних особливостей.

Н.М. Попова, при вивченні бріофлори Середньоросійської височини [Попова, 1992], ґрунтуючись на огляді літературних джерел та вносячи свої корективи в класифікацію життєвих форм, виділяє їх наступні типи: дернини (високі та низькі, високі щільні, низькі щільні, пучкувато-галузисті, високі подушкоподібні, низькі подушкоподібні), подушки, плетиво, килими (грубі, плоскі, ниткоподібні, таломні).

Детально розробленою класифікацією життєвих форм мохів і печіночників є оригінальна класифікація О.М. Андрєєвої, апробована автором протягом 10 років [Андрєєва, 2002]. Під життєвою формою автор розуміє «целостное множество взаимосвязанных особей, характеризующееся устойчивым развитием, сформированное под влиянием внешних условий и обладающее, в свою очередь, высокой средообразующей способностью [Андрєєва, 1989, 1990 а, б]» [цит. за Андрєєва, 2002: 130]. Автор у своїй класифікації виділяє 11 типів життєвих форм, які об'єднані в шість підгруп. Життєві форми виділяються з врахуванням форм росту та вказівкою типів життєвих стратегій мохів. З наведених типів – 9 характерні як для печіночників, так і для мохів. Це периноподібна, перинна, повсть, плетиво, плюшева, губчастоподібна, губчаста, щіткоподібна, коркова. Лише для печіночників притаманна шнуроподібна життєва форма, для мохів – подушкоподібна.

Майже в усіх вищенаведених роботах особлива увага звертається на відповідність життєвих форм умовам середовища. Вирішальним при цьому є ступінь зволоження, освітлення, трофність субстрату, його тип та ступінь вимогливості мохоподібних до їх поєднання. Тобто та чи інша життєва форма формується лише у відповідних для неї екоотопах, а отже і є реакцією-відповіддю колективних форм існування бріофітів на відповідне поєднання факторів середовища. Нижче подаємо характеристику та розуміння основних типів життєвих форм мохоподібних, їх відміни,

використаних нами для аналізу біоморфологічної структури бріюфлори Лісостепу України.

Життєва форма *дернини* є характерною переважно для верхоплідних мохів та ряду печіночників з ортотропним ростом гаметофорів. Пагони в ній розміщені вертикально, паралельно один одному. Вони нерозгалужені, або зрідка галузяться. Якщо є бокові гілки, то вони частіше всього розміщені на центральному пагоні кільчасто (наприклад види роду *Sphagnum* L.). Пагони дернини мають обмежений чи необмежений ріст [УЛИЧНА, 1970]. Ризоїди розміщені в основі листостеблових гонів або іноді сягають їх верхівки (*Dicranum polysetum* Sw.). Серед дернистих життєвих форм ми виділяємо за величиною пагонів, ступенем щільності дернинки, її загальними обрисами, особливостями галуження пагонів наступні: високі нещільні дернини, низькі нещільні дернини, високі щільні дернини, низькі щільні дернини, кільчасто-галузисті дернини, деревоподібні дернини.

Килими утворені плеврокарпними мохами та таломними і листостебловими печіночниками із плагіотропним ростом головних пагонів [УЛИЧНА, 1970]. Вони кріпляться ризоїдами на всьому протязі головного лежачого пагона. Бічні пагони обмежені в рості і є результатом дихотомічного чи моноподіального галуження головного. Містяться вони майже в однаковій площині з головним пагоном, за винятком деяких видів (види роду *Anomodon* Hook. & Taylor), у яких бічні гілки розміщені перпендикулярно чи під кутом до головного пагону. У такому випадку килим є не плоским, а вертикально-галузистим. За типом розміщення слані чи пагонів, особливостями їх росту, розташуванням бічних відгалужень відносно основного гону ми виділяємо такі відміни килимової життєвої форми: таломний, плоский, павутинистий, ниткоподібний, вертикально-галузистий килим.

Життєві форми *подушки* характеризуються радіальним розміщенням гонів, рясним симподіальним галуженням. Вони утворені верхоплідними мохами та деякими печіночниками з ортотропним та індіферентним ростом гонів [УЛИЧНА, 1970]. Такі життєві форми кріпляться в основі ризоїдами, розміщеними в центрі подушки і є досить щільними. Ми виділяємо за висотою пагонів високі та низькі подушки.

Життєва форма *плетиво* властива багатьом плеврокарпним мохам та деяким печіночникам. Бріюфіти, що їх утворюють, мають ортотропні пагони та рясне бокове галуження [УЛИЧНА, 1970]. Останнє може бути як моно- так і симподіальне або комбіноване (об'єднати обидва типи). Плетива є різного ступеня щільності: щільні та пухкі. Якщо переплетені головні та бічні пагони, розміщені в одній площині, то таке плетиво буде щільним, якщо в різних – пухким. Головні пагони в них можуть бути і висхідними або полеглими, тоді таке плетиво нагадує пухкий килим. За ступенем щільності виділяються щільні та нещільні плетива [БОЙКО, 1991]. Такої точки зору дотримуємося і ми.

