

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2023.39.57-66>

УДК 582.32:561.32

Бешлей С.В., Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р.

ВМІСТ ФЕНОЛІВ ТА АКТИВНІСТЬ ПОЛІФЕНОЛОКСИДАЗИ В ГАМЕТОФІТІ ДОМІНАНТНИХ МОХІВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ УКРАЇНСЬКОГО РОЗТОЧЧЯ

Мохоподібні є індикаторами стану лісових екосистем. Домінантні види лісових мохів чутливі до впливу абіотичних чинників та проявляють адаптивні реакції, відмінні від судинних рослин, які є визначальними для прогнозу змін природного середовища. Проаналізовано зміни вмісту водорозчинних фенолів та активності поліфенолоксидази в гаметофіті домінантних епігейних лісових мохів залежно від зміни інтенсивності інсоляції, водно-температурних режиму ґрунту і повітря у дослідних локалітетах лісових екосистем Українського Розточчя. У стійких видів мохів *Polytrichum formosum* і *Atrichum undulatum* встановлено найбільший вміст водорозчинних фенольних сполук (ФС) на території заповідного букового лісу в умовах низької інтенсивності освітлення та достатньої вологості місцевиростань. Максимальні показники ФС були виявлені у *A. undulatum* ($199,5 \pm 9,8$ мкг/г маси сухої речовини), а найменші — у *Plagiobnium affine* ($54,7 \pm 2,6$ мкг/г маси сухої речовини), чутливого до змін екологічних умов місцевиростань на всіх досліджуваних ділянках. Суттєве зменшення вмісту ФС на ділянках порушених екосистем може свідчити про активну участь фенолів у пристосуванні мохів до впливу високої інтенсивності освітлення, підвищених температур та дефіциту вологи. Найбільші показники активності поліфенолоксидази (ПФО) визначені для зразків *P. affine* ($120,4 \pm 6,1$ відн. од./г маси сухої речовини *с) і *P. formosum* ($41,8 \pm 2,1$ відн. од./г маси сухої речовини *с) з місцевиростань за несприятливих умов на території стаціонарної рекреації. Прямої кореляції між вмістом фенольних сполук та активністю ПФО не було встановлено. Вища активність ферменту в умовах високої інтенсивності освітлення, ніж у затінених місцевиростаннях, може свідчити про взаємозв'язок між ПФО та фотосинтезом. Підвищення активності ПФО сприяє значному утворенню хітонів, які, нагромаджуючись у клітинних стінках, зменшують процеси перекисного окиснення ліпідів, регулюють їх проникність та забезпечують краще зберігання вологи у мохових дернинах.

Ключові слова: *Polytrichum formosum*, *Plagiobnium affine*, *Atrichum undulatum*, водорозчинні фенольні сполуки, поліфенолоксидаза, мікрокліматичні умови середовища.

Мохоподібні є важливим компонентом багатьох наземних екосистем, які успішно заселяються і виживають в екстремальних умовах навколишнього середовища. Вони, як правило, формують просторово відособлений компонент фітоценозу зі своєю структурою, складом життєвих форм і взаємозв'язків між видами, який здатен відображати зміни екологічного режиму рослинних угруповань та рівень антропогенної дегресії лісових екосистем (Fudali E, Wolski, 2015; Wolski, Kruk, 2020). За їх реакціями на вплив абіотичних та біотичних екологічних факторів середовища можна визначати напрямок дії факторів і спрогнозувати зміни природного середовища. Встановлення механізмів стійкості рослин до абіотичних стресорів, а саме системи адаптивних реакцій як індукованих стресом онтогенетичних пристосувань, набуває особливої актуальності у зв'язку з глобальними екологічними змінами та зростанням антропогенного навантаження на екосистеми. В несприятливих

кліматичних умовах фізіологічні реакції, продуктивність й активності метаболізму толерантних видів мохів мають виражену дію на їх біохімічні складові, що є визначальним для функціонування екосистем з підвищеною напруженістю абіотичних чинників.

