

АКТИВНІСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО КОМПЛЕКСУ БРІОФІТІВ НА ТРАНСФОРМОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ВИДОБУТКУ ВУГІЛЛЯ

Л. Карпінець*, В. Баранов, Р. Соханьчак, С. Бешлей

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: lyudmyla.vo@gmail.com*

Досліджено сезонну динаміку вмісту пігментів фотосинтезу у пагонах *Ceratodon purpureus* із різних положень і місцезростань на відвалах Червоноградського гірничопромислового району. Встановлено, що кількісний склад хлорофілів a (хл a) та b (хл b), співвідношення a/b та хлорофілів/каротиноїдів (X/K) у клітинах мохів змінювалися залежно від положення їхніх місцезростань на відвалах і від мікрокліматичних умов: температурного режиму, сонячної радіації та вологості субстрату. Виявлено, що у квітні на відкритих ділянках, де ріс *Ceratodon purpureus*, вміст хлорофілу a у його пагонах підвищувався, у липні кількість цього пігменту суттєво знижувалась, а співвідношення a/b було меншим, ніж навесні. Влітку вміст каротиноїдів у клітинах моху на освітлених ділянках підвищувався, порівняно з весняними показниками, що запобігало ймовірному фотоокисненню й утворенню вільних радикалів в умовах дії високої інсоляції та температури. Восени у пагонах *Ceratodon purpureus*, відібраних з різних положень відвалів, вміст як зелених, так і допоміжних пігментів здебільшого знижувався, порівняно з літніми показниками. Зміни у кількості та співвідношенні пігментів у різні періоди року на відвалах свідчили про адаптивний характер фотосинтетичної системи мохів, що сприяло ефективнішому використанню сонячної радіації різної інтенсивності. Залежно від положення на шахтних відвалах і від ступеня їхньої рекультиваци, визначено показники хлорофільного індексу для бріосинузій. Встановлено, що значення хлорофільного індексу залежало від екологічної приуроченості до умов місцезростання моху в техногенному середовищі, від складу бріофлори, суми зелених пігментів у фотосинтетичних органах і від площі асимілюючої поверхні. Для досліджуваних бріосинузій найбільший запас фітомаси та значення хлорофільного індексу визначено на відвалі шахти “Надія”, а найменший – на відвалі Центральної збагачувальної фабрики в моновидовому угрупованні *Ceratodon purpureus* – syn. Вищі показники продуктивності встановлено у синузії, до складу якої належить *Campylopus introflexus* із біоморфною структурою щільної дернини, який формує в умовах зростання найбільшу наземну фітомасу, порівняно з іншими видами. Хлорофільний індекс може слугувати важливим критерієм для оцінки участі мохів у продукційному процесі рослинного покриву на трансформованих територіях.

Ключові слова: бріофіти, породні відвали, пігменти фотосинтезу, хлорофільний індекс

Здатність рослин адаптовуватись до значних мінливостей середовища існування сприяє їхньому поширенню в умовах із досить широким спектром впливу різних екологічних чинників. Аналіз стану пігментного комплексу, його кількісних і якісних змін показників співвідношення хлорофілів і каротиноїдів, асоційованих з білковими комплексами у складі фотосинтетичних мембран, має вагоме значення для з'ясування пристосувальних

механізмів рослин до дії стрес-факторів середовища. Підтримка стабільності у функціонуванні та просторовій організації мембран хлоропластів дає змогу забезпечити кращу скоординованість компонентів електронно-транспортного ланцюга. Функціональна здатність фотосинтетичного апарату рослин є визначальною у контексті формування продуктивності рослинного покриву в модифікованих умовах середовища існування.

Незважаючи на невеликі розміри, бріофіти є важливими компонентами багатьох екосистем, які проявляють значну спроможність адаптуватися до негативного впливу навколишнього середовища та змінювати продуктивність фітоценозів. Показано, що мохоподібні, формуючи майже суцільний наземний покрив і накопичуючи значну фітомасу, впливають на продуктивність рослинних угруповань у північних лісових екосистемах та у вологих районах тундрових біомів [34, 40, 41].

Важливо було оцінити адаптивну здатність фотосинтетичного комплексу мохів, а також їхню роль у формуванні первинної продуктивності в умовах техногенного пресингу на основі дослідження їхніх біологічних особливостей. Тому метою роботи було проаналізувати сезонну динаміку вмісту пігментів фотосинтезу у пагонах домінантного виду моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та показники хлорофільного індексу для бріофітних синузій залежно від екологічної приуроченості й положення на відвалах (вершина, тераса, підніжжя) Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) і шахти “Надія” Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПР).

