

ORBÁN SÁNDOR

A MOHÁK ÉS ROKONAIK ÁLTALÁNOS JELLEMZÉSE

A mohák (*Bryophyta, Muscipphyta*) és rokonaik (*Hepatophyta, Anthoceroephyta*) autotróf táplálkozású (a szaprofiton *Cryptothallus mirabilis* kivételével) asszimiláló színanyagokkal rendelkező igazi szárazföldi növények. Asszimilációs pigmentjük jelenlegi ismereteink szerint a klorofill a+b, karotin, xantofill. Ez megegyezik a zöldalgák és virágos növények asszimiláló színanyagával. Szabályos nemzedékváltozásuk van, amelynek során az ivaros (gametofiton) nemzedék a differenciáltabb, az ivartalan (sporofiton) az egyszerűbb felépítésű.

A gametofiton szervezete gyökérszerű vagy lemezes szőrökre (rhizoida), szárra és levélkékre tagolódik vagy ezek hiányzanak és a növények lapos vagy fodros telepűek. A leveles szár (caulidium), mely nem egyenértékű a virágos növények szárával, sugaras vagy dorziventralis szimmetriájú, a májmohák egy részénél elágazó alakú lemezes telep. A leveles szár vagy a telep egyszerű vagy gyakrabban villásan vagy szabályosan és szabálytalanul elágazó. A mohánövénykéék szára keresztmetszetben vagy csak epidermiszre és homogén belső rétegre különül, vagy sok esetben differenciált és már kezdetleges szállítóelemek elkülönülése is megfigyelhető benne. A teleptestű májmoháknál a szárszerű rész hiányzik vagy központi köteggként a telep közepén húzódik végig.

A mohák és leveles májmohák levélkéje (phyllidium), nem egyenértékű a virágos növények levelével - ennek ellenére az egyszerűség kedvéért gyakran a levél kifejezést használjuk - legtöbbször egysejtrétegű, ritkábban több rétegű, egyes esetekben nagyon differenciált felépítésű, és a lapos kiszélesedett gerincen több sorban asszimilációs lemezek futnak, vagy elágazó sejtes szálakkal borított. A levélkéék közepén többsejtrétegű, főleg támasztó szerepet betöltő, érszerű gerinc fut végig, amely egyes csoportoknál teljesen hiányzik vagy csökevényes, pl. a májmohák legtöbbjénél. A levélkéék formája igen változatos. Egysejtsoros fonálszerű sallangokból álló levélkétől a soksejtű, széles, nagy levelekig mindenféle előfordul; lehetnek ép szélűek, fogazottak, fűrészelték, karéjosak, tövükig hasítottak, lekerekítettek, kihegyesedők, szegélyezetlen és többsoros, többretegű, vaskos szegélyűek. A leveles szárat vagy a telepet gyökérszerű szőrök (rhizoidok) rögzítik az aljzathoz vagy sokszor egymáshoz. A rhizoidok vagy csak a szártőnél fejlődnek vagy az egész

szárat sűrűn borítják; teleptestűeknél a telep alsó részét fedik vagy csomókban fejlődnek, olykor, főleg vízi alakoknál, teljesen hiányozhatnak. Lehetnek színtelenek vagy barnás, piros, ibolyaszínűek, simák vagy erősen bibircsesek. Rajtuk változatos méretű és alakú sarjmorzsák fejlődhetnek.

A kifejlett leveles szárok vagy oldalágak csúcsán vagy a teleptesten jelennek meg az ivarszervek, amelyeket jellegzetes alakú levelek (perichaetium, perianthium) fognak körül, több telepes májmoha csoportnál viszont úgynevezett ivarszervtartót (gametophor, receptaculum) találunk, melyben a megtermékenyítés után a spóratok is kifejlődik. A hím ivarú ivarszerv, az ovális alakú antheridium, amely a kétstoros spermatozoidákat termeli, a nőivarú, a palack alakú archegonium pedig a petesejtet. Az antheridiumban termelődő spermatozoidák, kémiai inger hatására, vízcseppben úszva jutnak el az archegoniumhoz, amelyeknek a nyaki részében lévő nyaki csatornasejtek (szerepüket vesztett petesejtek) elnyálkásodnak, szabaddá téve az utat a spermatozoidáknak, amelyek közül egy megtermékenyíti a petesejtet. A megtermékenyített petesejtből (zigota) fejlődik ki a moha ivartalan szaporító nemzedéke, a sporofiton, amely fiatalon önállóan asszimilál, később a gametofiton által termelt asszimilátumokat használja éréseig és különböző mértékben, de végig a gametofitonon élőködik.

A sporofiton három fő részből áll: talpból, toknyélből (seta) és tokból (capsula) áll. A nyél a májmoháknál és egyes primitív lombosmoha csoportnál hiányzik, szerepét a gametofitonhoz tartozó pseudopodium veszi át. A spóratokban lévő spóraanyasejtekből redukciós osztódással képződnek a spórák. Az érett spórák a spóratok felhasadásával vagy felnyílásával kiszóródnak. A spóratok alakja, nagysága, felnyílásának módja, a toknyél hosszúsága és minősége, a spóra mérete és mintázata az egyes mohacsoportokra jellemző. A kihullott, érett spóra kedvező körülmények között kicsírázik, és belőle általában fonalas, ritkán lemezes vagy szalag alakú előtelep (protonema) fejlődik. A mohaelőtelepen, ellentétben a harasztok prothalliumával, ivarszervek nem fejlődnek, emiatt protonémának nevezzük. A kifejlett előtelepen rövid idő múlva rügyecskék jelennek meg, amelyekből továbbfejlődve alakul ki a leveles hajtás. Az előtelep a hajtások megjelenése után röviddel vagy a fejlett hajtások kialakulásával elpusztul, néhány fajnál megmarad, és a moha egész élete során asszimilál.

A mohák az ivaros szaporodás mellett vegetatív úton is terjedhetnek. Sok moha, májmoha levele, szárcsúcsa letöredezik, feldarabolódik és kedvező körülmények között előtelepet hajtva vagy tovább fejlődve, új mohanövényke alakul ki. Egyes moháknál leveles

sarjhajtásokat találunk (*Orthodicranum flagellare*, *Isopterygium elegans*, *Platygyrium repens*), melyek letöredezve segítik elő a szaporodást. A vegetatív szaporodás egy másik módja az, amikor a külön hajtások csúcsán (*Teraphis*) a májmoháknál a telep felületén speciális alakú sarjkosárcák, rügykosárcákban lencse alakú sarjtestek fejlődnek pl. *Mnium*; ez a szár később az eredeti szárról leválva önállóan él tovább, fertilis hajtást fejleszt. Egyeseknek föld alatti kúszó, rhizomaszerű hajtásai vannak, amelyeken apró levélkék, rügyek találhatóak, melyekből kihajt a föld feletti hajtás, majd megerősödve leválik. A vegetatív szaporodás a moháknál nagyon általános jelenség, sok moha évekig csak vegetatív módon szaporodik, amíg újra sporofitot fejleszt. Különösen kedvezőtlen termőhelyeken gyakori a vegetatív szaporodásmód. Vannak mohok, melyek sporofitot sohasem fejlesztenek, egyes kipusztulóban lévő mohafajok már csak vegetatív úton szaporodnak – valamikor bizonyára volt sporofitonjuk.

A mohák és rokonaik származása mai napig sem tisztázott kérdés, egyesek a legfejlettebb felépítésű zöldalgákból vezetik le, miszerint ezekből progresszív fejlődéssel alakultak ki; mások szerint az őscserjék redukciójával jöttek létre. Sajnos az átmeneti ősi fajokat azóta sem sikerült megtalálni egyik irányban sem. Így bizonyíték híján a kérdés továbbra is nyitott; azonban valószínű, hogy egy a zöldalga eredetű ősből származtatható, amit az alábbiak is alátámasztanak.

A mohák törzsén belül először a telepes májmohákat tartották ősből típusnak és levezethetőnek a telepes zöldmoszatokból. Ezekből a telepes májmohákból származtatták a leveles májmohákat és a lombosmohákat. Később az őscserjék (*Psilophyton*) és egyes lombosmohák közötti hasonlóságok miatt a lombosmohákat és az *Anthoceros* féléket tartották ősi típusú harasztok leszármazottainak, melyek redukcióval jöttek létre. Így a lombosmohákat tekintették ősből típusnak és belőlük levezethetőnek a telepes májmohákat.

A rendkívül egyszerű felépítésű *Takakia lepidozoides* (1 nagy kloroplastisz, 4 kromoszóma), nagyon szétszórt elterjedésű májmoha felfedezése új szemléletet teremtett. M. FULFORD (1963) vizsgálatai alapján a sugaras szimmetriájú májmohák a legősibbek, melyek közvetlenül származtathatók a *Takakia*-ból vagy hozzá hasonló zöldalga jellegű ősből. Ebből származtathatók azután a dorsiventrális szimmetriájú májmohák, mint azt számos átmeneti típus is igazolja. A többnyire radiális szimmetriájú felálló szárú lombosmohák szintén egy *Takakia*-szerű ősből fejlődhettek, melyet nemrég fedeztek fel (*Takakia ceratophylla*, melynek száras levele hajtása hasonló a *T. lepidozoides*-hez, azonban a sporofitonja lombosmoha tulajdonságokat hordoz) és már a fejlődés kezdeti szakaszán különváltak a májmoháktól, így a

két altípus egymással párhuzamosan fejlődött. Újabban a Takakia-féléket egyértelműen a lombosmohákhoz sorolják, így tehát mint közös ős nem jöhetnek számításba, sokkal inkább egy tőlük egyszerűbb zöldalga jellegű őst kell feltételeznünk, melyből már igen korai stádiumban elkülönültek a máj- és lombosmohák. Az Anthoceros féléknek más származási kapcsolataik vannak, bár gametofitonjuk telepes májmohákra hasonlít, azonban sporofitonjuk felépítése, spórájuk mérete, mintázata és a gametofor szerkezete alapján nagyon hasonlatosak az ősi típusú harasztokhoz (Rhyniophytina), melyek alapján a modern irodalmakban külön törzsként szerepel.

Modern irodalmakban a Mohákat (Bryophyta), Májmohákat (Hepatophyta) és Anthoceros-féléket (Anthoceroophyta) külön törzsekbe sorolják, melyből azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a májmohák és antoceroszok jóval primitívebb növények és csak távoli rokonai a lombosmoháknak és más növényeknek.

A mohanövények elterjedésükben azokat a természetben előforduló zugokat, helyeket népesítik be, melyeket a virágos növényzet szabadon hagy számukra. Ezért hazánkban a mohákat csak ritkán találjuk nagy mennyiségben talajon, mivel inkább a különleges élőhelyeket népesítik be. Talajon ott tömegesek, ahol a többi növény számára a környezet kedvezőtlen (pl. túl kevés a fény, a talaj sós vagy száraz, erősen savanyú, csupasz homok- vagy löszfelszín), ezért homok pusztákon, löszvidékeken, szikeseken, nyílt sziklagyepekben, zárt fenyvesekben és erősen kilúgozott talajú erdőkben fordulhatnak elő nagy mennyiségben.

A mohák másik része sziklákon, ezek közül is gyakran a függőleges sziklafalakon alkotnak összefüggő, több fajtából álló mohavegetációt.

A következő élettere a moháknak a fák kérge, azaz moháink gyakran epifitonok, más növényeken élők. Mindenki megfigyelhette gyermekkorában, hogy az üde, nedves erdők fáinak kérgén összefüggő mohaszövedéket találunk. S azt is megfigyelhettük, hogy egy szabályosan művelt erdőben, hazai klímaticai viszonyaink szerint a fák északi oldala mohásabb, mint a déli, keleti vagy nyugati. A kéreglakó fajok egy része egészen a fa koronájának ágáig felhúzódik, a vékony ágakon növő mohákat áglakóknak nevezzük.

