

УДК 582.32 : 581.9 : 575.826

Раймольт ВИЛЬДЕ

АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ФОРМЫ РОСТА И ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ У АРКТИЧЕСКИХ МХОВ

При изучении мохового покрова важное место занимает изучение формы роста и жизненных форм у мхов. Традиционно в работах экологического направления для определения формы роста используется классификация Гимингема (Gimingham, Robertson, 1950; Gimingham, Birse, 1957).

Новым шагом в изучении жизненных форм и форм роста мхов можно считать работы (Mägdefrau, 1969; 1982). Под формой роста (Meusel, 1935) понимаются особенности морфологии одиночного стебля. Жизненная форма включает в себя форму роста одиночных стеблей и способ совместного роста особей, сформировавшихся во взаимосвязи с внешними факторами. Таким образом, жизненная форма — чисто экологическое понятие. Классификация жизненных форм для арктических мхов приведена Р. Э. Лонгтоном (Longton, 1982). В данной работе рассмотрим жизненную форму и форму роста по К. Мядефрау (Mägdefrau, 1969; 1982), попытаемся оценить их значимость в жизненных процессах и изменчивость в зависимости от экологических условий.

Мхи поглощают влагу из воздуха или из верхних слоев почвы, но как показывают данные многих авторов (Lange, 1969; Bowen, 1933; Малышева, 1981), этого количества не хватает для жизненных процессов, поэтому первичное значение имеет водоудерживающая способность мха.

Жизненные процессы мха основываются на фотосинтезе. Фотосинтез мхов во многом отличается от фотосинтеза высших растений. Существенно, что высушенные мхи при получении влаги способны вновь фотосинтезироваться (Hinshiri, Proctor, 1971). Большинство арктических мхов могут это делать даже круглосуточно в условиях полярного дня (Oechel, Collins, 1973).

Методика

Материал собран в июне, июле и августе 1981 г. в северной части Среднесибирского плоскогорья на плато Путорана (юго-восточный склон горы Бучарама). Пробные площадки были выбраны в шести разных растительных сообществах:

- 1) лиственничник голубично-брусничный зеленомошный с ольхой;
- 2) лиственничник голубично-брусничный зеленомошный;
- 3) лиственничное ольховое бруснично-голубичное лишайниковое редколесье;
- 4) лиственничное бруснично-голубичное лишайниковое редколесье;
- 5) подгольцовый кустарничковый ольховник;
- 6) подгольцовый кустарничковый ёрник.

В каждом сообществе методом случайного отбора было найдено 10 пробных площадок размером 50×50 см, на которых определяли

общее покрытие мохового покрова, покрытие *Pleurozium schreberi*, толщину его живого и мертвого слоя, толщину A_0 и длину одиночного стебля (табл. 1).

Таблица 1

Величины, характеризующие моховой покров

Растительное сообщество	Покры- тие мо- хового яруса, %	Покры- тие <i>P. schre- beri</i> , %	Толщина живой части дернины L_{\max} , см	Толщина мертвой части дернины, см	Толщина A_0 , см	Длина стебля l , см	l/L_{\max}
1	90	55	3,6	3,3	10,5	3,7	1,0
2	95	88	2,6	2,2	7,6	3,1	1,2
3	20	6	1,8	1,3	7,1	3,1	1,7
4	12	2	1,7	1,5	10,0	3,0	1,8
5	41	5	1,8	2,1	1,4	3,0	1,7
6	55	10	1,6	2,0	5,3	3,6	2,3

Таблица 2

Средние температуры на поверхности (T_1) и внутри моховой дернины на границе живой и мертвой части (T_2), °С

