

## ФОТОСИНТЕТИЧНА АКТИВНІСТЬ МОХІВ НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ВИДОБУТКУ СІРКИ

Н. Кияк

*Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Стефаника, 11, Львів 79000, Україна  
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua*

Досліджено зміни кількісного складу пігментів та інтенсивності фотосинтезу мохів *Barbula unguiculata* Hedw. та *Bryum argenteum* L. упродовж вегетаційного сезону на території відвалу сірчаного видобутку. Встановлено залежність між інтенсивністю фотосинтезу та вмістом хлорофілів у пагонах мохів. Показано, що інтенсивність фотосинтезу залежить від екологічних умов оселищ мохів. Сезонні зміни вмісту пігментів і особливості фотосинтезу мохів на території відвалу свідчать про пластичність і пристосування фотосинтетичного апарату мохів у мінливих умовах середовища. Встановлено, що високий хлорофільний індекс мохового покриву на відвалі зумовлений значною площею асимілюючих органів мохів і високим вмістом хлорофілів.

*Ключові слова:* мохи, пігменти, інтенсивність фотосинтезу, сезонні зміни, хлорофільний індекс.

Дослідження процесів функціонування фотосинтетичного апарату рослин у природних умовах є необхідним як для виявлення особливостей, пов'язаних з біорізноманіттям (таксономічний аспект), так і у зв'язку з вивченням впливу різноманітних факторів середовища (екологічний аспект). Порівняння результатів кількісних і якісних змін пігментів пластид та інтенсивності процесу асиміляції вуглекислоти в рослинах у природних умовах при складному поєднанні екологічних факторів середовища розкриває суть пластичності чи консервативності обмінних процесів, виявляє ступінь пристосованості окремих видів до умов існування. Функціонування фотосинтетичного апарату рослин визначає, у кінцевому результаті, продуктивність рослинного покриву в мінливих умовах природного середовища.

Знання про функціонування фотосинтетичного апарату мохів як важливих компонентів рослинних угруповань дасть можливість оцінити їхню роль у збереженні біорізноманіття і внесок у загальну продуктивність рослинного покриву. На сьогодні є багато робіт, присвячених, в основному, систематиці, анатомії та морфології мохів і значно менше – фізіології [21, 24, 28, 32, 35, 36]. Продуктивність і еколого-фізіологічні особливості мохів досліджували на прикладі сфагнових мохів, бріофітів тундрових екосистем, лісових угруповань, крейдяних лук Європи [8, 18, 22, 23, 29]. Роль бріофітів у заселенні та відновленні техногенно порушених територій практично не досліджена. У цьому аспекті унікальним об'єктом є девастовані території Яворівського державного гірничо-хімічного підприємства (ДГХП) „Сірка”, де мохоподібні одними з перших поселяються на субстратах відвалів, утворюючи з часом рясні, багатовидові обростання. Важлива роль мохів як піонерних рослин у рослинних угрупованнях загальновідома [27, 33]. Поступово відмираючи, піонерні види бріофітів готують субстрат для заселення інших мохів та судинних рослин. На девастованих територіях після видобутку сірки мохи утворили потужний покрив із високими показниками біомаси та проективного покриття [15].

Відомо, що накопичення карбону в субстраті визначається здатністю фітоценозів поглинати  $\text{CO}_2$  у процесі фотосинтезу і, відповідно, опосередковано залежить від вмісту хлорофілів у рослинах. Метою роботи було дослідити особливості пігментної системи та фотосинтезу мохів на посттехногенних територіях сірчаного видобутку ДГХП „Сірка”, що дасть змогу визначити рівні пластичності їхнього фотосинтетичного апарату в контрастних кліматичних умовах і оцінити їхню роль у продукційних процесах.

#### Матеріали та методи

На території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища, підпорядкованого ДГХП „Сірка”, для досліджень були відібрані два домінуючі види: *Barbula unguiculata* Hedw. та *Bryum argenteum* L. (рис. 1).

Для аналізу зразки мохів збирали на трьох дослідних трансектах відвалу північної експозиції (основа, схил, вершина) упродовж 2010–2012 рр. У свіжозібраному рослинному матеріалі визначали вміст фотосинтетичних пігментів та інтенсивність фотосинтезу.