Trópusi körülmények között, a több évig élő bőrszerű növénylevelet benépesíthetik a levéllakó mohák (epiphyll fajok). Ez a jelenség mérsékeltövi körülmények között nem fordul elő, mivel egyrészt a levegő páratartalma is csekély, másrészt a fás fajok többsége lombhullató.

A szárazföldi mohák mellett, kevés vízben élő fajt is találunk. Víz felszínén lebegő a vízcsepke (*Riccia fluitans*), a patakok, folyók víz alatti köveire tapadó mohák *Cinclidotus* és *Fontinalis* fajok.

Bár úgy tűnik, hogy a mohafajokat a többi növények kiszorítják az optimális feltételeket adó helyekről, a mohák környezeti szerepe jelentős. Egyrészt azért, mert a növényzet alakulásának korai szakaszában tömegesen jelennek meg, ezért jelentősek a termőtalaj kialakításában a humuszképzésben. Sziklákon megtelepedve mint pionírok lényeges humuszképzők. Az erdőkben pedig a mohák részt vesznek a csapadékvíz fokozatos párologtatásában, s ezzel az állandó mezofil környezet fenntartásában.

A mohák életstratégiái és növekedésformái tökéletes összhangban vannak a környezet által kínált klimatikai és ökológiai viszonyokkal.

A mohák környezetben betöltött szerepe sok esetben pozitív, hiszen a szukcesszióhoz hozzájárulnak. Máskor nem károsak vagy közömbösek az adott környezetben.

A MOHÁK RENDSZEREZÉSI KÉRDÉSEI, ALAPELVEI.

A mohák és rokonaik rendszerezése a növényrendszerezés alapján folyik. A legjobban kidolgozott májmoha lombosmoha és *Anthoceros* rendszerek filogenetikai rendszerek. A májmoháknál a kidolgozott filogenetikai rendszer elsősorban a gametofiton mikroszkópos illetve makroszkópos tulajdonságaira épül és elsősorban M. Schuster elméletét követi, mely *New Manual of Bryology* című könyvben jelent meg. Schuster a telepes májmohákat tartja ősibbnek és a *Sphaerocarpos* típusú őst az összes májmoha kialakulásában. Ezért ebben a rendszerben a telepes májmohák (*Marchantiopsida*) megelőzik a leveles májmohák (*Jungermanniopsida*) osztály csoportjait. A májmohák rendszerének bemutatása során, a közvetlen használhatóság kedvéért közöljük az osztályok leírását, rendek és alrendek határozó kulcsait és felsoroljuk az alrendekbe tartozó fontosabb családokat, majd megadjuk a májmohák összesített rendszerét táblázatos formában. A Schuster-féle rendszertől annyi az eltérés, hogy követve B. Crandall-Stotler elméletét, miszerint a legtöbb közös tulajdonság májmohák, lombosmohák és szarvasmohák között, a szárazföldi alkalmazkodás során jöttek létre, így analógoknak tekinthetők, az alapvető tulajdonságokban pedig annyira különböznek, hogy ezek alapján külön törzsekbe sorolandók (*New Manual of Bryology*), így rendszerükben Hepatophyta törzs szerepel osztály helyett, az ezen belüli alosztály kategóriák pedig osztály

szintű rendszertani kategóriák lesznek. Ez utóbbi felosztás hasonlít Pócs 1976-ban közölt rendszerére (Növényrendszertan tankönyv), annyi a csekély különbség, hogy ott a májmohák altörzs kategóriába tartoztak, később követte ezt a Magyarországi mohák kézikönyve is.

Az Anthocerochyta törzs elkülönítése már a New Manual of Bryology-ban megtörtént. Fő tulajdonságok, melyek mind a máj-, mind a lombosmoháktól elkülönítik a következők:

a., az ivarszervek kialakulása unikális; b., *Zygnema* típusú kloroplaszt és pirenoid szerkezet; c., mind a gametofitonon, mind a sporofitonon sztómák vannak; d., a sporofiton képződésében speciális interkaláris merisztéma alakul ki; e., határozott spóra elatera elkülönülés; f., szinkronitás nélküli spóra, elatera képzés. Az Anthocerochyta törzs egyetlen osztályt és rendet foglal magába, mely utóbbi két családra osztható.

A lombosmohák (*Bryophyta*) törzs filogenetikai rendszere, mely szintén a New Manual of Bryology anyagán és azóta megjelent publikációkon alapul, elsősorban a régebben felfedezett sporofiton tulajdonságon, a perisztomium szerkezet felépítése és fejlődése alapján készült. Az előző azonban csupán a vázát adja a rendszernek, ezért ezen kívül figyelembe veszi a rendszer a morfológiai fejlődési vonalakat (acrocarp, pleurocarp), a környezeti adaptáció, reprodukív biológiai, fosszilis leletek tulajdonságait.

Tekintettel arra, hogy rendszerünkben a lombosmohák törzs szintű kategóriát alkotnak, így a hierarchiát követve a fent említett rendszer alosztályait, osztályként kezeljük, hasonlóan a Magyarországi mohák kézikönyvéhez, bár itt az osztályok száma csupán három és ezekbe soroljuk a rendeket, melyek újabb eredmények alapján kiegészültek a fent említett alaplához képest (New Manual of Bryology).

A MÁJMOHÁK, SZARVASMÓHÁK ÉS LOMBOSMÓHÁK SZÁRMAZÁSA

A Májmohák jelenlegi ismereteink szerint a *Chlorophyta* törzs, a zöld algák és ezen belül a *Charophyta*-Csillárcamoszatok törzse az, amely igen közel állhat mind máj-, mind pedig a lombosmohákhoz. Azonban a mai *Charophyták* életciklusa csupán haploid és hiányzik a soksejtű diploid életszakasz. Valószínűsíthető tehát, hogy a májmohák és más mohák is olyan ősi típusú zöldmoszatokból származtathatók, melyeknél a sporofiton generáció közbeékelődik az életciklusba, ugyanakkor a szárazföldi növényeknél másképpen differenciálódik a két generáció. R. M. Schuster feltételezi, hogy az összes májmoha őse a *Sphaerocarpos* nemzetség korai típusai lehettek.

Az anthoceroszok és májmohák között igen távoli a kapcsolat, valószínűleg nincs közös ősök, ennek is köszönhető, hogy őket külön törzsként kezeljük. Több kutató úgy tartja, hogy a szarvasmohák a *Rhyniophytina* harasztcsoport redukciójával jött létre. A gametofitont extrém hasonlóság köti sok haraszthoz és az embrionális fejlődése is hasonló sok száras növényhez. Proskauer megállapította, hogy a *Dendrocerosok* kolumella sejtjei és elaterái hasonlatosak a *Horneophyton* tracheidáihoz a *Rhyniophytina* osztályból. Teljesen egyedülálló tulajdonság viszont a tubulozusos mitokondrium és a spermatozoid szerkezete, melyek szintén a külön törzsbe sorolást támasztják alá.

A lombosmohák származásának megítélését alapvetően befolyásolja az a tény, hogy a *Takakiák* tulajdonképpen egyszerű lombosmoháknak tekinthetők. Mivel a gametophyton szerkezete igen algszerű és az archegómiumok burok nélkül fejlődnek, a száron a levelek hármásával helyezkednek el. A spóratok lombosmohaszerű, benne kolumella van. A kerék alakú kloroplasztisz (sejtenként) és a kis kromoszómaszám arra enged következtetni, hogy az evolúció algákhoz közel álló stádiumát jelentik e ma élő mohák. A fosszilis adatok nem igazán ezt támasztják alá, hiszen a paleozoiukum felső karbon adatai már a *Polytrichum* nemzetség képviselőinek maradványait találták meg. Ugyancsak a felső karbonból előkerült maradványok azt mutatják, hogy a mai *Grimmia*, *Dicranum*, *Polytrichum* nemzetségek elődeit tárták fel levélmaradványaik alapján.

Milyen lehetett az ősi lombosmoha?

A hipotetikus primitív lombosmohák valószínűleg a *Tracheofiták* által árnyékolt nedves talajon nőttek. Nem voltak toleránsak a kiszáradással szemben és még nem voltak poikilohidrikusak. A Pángea (300 millió évvel ezelőtt) idején éltek, amikor az egész területen hasonló klíma volt. Élő növényekként addig éltek, amíg az alkalmas szubsztrát megvolt. A perichactium terminálisan fejlődött és a szár nem vagy igen ritkán ágazott el (a szub-florális rügyek megjelenése levezetett tulajdonság). A levelek épszerűek, csőszerűek, egysejtrétegűek voltak és a száron spirálisan helyezkedtek el. A levélsejtek vékonyfalúak, parenchimatikusak, többé-kevésbé rectangulárisak és az egész levélen egyformák voltak, a papillák hiányoztak és nem differenciálódott a sarki sejtcsoport sem. Kétlakiak voltak, közel azonos méretű spórával. A toknyél megnyúlt volt, egyenes vagy hajlott és benne jól fejlett hidroid és leptoid sejtek voltak, melyek valószínűleg megvoltak a gametofitonban is. Mivel az elektrohidrikus vízszállító rendszer még nem alakult ki, a vízszállítás valószínűleg mindkét generációnál belső vízszállítás volt. A spóratok valószínűleg sima vagy gyengén barnás volt és vízszintes vagy függőleges állású. A sztómák felületi elhelyezkedésűek voltak és számos növényekhez

hasonlatosak. A tokon az annulus megvolt és a tok fedővel nyílt. A perisztómium összeolvadt sejtekből állt és diplolepid volt (nematodont maradványok fellelhetők). A kalyptra harang alakú volt és sima felületű.

A szárazság hatására bekövetkező szelekciós nyomás először a spóraterjesztő mechanizmusban jelentkezett és elősorban a diplolepid vonalon volt erőteljes, mivel a haplolepid vonalon a xerotherm körülményekhez való alkalmazkodás hamarabb megjelent. A szárazsághoz való alkalmazkodás tehát a lombosmohák evolúciójában azt eredményezte, hogy megjelennek a poikilohidrikus jellegek, a tok besüllyed a perichaetiumba, a levélsejtek papillázottak, a levélhegy kifutó lesz, és parallel futó a perisztómium leegyszerűsödése az egyes csoportoknál.

Áttekintve a lombosmohák törzsének evolúcióját megállapítható, hogy osztály szinten három egymástól jól elkülönülő fejlődési ágra oszódik – *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Bryopsida* – melyek közül az első kettő igen szűk és speciális környezeti tényezőhöz alkalmazkodott ezért ezeknél alig figyelhetők meg evolúciós tendenciák, különösen napjainkban nem. A *Bryopsida* osztály viszont számos rendjével és csoportjával monofiletikusnak tekinthető, mely két fő evolúciós vonalat foglal a *Polytrichales* (nematodont perisztómium fogazat) és *Bryales* típusút (anthorodont perisztómium fogazat). A *Bryoid* típusú fejlődési sorozat önmagában is négy fejlődési vonalat egyesít, melyek közül a *Bryales* rend ősbib csoportokat foglal magában mind a diplolepid, mind a haplolepid vonalon, míg a *Hypnales*, *Leucodontales* és *Hookeriales* rendek tagjai fiatalabbak, melyet az is alátámaszt, hogy ez utóbbi fajok valószínűleg a Jura–Kréta időszakból erednek, míg az ősbib *Bryales*ek a Triász-Perm időszaktól ismertek.