Растительное сообщество	Время суток, ч								
	1	4	7	10	13	16	19	22	\bar{T}
1 T_1	6,0	7,0	9,5	22,5	24,2	23,1	18,0	9,0	14,9
	T_2	5,1	6,0	10,1	20,3	21,8	22,1	14,3	9,6
2 T_1	6,6	5,8	8,9	21,0	29,4	25,4	18,7	10,4	15,8
	T_2	8,1	6,9	7,6	14,7	17,9	18,4	15,7	11,8
3 T_1	6,1	6,6	14,1	18,1	20,6	20,6	13,8	12,1	14,0
	T_2	7,5	7,2	12,7	13,6	20,2	18,2	16,7	15,3
4 T_1	7,5	8,1	17,2	22,1	26,3	24,1	16,9	14,7	17,1
	T_2	8,1	7,8	13,7	14,7	21,8	19,6	18,0	16,5
5 T_1	6,4	5,6	8,6	22,2	26,3	24,4	18,0	10,0	15,2
	T_2	8,5	7,2	7,9	14,6	18,7	19,2	16,4	12,3
6 T_1	5,8	5,3	11,5	30,9	38,8	35,3	19,7	8,9	19,5
	T_2	6,9	6,7	11,4	24,1	32,7	31,6	19,0	10,9

Для характеристики условий местообитания проводили микроклиматические наблюдения во всех сообществах. Через каждые 3 дня с трехчасовыми интервалами определяли температуру на поверхности дернины *P. schreberi* и внутри на границе живой и мертвой части мха ртутным термометром (табл. 2), скорость ветра на высоте 2 м ручным анемометром, влажность воздуха на высоте 3 см от мохового покрова психрометром Ассмана. Влажность живой и мертвой части мха и A_0 определяли взвешиванием через каждые 5 дней (табл. 3). Для харак-

Таблица 3

Средняя влажность *P. schreberi* (% от абсолютно сухого веса)

Растительное сообщество	Живая часть мха	Мертвая часть мха	A_0
1	214	194	196
2	118	205	250
3	71	145	193
4	48	119	664
5	31	113	170
6	28	63	139

Средняя иссушающая способность (\bar{E}_a) атмосферы, мм/сут

Растительное сообщество	Время суток, ч								
	1	4	7	10	13	16	19	22	\bar{E}_a
1	0,27	0,29	1,42	1,94	2,73	3,79	1,64	1,43	1,56
2	0,19	0,68	1,16	2,04	3,76	2,98	1,84	1,22	1,73
3	0,54	0,06	1,03	2,69	4,79	3,86	2,26	1,19	2,05
4	0,58	0,22	1,39	2,65	4,60	4,00	2,49	1,32	2,16
5	0,50	0,36	0,43	1,81	4,50	4,52	1,87	1,99	2,00
6	0,37	0,26	0,37	2,37	9,10	7,97	2,72	1,62	3,10

Таблица 5

Средний дневной ход ФАР в районе наблюдения, вычисленный по данным ближайших метеостанций, кал/см²·мин

Время суток, ч	1	4	7	10	13	16	19	22	\bar{I}_{\max}
ФАР	0,009	0,040	0,152	0,271	0,308	0,231	0,102	0,022	0,142

теристики режима влажности вычисляли иссушающую способность атмосферы (табл. 4) (Пенман, 1968)

$$E_a = 0,35(0,5 + 0,537u)(e_a - e_d),$$

где u — скорость ветра на высоте 2 м (м/сек); $e_a - e_d$ — недостаток насыщения атмосферы на производимой отчет высоте (мм рт. ст.).

Для характеристики светового режима в качестве исходных использовали данные двух ближайших метеостанций Диксон (73°32') и Туруханск (65°45') по прямой и рассеянной радиации (Справочник..., 1967).

По этим данным вычисляли (табл. 5) средний ход фотосинтетически активной радиации (ФАР) в районе наблюдений (69°32') (Тоолинг, Нийлиск, 1967) по следующей формуле:

Таблица 6

Средний коэффициент пропускания и средняя интенсивность ФАР

Растительное сообщество	Коэффициент пропускания	Средняя интенсивность ФАР, кал/см ² ·мин
1	0,27	0,038
2	0,31	0,044
3	0,56	0,079
4	0,66	0,094
5	0,44	0,062
6	0,73	0,104

$$\sum Q = C_{s\beta} \sum S' + C_D \sum D,$$

где $C_{s\beta} = 40$; $C_D = 0,60$; $\sum S'$ — интенсивность прямой радиации; $\sum D$ — интенсивность рассеянной радиации.