Матеріали та методи

Об’єктом досліджень були стійкі бріофітні угруповання, що сформувались на породних відвалах: рекультивованій (унаслідок нанесення шару ґрунтосуміші) діючої шахти “Надія” та незарослій і частково рекультивованій ЦЗФ “Червоноградська” ЧГПР на вершині, терасі й у підніжжі.

На вершині, терасі й у підніжжі відвалів закладали дослідні трансекти, на яких для опису виділяли пробні ділянки площею усього досліджуваного бріоугруповання. За зразками мохів, відібраними на визначених ділянках, встановлювали видовий склад і біоморфологічні особливості бріофлори угруповань. Систематичне опрацювання матеріалів проводили, використовуючи визначники мохоподібних [1–4, 11, 12]. Класифікацію та номенклатуру видів мохів встановлювали за Н. Хотгетсом та ін. [33]. Зібраний матеріал опрацьовували в камеральних умовах. Ідентифікацію бріофітів проводили під мікроскопом Primo Star (Carl Zeiss).

Біоморфологічну структуру мохоподібних визначали, аналізуючи життєві форми за класифікацією К. Гімінгайма і Е. Робертсона [30], модифіковану К. Мегдефрау [35], П. Річардсом [39] та доповнену Д. Гляйм [31]. Для встановлення проєктивного покриття (ПП) кожного виду мохоподібних використовували модифікований метод Н. Корневої [23] та модифіковану шкалу Ж. Браун-Бланке [16]. Стійкі мохові угруповання визначали у ранзі бріосинузій, які можуть бути як самостійними виділами, так і невід’ємними компонентами (у ранзі синузій) асоціацій судинних рослин [8, 10]. Їхні назви констатували за домінантною класифікацією та життєвими формами діагностичних видів мохоподібних [5, 7, 9, 13, 24, 25]. Вміст вологи у моховій дернині та субстраті визначали за С. М. Польчиною і В. Г. Мінеєвим [19, 22] методом зважування з подальшим обчисленням її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини. Інтенсивність освітлення у локалітетах мохів вимірювали люксометром Ю-116.

Для дослідження сезонної динаміки вмісту пігментів фотосинтезу у мохів як об’єкт використовували пагони домінантного виду *Ceratodon purpureus* [17] залежно

від екологічних умов на шахтних відвалах. Для відвалу ЦЗФ характерна відкритість експозицій. Лише на окремих ділянках, де не проводять насипання породи, наявна фрагментованість рослинного покриву за участю поодиноких дерев *Betula pendula* Roth., *Pinus sylvestris* L. і невеликих ділянок трав'яного ярусу. Для відвалу шахти "Надія" характерна значна гетерогенність екологічних умов місцезростання бріофітів: на вершині наявність деревного ярусу з невеликою щільністю *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* і *Robinia pseudoacacia* L. створює незначне затінення, що в посушливий період року забезпечує сприятливі мікрокліматичні умови для онтогенезу рослин як трав'яних, так і мохових угруповань. На терасі відвалу місцями наявний трав'яний покрив. У підніжжі терикону відзначено істотне самозаростання деревними породами (*Betula pendula*, *Quercus robur* L., *Pinus sylvestris*) і травами.

Проби рослинного матеріалу відбирали у квітні, липні та жовтні 2021 р. Вміст пігментів фотосинтезу у клітинах моху обчислювали за формулами Д. Веттштейна [6]. Для визначення хлорофільного індексу (ХІ) використовували показники сумарного вмісту хлорофілів а та b і фітомаси бріофітів, що формують угруповання [26]. Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу [21].

Результати і їхнє обговорення

Зміни у пігментній системі рослин значною мірою залежать від тривалості й інтенсивності впливу екзогенних чинників середовища існування. Їхня дія взаємообумовлена і взаємопов'язана та реалізується через певні механізми, які поєднані з усім комплексом фотохімічних, фізичних та ензиматичних реакцій процесу фотосинтезу.

На відвалах ЧГПР значна напруженість екологічних факторів (дефіцит вологи, високий температурний режим, підвищена інсоляція тощо), а також окремі осередки горіння винесеної на поверхню літосфери материнської породи суттєво впливають на кількісні та якісні зміни пігментів рослин, спричиняючи їхню деградацію, вільнорадикальне фотоокиснення у клітинах тощо.

Межі температурного оптимуму фотосинтезу для різних рослин можуть відрізнятися, що обумовлено специфікою організації фотосинтетичного комплексу, його анатомічних і біохімічних особливостей [20]. Фотосинтетична система мохів пристосована до широкого діапазону інтенсивності світла, температурного режиму та здатна до швидкого відновлення активності після посушливих літніх періодів [14].