A MOHÁK ÉS ROKONAIK SZEREPE SZÁRAS NÖVÉNYTÁRSULÁSOKBAN

A lombos- és májmohák legtöbbször a zuzmókkal együtt mindig megtalálhatók a száras növények által alkotott növénytársulásokban. Ahol gye-, cserjés vagy fás társulások nincsenek ott két lehetőség van: a) ha a növényzet a szárazság miatt hiányzik, akkor az adott helyen mohákat sem találunk; b) ahol a száras növények számára a fagy, frissen kihűlt láva, nyers talaj- és sziklafelszín, erózió miatt alkalmatlan a terület azokon a helyeken a mohák uralkodó növényként jelennek meg és óriási felületeket borítanak és önálló cönózisokat alkotnak. Ez utóbbi esetben a lombosmoháknak és rokonaiknak és ezek cönózisainak jelentős edafikátor szerepe van és a szukcesszióban is fontos szerepet játszanak.

A máj- és lombosmohák az erdei társulásokban azokat a nicheket foglalják el, melyek konkurencia nélkül szabadon maradnak. Bár a lombos- és májmohák közös gyepekben való interakciójáról keveset tudunk, eddigi vizsgálatok és tapasztalataink szerint is úgy tűnik gyenge a kompetíció és igen erőteljes a nich szegregálódás mértéke, ezért egy-egy kisebb területen elég sok mohafaj élhet együtt (pl. epifill társulásokban egy-egy levélen 10-25 faj fordulhat elő maximum, kéreglakó asszociációkban ez szám elérheti az 50-et egy 20*20 cm-es négyzetben) és alkothat mohaegyütteseket. A természetes társulásokban a mohafajokhoz gyakran csatlakoznak különböző zuzmófajok, melyek színesítik ezeket a társulásokat.

A máj- és lombosmohák az erdei társulásokon belül számos kedvező termőhelyet találnak, melyeket valóban el is foglalnak, ezek már a legtöbb virágos növény számára már kedvezőtlenek. Betelepülnek a talajfelszínből kibukkanó nagyobb kövekre, sziklákra, ezeket nevezzük epilitikus mohaegyütteseknek. Megtalálhatjuk őket az erdei korhadékon, elsősorban a korhadó fákon. A moháknak ezt a csoportját epixil moháknak, társulásaik pedig az epixil mohatársulások. Más máj- és lombosmoha asszociációk a fák kérgét foglalják el, ezeket epifiton együtteseknek nevezzük. Mérsékeltövi körülmények között ezt tisztán különböző mohákból állnak vagy csatlakozik még hozzájuk néhány zuzmófaj, trópusi körülmények között viszont különféle száras növények is kéreglakó epifitonok, pl. korpafüvek, páfrányok, apró orchidea fajok, stb., melyek konkurenciát jelentenek a mohák együtteseire számára. A cserjék és a lágyszárú fajok által szabadon hagyott talajfelületeket a talajlakó - terrikol, humikol – mohaegyüttesek foglalják el.

A mohák az erdei társulásokban fényigényük szerint is elhelyezkedhetnek, így a fényigényes (fotofil) fajok a lombkoronaszintben vagy az erdők szegélyén elhelyezkedő fákon, tisztásokon nőnek, míg az árnyéktűrő fajok az aljnövényzetben alkotnak együtteseket, ezeket nevezzük szkiofil moháknak.

A másik jelenség, melyet megfigyelhetünk erdei társulásoknál, de más termőhelyeken is, hogy a máj- és lombosmohák növekedésformáikkal is alkalmazkodni képesek a különböző klimatikai adottságú erdőtársulásokhoz. Giesenhagen és Herzog nyomán az alábbi típusok állapíthatók meg:

1. Egyévesek: Gyakran apró morzsaszerű növények, melyek gemetofitonjának és sporofitonjának fejlődése egy évig tart, vagy annál rövidebb, a sporofiton kifejlődése után a növényke elpusztul.
2. Alacsony gyep: A szár alacsony ritkán nagyobb 1 cm-nél, többé-kevésbé tömött gyepeket alkot, mely gyakran több négyzetméteres összefüggő területet borít. Kettő vagy többéves fajok.

3. Magas gyepek: A szár, mely gyakran nem vagy alig elágazó jelentős magasságú, extrém esetben eléri a 40-50 cm-t. Többéves évelők és erdei talajlakó fajok.
4. Párnaszerű gyepek: A benne lévő mohák szárai erősen, tömören összeállók úgy, hogy a szélső szárcskák rövidebbek, emiatt félgömbös párnaforma jön létre. Évelő fajok. Csak lombosmohákra jellemző növekedésforma.
5. Mohaszőnyeg: A pleurokarp mohák és aljzatra simuló májmohák jellegzetes növekedésformája sziklákon, köveken, amikor az oldalágak erősen az aljzatra simulnak és oda rizoidokkal rögzülnek.
6. Szövedék: Pleurokarp mohák, valamint nagytestű májmohák növekedésformája melyre jellemző, hogy a főszár és az oldalágak nem simulnak szorosán az aljzatra hanem attól elállók. Erdőtalonon, köveken, korhadékokon, fatönkökön fordulnak elő.
7. Lecsüngő, függönyszerű növekedésforma: Plerokarp epifiton mohák, valamint májmohák növekedésformája elsősorban trópusi esőerdő, köderdő körülményekhez való alkalmazkodás során alakul ki. Jellemző e növekedésformára, hogy a faágakról a fő szár lefelé növekszik, akár fél méter hosszúságú is lehet, ugyanakkor az oldalágak rövidek és horizontálisak.
8. Farokszerű növekedésforma: Sziklákon, fakérgen élő máj- és lombosmohák jellegzetes növekedésformája, melyre jellemző, hogy a szár kevésbé elágazó, a főágak az aljzattól mókusfarkra emlékeztetően ívesen elállnak.
9. Legyezőszerű növekedésforma: Kúszószerű mohákra és májmohákra jellemző melyek függőleges sziklafalakon, fatörzsön nőnek. A fő szár a függőleges felületen kúszik, az oldalágak pedig a felülettől legyezőszerűen elállnak.
10. Fácskaszerű : Talajlakó mohák és májmohák, melyeknek földfelszíni indáik és felálló szárai vannak, melyek a szár csúcsán fácskaszerűen ágaznak el.

Szokás az erdőtársulás mohaegyütteseinek növekedésforma spektrumát megadni, mely általában jellemző az egyes erdőtípusokra.

Mindezek mellett a máj- és lombosmohák borítási viszonyai, a florisztikai összetétel és a cönoszisztematikai spektrum is jellemzője egy-egy erdőtársulás mohacönózisainak.

A gyeptársulásoknál általában mohaszintet találunk, mely a talajszinttől 1-10 cm vastagságú lehet, legtöbbször a szabad talajfoltokra korlátozódik, ritkábban a lombosmohák és májmohák a füvek és lágyszárúak között az egész mintaterületen egyenletesen terülhetnek el zárt gyeptársulásokban. A nyílt gyepekben a mohák az összes szabad talajfelületet boríthatják és elérhetik az 50-70%-os relatív borítást. A gyeptársulások mohaszintje is állandó összetételű, melyet a klimatikai viszonyok és a területen uralkodó füvek árnyékolása határoz meg és befolyásol.

Lápi és mocsári társulásoknál, ahol a vízszint ingadozó bizonyos mohafajok tömegesen jelenhetnek meg a sás, káka és gyékényfajok mellett, pl. *Drepanocladus*, *Calliargon*, *Amblystegium* nemzetség fajai, szintén lehetnek uralkodók a mohafajok forráslápoknál, illetve tőzegmohás és tőzegmoha lápoknál.

A MOHÁK ÉS ROKONAIK ÖKOLÓGIÁJA

Elég szerény a **populációökológiai** publikációk a száma, pedig fontos jelenség, hogy ontogenezisük folytán a moháknál és rokonaiknál legtöbbször a protnémán kifejlődő szárból egyszerre mohapopulációk jönnek létre, melyek hasonló tulajdonságú egyedekből állnak. Azt is fontos megállapítani, hogy a többi, fejlettebb száras növényvel a mohák nem versenyképesek, ezért a száras növények által szabadon hagyott nicheket töltik ki. A mohák és rokonaik tehát a magasabb fejlettségű száras növénytársulásokban igyekeznek a megfelelő mikroklímát és aljzat szempontjából kedvező helyeket megszerezni és azokon a feltételek által meghatározott tömegvegetációt kialakítani. A mohák tehát a szukcesszióban csak akkor tudnak hatékonyan részt vállalni, ha nyers talajokon, láván, útbevágásoknál, folyóparti és tengeri fövényen nincsenek jelen a száras konkurens fajok. Kivételt jelentenek a tőzegmoha lápok, a vízimoha társulások és a tundravegetáció mohákban domináns társulásai. A mohaegyütteseket vizsgálva szintén meg vannak a jelei a kooperációnak, kompetíciónak és kommenzalizmusnak. Egyéb interspecifikus kapcsolatok kevésbé ismeretesek moháknál (pl. parazitizmus), de a szaprofitizmus előfordul.

A mohák és rokonaik társulásokban való viselkedését az életstratégia típusokkal hozhatjuk kapcsolatba, mely kifejezi a mohák társulásokban elfoglalt helyét és szukcesszióban betöltött szerepét.

A legújabb vizsgálatok szerint a következő stratégiatípusok jellemzőek a mohákra és rokonaikra: 1/ **fugitív** vagy **átfutó** típus, jellegzetessége, hogy rövid életű, életeciklusa egy évnél rövidebb, spórái aprók és nagyon kitartóak, tűzrakóhelyeken, magas káliumtartalmú hamun és talajon élnek. 2/ **kolonizáló – első megtelepedő** típus, mely gyorsan meghódítja a szabad talaj és sziklafelületeket, a szukcesszió indításában kiemelt szerepe van, jelenleg három altípusát különböztetik meg: a/efemer kolonista, b/ többéves valódi kolonisták, c/ pionir kolonisták. Jellemzője a kolonizáló fajoknak, hogy spóráik aprók, igen kitartóak, vegetatív sarjakkal és propagulumokkal is gyorsan terjednek a pionir fajok kivételével. 3/ **évelő állandó fajok**, melyek az üde erdő és gyeptársulásokban tömeges mohavegetációt alkotnak. Két

altípusa különböztethető meg: a/ kompetitor évelő, b/ stressz toleráns évelő fajok. Az évelő fajok jellemzője, hogy hosszabb az élettartam, nagy testű gametofiton fejlődik, de ritka a fruktifikáció, a spórák aprók, alkalmasak légi transzportra. 4/ Az **ingázó (visszatérő, shuttle)** stratégiatípusok, melyek a kedvező környezeti körülmények hatására megjelennek, és ha a körülmények nem kedvezőek eltűnnek az adott területről, majd újra visszatérnek. Típusai: a/ egyéves ingázó fajok, b/ rövid életű ingázók, c/ hosszú életű ingázók. Jellemző rájuk, hogy a spóráik nagyok, szél által nehezen szállíthatók, az egyévesek kivételével különféle propagulumokkal, vegetatív sarjakkal is terjednek.