Важливими сполуками, які синтезуються на зміну умов зовнішнього середовища, є фенольні сполуки. У результаті експериментальних досліджень встановлено індукцію синтезу фенольних сполук у гаметофіті мохів у відповідь на вплив УФ-випромінювання, високу інтенсивність освітлення, температурний стрес, засолення (Кобилецька, та ін., 2013, Бешлей, та ін., 2014; Карпінець, Лобачевська, Баранов, 2016, Bogdanović, 2011; Liu et al., 2015). Оскільки мохоподібні не мають в епідермісі лігніну, на відміну від судинних рослин, вони розвинули молекулярний механізм їхньої стратегії виживання, а саме біохімічну здатність нагромаджувати підвищені кількості фенольних сполук, щоб стати неїстівними для більшості травоядних тварин та забезпечити захист від випасання (Glime, 2006; Zhang, 2023). Фенольні сполуки діють як перша лінія забезпечення стійкості рослин до хвороб, беручи участь як у наземних, так і підземних системах захисту. Характерною особливістю мохів є високий вміст фенольних сполук. Червоно-коричневе забарвлення клітинних стінок ризоїдів, каулономних столонів протонеми, макро- і мікронеми пагонів та виводкових тілець мохоподібних здебільшого зумовлене фенольними сполуками, які мають визначальне значення для формування стійкості рослин (Smolińska-Kondla et al., 2022).

Поряд із синтезом фенольних сполук, у мохоподібних активується поліфенолоксидаза, яка каталізує окиснення монофенолів та/або о-дифенолів до о-хінонів з відновленням кисню до води, що призводить до утворення білкових комплексів і коричневих пігментів меланіну. Через відокремлення локалізованого в хлоропластах ферменту від субстратів у вакуолі, роль поліфенолоксидази в рослинах найчастіше визначають як захист від травоядних тварин і проникнення патогенів. Встановлено, що поліфенолоксидаза сприяє адаптації рослин до мінливих умов середовища (Larcher, 2000; Cansev, Guien, Eris, 2009; Ortega-Garcha, Peragon, 2009; Araj et al., 2014). В останні роки дослідження участі ферменту в метаболізмі мохів пов'язане із вивченням кодування гена поліфенолоксидази, оцінці сезонних змін її активності та за різних фізико-хімічних характеристик субстратів місцевиростань (Richter et al., 2005; Tahvanainen Haraguchi, 2013; Thakur, Kapila, 2017).

Мохоподібні найчастіше використовують в екологічних дослідженнях через їх високу біоіндикативність рослинних угруповань, в яких вони розвиваються (Wolski, Kruk, 2020), або субстратів, на яких вони ростуть (Fudali E, Wolski, 2015). Окрім того, деякі види мохів також вважаються маркерними показниками природності рослинних екосистем, переважно лісових (Kłama, Żagnowiec, Jędrzejko, 1999). Особливу увагу заслуговує стан мохового ярусу лісових екосистем, передусім заповідних, старовікових (Mölder et al., 2015)]. Оскільки досі є мало даних щодо впливу змін екологічних умов на вміст фенолів і активність поліфенолоксидази як однієї із ланок захисної системи стійких домінантних мохів заповідних та антропогенно порушених лісових екосистем, це і стало метою нашої роботи.

Матеріали та методи дослідження

Дослідження проводили протягом літа 2021 року на території Українського Розточчя – унікального комплексу з точки зору геоморфологічної будови рельєфу та

біорізноманіття як автотрофного, так і гетеротрофного блоків (Шушняк, Савка, 2009). Домінантними епігейними мохами на дослідних ділянках були типові лісові верхньоспорогонні види: *Polytrichum formosum* (Hedw.) G.L. Smith., *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J. Кор. та *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. (Zubel et al., 2015). Зразки мохів та ґрунту під ними відбирали: 1) у зоні повного заповідання на території природного заповідника «Розточчя» на ділянці старовікових букових лісів Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення, координати місцезнаходження – 49°58'30.53"Пн. ш.; 23°38'8.99"Сх. д.; 2) у зоні стаціонарної рекреації «Верещиця» на території Яворівського національного природного парку, ділянка соснового лісу, 49°59'8.46"Пн. ш.; 23°38'33.82"Сх. д. 3) на ділянці вирубки 40-річного віку (урочище Верещиця); насадження сосни звичайної, самосів дуба червоного, 49°56'33.55"Пн. ш.; 23°38'13.20"Сх. д. (рис. 1).