Парой пиранометров Янишевского определяли коэффициент пропускания для суммарной и рассеянной радиации. По этим данным найден коэффициент пропускания для ФАР (табл. 6).

В данной работе интенсивность фотосинтеза определяли методом радиоактивного углерода. Прибор состоял из газгольдера емкостью 10 л, листовой камеры, насоса и резиновых труб, соединяющих их в замкнутую систему со смесью воздуха, содержащей 1% (по объему)

$^{12}\text{CO}_2 + ^{14}\text{CO}_2$ с начальной активностью 5 $\mu\text{Ки/л}$. Насос обеспечивал движение воздуха в системе со скоростью 30 л/ч. Для сохранения постоянной температуры листовую камеру помещали в стеклянную банку с водой.

Фотосинтез характеризуется кривыми истинного фотосинтеза, которые сглажены следующей функцией:

$$P(x) = \frac{V(x-x_0)}{K_M + x - x_0} \left[1 - e^{-\frac{\alpha(x-s)}{s}} \right],$$

где P — интенсивность фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$); x — исследуемый фактор (влажность мха, температура, интенсивность света).

Первый множитель аналогичен уравнению Михаэлиса—Ментена, где V — максимальный фотосинтез; $K_M + x_0$ — соответствует константе Михаэлиса (при отсутствии ингибирования) $P(x) = 0,5 V$; второй — характеризует ингибирование фотосинтеза исследуемым фактором. При этом S — значение фактора, при котором истинный фотосинтез равен нулю, α — константа, характеризующая эффективность ингибирования исследуемым фактором. Соответствующие данные параметров приведены в табл. 7.

Таблица 7

Значения параметров функции сглаживания кривых фотосинтеза

Растительное сообщество	Исследуемый фактор	V	K_M	S	x_0	α
1	T	1,579	5,146	74,896	0,672	7,2692
3	T	2,066	15,197	40,498	-1,154	10,4772
5	T	2,028	7,159	143,268	0,592	4,0803
1	I	1,563	0,047	0,544	0,0034	1,4529
3	I	1,457	0,110	0,605	0,0036	19,5065
5	I	2,230	0,190	0,763	0,0051	2,6345
1	H	1,886	205,3	1343,4	111,3	4,4709
3	H	1,461	28,5	1791,2	78,8	2,4136
5	H	1,908	67,6	1282,0	56,0	2,3738

Для изучения влияния моховой дернины на водный режим мхов был проведен следующий эксперимент. Часть моховой дернины насыщали водой, погружая ее в воду на 1 ч, отделяли зеленую часть вместе с неразложившейся коричневой, затем из дернины вырезали цилиндр весом 50 г, а также выделяли отдельные растения общим весом 1 г. Цилиндрический вырез дернины и отдельные растения помещали в камеру с температурой 10°C, освещенностью 30%, иссушающей способностью атмосферы 1,3. Для сохранения постоянной влажности на дно камеры помещали кристаллическое едкое кали (KOH), которое изолировали от камеры занавесом. Отдельные особи (до достижения постоянного веса) взвешивали через каждые 30 мин, дернину через 2 ч. Были получены кривые, характеризующие высушивание моховой дернины и одиночного стебля. Их сглаживали функцией

$$H(t) = H_{\max} e^{-\frac{E_a t}{B}},$$

где H — влажность мха (% от абсолютно сухого веса); H_{\max} — максимальная влажность мха; E_a — иссушающая способность атмосферы

(Пенман, 1968); B — эмпирическая константа, характеризующая скорость высушивания мха одиночного стебля (B_v) и всей моховой дернины (B_s); t — время (ч).

Если высушивание одиночного стебля характеризуется функцией $H_v(t)$, высушивание дернины — $H_s(t)$ и зависимость интенсивности фотосинтеза от влажности мха — $P(H)$, можно вычислить увеличение поглощения CO_2 благодаря водоудерживающей способности дернины, по следующей формуле:

$$M_1 = \frac{\int_0^{a_2} P(H_s(t)) dt}{\int_0^{a_1} P(H_v(t)) dt},$$

где $H_v(a_1) = H_0$; $H_s(a_2) = H_0$; H_0 — содержание во мху влаги, при которой истинный фотосинтез равен нулю.