During szerint megtaláljuk a három fő ökológiai stratégiát a moháknál is, azaz vannak ruderális, stressz toleráns és kompetitor fajok. Ez megfeleltethető az általános versengési stratégiáknak, azaz a specialista, generalista és opportunista stratégiáknak, melynek eredményeképpen a mohák és rokonaik közül a kompetitor fajok egyben specialisták, példaként hozhatjuk a trópusi síkvidéki és hegyi esőerdők nagytermetű talajlakó és kéreglakó fajait, mérsékeltövi vidékeken a bükkös és fenyves zóna összefüggő talajlakó mohaszintjét, mely mindenütt egyforma pleurokarp mohákból áll. A mohafajok legnagyobb része azonban az opportunista stratégiatípusba tartozik, azaz stressz-toleráns életmódjával igen széles ökológiai valenciával rendelkezik, ezért igen széles zónában és ökológiai körülmények között elterjedt. Az ide tartozó mohák a nem stabil, de állandó klimatikai és edafikus körülményekhez alkalmazkodottak, pl. hegyi esőerdők, időszakos esők öve, magashegyi mohavegetáció, sarkvidékek mohavégyzete, mérsékeltövi félsivatagok, stb. A ruderális mohafajok általában az egész világon elterjedtek és mindenütt megjelennek, ha valamilyen külső bolygatottság miatt az eredeti vegetáció egyensúlya megbomlik. A ruderális fajok egy része az egyéves és általános kolonialista fajokkal egyezik, de nedves körülmények között csatlakoznak hozzájuk az egyéves ingázó fajok is. Jellemző rájuk a rövid élettartam és a gyors reprodukció. Amint a környezeti körülmények más mohák és növények számára kedvezőbbé válnak, rossz versenytársaként átadják helyüket a stressz-tolerátor vagy kompetitor fajoknak, melyek lehetnek mohák, vagy bármely más szárasnövény taxonba tartozó növények. Meg kell állapítanunk azt is, hogy a mohafajok testfelépítésüknek, szaporodási sajátágaiknak, növekedési viszonyaiknak megfelelően a kompetitor-stressztoleráns-ruderális skálán bármilyen átmeneti állapotot is elfoglalhatnak, és ez teszi érdekessé és ugyanakkor ökológiailag megfontolandóvá bizonyos gyakori mohafajok extrém viselkedését.

Számos cikk foglalkozik a mohák társulásokban betöltött szerepével, diverzitási viszonyaival. Hegyvidékeken kimutatható a magassággal való növekedése a diverzitásnak. A

dominancia-diverzitásgörbékkel pedig következtetni lehet a epifiton mohák niche szegregálódására, meg lehet állapítani a fundamentális és realizált niche értékét. A multidimenzionális niche térben a mohák a fényviszonyok, a páratartalom, az aljzat minősége, a tápanyagforrások, stb. mentén szegregálódnak. Az állandóan magas páratartalomnál a fény-árnyékviszonyok, a napos, száraz területeken a nedvesség viszonyok, ruderalis körülmények között a talaj iontartalma, pH-ja lehet limitáló tényező. Főkomponens analízissel kimutathatók azok a hatások, melyek a mohák megjelenése és élőhelyi elterjedésére hatással vannak.

A fentiekben az élő-élő ökológiai kölcsönhatásokat foglaltuk össze, melyek elsősorban a lombosmoha-májmosha-anthoceros egymásra való hatásait foglalta össze abban a szituációban amennyiben egymással előfordulnak, ugyanazon termőhelyen élnek, konkurensei vagy segítői egymásnak az ökológiai környezet meghódításában, megtartásában. A következő sorokban a **mohák és az abiotikus környezeti tényezők** közötti fontosabb kapcsolatokat tárgyaljuk.

A máj- és lombosmohákra az abiotikus környezeti tényezők ugyan úgy hatnak, mint a növényi vegetáció minden tagjára. Ezek közül a fény, hőmérséklet, nedvesség, levegő és talaj a legfontosabbak.

A **fény**, mint ökológiai tényező fontos a mohák fotoszintézise szempontjából. A mohák és rokonaik a fényviszonyokhoz igen széles toleranciával alkalmazkodtak. A fényintenzitás igénye és elviselése alapján megkülönböztetünk: fényigényes, árnyékigényes, fénytűrő és árnyéktűrő fajokat (fotofil-fotofrekvens, szciofil-szciofrikvens, fototoleráns és szciotoleráns fajokat). A mérsékeltövben a déli kitettségű, a trópusi övben az északi kitettségű sziklák, valamint a magashegységek szubalpin és alpin régióban élő mohafajok, továbbá a trópusi magashegységek bambuszerdő zónájában, a trópusi esőerdők legmagasabb lombkoronaszintjében a fényigényes fajok élnek. Ezen fajok legtöbbje egyáltalán nem árnyéktoleráns, ezért csak ezen ökológiai körülmények között fordul elő. A második markáns csoport az árnyékigényes (szciofrikvens-szciofil) máj- és lombosmohák csoportja, melyek zárt erdők talaján, trópusi erdők fáinak kérgén, az ott élő cserjéken, szurdokerdők szikláin, fák kérgén, sziklaszurdokokban, barlangbejáratoknál, barlangüregekben élnek. Extrém szciofil fajok barlangok, barlangkürtők fényben igen szegény helyein is élnek különféle mohák. Csillámpálás kőzetén az északi félgömbön a világítómosha, a *Schistostega pennata*, míg Ausztrálázsában ugyanezt a szerepet a *Mittenia pusilla* képviseli, mindkettő az extrém szciofil csoportba tartozik és sejtjeik lencseformájúak, a kloroplasztizok a fényvel ellentétes

részen helyezkednek el, így a sejtek felerősítik, koncentrálnak a gyenge barlangi fényeket. A fényhez való adaptáció megnyilvánul ökofiziológiailag a fénykompenzációs görbéken, a fénytelítettség helyen élő mohák magasabb fénykompenzációs ponttal rendelkeznek, mint az árnyékkedvelők. A fénylélegzés szintén befolyásolja a fénytelítettségi viszonyok alakulását. Az egy fajhoz tartozó ökotípusok is valószínűleg különböző fényadaptációval rendelkeznek, ezt többen vizsgálták a *Hypnum cupressiforme* és *Hylocomium splendens* széles elterjedésű és számos ökotípussal rendelkező boreális mohafajok esetében.

A fototoleráns fajok azok a mohák, melyek általában árnyékos helyeken élnek, de előfordulnak napos helyeken is, pl. a mérsékeltövi erdőszélek magányos napos fájnak epifita mohavegetációja, a trópusi esőerdők szegélyének epifiton máj- és lombosmohái, a mérsékeltövi erdőkben az *Eurhynchium* fajok, melyek napos füves területeken is gyakori, melyek erdőirtások nyomán alakultak ki. A szciotoleráns fajok azok, melyek eredetileg napfényes helyeken élnek, de megtalálhatók árnyékos helyeken is. Ezeknél a moháknál fontos, hogy a megfelelő edafikus tényezők rendelkezésre álljanak.

A fény ökológiai hatása nyomán beszélhetünk az erdők mohavegetációjának vertikális zonációjáról, mely azt jelenti, hogy a lombkoronaszinttől, az epifiton fatörzs és cserjeszinten keresztül a talajszintig az exponenciálisan csökkenő (Lambert-Beer törvény) fénynek megfelelően más és más mohacönózisokkal, szintekkel találkozunk.

A másik igen fontos extriőr ökológiai tényező a **hőmérséklet**, amíg a fény hatása elsősorban a mohák és májmohák vertikális elhelyezkedését határozzák meg az ökoszisztémákban, addig a hőmérséklet a horizontális zonációban meghatározó szerepű. A növényföldrajzi zónák moháinak összetételét elsősorban a környezet hőmérséklete határozza meg. Ökológiai szempontból azonban a hőmérséklet csak akkor fontos tényező, ha limitáló, tehát minimumban, vagy maximumban van. A mohák, a minimális hőmérsékleti körülményeket jelentő arktikus és antarktikus területeken összefüggő és tömeges vegetációt alkotnak annak köszönhetően, hogy poikilohidrikus növények és fotoszintetikus aktivitásuk megindulása kedvező vízellátottságú körülmények között a fagypontra is lehetséges. Természetesen ezeken a helyeken azt is figyelembe kell venni, hogy nincs konkurencia és a mohagyeppek ugyanazon a területen évtizedekig nőhetnek.

A magas hőmérséklet szintén limitáló tényező a moha- és májmohafajok ökológiája szempontjából. Az igen magas hőmérséklet általában együtt jár a csapadék hiánnyal is, melyet

a mohák nem képesek elviselni. Ezért a magas hőmérsékletű és vízmentes sivatagi helyeken mohákkal sem találkozunk. Bármilyen kis vízfolyás, vagy pára, harmat előfordul egyes sivatagi területeken a mohafajok megjelennek

A környezet **nedvessége** szintén igen fontos és limitáló tényező a máj-, anthoceros- és lombosmohák szempontjából. A mohák az életükhöz szükséges vizet és a tápanyagokat legtöbbször a környezet nedvességtartalmából, a levegő nedvességéből, a csapadékból, a kicsapódó párából (harmatból, dérből) veszik fel. Találunk kevés olyan, főleg lombosmoha és 1-2 májmoha fajt is, melyek az aljzatból szívják fel a vizet és szükséges egyéb anyagokat. A mohák nedvesség felvételét a moha vízháztartási típusa határozza meg.

A környezeti körülményekkel és testi felépítéssel összhangban a következő moha-vízháztartás típusok különíthetők el: 1/ ektohidrikus; 2/ endohidrikus fajok.

Az ektohidrikus fajok jellemzője, hogy a víz a gametofiton felületén szállítódik és elképzelhető, hogy a felületi hosszanti és keresztirányú ráncok segítik a felfelé irányuló vízszállítást a levelek mentén, ugyanúgy, mint a vastagfalú sejtfalak is. Több ektohidrikus fajnál tapasztalták, hogy a papillák a sejtfelületen kutinizáltak (pl. *Tortula*) és ez azért érdekes, mivel ezek a papillák taszítják a vizet és kényszerítik arra, hogy a sejtfelületi barázdákban haladva gyorsan felszívódjanak a sejtfelületről. Az ilyen fajok néhány másodperc alatt teljesen átnedvesednek, leveleik turgescens állapotba kerülnek. A lombosmoháknál és a leveles májmoháknál a nedvesség kapilláris víz formájában mozog a száron lefelé vagy felfelé. A kapillárisok a rhizoidok szövedéke, az egymáshoz simuló levelek, a szárhoz szoruló levéltövek, a száron lévő parafilliumok, vagy mindezek együttes hatására alakulnak ki. Az ilyen briofiták szára egyenes, tömör vagy laza gyepeket alkotnak szintén lehetővé teszi a vízmozgást a szárok között.

Több lombosmohafaj és néhány májmoha faj képes a felületén is felvenni nedvességet, de a vizet belső rendszerükön szállítják. Ezeket a fajokat kevert vízháztartású, azaz mixohidrikus moháknak nevezzük.

Jónéhány talajlakó mohánál kimutatható a belső vízszállító rendszer, ezeket endohidrikus vízháztartású fajoknak nevezzük. Az endohidrikus vízszállítását festési eljárással már több mint száz éve kimutatták s ezt később számos e századi kutató is igazolta. A *Funaria hygrometrica* vízmozgásánál fluoreszcensz festékekkel igazolták, hogy a víz a rhizoidokon keresztül jut a szár tövéhez, a kérgen keresztül bejut a központi vezető kötegbe,

majd igen gyorsan a szárcsúcsához és sporofiton talpi részéhez kerül, ezután pedig a sporofiton központi kötegében vezetődik tovább. Mivel az endohidrikus vízszállító rendszer hidroid és leptoid sejtekből keletkezik és ezek néha folytatódnak a levelek hidroidjaiban és leptoidjaiban is, az így kialakuló rendszer analógnak tekinthető a száras növények szállítórendszerével. A vízszállítás egyszerűsítve tehát úgy történik, hogy a víz capilláris úton jut a szárakhoz, ezt közvetítik a szár alját sűrűn ellepő rizoidok, majd a víz a szár alsó részének kérgén keresztül a hydromba jut és azon keresztül a levelekbe vezetődik.

Az extrém száraz körülményeken kívüli esetekben a mohákat, beleértve a máj- és anthoceroszféléket, három nagy ökológiai csoportba szoktuk besorolni.