Як свідчить аналіз життєвих форм мохоподібних Лісостепу України в біоморфологічній структурі бріюфлори виявлені наступні їх типи: дернини, килими, подушки, плетива. Установлено, що переважаючими життєвими формами є низькі нещільні дернини (20,6 %), плоский килим (19,5 %) та низькі щільні дернини (11,2 %) (табл. 1.). Решта відмін життєвих форм становить від 0,78 % до 7,6 %. Якщо узагальнити одержані дані і проаналізувати типи біоморф, то отримаємо серед них значну перевагу дернини (50,4 %) та килиму (33), тоді як доля плетива (8,6 %) та подушок (8 %) незначна.

Провідна роль в біоморфологічному розподілі належить трьом життєвим формам (низькі нещільні дернини, плоский килим, низькі щільні дернини (197 видів, 51,3 %), що становлять більше половини видів. Це, ймовірно, всього, можна пояснити своєрідністю клімату регіону дослідження: наростанням його континентальності із заходу на схід, зниженням в цьому ж напрямку гідротермічного коефіцієнту, кількості

опадів, середньорічної температури, а також підвищенням ступеня антропогенної трансформації регіону, що в свою чергу призводить до загальної ксеротизації навколишнього середовища. Все це сприяє створенню таких екоотопів для поселення мохоподібних, в яких краще виживають види з низькими дернинами та килимом, тобто приземисті життєві форми.

Таблиця 1

Життєві форми мохоподібних Лісостепу України

Table 1

The life forms of mosses in the forest-steppe zone of Ukraine

Життєві форми	Кількість видів	%
Низькі нещільні дернини	79	20,6
плоский килим	75	19,5
низькі щільні дернини	43	11,2
таломний килим	29	7,6
нещільні плетива	29	7,6
високі нещільні дернини	25	6,5
високі щільні дернини	24	6,3
низькі подушки	22	5,7
кільчасто-галузисті дернини	19	4,9
вертикально-галузистий килим	14	3,6
високі подушки	9	2,3
Павутинистий килим	9	2,3
щільні плетива	4	1
Деревоподібні дернини	3	0,78
Всього	384	100

Детальнішу інформацію про біоморфологічний спектр досліджуваної території можна отримати, проаналізувавши життєві форми мохоподібних підпровінцій (табл. 2). Але і тут спостерігається така ж закономірність у розподілі рангів життєвих форм, як і в загальному спектрі. Тобто низькі нещільні дернини (20,3%; 16,2 %; 15,7 %), плоский килим (19,5 %; 21,9 %; 21,8 %), низькі щільні дернини (11,7 %; 10,5 %; 10,7 %) займають перші три ранги. Слід відмітити, що із заходу на схід регіону частка більшості біоморф плоский килим, нещільні плетива, високі нещільні дернини, кільчасто-галузисті дернини, павутинистий килим, деревоподібні дернини зростає (табл. 2). Доля життєвих форм низькі нещільні дернини, таломний килим, низькі подушки, щільні плетива знижується. У решти життєвих форм, при переході від Подільсько-Середньопридніпровської підпровінції (ПСПП) до Лівобережнопридніпровської (ЛПП) підпровінції, участь знижується, а при переході до Середньоросійської лісостепової (СРЛП) – зростає (табл. 2). За кількісними показниками в підпровінціях теж переважають низькі нещільні дернини, плоский килим, низькі щільні дернини

Такий розподіл біоморф за підпровінціями відображає регіональні особливості бріофлори регіону.

При порівнянні спектру біоморф Лісостепу України та степової зони Європи [Бойко, 1999], спостерігається така ж закономірність в їх розподілі. У межах Лісостепу низькі нещільна та щільна дернини, плоский килим, високі нещільна та щільна дернини становлять 60,9 %, а в межах степової зони нещільна дернина, плоский килим, щільна дернина – 69,2 %. Збільшення їх частки в степовій зоні можна, очевидно пояснити підвищеною ксеротизацією її природних умов.

Розподіл біоморф у провідних родинах мохоподібних Лісостепу України свідчить про перевагу низьких нещільних та щільних дернин у родинах *Pottiaceae*, *Bryaceae*, *Dicranaceae*; плоского килима – *Amblystegiaceae*, *Hypnaceae*, нещільного

плетива – *Brachytheciaceae*, кільчасто-галузистої дернини – *Sphagnaceae*, таломного килиму – *Ricciaceae*, низької подушки – *Orthotrichaceae*, *Grimmiaceae*. Тобто половина типів біоморф не лише представлена в провідних родин, а й відіграє в них вирішальну роль. Це свідчить про охоплення провідними родинами всіх типів екоотопів та значну різноманітність еконіш для поселення бріофітів. Винятком є життєва форма деревоподібна дернина, яка властива лише трьом видам мохоподібних з малочисельних родин.