Обусловленное моховой дерниной влияние изменения температурного режима на поглощение CO_2 в процессе фотосинтеза можно вычислить следующим образом: если \bar{T}_1 — средняя температура на поверхности моховой дернины, \bar{T}_2 — средняя температура внутри моховой дернины на границе живой и мертвой части мха, то температура (\bar{T}) на глубине (L)

$$\bar{T}(L) = \bar{T}_2 + (\bar{T}_1 - \bar{T}_2) \frac{L_{\max} - L}{L_{\max}},$$

где L_{\max} — толщина живой части моховой дернины.

Если функция $P(T)$ характеризует зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры, то можно вычислить влияние дернины на количество поглощенного CO_2

$$M_2 = \frac{\int_0^{L_{\max}} P(T(L)) dL}{P(\bar{T}_1) L_{\max}}.$$

Изменение количества поглощенного CO_2 , обусловленное влиянием дернины на световой режим мха, можно найти следующим образом: если \bar{I}_{\max} — средняя интенсивность ФАР на поверхности моховой дернины, I_0 — интенсивность света, при которой истинный фотосинтез равен нулю, а уменьшение света в моховой дернине описывает функция

$$I(L) = \bar{I}_{\max} e^{-\mu L},$$

тогда

$$M_3 = \frac{\int_0^{L_{\max}} P(I(L)) dL}{P(\bar{I}_{\max}) L_{\max}}.$$

Для определения коэффициента поглощения ФАР μ в моховой дернине предполагаем, что мох вымирает внизу от дефицита света:

$$P(\bar{I}_{L_{\max}}) = 0,$$

где $\bar{I}_{L_{\max}}$ — средняя интенсивность ФАР внутри моховой дернины на границе живой и мертвой части мха

$$P(I_0) = 0,$$

и следовательно,

$$\bar{I}_{L_{\max}} = I_0$$

и

$$\mu = \frac{\ln \bar{I}_{\max} - \ln I_0}{L_{\max}}.$$

Результаты и обсуждение

К примеру рассмотрим изменения структуры дернины *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. в зависимости от условий местообитания. Результаты вычислений приведены в табл. 8, откуда выясняется, что моховая дернина оказывает значительное влияние на световой и водный режимы мхов, но влияние дернины на температурный режим ничтожно и его можно не учитывать. Световой и водный режимы изменяются в местообитаниях в тесной связи друг с другом, поэтому целесообразно рассматривать их вместе.

Таблица 8

Значения параметров, характеризующих форму роста и жизненную форму мха *P. schreberi*

Растительное сообщество	H_{\max}	B_v	B_s	μ	M_1	M_2	M_3	$M_1 \times M_3$
1	908,5	2,37	12,64	0,6705	5,333	0,989	0,402	2,143
2	920,2	2,05	20,53	0,9848	10,015	0,969	0,404	4,042
3	1106,1	2,31	30,84	1,7187	13,351	0,998	0,346	4,622
4	1354,3	2,32	38,68	1,8858	16,673	0,973	0,346	5,772
5	889,8	1,97	22,76	1,3913	11,553	0,976	0,351	4,049
6	1291,4	1,78	47,61	1,9083	26,747	0,989	0,342	9,153

Произведение $M_1 \times M_3$ можно рассматривать как коэффициент полезного действия моховой дернины (т. е. жизненной формы) и его связь с водным и световым режимами местообитаний характеризует следующее уравнение двумерной регрессии

$$M_1 \times M_3 = a_0 + a_1 \bar{I}_{\max} + a_2 E_a,$$

где $a_0 = -3,810$; $a_1 = 12,225$; $a_2 = 3,769$ при $R_{y(xz)} = 0,980$.