Az első csoport a *xerofiton* máj- és lombosmohák, melyek a száraz körülményekhez alkalmazkodtak, az alkalmazkodás morfológiai és fiziológiai sajátosságaikban is megnyilvánul. A morfológiai tulajdonságaik közé tartozik az apró termet, a szintelen szőrszálal viselő levél, a papillás levélsejtfelület, az ülő sporofiton. Az ökofiziológiai alkalmazkodáshoz tartozik, hogy a fajok asszimilációjánál magas a hőkompenzációs pont, viszonylag alacsony turgornál már asszimilációra képesek, igen gyorsan képesek vízleadásra kedvezőtlen körülmények között és kedvezőknél gyors vízfelvételre. A szervesanyag termelésük a limitált vízfelvétel miatt alacsony, viszont a kis konkurencia folytán nagy felületeket boríthatnak homokdűnéken, homokbuckákon. A májmohákon gyakran találunk a víz tárolására alkalmas képleteket.

A második a *mezofiton* csoport, mely a közepesen nedves környezeti körülményekhez alkalmazkodott mohák csoportját jelenti. Ide sorolhatjuk a mérsékeltövi erdők epifiton és talajlakó fajait, a trópusi erdők epifitonjait, a szklerofill trópusi erdők fajait, stb. Az alkalmazkodás során a tipikus mezofitonok a kedvező nedvességű élettér folytán nagytermetűek, gazdagon elágazók, leveleik általában nagyok, a levélsejtek nagyok, parenchimatikusak, vagy prozenchimatikusak, papillák nem találhatók a sejtfalon, a toknyél szabályos, de jellemző, hogy legtöbbjük ritkán fejleszt sporofitont.

A harmadik a *higrofiton* mohák csoportja, melyek a közepesen nagyobb vízellátottságú helyeken élnek, esőerdőkben, patakok vízzel áztatott kövein, vízeséseknél, a mérsékeltövön és a sarkvidékeken lágókban fordulnak elő. Az e csoportba sorolható mohák és májmohák nagy nedvesség- és vízigényűek, a kiszáradást egyáltalán nem viselik el, nagytermetűek, leveleik nagyok, sejteik simafalúak, ritkábban mammillásak.

A három ökológiai csoport egyáltalán nem minden átmenet nélküli, hiszen ismerünk *xero-mezofiton*, *mezo-xerofiton*, *mezo-higrofiton* és *higro-mezofiton* fajokat is. Az állandóan víz alatt élő máj- és lombosmoha fajokat szokták még *hidatofiton* moháknak nevezni.

A mohák ökológiai viselkedése szempontjából fontos az *aljzat*, vagy *szubsztrátum*, melyen a lombosmohák és rokonaik megtelepednek. Az aljzat minősége, ásványi anyag és iontartalma meghatározza a megtelepedő mohaegyütteseket. A *sziklalakó* moháknál az alapkőzet fontos, melynek alapján megkülönböztethetünk meszes és szilikátos kőzeten előforduló fajokat, az utóbbi csoportot nevezhetjük mészkerülőkné is.

A másik szubsztrátum a *talaj*, mely ökológiai hatással bír a mohaflórára. A kialakuló talaj gyakran függ az alapkőzettől, melyen kifejlődik. Emiatt beszélhetünk meszes és mészmentes talajokról, váztalajokról, homoktalajokról, erdei talajokról, láptalajokról, humuszos talajokról, podzoltalajról, stb. A mohák többsége nem ragaszkodik feltétlenül egyfajta talajtípushoz, azonban a talaj pH-ja igen erőteljes hatással van a mohaflóra alakulására. Ennek alapján megkülönböztetünk savanyú, közömbös és bázikus talajokon élő máj- és lombosmoha fajokat.

A következő szubsztrátum az epifiton fajoknál jellemző, azaz a *fakéreg* minősége, melyen a mohák megtelepednek. Általában a repedezett kérgeket részesítik előnyben a máj- és lombosmoha fajok, a sima pálma és bambuszkérgen igen kevés faj él. A vizsgálatok szerint a fakéreg felülete mellett fontos tényező, hogy az adott fa kérgén át folyik-e le a csapadékvíz nagy része vagy párologtatással már a lombkoronából távozik. A fák függőleges kérge minden vegetáció típusban a környezetnél szárazabb körülményeket jelent, kivéve a köd- és mohaerdőket, ahol az állandóan nagy mennyiségben jelen lévő pára miatt nincs különbség a fatörzs és az ágak, vagy a talaj nedvessége között. A fák kérgének pH-ja elsősorban a mérsékeltövi lombos erdők fajainak megtelepedése szempontjából fontos.

Szintén az aljzat szempontjából vetődik fel legélesebben az ember által létrehozott *mesterséges szubsztrátumok* kérdése. Az ember az erdőirtásokkal, bányászattal, mezőgazdasági területek művelésbe vonásával, ipartelepek létesítésével, lakóterületek beépítésével, útépitésekkel komolyan beavatkozik a környezet máj- és lombosmoha flórájába is. Ezeken a helyeken legtöbbször ruderalis területekre az egész világon jellemző mohaegyüttesek jönnek létre. Az ember által készített építményeken szintén megtelepednek mohafajok, itt a fajgazdagság attól függ, hogy milyen a környezet nedvessége. A háztetők

kiemelendők ilyen szempontból, hiszen gyakran állandó összetételű mohatársulásaik vannak a következő fajokból.

A moha- és májmohafajok ökológiai igényének meghatározására többféle módszert dolgoztak ki. Ezek közül az egyik az úgynevezett ökológiai jelzőszámok (T-klímaigény, W-nedvességigény, R- talaj pH igény), melyeket Zólyomi és munkatársai dolgoztak ki virágos növényekre, a mohákra pedig jelen munka szerzője adaptálta a rendszert. A módszer lényege az, hogy a mohák klímaigény, vízigény és talajigény szempontjából 10-11 illetve 5 csoportba oszthatók. Az ökológiai mutatószámok alapján jellemezhetők egyes erdőtársulások mohaegyüttese, meghatározhatók a mohatársulások indikátor tulajdonságai és jellemezhetők a virágos növényközösségek a bennük előforduló máj- és lombosmoha fajok alapján.

A MOHÁK ÉS ROKONAIK ÖKOFIZIOLÓGIÁJA

Kiszáradás-tolerancia: a máj- és lombosmohák a felvett vizet evaporációval adják le, mely két tényezőtől függ, egyik a levélfelület páratartalmának gőznyomása és a levegő páratartalmának gőznyomása közötti különbség, a másik pedig a diffúziós rezisztencia. Ezek alapján meghatározható az evaporációs ráta és a vízvesztés, mely függ a környezet nedvességétől, a mohaszárak elhelyezkedésétől, a közelben lévő növényektől. A máj- és lombosmohák növekedésformái jól korrelálnak a környezeti viszonyokkal ezek közül is elsősorban a környezet nedvességével.

Az is megállapítható, hogy amilyen gyors a vízfelvétele a moháknak, a vízvesztése is általában ugyanolyan gyors. Az endohidrikus mohák erőteljes kutikularéteggel védekeznek a kiszáradás ellen. Azonban ismerünk másféle mechanizmusokat is, melyek a vízvesztést csökkentik. Ilyen például az, amikor a lombosmoháknál a levelek orientációja megváltozik, vagy a levelek összesodródnak a száron, vagy telepes májmoháknál is megfigyelhető jelenség, hogy a telep teljesen összehajlik és bizonyos mértékig képes ellenállni a kiszáradásnak.

Számos máj- és lombosmohát megvizsgáltak annak megállapítása céljából, hogy hogyan tűrik a kiszáradást. Az eredmények alapján három csoportba lehetett osztani a tesztelt mohákat. Az első csoportot azok a fajok alkotják, amelyek már csekély szárítás hatására is elpusztultak. Ezek vízi, mocsári vagy nedves árnyas környezet lakói, például *Schistostega pennata*, *Bryum duvalii*, *Philonotis calcarea*, *Fontinalis antipyretica*, *Scorpidium scorpioides*, *Cephalozia media*, *Cladopodiella fluitans*, *Solenostoma triste* és *Calypogeia trichomanis*. A máj- és lombosmohák másik csoportja különféle mesofita környezetből került ki, ezeknél azt

figyelték meg, hogy túléltek egy hirtelen az equilibrium határáig tartó kiszáritást 50-90% relatív páratartalomnál, de egy erőteljesebb szárításnál már elpusztultak. Azt is megfigyelték, hogy ezek a fajok lényegesen tolerálják a kiszáradást, ha előzőleg 24 órára 96%-os páratartalmú helyen tartották őket. Ennek a kategóriának a következő fajok felelnek meg: *Mnium*, *Plagiomnium*, *Rhizomnium*-fajok, *Climacium dendroides*, *Bryum capillare*, *Callierginella cuspidata*, *Ceratodon purpureus*, *Plagiothecium*-fajok, *Hylocomium splendens*, *Atrichum undulatum*, *Pogonatum aloides* és *Rhytidiadelphus*-fajok, a májmohák közül a *Lophocolea heterophylla* és *Lepidozia reptans* sorolható ide. A harmadik csoport fajai minden körülmények között erősen kiszáradás-toleránsnak mutatkoztak. Ezen mohák többsége szikla- vagy kéreglakó, néhányuk száraz talajon él. Jellegzetes fajai a csoportnak a: *Neckera crispa*, *Racomirium canescens*, *Hedwigia ciliata*, *Bryum pendulum*, *Pterogonium gracile*, *Tortula ruralis*, *Frullania dilatata*, *Cephaloziella divaricata*, *Porella platyphylla*. Sok lombosmoha nemcsak tolerálni képes a kiszáradást, de igen hosszú periódust képes túlélni légszáraz állapotban. Példaként említhetjük a *Racomitrium lanuginosumot* és az *Andreaea rothii*-t, melyek 32%-os relatív páratartalomnál 20°C több mint egy évet túléltek, míg a *Tortula ruralis* 10 hónapos légszáraz állapot után gyorsan visszaállt felnedvesítés után a normál proteinszintézisre. Szélsőséges példát szolgáltat a *Grimmia laevigata*, melynek 7-10 évi légszáraz herbáriumi tárolás elteltével visszaálltak normális élettani funkciói. Általában 24 órával a visszanedvesítés után állnak helyre az élettani funkciók. Ezen funkciók újraindulásának menete a következő: a száraz moha felnedvesedik, majd gyorsan beindul a respiráció, melynek rátája lényegesen nagyobb, mint a sötétlégzés rátája; miután a légzés normalizálódik, azt követően indul csak meg a CO₂-felvétel és a fotoszintézis. A kiszáradás-toleranciát legtöbbször lombosmohákon vizsgálták és megállapították azt is, hogy a száraz helyen élő mohák jobban tűrik a kiszáradást és az nyilvánvaló, hogy a száraz periódusban nagyobb a tolerancia a kiszáradás ellen, mint a nedves időszakokban. A kísérletek alapján az is kiderült, hogy nagyobb azon mohák toleranciája, melyek lassan száradnak ki. Továbbá az is megállapítható, hogy az akklimatizáció nemcsak a nedvességtől függ, hanem a fény és hőmérsékleti viszonyoktól is, ami hozzájárul ahhoz, hogy a máj- és lombosmohák legnagyobb része kis szárazságtűréssel rendelkezik bármely vegetációtípusban. A kiszáradás elleni védekezésnek és a gyors vízvesztésnek a fentebb említettek mellett más morfológiai lehetőségei is vannak – pl. *Grimmiáknál* száraz szintelen szőrszál a levélcsúcson megakadályozza a vízvesztést a levélnek azon a részén ahol párologtatás már nem történik. A tömör gyep és párna növekedéstípus is jó védelmet ad, mely belsejében megőrzi a nedvességet.

A hőtűrés és fagyűrés akkor maximális a moháknál, ha kiszáradt állapotban vannak, például a *Tortula ruralis* folyékon nitrogénes, lassú hűtés után felmelegítve képes volt visszanyerni eredeti állapotát, de ugyanez a faj szárazon 100 °C feletti hőmérsékletet is képes túlélni. Azt is megállapították, hogy a mohanövények legfiatalabb részei bírják legjobban a magas hőmérsékletet és a fagyást. A lassú fagyasztást jobban túlélnek a mohafajok, mint a gyors lehűtést. A hőtűrésnél és fagyűrésnél a sejtplazma és a sejtorganellumok állapotváltozása játszik szerepet, mely a kiszáradáshoz hasonló, azaz a plazma vizet veszít és sűrű cukros állapotú masszává alakul, mely csökkenti a fagyáspontot és tolerálja a magas hőmérsékletet.