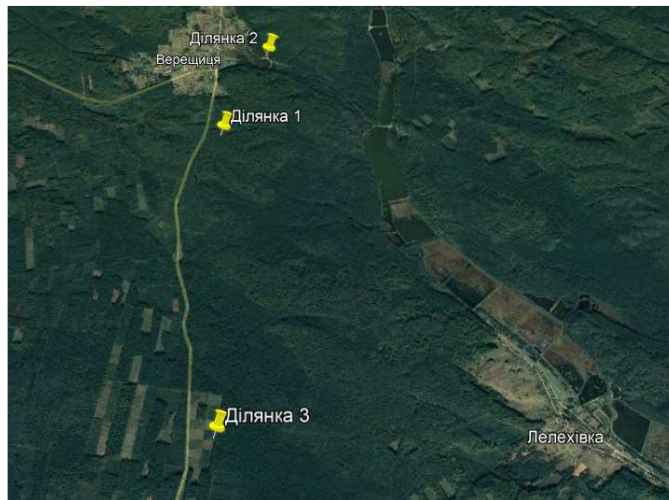


Рис. 1. Дослідні ділянки на території природного заповідника «Розточчя» та Яворівського національного природного парку.

Визначення загального вмісту фенольних сполук (ФС) у гаметофіті мохів здійснювали з використанням реактиву Фоліна-Деніса (Запрометов, 1993). Кількісний вміст ФС розраховували за калібрувальною кривою, використовуючи як стандарт пірокатехін. Активність поліфенолоксидази визначали спектрофотометрично за швидкістю окиснення парафенілендіаміну за методикою О. М. Бояркіна (Войцехівська та ін., 2010). Вологість ґрунту визначали термостатно-ваговим методом, температуру – ртутним термометром, вологість повітря і температуру над дернинами моху портативним гігрометром за загальноприйнятими методиками (Ипатов, Тархова, 1982), інтенсивність освітлення вимірювали люксометром Ю116 із фотоелементом Ф-102. Отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу, обраховували (середнє арифметичне \pm стандартна помилка), достовірність різниці в показниках

мохів з старовікового лісу та ділянок вирубки і рекреації перевіряли за t-критерієм $p < 0,05$ і $0,01$ (Зайцев, 1990).

Результати дослідження та їх обговорення

У результаті аналізу показників мікрокліматичних умов у липні на ділянці старовікових букових лісів встановлено менші показники інсоляції (30-45 тис. лк.), порівняно із насадженнями сосни звичайної (55-80 тис. лк) та зоною стаціонарної рекреації (75-95 тис. лк). Окрім того, для старовікових лісів відзначено характерне затінення внаслідок високих показників зімкнутості крон та добре розвинутого різновікового підросту, що забезпечує стабільніші умови водного і температурного режиму як повітря, так і ґрунту на усій досліджуваній території (Бешлей та ін., 2021). У зоні соснових насаджень після вирубки деревостану істотно зменшилося проективне покриття деревостану та підліску, проте збільшилася площа витоптаних ділянок, що призвело до підвищення інтенсивності освітлення і температурних показників повітря та втрати вологи у верхніх шарах ґрунту, зокрема у мохових дернинах. Для території стаціонарної рекреації встановлено значний ступінь дигресії рослинного покриву: найменші показники зімкнутості крон деревостану, відсутність підліску на значних площах, витоптування підстилки та істотне збільшення площі стежок та місць облаштування відпочинку. Це спричинило істотні зміни мікрокліматичних та едафічних умов місцевиростань мохів на цій території (таблиця).

Таблиця

Мікрокліматичні та едафічні умови на дослідних ділянках лісових екосистем Українського Розточчя у липні-серпні 2021 року, (n=25)*

Локалітет	Зімкнутість крон	Освітлення, тис. лк	Температура повітря, °С	Вологість повітря, %	Температура ґрунту під мохом, °С	Вологість ґрунту під мохом, %
Старовікові букові ліси	0,8–0,9	30–45	24–26	76–85	18–21	11–17
Насадження сосни звичайної	0,6–0,7	55–80	30–34	58–69	22–30	7–15
Зона стаціонарної рекреації «Верецьця»	0,4–0,5	75–95	25–28	52–70	19–23	5–14

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

У гаметофіті домінантних листостеблових видів мохів лісових екосистем Українського Розточчя вміст фенолів був в межах 61,5–199,5 мкг/г маси сухої речовини й активність поліфенолоксидази (ПФО) змінювалась від 41,8 до 120,4 відн. од./г маси сухої речовини *с (рис. 2, 3).