Зміна вмісту хлорофілів у білкових світлозбиральних комплексах і їхнє співвідношення є важливими біохімічними показниками реакції рослин на вплив екзогенних факторів та ступеня їхньої адаптації до різних екологічних умов. За дії негативних чинників вагому участі у захисті фотосинтетичного апарату беруть допоміжні пігменти – каротиноїди, виконуючи функцію хімічних буферів у реакціях фотосинтезу.

На підставі результатів досліджень встановлено, що у квітні на вершині відвалу шахти "Надія" вміст хлорофілів і допоміжних пігментів у пагонах *Ceratodon purpureus* був нижчим, аніж у липні та жовтні. Вочевидь, навесні відсутність оптимального температурного режиму середовища після зимового періоду пригальмувала процеси вегетативного розвитку моху, зокрема, поділ, диференціацію клітин, морфогенез, що призвело до зниження "запиту" на асиміляти. У цій ситуації порушення акцепторної функції в системі "донор-акцептор" сповільнювало роботу фотосинтетичного апарату (табл. 1).

Для літнього місяця липня характерними були погодні умови з переважанням сухих і спекотних днів, здебільшого з температурою повітря понад 25 °С та незначною кількістю опадів [42]. У такий період спостерігали збільшення фонду хл а ($0,701 \pm 0,02$ мг/г маси сухої

речовини (м. с. р.) та хл b ($0,401 \pm 0,04$ мг/г м. с. р.), співвідношення хлорофілів a/b (1,75) та Х/К (2,04) у пагонах моху, порівняно з весняними показниками, ймовірно, внаслідок активізації фотосинтетичної діяльності у сприятливих мікрокліматичних умовах його місцезростання. Адже незначне затінення мохових дернин деревними породами лімітувало екстремальну дію екологічних чинників, зокрема, температуру та безпосередній вплив сонячного світла, що, своєю чергою, зменшило випаровування вологи зі субстрату. Збільшення частки хлорофілів a/b свідчить про зниження ступеня агрегації тилакоїдів у мембранах хлоропластів [15].

Таблиця 1

Сезонна динаміка вмісту пігментів фотосинтезу в пагонах *Ceratodon purpureus* на різних положеннях відвалів шахт “Надія” та ЦЗФ

| Місяці | Вміст пігментів фотосинтезу, мг/г маси сухої речовини | | | | | |
|---------|---|--------------|------------|-------------|------|-------|
| | Хлорофіл a | Хлорофіл b | $a+b$ | Каротиноїди | Х/К | a/b |
| | Відвал шахти “Надія” – вершина | | | | | |
| Квітень | 0,485±0,03 | 0,312±0,04 | 0,797±0,04 | 0,405±0,01 | 1,97 | 1,56 |
| Липень | 0,701±0,02 | 0,401±0,04 | 1,102±0,07 | 0,540±0,02 | 2,04 | 1,75 |
| Жовтень | 0,602±0,06 | 0,486±0,02 | 1,088±0,06 | 0,476±0,04 | 2,29 | 1,24 |
| | Тераса | | | | | |
| Квітень | 0,720±0,03 | 0,544±0,08 | 1,264±0,08 | 0,429±0,04 | 2,95 | 1,32 |
| Липень | 0,431±0,02 | 0,350±0,02 | 0,781±0,04 | 0,459±0,02 | 1,70 | 1,23 |
| Жовтень | 0,451±0,01 | 0,389±0,03 | 0,840±0,04 | 0,447±0,02 | 1,88 | 1,16 |
| | Підніжжя | | | | | |
| Квітень | 0,708±0,02 | 0,508±0,03 | 1,216±0,07 | 0,429±0,03 | 2,84 | 1,39 |
| Липень | 0,441±0,02 | 0,416±0,02 | 0,857±0,03 | 0,517±0,02 | 1,65 | 1,10 |
| Жовтень | 0,257±0,03 | 0,212±0,03 | 0,469±0,02 | 0,379±0,01 | 1,24 | 1,21 |
| | Відвал ЦЗФ – вершина | | | | | |
| Квітень | 0,605±0,03 | 0,447±0,02 | 1,052±0,05 | 0,416±0,04 | 2,53 | 1,35 |
| Липень | 0,534±0,03 | 0,449±0,01 | 0,983±0,05 | 0,553±0,03 | 1,78 | 1,20 |
| Жовтень | 0,370±0,02 | 0,250±0,02 | 0,620±0,02 | 0,408±0,02 | 1,52 | 1,48 |
| | Тераса | | | | | |
| Квітень | 0,710±0,05 | 0,543±0,04 | 1,253±0,03 | 0,439±0,01 | 2,85 | 1,31 |
| Липень | 0,317±0,01 | 0,262±0,01 | 0,579±0,01 | 0,473±0,01 | 1,22 | 1,20 |
| Жовтень | 0,178±0,01 | 0,146±0,01 | 0,324±0,01 | 0,262±0,03 | 1,24 | 1,22 |