Таблиця 2

Життєві форми мохоподібних підпровінцій Лісостепу України

Table 2

The life forms of mosses in subprovinces of the forest-steppe zone of Ukraine

Життєві форми	ПСПП		ЛПП		СРЛП	
	Кількість видів					
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
низькі нещільні дернини	73	20,3	37	16,2	31	15,7
плоский килим	70	19,5	50	21,9	43	21,8
низькі щільні дернини	42	11,7	21	10,5	21	10,7
таломний килим	28	7,8	14	6,1	5	2,5
нещільні плетива	28	7,8	26	11,8	24	12,2
високі нещільні дернини	25	7,0	15	7,9	17	8,6
високі щільні дернини	24	6,7	11	4,8	12	6,1
низькі подушки	21	5,8	9	4,4	8	4,1
вертикально-галузистий килим	14	3,9	8	3,5	7	3,6
кільчасто-галузисті дернини	13	3,6	15	6,6	17	8,6
високі подушки	8	2,2	3	1,3	3	1,5
павутинистий килим	6	1,8	7	3,1	6	3,0
щільні плетива	4	1,1	2	1,0	1	0,6
деревоподібні дернини	3	0,8	2	0,9	2	1,0
Загальна кількість видів в під провінціях	359	100	228	100	197	100

Отже, аналіз життєвих форм мохоподібних Лісостепу України свідчить про перевагу в біоморфологічній структурі бріофлори трьох життєвих форм (низька нещільна дернина, плоский килим, низька щільна дернина (197 видів, 51,3 % від всієї кількості видів) як на всій досліджуваній території, так і в підпровінціях. Певні зміни в бік зниження чи підвищення частки біоморф в межах підпровінцій можна пов'язати з регіональними особливостями бріофлори регіону дослідження. Так, наприклад, підвищення частки кільчасто-галузистої дернини із заходу на схід вказує на підвищення питомої ваги сфагнів (що ілюструється збільшенням кількості видів). А збільшення долі таломного килиму на захід підкреслює підвищення видового різноманіття печіночників, що пов'язане з підвищенням зволоження, зниженням континентальності клімату.

Список літератури

- АНДРЕЕВА Е.Н. Методы изучения мохового покрова // Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. – 240 с. – С. 130-138.
- Бойко М.Ф. Мохообразные Левобережного Полесья УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. – ботаника. – Киев: 1976. – 24 с.
- Бойко М.Ф. Про синузії мохоподібних // Укр. ботан. журн. –1978. – Т. 35, № 1. – С. 87-92.
- Бойко М.Ф. Биоморфологическая структура бриофлоры степной зоны // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биологии. – 1991. – Т. 96, № 3. – 118-124.
- Бойко М.Ф. Анализ бриофлоры степной зоны Европы. – Киев: Фитосоциоцентр, 1999. – 180 с.
- Бойко М.Ф. Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
- Миркин Б.М., НАУМОВА Л.Г., СОЛОМЕЦ А.И. Современная наука о растительности. – Москва: Логос, 2002. – 264 с.

- ПОПОВА Н. Н. Бріофлора Среднерусской возвышенности: хоровология, антропогенная трансформация и проблемы сохранения: Автореф. дис. ... д-ра биолог. наук: 03.00.05. – ботаника – Воронеж, 1998. – 40 с.
- СЛОБОДЯН М.П. Лиственные мхи Советских Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. Наук: 03.00.05. – ботаника.. – Львов, 1950. – 12 с.
- УЛИЧНА К.О. Форми росту мохоподібних Карпатського високогір'я // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27, № 2. – С. 189-195.
- GIMINTGAM C.H., W.M. ROBERTSON Preliminary in vestigations on the structure of bryophytic communities // Transaction of the British Bryol. Soc. – 1950. – Vol. 1, № 4. – P. 330-344.
- GIMINTGAM C. H., SMITH R.I. Growth form and water relations of mosses in the maritime Antarctic // Brit. Antarct. Surv. Bull. – 1971. – № 25. – P. 1-21.
- HERZOG TH. Geographie der Moose. – Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1926. – 439 s.
- IWATSUKI Z. The epiphytic bryophyte communities in Japan // The Journ. Hattori Bot. Lab. – 1960. – Vol. 22. – P. 159-350.
- MAGDEFRAU K. Die Lebensformen der Laubmoose // Vegetatio. – 1969. – Vol. 16. – S. 285-297.
- MAGDEFRAU K. Life-forms of Bryophytes // Bryophyte Ecology. – London: New York. – 1982. – P. 45-58.
- MEUSEL H. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose // Nova Acta Leopoldina. – 1935. – Vol. 3. – P. 123-277.

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 05.05.2010 р.

Адреса автора:

*С.В. Гапон
Полтавський національний педагогічний
університет імені В.Г. Короленка
вул. Остроградського, 2
м. Полтава, 36003
Україна
E-mail: gaponsv@mail.ru*

Auhtor's address:

*S.V. Gapon
Poltava National Pedagogical University
2, Ostrogradska Str.
Poltava, 36003
Ukraine
E-mail: gaponsv@mail.ru*