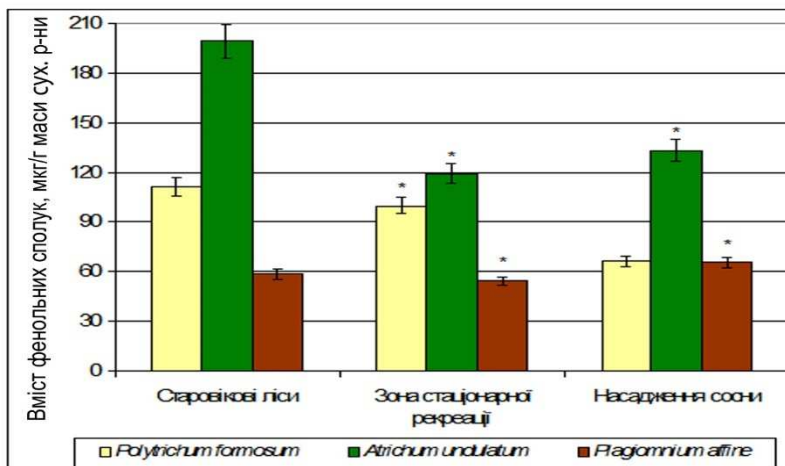


Рис. 2. Вміст водорозчинних фенольних сполук (мг/г маси сух. р-ни) у гаметофіті домінуючих видів мохів на дослідних ділянках. * – різниця статистично достовірна, порівняно з ділянкою старовікових лісів при $p < 0,05$.

Найбільший вміст водорозчинних фенольних сполук виявили у *A. undulatum* на всіх досліджуваних ділянках, при тому в умовах низької інтенсивності освітлення та достатньої вологості місцевиростань моху на території заповідного букового лісу показники були найвищими. Подібний характер змін вмісту фенольних сполук встановлено для іншого типового лісового моху *P. formosum*, проте істотно меншу кількість вторинних сполук відзначено для зразків з відкритих місцевиростань на ділянці насадження сосни (рис. 2). На ділянках порушених екосистем встановлено суттєве зменшення вмісту фенольних сполук: для *P. formosum* на 10,5–40,6%, а для *A. undulatum* на 33,1–40,4%, порівняно із старовіковими бучинами, що може вказувати на активну участь фенолів у пристосуванні гаметофіту мохів до впливу абіотичних чинників довкілля. Серед досліджених видів моху *P. formosum* має найбільший ефект поглинання вільних радикалів. Витяжки (96% етанол) з цього моху проявляли здатність до інгібування активних форм кисню, як і 1 мМ розчин аскорбінової кислоти (Smolińska-Kondla et al., 2022).

Наявність вищих концентрацій фенольних сполук у тіньовитривалих рослинах, ніж у світлолюбних, суперечить гіпотезі балансу вуглець/поживна речовина рослини, яка передбачає, що вміст вторинних метаболітів позитивно корелює із цим співвідношенням (Glime, 2006). Гермс і Меттсон (Herms, Mattson, 1992) встановили, що в умовах затінення зменшується співвідношення C:N унаслідок обмеження фіксації вуглецю, тому ми повинні були очікувати нижчих концентрацій фенольних сполук у мохів із затіненого заповідного букового лісу. Проте їх вміст у зразках *P. formosum* та *A. undulatum* з цієї території був найбільшим. Це ендогідричні мохи, листки яких вкриті епідермальним восковим шаром на дорсальному боці, а на вентральній поверхні яких розміщені численні поздовжні асиміляційні пластинки, що утримують значну кількість CO_2 , подібно до мезофілу судинних рослин. Окрім того, відомо, що у листках *Polytrichum commune* Hedw. та *P. juniperinum* визначено значно більший вміст фенольних сполук, ніж у стеблах (Glime, 2006). Очевидно, мохоподібні як рослини

четвертого лісового ярусу, які повільно ростуть і адаптуються до тіні, відрізняються за особливостями фотосинтезу і метаболізму від трахеофітів.