Восени в умовах більшого затінення місцезростання моху внаслідок зміни положення сонця кількість хлорофілу a становила $0,602 \pm 0,06$ мг/г м. с. р., хлорофілу b – $0,486 \pm 0,02$ мг/г м. с. р, а їхнє співвідношення (a/b) зменшувалось (1,24), порівняно з літніми показниками, завдяки підвищеному вмісту хлорофілу b . Активація його біосинтезу, вочевидь, забезпечувала допоміжну світлозбиральну функцію в периферичних фокусуючих комплексах фотосистем, що дало змогу компенсувати лімітовану кількість доступної світлової енергії для росту і розвитку моху.

У квітні на терасі породного відвалу, де ділянка прогрівалася під прямим сонячним промінням, вміст зелених пігментів фотосинтезу у клітинах моху був найбільшим (хлорофіл a – $0,720 \pm 0,03$ мг/г м. с. р, хлорофіл b – $0,544 \pm 0,08$ мг/г м. с. р), а співвідношення хлорофілів/каротиноїдів становило 2,95. У липні на відкритих експозиціях, де ріс мох, надмірне освітлення в сукупності з високими температурними показниками та нестачею вологи у субстраті призвели до зниження концентрацій хл a ($0,431 \pm 0,02$ мг/г м. с. р) та хл b ($0,350 \pm 0,02$ мг/г м. с. р), ймовірно, внаслідок їхньої деструкції. Водночас кількість каротиноїдів зростала: співвідношення Х/К (1,7) було найменшим, порівняно з іншими місяцями. У такому разі допоміжні пігменти виконували фотопротекторну функцію, утилізуючи надлишки світлової енергії, що знижувало ймовірність перегріву та фотоокиснення молекул хлорофілу за дії високої інсоляції. Окрім того, активація біосинтезу

каротиноїдів пов'язана і з антиоксидантними властивостями цих пігментів, оскільки в умовах екстремальної сонячної радіації каротиноїди, взаємодіючи зі збудженими молекулами триплетного хлорофілу та синглетного кисню, здатні забезпечувати їхній основний рівень і розсіювати надлишкову енергію у формі тепла, таким чином перешкоджаючи розвитку окиснювальних процесів у клітинах рослин [27–29, 32, 36–38].

Восени вміст хлорофілів a та b ($0,451 \pm 0,01$ мг/г м. с. р. та $0,389 \pm 0,03$ мг/г м. с. р. відповідно) у тилакоїдах мембран хлоропластів трохи перевищував їхній вміст у липні, водночас співвідношення a/b знижувалося (1,16) внаслідок підвищення вмісту хл b на фоні збільшення відносної частки Х/К (1,88). Підвищення вмісту зелених пігментів восени, вочевидь, активували компенсаційні механізми, дія яких спрямована на стабілізацію функції асиміляційного апарату після посушливих літніх періодів.

У квітні у підніжжі відвалу вміст хлорофілів становив: хл a – $0,708 \pm 0,02$ мг/г м. с. р., хл b – $0,508 \pm 0,03$ мг/г м. с. р., співвідношення Х/К – 2,84. Восени кількість пігментів фотосинтезу у пагонах *Ceratodon purpureus* зменшувалася, порівняно з літніми показниками, визначене співвідношення Х/К було низьким (1,24). Ймовірно, каротиноїди виконували функцію допоміжних світлозбиральних пігментів, резонансним шляхом передаючи енергію свого електроннозбудженого стану до молекули хлорофілу a .

Встановлено, що на вершині відвалу ЦЗФ вміст хл a у пагонах моху зменшувався від квітня до жовтня: від $0,605 \pm 0,03$ мг/г м. с. р. до $0,370 \pm 0,02$ мг/г м. с. р. (табл. 1). Співвідношення кількості зелених пігментів a/b у весняний місяць становило 1,35, а кількість хлорофілів до каротиноїдів – 2,53. Влітку вміст хл b зростав, що забезпечувало більшу стабільність пігмент-білкових комплексів тилакоїдів і структури мембран хлоропластів, відповідно співвідношення хлорофілів a/b у фотосинтезуючих клітинах моху знижувалося (до 1,2). На фоні зменшення фонду зелених пігментів спостерігали підвищення біосинтезу каротиноїдів: співвідношення Х/К досягало 1,78. Восени вміст хл a становив $0,370 \pm 0,02$ мг/г м. с. р., хл b – $0,250 \pm 0,02$ мг/г м. с. р., а співвідношення a/b (1,48) було вищим, аніж в інші сезони, водночас відносна частка Х/К була найменшою (1,52).