Fotoszintézis és respiráció. A máj- és lombosmohák, valamint a szarvasmohák ugyanazokkal a klorofill-protein komplexekkel rendelkeznek, mint a többi zöld száras növények, bennük nagy mennyiségben az *a* és *b* klorofill komponenseket találjuk, mely nagyjából azonos az árnyas helyen élő fejlettebb növényekével és a fotoszintetikusan aktív fény spektruma is azonos a zöld növényekével. A mohák és rokonaik fotoszintéziséhez is hasonlóan a száras növényekhez meghatározott fény-, hőmérséklet és széndioxid mennyiségre van szükség. A természetes környezetben 320-330 ppm széndioxid mennyiség rendelkezésre áll, mely bőségesen elegendő, ezért először a fény és hőmérséklet hatásait vizsgáljuk.

A fotoszintézis két folyamatcsoportot foglal magába. A **fényszakaszban** a felhasznált energia fény formájában kerül felvételre és segítségével energiában dús ATP képződik, a víz hasításával és oxigén felszabadulásával jár, a redukció folytán nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát keletkezik (NADPH₂). A fényszakasz hatékonyságát a fényintenzitás határozza meg és kevésbé befolyásolja a hőmérséklet. A **sötétszakaszban** az ATP és a NADPH₂ a széndioxid megkötésére használódik el és cukrok vagy más metabolitumok keletkeznek. A sötét-reakciók hőmérsékletfüggők és általában enzimatisus folyamatok. A reakció-ráta az alacsony hőmérséklettől folyamatosan növekszik egy optimális hőmérsékletig, mely felett ismét csökken.

Alacsony fényintenzitásnál a fotoszintézis az elnyelt fény mennyisége által limitált, ugyanakkor magas fényintenzitásnál a sötétszakasz aránya limitál, ezért növekvő fényintenzitásnál a fotoszintézis egy bizonyos szintig emelkedik, majd stagnál. Ezt az állapotot nevezzük fényteltettségi állapotnak, az ezt ábrázoló diagramot fényteltettségi görbének. A fényteltettségi tartomány normál hőmérsékleten 10-20 klux, mely megfelel a C₃-as száras növényekének. Ennél magasabb lehet az exponált helyeken élő fajoknál, de akár

tizedére is csökkenhet sarkvidéki mély tavakban és barlangokban, alacsony környezeti hőmérsékletnél. Fénykompenzációs pontnak azt a fény mennyiséget nevezzük, amelynél a nettó fotoszintézis nulla. Ez függ a környezet hőmérsékletétől is.

A hőmérséklet növekedésével a fotoszintézis intenzitása növekszik, de egy meghatározott hőmérsékleten a nettó fotoszintézis értéke 0 lesz, mivel a fotoszintézis és légzés azonos intenzitású lesz, ezt a hőmérsékletet nevezzük hőkompenzációs pontnak. Általában a mérhető nettó fotoszintézis 0°C körül mérhető, de az alsó kompenzációs pont –5 és –10 °C között lehet (ez a fagyás okozta vízhiány határa). A felső kompenzációs hőmérsékleti pont fényteltettség esetén legtöbbször 30 és 40°C közé esik.

A széndioxid koncentrációja a hővel együtt a nettó fotoszintézisre a fényhez hasonló hatású. Alacsony CO₂ mennyiségénél a fotoszintézis erősen függ a koncentrációtól, növekvő mennyiség hatására itt is telítési görbét kapunk. A görbének azt a pontját ahol a nettó fotoszintézis értéke 0, CO₂ kompenzációs pontnak nevezzük. Ez az érték a hőmérséklettel együtt változik, de normál hőmérsékleten 50-100 ppm, magas hőmérsékleten elérheti a 320 ppm értéket.

A respiráció során a mohák a fotoszintézis során felhalmozott energia egy részét felszabadítják miközben széndioxid távozik a környezetbe. A fotoszintézis és respiráció aránya igen fontos, hiszen ez határozza meg a mohafajok gyarapodását adott környezeti tényezők között. A napi menetet figyelembe véve megfigyelték, hogy az éjszakai respiráció folytán annyi asszimilátumot használnak fel a mohaszervezetek, amelynek pótlásához a következő napon két óra hosszat kell folyamatosan fotoszintetizálni. A fotoszintetikus ráta függ a hőmérséklettől, a környezethez való alkalmazkodás során alakul ki a különböző földrajzi, klimatikai adottságú területeken, és ez alakítja ki a moháflóra zonalitást a sarkoktól a trópusokig.

A MOHÁK TÁPLÁLKOZÁSA, ÁSVÁNYI ANYAGOK FEVÉTELE

A máj- és lombosmohák ásványianyag igénye lényegében ugyanaz, mint a magas növényeké. Az ásványi anyagok felvétele a sejtbe szemipermeabilis hártván, a sejtmembránon keresztül történik. A telepen és a leveleken a tápanyagfelvételt segíti a nagy felület/térfogat arány, valamint az alacsony felületi rezisztencia az ionfelvételben, melyet az általában gyengén fejlett kutikula eredményez. Azok az elemek, melyek szükségesek a moháknak oldott állapotban vannak azokban az oldatokban, melyek a növényeket állandóan nedvesítik és

bekerülnek a sejtfalon keresztül a sejtek belsejébe. Az ásványi anyagok az egymást átfedő növényi szerveken keresztül is behatolhatnak a mohák sejtjeibe. Az ionok cseréjében a plazmamembránok kelátjai is részt vesznek és oldatban viszik át azokat a sejt belsejébe.

A legnagyobb kation csere függ a sejtfal molekuláitól, például a *Sphagnum* fajoknál a poligalakturon sav az átvivő, vagy hozzá hasonló molekulák vannak a sejtfalban, más moháknál azonban a sejtfal anyagainak szerepe a kationfelvételnél sokkal komplexebb folyamatnak látszik, vagy attól függően változik, hogy a moha milyen szubsztráton fordul elő.

Anioncsere kapacitást viszont csak igen kevés mohánál találunk és akkor is ez százszor kisebb, mint a kation felvevő kapacitás. Az elhalt növények vagy növényi részek a kationokat sokkal jobban megtartják mint az élők, valószínű, hogy a kisebb protein tartalom csökkenti az ioncserélő kapacitást. Mivel a kétértékű ionok nagyobb affinitással bírnak az ioncsere helyekkel, az egyértékű ionokkal szemben, megpróbálják helyettesíteni őket. Az ionfelvételben az oldott ionok először egy egyensúlyi állapotot hoznak létre a sejt külső felületének kapcsolódó részével, mely állapot igen gyorsan kialakul és a fennmaradó atomok a sejt számára felvehetőkké válnak. A leveleket, szárat öntöző külső oldat, csapadék koncentrációja vagy összetétele a sejtfelület ionegyensúlyi állapotát változtatja.

Valószínű, hogy a sejtfalak kicserélési zónáiban pufferhatás alakul ki az ionok túlságos mennyisége ellen, mely toxikus lehet, és ennek eredményeként nem hatolnak be az ionok a sejtfalon keresztül a sejtbe. A káros ionok kiküszöbölésére fordított kapacitás összefügg a szubsztrátummal is, melyen a taxon előfordul, emiatt kisebb vagy hiányzó toxikus hatásra a mohák nem reagálnak. A savas esők azt okozhatják, hogy a kationok már a felület kicserélési zónájában közömbösítődnék és emiatt aztán a folyamatos savas eső már károsodást is okoz.

A Na és K elemek általában a sejten belüli oldatban fordulnak elő, míg a Ca főleg extracellulárisan és kicserélhető formában van jelen. A Mg és Zn átmeneti állapotot jelent ebből a szempontból. A moha gametofiton nemzedékének kémiai elemösszetétele függ a moha vagy moharész életkorától. A szár csúcsának növekedési zónájában az egyértékű ionok vannak nagyobb koncentrációban, ugyanakkor a kétértékű ionok mennyisége a korrallal együtt növekszik. Ez okozza azt, hogy az egyértékű ionokat elsősorban az élő sejtekben, levelekben, szárokban találjuk, ugyanakkor az idősebb szárokban a kétértékű ionok felszaporodásával nő a kation felvétel.

A kalcium a sejtmembránok felépítése és összekapcsolása szempontjából fontos elem. Más funkcióját is megállapították, így szerepet játszik a rhizoid kialakulásában pl. a *Marchantia* esetében, vagy a *Funaria*-nál a protonemán kialakuló szárképző rügyeknél fontos. Lehetséges, hogy a kalcikol mohák egy folyamatosan áteresztő membránnal rendelkeznek, ugyanakkor a kalcifug mohák fenntartva ugyanazt a Ca koncentrációt rendszerint nagyobb Ca igényük van a sejtmembránok kijavításához..

A nitrogén a többi száras növényhez hasonlóan szintén igen fontos a máj- és lombosmohák számára. Több vizsgálat arra utal, hogy a nitrogénvegyületek gyakran a mohák idősebb száraiból a fiatalabb, növekedő részei felé szállítódnak. Mivel a mohák és rokonaik sem képesek felvenni a környezet nitrogénjét csak megkötött állapotban, ezért valószínűleg nitrogénkötő mikrobák, vagy a korábban említett esetekben *Nostoc* fajok segítik a mohákat a nitrogénben szegény termőhelyen a nitrogén felvételéhez.

A szükséges tápanyagok általában rendelkezésre részben a csapadékvíz a fák leveleinek atmoszája által erőteljesen dúsul, valamint a mohapárnákra lehulló porszemcsék is forrást jelentenek. Megfigyelték, hogy a fák leveleit lemosó víz K és P-t tartalmaz, míg a levegőből lehulló és összegyűlő porszemcsék Ca-t és Fe-t tartalmaznak, a mohák között élő izeltlábúak ürüléke szintén P-forrás. Az erdei mohák általában tehát azért fordulnak elő gyakrabban a fák tövén és töve környékén a talajon nagyobb mennyiségben, mivel itt a tápanyag ellátottság jobb, mint a többi helyen.