Вміст фенольних сполук у вологолюбного *P. affine*, навпаки, був найменшим у заповідному лісі та дещо підвищувався на ділянці насадження сосни у посушливих умовах місцевиростань (рис. 2). Це свідчить про важливу фізіологічну адаптивну реакцію моху у несприятливих умовах середовища. Фенольні сполуки як найбільш стійкі антиоксидантні метаболіти виробляються рослинами в умовах високої інтенсивності освітлення, температурного та осмотичного стресів.

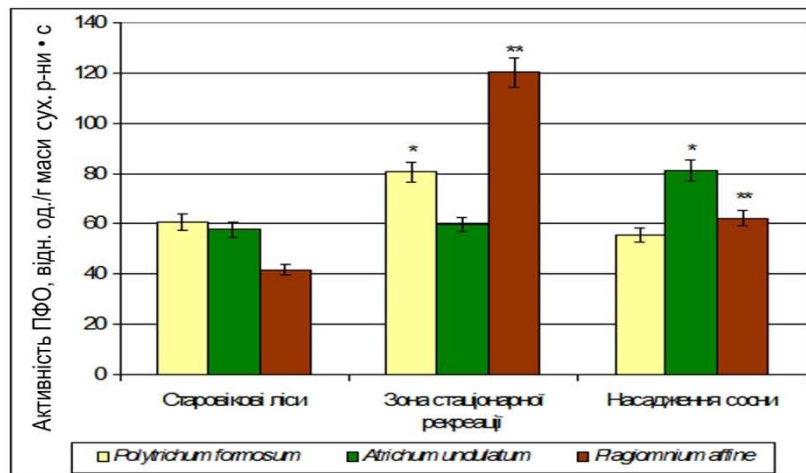


Рис. 3. Активність поліфенолоксидази (відн. од./г маси сух. р-ни • с) у гаметофіті домінантних видів мохів на дослідних ділянках. * – різниця статистично достовірна порівняно до ділянки старовікових букових лісів при $p < 0,05$, ** при $p < 0,01$.

Для досліджених видів мохів прямої кореляції між вмістом фенольних сполук та активністю ПФО не було встановлено. Найбільші показники ферментативної активності визначені для зразків *P. affine* і *P. formosum* з місцевиростань на території стаціонарної рекреації. Для *A. undulatum* найвища активність ферменту зафіксована на території соснових насаджень (рис. 3).

ПФО в рослинах відіграє важливу роль у імунній відповіді рослин, захисті від біотичних та абіотичних стресів і фізіологічному метаболізмі, зокрема бере участь у синтезі багатьох біологічно активних речовин, які спричиняють зменшення біодоступності клітинних білків, перешкоджаючи травленню та поглинанню поживних речовин комахами і мікроорганізмами (Zhang, 2023). Активність ПФО пов'язана з утворенням з розчинних фенольних сполук нерозчинних поліфенолів у клітинній стінці (Воескх et al., 2015). Вважається, що поява цього ферменту пов'язана з першими наземними рослинами, що свідчить про його роль в адаптації до абіотичного стресу, насамперед, зумовленого дефіцитом вологи (Wolski et al., 2021).

У стійких типових лісових видів мохів *P. formosum* та *A. undulatum* зміни активності поліфенолоксидази не мали закономірного характеру. На ділянці рекреації та насадженнях сосни її активність не зазнавала достовірних змін або незначно

збільшувалася, порівняно з ділянкою старовікових букових лісів (рис. 3). Таким чином, у стійких видів з життєвою формою високої пухкої дернини *P. formosum* та низької пухкої дернини *A. undulatum* пристосування до абіотичних змін середовища існування полягає у стабільності активності поліфенолоксидази. Вважається, що ПФО має як про-, так і антиоксидатну функції. Крім доказів на користь участі ПФО у захисті рослин від біотичних стресових факторів, було припущено, що існує механізм акліматизації, за допомогою якого окиснення накопичених фенольних сполук пригнічується, коли рослини зазнають екстремальних температур або посухи, унаслідок значного зниження ферментативної активності та зміни клітинного балансу утворення/деградації АФК. Отже, роль ПФО у функціонуванні рослин також може бути пов'язана з його проантиоксидантною активністю завдяки утворенню вторинних продуктів реакції, а саме активних форм кисню.