Порівняно з весняними показниками вмісту хлорофілів у фотосинтетичних органах моху (хл a – $0,710 \pm 0,05$ мг/г м. с. р., хл b – $0,543 \pm 0,04$ мг/г м. с. р.), значно знижувалась їхня кількість влітку на терасі відвалу (хл a – $0,317 \pm 0,01$ мг/г м. с. р., хл b – $0,262 \pm 0,01$ мг/г м. с. р.). Інтенсивність сонячної радіації та високий температурний режим як повітря, так і субстрату були екстремальними, що, ймовірно, досягло меж температурного максимуму для функціональної здатності асимілюючого комплексу та призвело до деструкції хлорофілів і пригнічення біохімічних реакцій у зелених пластидах. Водночас співвідношення Х/К було низьким (1,22), оскільки активувався біосинтез допоміжних пігментів, що є реакцією-відповіддю фотосинтетичного апарату на дію екстремальних екологічних чинників [18]. У жовтні загальний фонд пігментів фотосинтезу в асимілюючих клітинах мохів істотно знижувався, ймовірно, внаслідок сповільнення процесів росту й розвитку рослин, а отже, і їхнього метаболізму.

На відвалі ЦЗФ унаслідок проведення технічної рекультивації (терасування, насипання суглинкового чи супіщаного шару) та ерозійних процесів, які відбуваються через зсув і змив нестійкого субстрату низхідними потоками дощової води, створюються перешкоди для заселення піонерних видів та формування рослинного покриву загалом. Під час дослідження бріофітного покриву на відвалі його місцезростання встановлено лише на вершині й терасі, у підніжжі навіть поодиноких рослин моху не було виявлено.

Отже, зміни у кількості та співвідношенні пігментів у різні періоди року на відвалах свідчили про пристосувальний характер фотосинтетичної системи мохів, що сприяло ефективнішому використанню сонячної радіації різної інтенсивності в різних екологічних умовах.

Особливості функціонування екосистем залежать від швидкості, інтенсивності утворення і трансформації органічної речовини, що визначає первинну продуктивність рослинних фітоценозів. Вагомим показником фотосинтетичної продуктивності рослинного покриву є хлорофільний індекс (ХІ), який характеризується відношенням сумарної кількості зелених пігментів у рослинах до їхньої надземної фітомаси. Виявлено високий показник хлорофільного індексу (1,83 г/м²) для моху *Dicranum majus* Sm., який формує лісові бріоугруповання, і трохи менший для *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – 0,673 г/м², що суттєво залежить від видових особливостей мохів та екологічних умов середовища [26].

На породних відвалах мохоподібні у міру природних процесів відновлення рослинності (сукцесійних процесів) формують угруповання, що характеризуються певними закономірностями поєднання видів, для яких визначальним є приуроченість до екологічних умов місцезростання. Мохові угруповання розглядали як бріосинузії, що різняться між собою за домінуючими видами та їхньою біоморфологічною структурою, а також є просторово виокремленими епігейними угрупованнями, що займають окрему екологічну нішу (моховий ярус).

Залежно від положення на шахтних відвалах і ступеня їхньої рекультиваци визначено показники хлорофільного індексу для бріофітних синузій. Встановлено залежність значення хлорофільного індексу від їхньої екологічної приуроченості до умов місцезростання у техногенному середовищі, видового складу угруповань, сумарної кількості зелених пігментів у фотосинтетичних органах і від площі асимілюючої поверхні.

На відвалі шахти “Надія”, зокрема, на його вершині, для щільнодернинної синузії *Campylopus introflexus*–*Ceratodon purpureus* – сун. встановлено показник хлорофільного індексу – 0,263 г/м². Наземна фітомаса була представлена переважно вегетативними асимілюючими органами мохоподібних і становила 421,6 г/м². Це угруповання репрезентоване такими видами, як *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. і *Ceratodon purpureus* із проективним покриттям 70 % і 30 % відповідно та виростає на галявині біля поодиноких екземплярів дерев: *Robinia pseudoacacia*, *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*. Інтенсивність освітлення місцезростання угруповання – 86,0–91,0 тис. лк, вологість субстрату – 3,0 % (табл. 2).