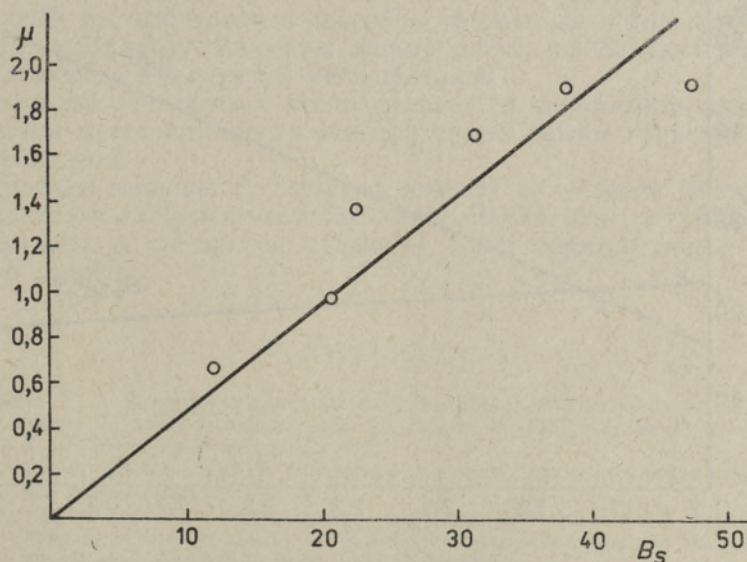


Рис. 1. Взаимосвязь коэффициентов, характеризующих пропускание света (μ) и водоудерживающую способность моховой дернины (B_s).

Константы B_s и μ характеризуют моховую дернину (жизненную форму). Их цифровые значения тесно связаны друг с другом (рис. 1). Это показывает, что обе константы характеризуют одно и то же явление — густоту дернины. Константа B_v характеризует водоудерживающую способность одиночного стебля (форму роста). Связь μ , B_s и B_v со световым и водным режимами показана на рис. 2 и 3, откуда видно, что константы, характеризующие жизненную форму (μ и B_s), очень чувствительны к изменениям условий местообитания, но изменения B_v малы и не имеют приспособительного значения.

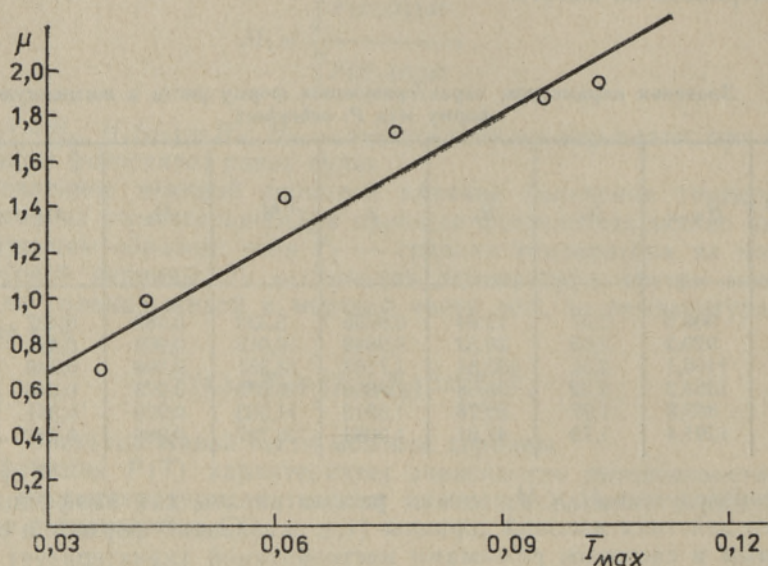


Рис. 2. Зависимость коэффициента поглощения света (μ) от средней интенсивности ФАР (\bar{I}_{max}).