У чутливого до дії зовнішніх чинників *P. affine* на фоні незначне зменшення вмісту фенольних сполук встановлено істотне збільшення активності поліфенолоксидази на ділянках рекреації та у насадженнях сосни в умовах високої інтенсивності освітлення, підвищених температур та дефіциту вологи. Вища активність ферменту в умовах високої інтенсивності освітлення, ніж у затінених місцевиростаннях, може свідчити про взаємозв'язок між ПФО та фотосинтезом.

Оскільки фермент локалізується виключно в хлоропластах на мембрані тилакоїдів, тому нагромаджується переважно в просвіті тилакоїду (Кузьміна, Бухарина, 2020). Підвищення активності ПФО сприяє значному утворенню хінонів, які нагромаджуються у клітинних стінках, регулюють проникність перехідних пор, фізико-хімічні властивості самих мембран та зменшують процеси перекисного окиснення (Turunen, Olsson, Dallner, 2004). Високореакційні хінони автополімеризуються тим самим не лише захищають клітини рослин від збудників хвороб і комах, а й забезпечують краще зберігання вологи у дернинах моху.

Загалом зв'язок між ПФО та вторинними метаболітами рослин є складним, фермент може як синтезувати, так і розкладати метаболіти, залежно від конкретних фенольних сполук і умов навколишнього середовища.

Висновки

Отже, у домінантних видів мохоподібних на дослідних ділянках лісових екосистем адаптація до змін едафо-кліматичних умов відбувається завдяки мінливості вмісту водорозчинних фенольних сполук та активності поліфенолоксидази, однак прямої кореляції не було встановлено.

В умовах низької інтенсивності освітлення та достатньої вологості місцевиростань в заповідних старовікових лісах у стійких видів мохів зафіксовано найбільший вміст водорозчинних фенольних сполук та найменші показники активності поліфенолоксидази.

Пристосування до високої інтенсивності освітлення, підвищених температур та дефіциту вологи на ділянках антропогенно порушених лісових екосистем – стаціонарної рекреації та насаджень сосни, у чутливого моху *P. affine* здійснювалося завдяки істотному збільшенню активності поліфенолоксидази на фоні незначне зменшення вмісту фенольних сполук. У стійких видів *P. formosum* та *A. undulatum* показники вмісту фенольних сполук та активності поліфенолоксидази виявилися значно стабільнішими.