Таблиця 2

Хлорофільний індекс бріосинузій залежно від умов місцезростань на породних відвалах ЦЗФ та шахти “Надія”

| Види моху в угрупованнях | Вміст хлорофілів (a+b), мг/г маси с. р. | Наземна фітомаса, г/м ² | Хлорофільний індекс, г/м ² |
|--------------------------------|---|------------------------------------|---------------------------------------|
| Відвал шахти “Надія” – вершина | | | |
| <i>Campylopus introflexus</i> | 0,610±0,036 | 289,1±18,0 | 0,175±0,003 |
| <i>Ceratodon purpureus</i> | 0,662±0,050 | 132,5±10,2 | 0,088±0,01 |
| Всього | | 421,6 | 0,263 |
| Тераса | | | |
| <i>Ceratodon purpureus</i> | 0,689±0,034 | 94,4±10,6 | 0,065±0,006 |
| <i>Bryum argenteum</i> | 0,715±0,05 | 103,2±7,8 | 0,074±0,009 |
| Всього | | 197,6 | 0,139 |
| Підніжжя | | | |
| <i>Bryum pseudotriquetrum</i> | 0,753±0,063 | 227,1±12,9 | 0,170±0,005 |
| <i>Ceratodon purpureus</i> | 0,687±0,077 | 123,9±15,3 | 0,083±0,004 |
| Всього | | 351,0 | 0,253 |
| Відвал ЦЗФ – вершина | | | |
| <i>Polytrichum piliferum</i> | 0,592±0,026 | 156,1±13,1 | 0,092±0,009 |
| Всього | | 156,1 | 0,092 |
| Тераса | | | |
| <i>Ceratodon purpureus</i> | 0,486±0,069 | 123,9±13,5 | 0,058±0,003 |
| Всього | | 123,9 | 0,058 |

На терасі відвалу флористичний склад щільнодернинної синузії *Ceratodon purpureus*–*Bryum argenteum* – сун. репрезентований 2 видами мохів: *Ceratodon purpureus* (ПП – 60 %) та *Bryum argenteum* Hedw. (ПП – 40 %). Угрупування сформоване на відкритій, добре освітленій ділянці екоотопу. Показник ХІ для бріосинузії, яка приурочена до умов із недостатнім зволоженням субстрату (0,4 %) і значним ступенем інсоляції (95,0–100,0 тис. лк), становив 0,139 г/м², надземна фітомаса була незначною – 197,6 г/м².

У підніжжі відвалу на трохі затіненій (інсоляція – 74,0–80,0 тис. лк) та зволоженій ділянці (5,9 %) сформувалось угруповання, флористичний склад якого представляє *Ceratodon purpureus* (ПП 65 %), *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al. (ПП 30 %) та *Ptychostomum imbricatum* (Müll. Hal.) Holyoak & N. Pedersen (ПП ≈ 3 %) в асоціації зі судинними рослинами, зокрема, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Acer negundo* L. та ін. Для мохової синузії *Ceratodon purpureus*–*Bryum pseudotriquetrum* – сун., яка росте на вогкому субстраті підніжжя відвалу, запас наземної фітомаси становив 351,0 г/м², а хлорофільний індекс – 0,253 г/м². Слід зазначити, що для *Ptychostomum imbricatum* встановлено низьке значення проективного покриття в угрупованні, під час визначення ХІ цей вид не брали до уваги, оскільки його участь у формуванні наземної фітомаси є мінімальною.

На вершині відвалу ЦЗФ флористичний склад виявленого угруповання репрезентує *Polytrichum piliferum* Hedw. із життєвою формою пухкої дернини та з проективним покриттям 83,0 %. Наявність поодиноких екземплярів деревних рослин і розміщення бріосинузії *Polytrichum piliferum* – сун. на трохі затіненому краю ерозійного жолоба **сприяли** зменшенню інтенсивності сонячного світла (83,5–90,5 тис.), відповідно, і меншій втраті вологи у техноземі (1,0 %). Запас надземної фітомаси та величина ХІ для моновидової бріосинузії *Polytrichum piliferum* – сун. були 156,1 г/м² та 0,092 г/м² відповідно.

У ксероморфних умовах тераси відвалу ЦЗФ на плоскій формі рельєфу сформувалось угруповання, представлене стійким синантропним видом із біоморфною структурою щільної дернини – *Ceratodon purpureus* (ПП – 65 %). У синузії *Ceratodon purpureus* – сун. як фітомаса (123,9 г/м²), так і показник ХІ (0,058 г/м²) були нижчими, аніж на вершині, що пов'язано зі зменшенням площі асиміляційної поверхні рослин і зі зниженням біосинтезу хлорофілу в умовах місцезростання з недостатнім водним режимом (вологість субстрату – 0,6 %) та значним впливом сонячного світла (95,0–100,0 тис. лк).