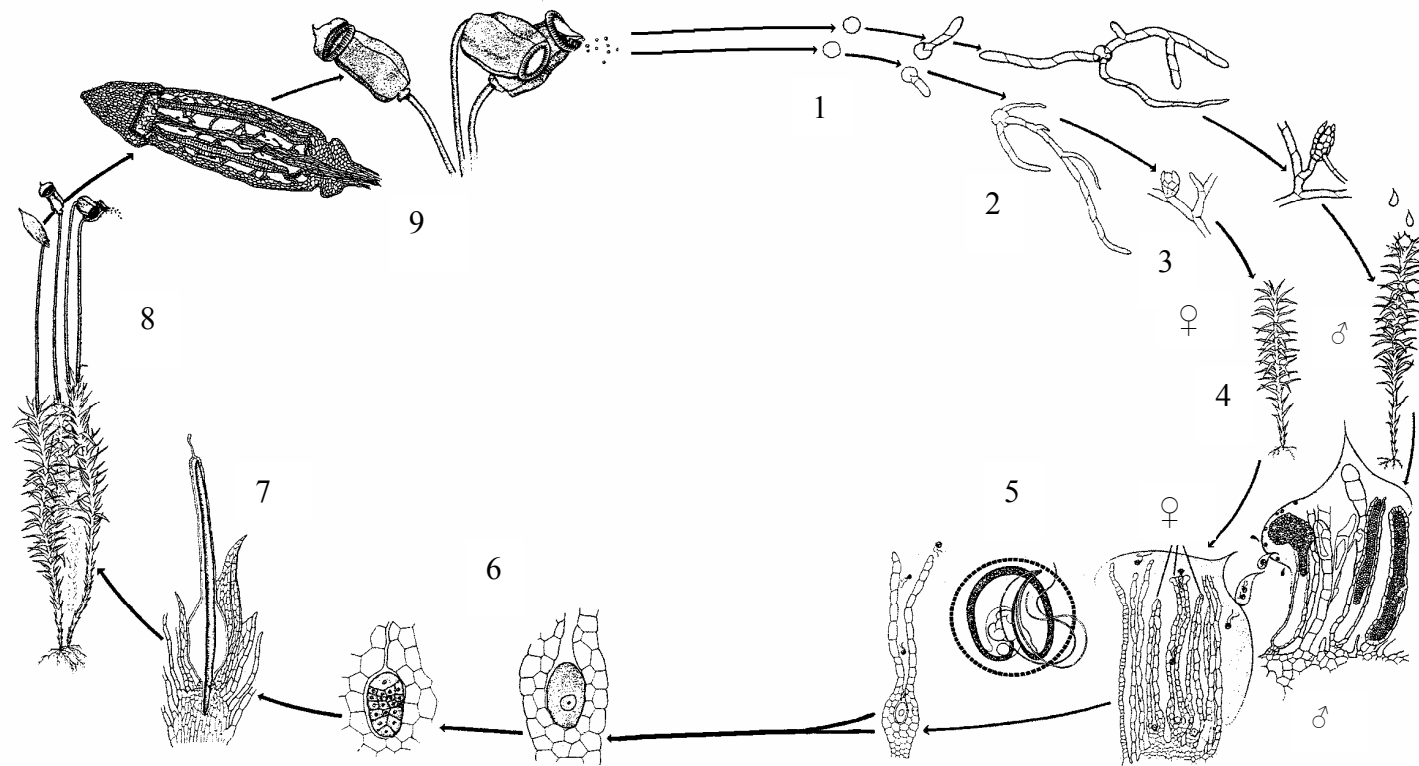
AJÁNLOTT IRODALOM

Orbán, S. – Vajda, L. (1983): Magyarország mohafldrájának kézikönyve. Akadémiai Kiadó, Budapest

Orbán, S. (1991): Mohák in Simon T. ed.: Baktérium-, alga-, gomba-, zuzmó és mohahatározó. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest

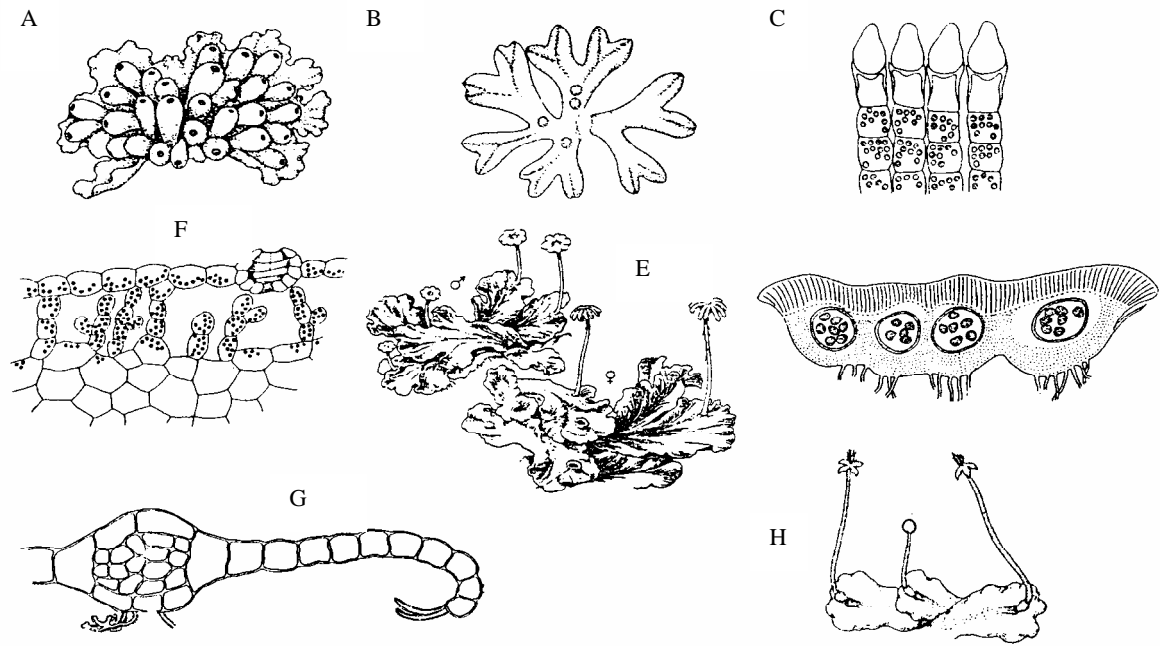
Pócs, T. (1976): Mohák – Bryophyta. Növénytan 2. Növényrendszertan és Növényfldrajz. p. 190-211. szerk. Hortobágyi T. Tankönyvkiadó, Budapest.

Orbán, S. (1999): Általános Briológia. EKF Líceum Kiadó, Eger

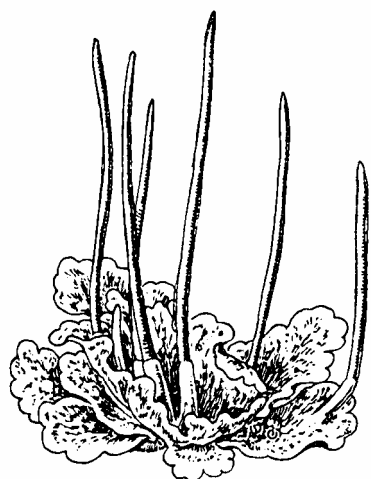


1. ábra Lombosmoha fejlődés menete

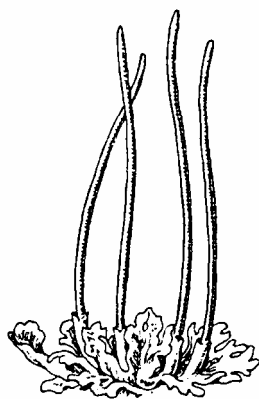
1. spóra; 2. protonema; 3. gametofiton rügyek; 4. kifejlett mohánövények 5. kifejlett ivarszervek és a megtermékenyítés folyamata; 6. zigóta, zigóta osztódása; 7. fiatal sporofiton kalyptrával; 8. kifejlett sporofitonos növények; 9. spórák szerkezete és érett spóratartók kiszóródó spórákkal



2. ábra: Telepes májmohák szervezeti felépítése. A) *Sphaerocarpos michelii* telep; B) *Riccia sorocarpa* telep; C) A telep keresztmetszetének sejtjei; D) *Riccia sorocarpa* telepkérsztmetszet sporangiumokkal; E) *Marchantia polymorpha* ♀♂ telepek repetákulumokkal; F) *Pressia quadrata* keresztmetszet hnródó alakú gázcserenyílással; G) *Metzgeria conjugata* keresztmetszete H) *Pallia epiphylla* sporofitonnal.