- Бешлей С.В., Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. 2021. Сезонні зміни вмісту пластидних пігментів у гаметофіті домінантних мохів у лісових екосистемах Українського Розточчя. *Наукові записки ДПМ*. Вип. 37. С. 95–104.
- Бешлей С., Соханьчак Р., Лобачевська О., Карпінець Л. 2015. Вміст фенолів і активність поліфенолоксидази в гаметофіті мохів *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та *Bryum argenteum* Hedw. за умов росту на відвалі вугільної шахти “Надія”. *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна. № 69. С. 256–264.
- Войцехівська О.В., Капустян А.В., Косик О.І. та ін. 2010. Фізіологія рослин: практикум. Луцьк : Терен. 420 с.
- Зайцев Г.Н. 1990. Математика в експериментальній ботаниці. М. : Наука. 296 с.
- Запрометов М.Н. 1993. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М. : Наука. 272 с.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н.. 1982. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом. *Экология*. № 4. С. 27.
- Карпінець Л., Лобачевська О., Баранов В. 2016. Вплив мохів на мікрокліматичні умови едафотопів породних відвалів і їхні адаптаційні реакції. *Біологічні студії / Studia Biologica*. Т. 10 Вип. 3–4. С. 119–128. **DOI:** <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.494>
- Кобилецька М., Бойко І., Кавулич Я., Терек О. 2013. Фенольні сполуки як компонентисаліцилат-індукованої адаптивної відповіді рослин пшениці на токсичну дію кадмію хлориду. *Біологічні студії / Studia Biologica*. Т. 7. Вип. 2. С. 75–82. **DOI:** <https://doi.org/10.30970/sbi.0702.283>
- Кузьміна П.А., Бухарина И.Л. 2020. Биохимический состав листьев клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в урбаносреде. *Вестник Пермского университета*. Вип. 1. С. 48–53. **DOI:** <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-1-48-53>
- Шушняк В., Савка Г. 2009. Історія природоохоронних досліджень території Яворівського національного природного парку. *Вісник Львівського університету*. Серія географічна. Вип. 37. С. 285–291.
- Araji S., Grammer T.A., Gertzen R., Anderson S.D., Mikulic-Petkovsek M., Veberic R., Phu M.E, Solar A., Leslie C.A., Dandekar A.M., Escobar M.A. 2014. Novel roles for the polyphenol oxidase enzyme in secondary metabolism and the regulation of cell death in walnut. *Plant Physiol*. Vol. 63 No 3, pp. 1191–203.
- Boeckx T., Winters A. L., Webb K. J., Kingston-Smith A. H. 2015. Polyphenol oxidase in leaves: is there any significance to the chloroplastic localization? *Journal of Experimental Botany*. Vol. 66 No 12, pp. 3571–3579. **DOI:** <https://doi.org/10.1093/jxb/erv141>
- Bogdanović M., Ilić M., Živković S., Sabovljević A., Grubišić D., Sabovljević M. 2011. Comparative study on the effects of NaCl on selected moss and fern representatives. *Australian Journal of Botany*. Vol. 59 No 8, pp. 734–740. **DOI:** <https://doi.org/10.1071/BT11059>
- Cansev A., Guien U, Eris A. 2009. Cold-hardiness of olive (*Olea europaea* L.) cultivars in cold-acclimated and non-acclimated stages: seasonal alteration of anti oxidative enzymes and dehydrin-like proteins. *J. of Ag. Sci*. Vol. 147, pp. 51–61.

- Fudali E, Wolski G.J. 2015. Ecological Diversity of Bryophytes on Tree Trunks in Protected Forests (A Case Study from Central Poland). *Herzogia*. Vol. 28, pp. 87–103. **DOI:** <https://doi.org/10.13158/heaia.28.1.2015.87>
- Glime J.M. 2006. Bryophytes and Herbivory. *Cryptogamie, Bryologie*, Vol. 27 No 1, pp. 191-203.
- Hermes D.A., Mattson W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly review of biology*. No 67, pp. 283-335.
- Kłama H. Żarnowiec J. Jędrzejko K. 1999. Mszaki naziemne w strukturze zbiorowiskroślinnych rezerwatów przyrody Makroregionu Południowego Polski. Bielsko-Biała: Politechnika Łódzka Filia w Bielsku-Białej. **DOI:** <https://doi.org/10.1046/j.1537-2995.1999.39399219278.x> [In Polish]
- Larcher W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosyst.* Vol. 134, pp. 279-295.
- Liu B., Lei C., Shu T. et al. 2015. Effects of low-temperature stress on secondary metabolism in mosses exposed to simulated N deposition. *Plant Ecology & Diversity*. Vol. 8 No 3, pp. 415–426. **DOI:** <https://doi.org/10.1080/17550874.2015.1010187>
- Mölder A., Schmidt M., Schönfelder E., Engel F., Schulz F. 2015. Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators*. Vol. 54, pp. 12–30.
- Ortega-Garcha F., Peragon J. 2009. The response of phenylalanine ammonia-lyase, polyphenol oxidase and phenols to cold stress in the olive tree (*Olea europaea* L. cv. Picual). *J. Agr. and Food Chem.* Vol. 89, pp. 1565–1573.
- Richter H., Lieberei R., von Schwartzenberg K. 2005. Identification and Characterisation of a Bryophyte Polyphenol Oxidase Encoding Gene from *Physcomitrella patens*. *Plant Biol (Stuttg)*. Vol. 7 No 3, pp. 283–291. **DOI:** <https://doi.org/10.1055/s-2005-837598>
- Smolińska-Kondla D., Zych M., Ramos P., Waclawek S., Stebel A. 2022. Antioxidant potential of various extracts from 5 common European mosses and its correlation with phenolic compounds. *Herba polonica*. Vol. 68 No 2, pp. 54–68. **DOI:** <https://doi.org/10.2478/hepo-2022-0014>
- Tahvanainen T., Haraguchi A. 2013. Effect of pH on phenol oxidase activity on decaying *Sphagnum* mosses. *European Journal of Soil Biology*. Vol. 54, pp. 41–47. **DOI:** <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.10.005>
- Thakur S., Kapila S. 2017. Seasonal changes in antioxidant enzymes, polyphenol oxidase enzyme, flavonoids and phenolic content in three leafy liverworts. *Lindbergia*. Vol. 40 No 5, pp. 39–44. **DOI:** <https://doi.org/10.25227/linbg.01076>
- Turunen M., Olsson J., Dallner G. 2004. Metabolism and function of coenzyme Q. *Biochim. Biophys. Acta-Biomembr.* No 1660, pp. 171–199.
- Wolski G.J., Sadowska B., Fol M., Podśędek A., Kajszczak D., Kobylińska A. 2021. Cytotoxicity, antimicrobial and antioxidant activities of mosses obtained from open habitats. *PLoS ONE*. P. 1–24. **DOI:** <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257479>
- Wolski G.J., Kruk A. 2020. Determination of plant communities based on bryophytes: The combined use of Kohonen artificial neural network and indicator species analysis. *Ecol Indic.* **DOI:** <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106160>