Таким чином, для досліджуваних бріосинузій найбільший запас фітомаси та значення ХІ визначено на відвалі шахти “Надія”, а найменшу – на відвалі ЦЗФ у моновидовому угрупованні *Ceratodon purpureus* – сун. Показники продуктивності підвищувались у синузії, до складу якої належать *Campylopus introflexus* із біоморфною структурою щільної дернини, який формує найбільшу наземну фітомасу, порівняно з іншими видами. Поступово формуючи на шахтних відвалах заростання, мохоподібні виконують вагому роль у продукційному процесі на трансформованих територіях і підвищують функціональну здатність змінених екосистем. Асимілюючі органи рослин є цією первинною природною субстанцією, яка забезпечує фотосинтез і становить основу біологічної продуктивності в екологічних системах.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1987. Вип. I. 180 с.
2. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1988. Вип. II. 179 с.

3. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1989. Вип. III. 175 с.
4. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів України. К.: Академперіодика, 2003. Вип. IV. 255 с.
5. Бойко М. Ф. Про синузії мохоподібних // Укр. ботан. журнал. 1978. Т. 35. № 1. С. 87–92.
6. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М.: Высш. школа, 1985. 392 с.
7. Гапон С. В. Біоморфологічна структура бріофлори Лісостепу України // Чорноморськ. ботан. журнал. 2010. Т. 6. № 1. С. 41–47.
8. Гапон С. В. Епіфітні бріоугруповання Лісостепу України: Аналіз флори і бріосинтаксономія // Укр. ботан. журнал. 2010. Т. 67. № 3. С. 446–453.
9. Гапон С. В. Мохоподібні Лісостепу України (рослинність та флора): дис. ... д-ра біол. наук: 03.05.00. К., 2011. 855 с.
10. Гапон С. В. Методичний аспект дослідження мохової рослинності // Укр. ботан. журнал. 2013. Т. 70. № 3. С. 292–297.
11. Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора средней части европейской России. Т. 1: Sphagnaceae–Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. 608 с.
12. Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора средней части европейской России. Т. 2: Fontinalaceae–Amblistegiaceae. М.: КМК, 2004. 335 с.
13. Карпінець Л. І., Лобачевська О. В., Соханьчак Р. Р. Екологічна структура епігейних синузій мохоподібних на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району // Укр. ботан. журнал. 2017. Т. 74. № 2. С. 154–162.
14. Кияк Н. Фотосинтетична активність мохів на девастованих територіях видобутку сірки // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2013. Вип. 62. С. 170–179.
15. Кобилецька М. С., Маленька У. Вплив саліцилової кислоти на вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах кукурудзи за дії кадмії хлориду // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 58. С. 300–308.
16. Кузярін О. Т. Бріофлора вугільних відвалів Львівсько-Волинського промислового регіону // Біологічні Студії (Studia Biologica). 2013. Т. 7. № 1. С. 105–114.
17. Лобачевська О. В. Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району // Чорноморськ. ботан. журнал. 2012. Т. 8. № 1. С. 67–77.
18. Лобачевська О., Бойко І., Карпінець Л. Фенотипна пластичність моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенно трансформованого середовища // Біологічні студії (Studia Biologica). 2014. Т. 8. № 3–4. С. 137–148.
19. Минеев В. Г. Практикум по агрохимии. М.: Изд-во МГУ, 1989. 304 с.
20. Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты: учеб. для студ. вузов. 2-е изд., испр. и доп. М.: Изд. центр «Академия», 2006. 448 с.
21. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
22. Польшина С. М. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства. Чернівці: ЧДУ, 1991. 60 с.
23. Улычна К. О., Гапон С. В., Кулык Т. Г. К методике изучения эпифитных моховых обрастаний. Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1986. С. 201–206.
24. Улычна К. О. Динаміка мохових синузій бучин Опілля // Укр. ботан. журнал. 1980. Т. 37. № 6. С. 45–48.
25. Ходосовцев О. Є., Бойко М. Ф., Надсіна О. В., Ходосовцева Ю. А. Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів // Чорноморськ. ботан. журнал. 2015. Т. 7. № 1. С. 44–66.