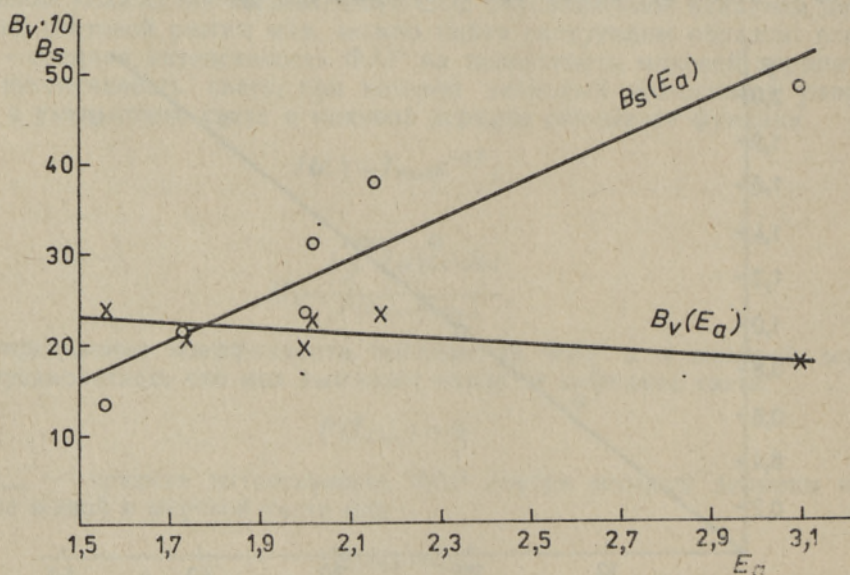


Рис. 3. Зависимость коэффициентов, характеризующих водоудерживающую способность одиночного стебля (B_v) и моховой дернины (B_s) от иссушающей способности атмосферы (E_a).

Покрытие *P. schreberi* хорошо коррелируется со световым ($r = -0,778$) и влажностным ($r = -0,557$), но слабее с температурным ($r = -0,208$) режимом местообитания. Эти факторы тесно связаны друг с другом и поэтому трудно сказать, какой из них более важен в распределении мхов. Среднее покрытие *P. schreberi* хорошо коррелируется с величинами, характеризующими жизненные формы (B_s $r = -0,632$; $M_1 \times M_3$ $r = -0,478$).

На каждом местообитании измерялась длина живой части одиночного стебля. Ее отношение к толщине живой дернины характеризует строение дернины (жизненную форму). В затененных местообитаниях мох растет практически вертикально, в более светлых и сухих местах стебли начинают наклоняться, образуя густо переплетенную дернину.

Итак, жизненная форма, изменяющаяся в широких пределах, очень важный фактор в формировании условий среды у мхов. Изменения формы роста малы и на жизненные процессы мха значительно не влияют.

Выводы

- 1) Жизненная форма мха — важный фактор, формирующий его водный режим. Так дернина, *Pleurozium schreberi*, благодаря своей вододерживающей способности, в процессе фотосинтеза может поглощать CO_2 до 27 раз больше, чем отдельные ее стебли.
- 2) Дернина значительно уменьшает доступ ФАР к зеленым частям мха и этим уменьшает количество поглощенного CO_2 (у *Pleurozium schreberi* до трех раз).
- 3) Влияние жизненной формы на температурный режим мха незначительно. Изменения температурного режима дернины настолько малы, что практически не влияют на фотосинтез мхов.
- 4) Общая выгода жизненной формы изменчива и зависит от условий местообитания. Растущая в темном и влажном месте дернина *P. schreberi* поглощает в процессе фотосинтеза 2,1, в светлом и сухом — 9,2 раза больше CO_2 , чем отдельные ее стебли.
- 5) Показатели, характеризующие жизненную форму, тесно связаны с условиями местообитания и способны изменяться в больших пределах. Показатели, характеризующие форму роста, малоизменчивы и слабо коррелируются с условиями местообитания.
- 6) Покрытие *P. schreberi* тесно связано со световым и влажностным режимами местообитания, а температурный режим является маловажным фактором.
- 7) Строение дернины *P. schreberi* зависит от условий местообитания. В тенистых и влажных местообитаниях стебли мха растут практически вертикально, в светлых и сухих — более горизонтально, формируя густую дернину.

ЛИТЕРАТУРА

- Малышева Т. В. Влияние искусственного изменения влажности почвы на рост лесных наземных мхов и лишайников. — Экология, 1981, 12, № 4, 12—18.
- Пенман Х. Л. Растения и влага. Л., 1968.
- Справочник по климату СССР. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. Вып. 21. Л., 1967.
- Тооминг Х., Нийлиск Х. Коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР в естественных условиях. — В кн.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин, 1967, 140—149.
- Woven, E. I. The mechanism of water conduction in the musci considered in relation to habitat. Part I. Mosses growing in wet environments. — Ann. Bot., 1933, 47, N 186, 401—422.