- Zhang S. 2023. Recent Advances of Polyphenol Oxidases in Plants. *Molecules*. Vol. 28 No 5, pp. 2158. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules28052158>
- Zubel R., Danylkiv I., Rabyk I., Lobachevska O., Soroca M. 2015. Bryophyte of the Roztocze region (Poland and Ukraine). Maria Curie-Skłodowska University. Lublin. S. 1-145.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: beshley.stepan@gmail.com; stentor62@gmail.com

Beshlei S.V., Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R.

The content of phenols and activity of polyphenol oxidase in the hametophyte of dominant mosses in forest ecosystems of the Ukrainian Roztochia

*Bryophytes are indicators of the state of forest ecosystems. Dominant species of forest mosses are sensitive to the influence of abiotic factors and demonstrate adaptive reactions different from vascular plants, which are decisive for the prediction of changes in the natural environment. We have analyzed the changes in the content of water-soluble phenols and the activity of polyphenol oxidase in the hametophyte of dominant epigeal forest mosses depending on changes in the intensity of insolation, the water and temperature regime of soils and air in experimental localities of forest ecosystems of the Ukrainian Roztochia. The highest content of water-soluble phenolic compounds was found in the resistant mosses *Polytrichum formosum* and *Atrichum undulatum* on the territory of protected beech forest under conditions of low light intensity and sufficient humidity of local vegetation. The maximum indicators of the content of phenolic compounds were found in *A. undulatum* (199.5 ± 9.8 $\mu\text{g/g}$ of dry matter mass), and the lowest – in *Plagiomnium affine* (54.7 ± 2.6 $\mu\text{g/g}$ of dry matter mass) that is sensitive to changes in the ecological conditions of local vegetation in all studied areas. A significant decrease in the content of phenolic compounds in areas of disturbed ecosystems may indicate the active participation of phenols in the adaptation of mosses to the effects of high light intensity, elevated temperatures and moisture deficit. The highest indicators of polyphenol oxidase activity were determined in *P. affine* (120.4 ± 6.1 relative units/g of dry matter mass*s) and *P. formosum* (41.8 ± 2.1 relative units/g of dry matter mass*s) from local vegetation under unfavorable conditions on the territory of stationary recreation. A direct correlation between the content of phenolic compounds and the activity of polyphenol oxidase was not established. The higher activity of this enzyme under conditions of high light intensity than in shaded local plants may indicate a relationship between polyphenol oxidase and photosynthesis. An increase in the activity of polyphenol oxidase contributes to the significant formation of quinones, which, accumulating in cell walls, reduce the processes of lipid peroxidation, regulate their permeability and ensure better moisture storage in the moss turfs.*

Key words: *Polytrichum formosum*, *Plagiomnium affine*, *Atrichum undulatum*, water-soluble phenolic compounds, polyphenol oxidase, microclimatic environmental conditions.