26. Шмакова Н. Ю., Кудрявцева О. В. Сравнительная оценка листового и хлорофильного индексов для определения годичной продукции органического вещества в сообществах горной тундры Хибин // Ботан. журнал. 2002. Т. 87. № 3. С. 85–97.
27. Cuttriss A. J., Pogson B. J. Carotenoids // Plant Pigments and Their Manipulation / Eds. K. M. Davies. Boca Raton: CRC Press. 2004. P. 57–91.
28. Foyer C. H., Harbinson J. Relationships between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis. The photochemistry of carotenoids. Eds. Frank H. A., Young A. J., Cordell R. J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 1999. P. 305–325.
29. Foyer C. H., Shigeoka S. Understanding Oxidation stress and Antioxidant Functions to Enhance Photosynthesis // Plant Physiol. 2011. Vol. 155. P. 93–100.
30. Gimingham C. H., Robertson E. T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities // Transaction of British Bryological Society. 1950. N 1. P. 330–344.
31. Glime J. M. Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. 2007. – E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on March 2008 at <<http://www.bryocol.mtu.edu/>>.
32. Havaux M. Carotenoid oxidation products as stress signals in plants // Plant J. 2014. N 79. P. 597–606.
33. Hodgetts N. G., Söderström L., Blockeel T. L. et. al. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // Journal of Bryology. 2020. Vol. 42. N 1. C. 1–116.
34. Longton R. E. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. In: Bryophytes and Lichens in a Changing Environment / Eds. J. W. Bates and A. M. Farmer. Clarendon Press. Oxford, 1992. P. 32–76.
35. Magdefrau K. Life-forms of Bryophytes. Bryophyte Ecology. London; New York, 1982. P. 45–58.
36. Mittler R. Oxidative stress, Antioxidants and Stress Tolerance // Trends Plant Sci. 2002. Vol. 7. P. 405–410.
37. Mozzo M., Dall'Osto L., Hienerwadel R. et al. Photoprotection in the antenna complexes of photosystem II. Role of individual xanthophylls in chlorophyll triplet quenching // J. Biol. Chem. 2008. Vol. 283. N 10. P. 6184–6192.
38. Pogson B. J., Rissler H. M., Frank H. A. The roles of carotenoids in photosystem II of higher plants // Photosystem II: The Light-driven Water: Plastoquinone Oxidoreductase / Eds. T. Wydrzynski, K. Satoh. Dordrecht: Springer-Verlag, 2005. P. 515–537.
39. Richards P. W. The ecology of tropical forest bryophytes // New Manual of Bryology. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory. 1984. Vol. 2. P. 1233–1270.
40. Rousk K., Jones D. L., DeLuca T. H. Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems // Front Microbiol. 2013. Vol. 4.
41. Russell S. Bryophyte production and decomposition in tundra ecosystems // Bot. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 104. N 1–3. P. 3–22.
42. Електронний ресурс: <https://meteopost.com/weather/archive/>

Стаття надійшла до редакції 20.03.23

доопрацьована 16.05.23

прийнята до друку 14.06. 23

**PHOTOSYNTHETIC COMPLEX ACTIVITY OF THE BRYOPHYTES
ON THE TRANSFORMED COAL MINING TERRITORIES****L. Karpinets, V. Baranov, R. Sokhanchak, S. Beshley***Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: lyudmyla.vo@gmail.com*

It was investigated the seasonal dynamic of photosynthetic pigments content in shoots of the *Ceratodon purpureus* from different positions and local growing on dumps of the Chervonograd mining district. It was established that the quantitative composition of the *a* & *b* chlorophyll (chl *a* and chl *b*), ratio of the *a/b* and chlorophylls/carotenoids (Chl/K) in the moss cells changed depending on the position of their local growing on dumps and microclimatic conditions: temperature regime, solar radiation and humidity of the substrate. It was found that in April on open areas where *Ceratodon purpureus* grew, the content of chlorophyll *a* in its shoots increased, in July the amount of green pigment (chl *a*) significantly decreased, and the *a/b* ratio was lower than in spring. In the summer, content of the carotenoids in the moss cells on the illuminated areas increased, compared to the spring indicators, which prevented possibility of the photooxidation and formation of the free radicals under conditions of high insolation and temperature. In autumn, the content of both green pigments and auxiliary pigments in the *Ceratodon purpureus* shoots, selected from different positions of dumps, mostly decreased, compared to the summer indicators. Changes in quantity and ratio of pigments in different periods of the year on the dumps testified about adaptive character of the mosses photosynthetic system, which contributed to more efficient using of the different intensities solar radiation. Depending on the position on the rock dumps and the degree of their reclamation, the indicators of the chlorophyll index for mosses synusiae were determined. It was found that the indicators of the chlorophyll index depended on the ecological conditions of moss growing in the technogenic environment, the composition of the bryoflora, the amount of green pigments in the photosynthetic organs, and the area of the assimilating surface. For the studied briosynusiae the largest stock of phytomass and the indicators of the chlorophyll index was determined on the dump of the "Nadiya" mine, and the smallest on the dump of the Central Enrichment Factory in the monospecies group *Ceratodon purpureus* – syn. Were established higher productivity indicators in synusiae, which includes *Campylopus introflexus* with biomorphic structure of the dense turf, which forms the largest over ground phytomass in growing conditions, compared to other species. The chlorophyll index can serve as an important criterion for assessing the participation of mosses in the production process of plant cover on transformed territories.

Keywords: bryophytes, rock dumps, photosynthesis pigments, chlorophyll indexes