- Bowen, E. I. The mechanism of water conduction in the musci considered in relation to habitat. Part II. Mosses growing in damp situations. — Ann. Bot., 1933, 47, N 187, 635—661.
- Bowen, E. I. The mechanism of water conduction in the musci considered in relation to habitat. Part III. Mosses growing in dry environments. — Ann. Bot., 1933, 47, N 188, 889—912.
- Gimingham, C. H., Robertson, E. T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. — Trans. British Bryol. Soc., 1950, 1, N 4, 330—344.
- Gimingham, C. H., Birse, E. Ecological studies on growth form in bryophytes. 1. Correlations between growth form and habitat. — J. Ecol., 1957, 45, N 2, 533—545.
- Hinshiri, H. M., Proctor, M. C. F. The effect of desiccation on subsequent assimilation and respiration of the bryophytes *Anomodon viticulosus* and *Porella platyphylla*. — New Phytol., 1971, 70, N 3, 527—538.
- Lange, O. L. CO₂-Gaswechsel von Moosen nach Wasserdampfaufnahme aus dem Luft-raum. — Planta, 1969, 89, N 1, 90—94.
- Longton, R. E. Bryophyte vegetation in polar regions. — In: Bryophyte Ecology. London — New York, 1982, 123—165.
- Meusel, H. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. — Nova acta Leopold., 1935, 33, N 12, 123—277.
- Mägdefrau, K. Die Lebensformen der Laubmoose. — Vegetatio, 1969, 16, N 5—6, 285—297.
- Mägdefrau, K. Life forms of bryophytes. — In: Bryophyte Ecology. London — New York, 1982, 45—58.
- Oechel, W. C., Collins, N. I. Seasonal patterns of CO₂ exchange in bryophytes at Barrow, Alaska. — In: Primary Production and Production Processes, Tundra Biome. Proceedings Conf., Dublin, Ireland, April, 1973. Dublin, 1973, 197—203.

Таллинский ботанический сад
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
11/1 1985

Raimolt VILDE

ARKTILISTE SAMMALDE ELUVORMI JA KASVUVORMI ADAPTATIIVSEST TÄHTSUSEST

Käesolevas töös on vaadeldud sammalde eluvormi ja kasvuvormi K. Mägdefrau (1982) järgi. Materjal on kogutud Taimõri poolsaarelt Putorana mägismaalt. Tehakse katse kvantitatiivselt hinnata eluvormi ja kasvuvormi tähtsust sammalde eluprotsessides (*Pleurozium schreberi* näitel). Selleks hinnati eluvormi ja kasvuvormi põhjustatud mikrokliima muutuste mõju sammalde poolt fotosünteesil seotud CO₂ hulgale. Selgus, et eluvorm on tähtis niiskus- ja valgusrežiimi kujundajana, temperatuurirežiimile ta määrgatavat mõju ei avalda. Sammalde eluvorm on kergesti muutuv ning samblad kohanevad suure osas keskkonnatingimustega just selle muutuvuse tõttu. Sammalde kasvuvorm on väikese muutumisvõimega ja sellel ei näi olevat kohastumuslikku väärtust.

Raimolt VILDE

THE IMPORTANCE OF GROWTH AND LIFE FORMS UPON THE ADAPTION ABILITY OF ARCTIC MOSSES

The present paper deals with the life and growth forms of mosses after K. Mägdefrau (1982). Corresponding investigations were carried out in the Putorana Upland situated in the southern part of the Taimyr Peninsula. A quantitative estimation of the importance of life form and growth form in the living processes of mosses was made on the example of *Pleurozium schreberi*.

For that purpose the changes in the microclimate caused by life forms and the influence of those changes on the photosynthetically fixed CO₂ were calculated. It was established that the life form has a significant influence on the humidity and light intensity of moss shoots, but, on the other hand, has only a slight effect on the temperature regime. The life form of mosses is very changeable, and the mosses get often adapted to environmental conditions thanks to those changes. The importance of the life form is not similar in different environmental conditions. On the other hand it could be observed that the growth forms of mosses have few variations which seem to lack the ability of adaption.