A

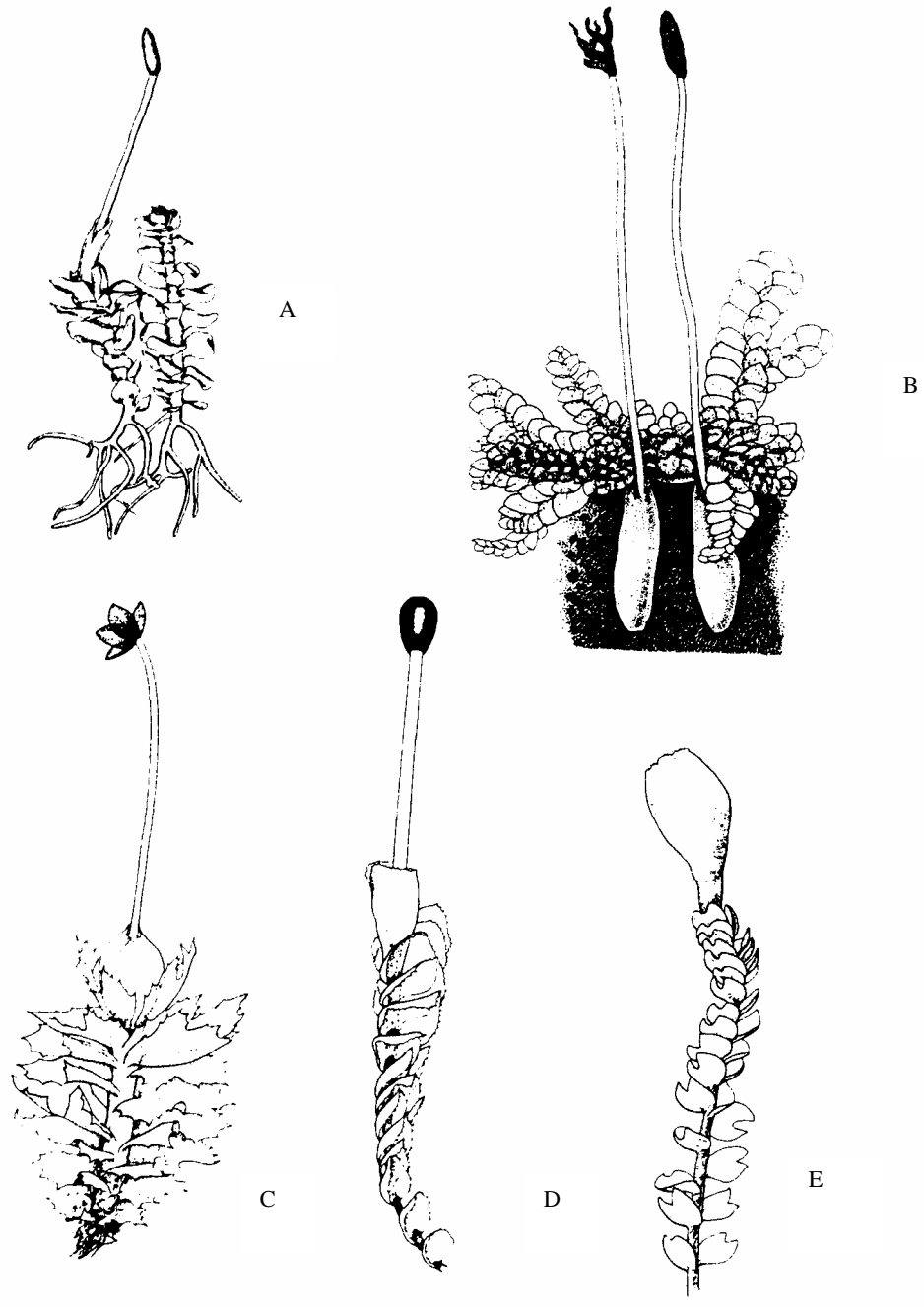


B

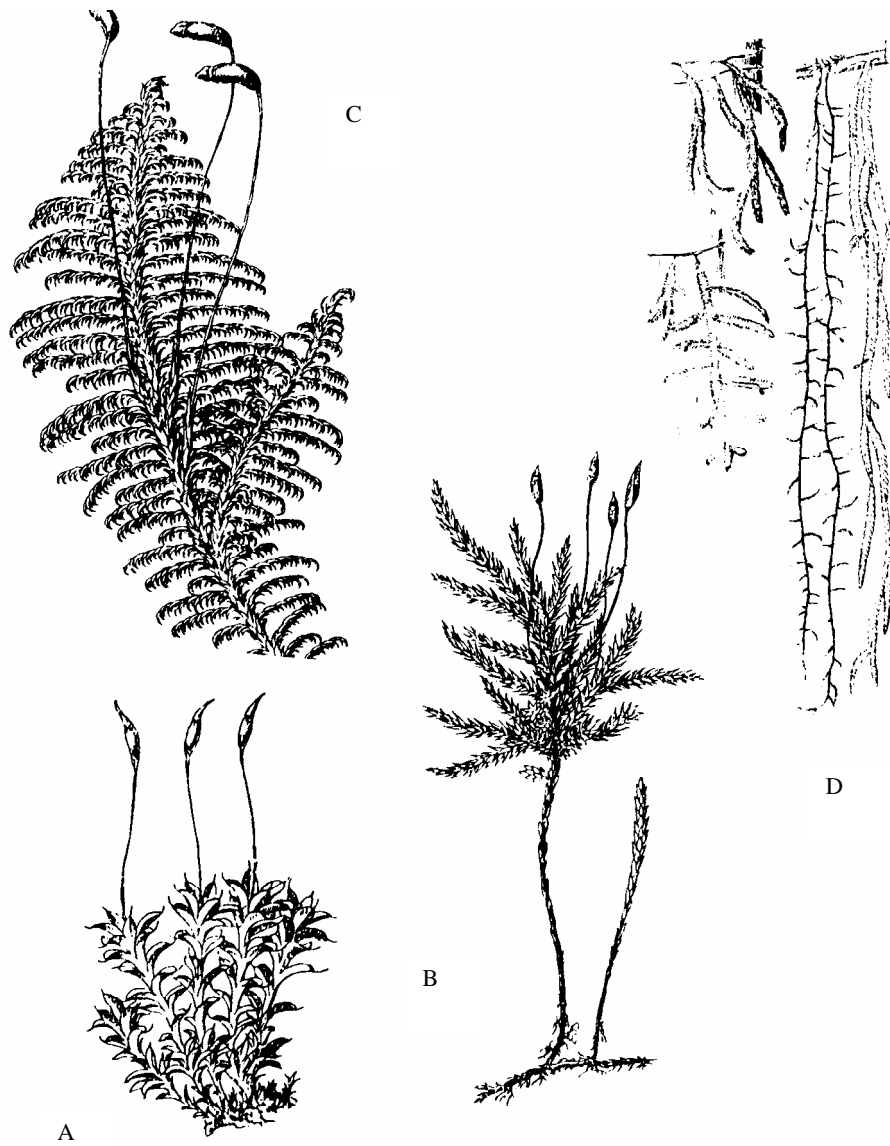


C

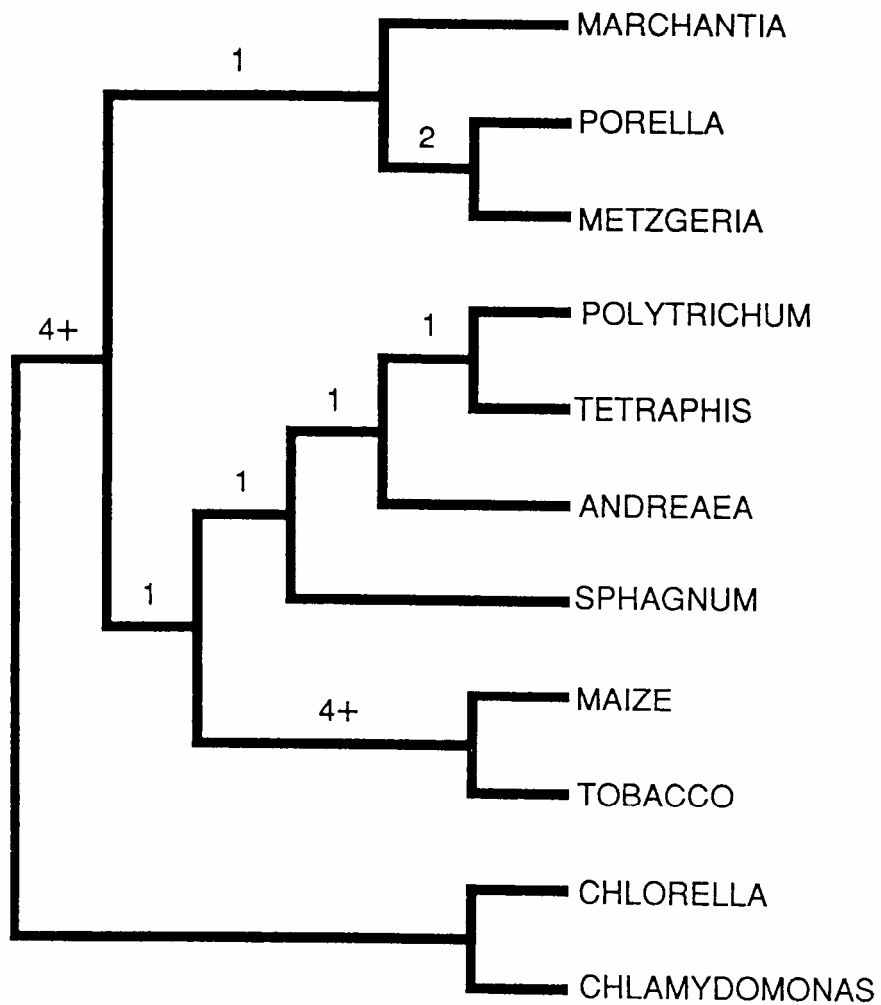
3. ábra: Az Anthocerophyta fajok felépítése. A) *Anthoceros laevis*; B) *Anthoceros crispulus*; C) *Anthoceros punctatus*. Mindhárom sporofitonnal.



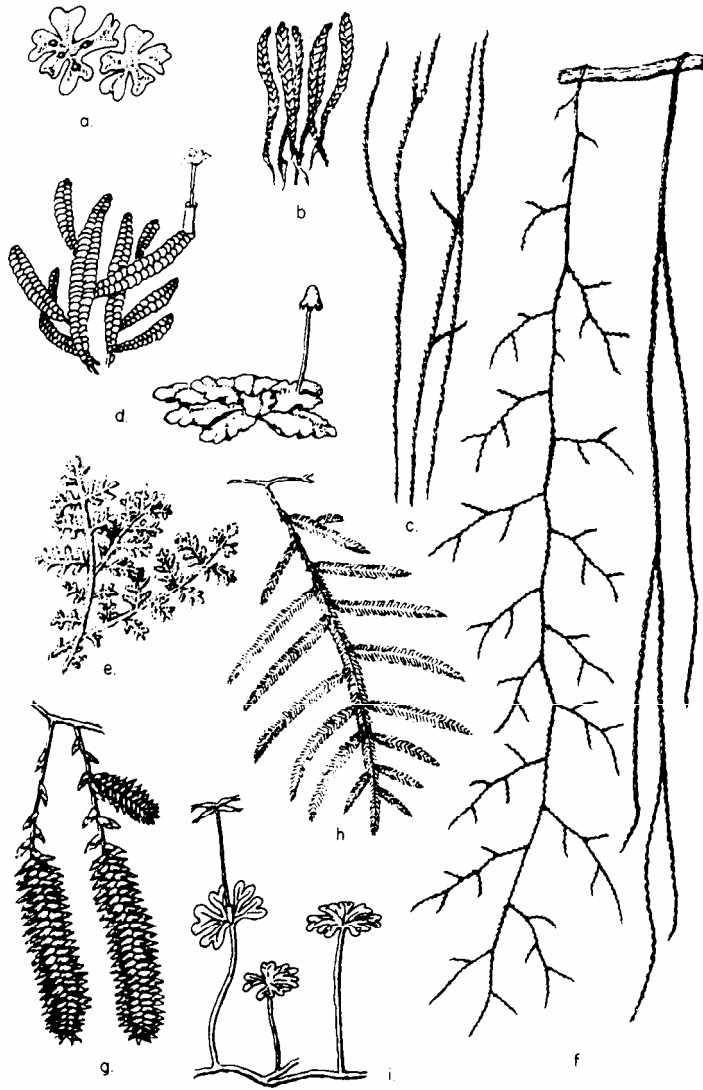
4. ábra: Leveles májmohák perinthiummal és sporofitonnal. A) *Haplomitrium mnioides*; B) *Calypogeia muellerana*; C) *Lophozia incisa*; D) *Plagiochila porelloides*; E) *Gymnocolea inflata* perianthiummal.



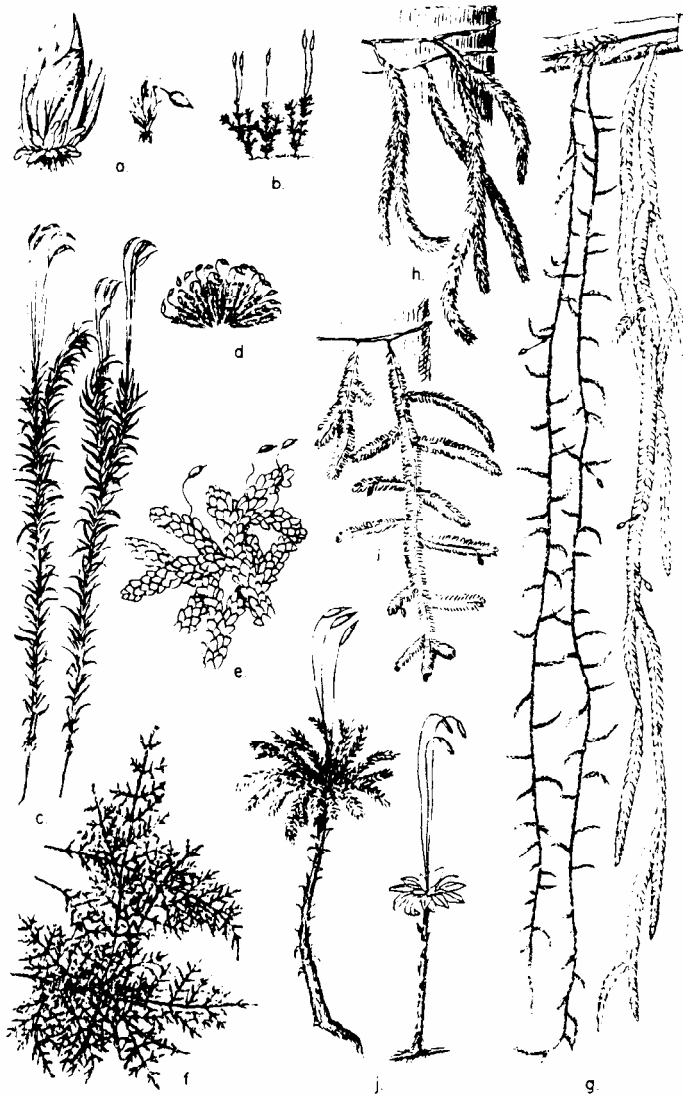
5. ábra: Lombosmoha típusok. A) csúcson termő – akrokarp; B) oldalt termő – pleurokarp fácskaszerű; C) pleurokarp szárnyalt elágazású; D) pleurokarp lecsüngő függönyszerű.



6. ábra: Fontosabb máj- és lombosmoha nemzetségek dendrogramja molekuláris biológiai vizsgálati alapon (RNS-szekvencia). Jól látszik, hogy a telepes és leveles májmohák egy csoportot alkotnak és a lombosmohák is, azonban ez utóbbiak közelebb állnak a száras növényekhez, mint akár a májmohák, akár a zöldalgák.



7. ábra: Májmohák növekedési formái Mügdefrau nyomán. a) egyéves; b) alacsony gyepek; c) magas gyepek; d) szövedék, telep; e) elágazó gyepek; f) lecsüngő; g) farkoszerű; h) legyező formájú; i) fűcskaszerű



8. ábra: A lombosmohák növekedési formái Mägdefrau nyomán. a) egyéves; alacsony gyep; c) magas gyep; d) párna; e) fonadék; f) szövedék; g) lecsüngő; farokszerű; i) legyező forma; j) fűcskaszerű