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом і обчислювали у відсотках від маси абсолютно сухої речовини [11].

Вміст хлорофілів *a*, *b* та каротиноїдів визначали у 80% ацетоні за методом Арнона [20]. Вміст пігментів виражали в мг/г маси сухої речовини.

Інтенсивність фотосинтезу визначали безкамерним способом [12]. Для цього наважку свіжозібраного рослинного матеріалу (50 мг) занурювали у пробірки з 0,4 н хромовою сумішшю і кип’ятили на водяній бані протягом 20 хв, щоби проби розчинилися (згоріли). Через 2 год аналіз здійснювали повторно. Після охолодження пробірок вміст аналізували спектрофотометрично ( $\lambda=590$  нм) на спектрофотометрі Specord 210 Plus. Інтенсивність фотосинтезу виражали в мг  $\text{CO}_2$ / г маси сухої речовини/год. Для оцінки добової динаміки інтенсивності фотосинтезу мохів відбір проб рослинного матеріалу на схилі відвалу здійснювали щогодини, починаючи від 7:00 і до 21:00.

Нагромадження надземної фітомаси мохів визначали за методом укисних квадратів ( $0,25 \times 0,25$  м) і виражали у г/м<sup>2</sup> [1]. Для визначення хлорофільного індексу (ХІ) використали показники вмісту хлорофілів *a* та *b* і фітомаси [17].

Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу [14].



Рис. 1. Дернини мохів *Barbula unguiculata* (а) та *Bryum argenteum* (б).

#### Результати і їхнє обговорення

Завдяки тонко організованій і динамічній структурі фотосинтетичного апарату, рослини ефективно утилізують енергію сонячного світла для фотосинтезу та здатні до реалі-

зації фотосинтетичних процесів у різноманітних екологічних умовах. Багато видів мохоподібних приурочені до відкритих, сухих оселищ. Вони можуть втрачати вологу до рівня 5–10% від маси сухої речовини і легко відновлюватися у процесі регідратації [32]. Листки цих мохів одношарові, у них немає епідермісу, продихів, кутикула тонка або відсутня [24]. Тобто клітини, в яких відбувається процес фотосинтезу, не захищені від підвищеної інсоляції, зневоднення й інших негативних чинників, тому існування мохів у несприятливих умовах може забезпечуватися значною мірою пластичністю фотосинтетичного апарату.

Упродовж 2010–2012 рр. вивчали сезонну динаміку вмісту пігментів фотосинтезу у дернинах мохів *Barbula unguiculata* та *Bryum argenteum* на дослідних трансектах відвалу №1 ДГХП «Сірка». Варто відзначити суттєві відмінності мікрокліматичних умов на цих ділянках відвалу. Наприклад, в основі та на схилі відвалу у літні місяці вологість субстрату становила 26,3–27,5%, інтенсивність світла 65–85 тис. лк, температура на поверхні субстрату +18,4–+25,2°C. На вершині відвалу найменш сприятливі умови для росту рослин (вологість субстрату 4,5–14,8%, інтенсивність світла 100–110 тис. лк, температура субстрату підвищувалася до 35,2–37,5°C).

У досліджуваних видів максимум сумарного вмісту хлорофілів  $a+b$  визначено у квітні-травні, наприкінці серпня й у вересні (табл. 1). Сумарний вміст хлорофілів у цей період був у межах 0,60–1,33 мг/г маси с. р., а каротиноїдів – 0,31–1,21 мг/г маси с. р. Для *Bryum argenteum* визначено більшу кількість хлорофілів (0,60–1,33 мг/г маси с. р.), у *Barbula unguiculata* встановлено дещо нижчий їх вміст (0,56–1,05 мг/г маси с. р.).

Вміст пігментів фотосинтезу в пагонах мохів залежав від місцезнаходження рослин на схилі відвалу. Спостерігалася тенденція до зниження вмісту хлорофілів і каротиноїдів у пагонах від основи до вершини відвалу. Так, для зразків *B. argenteum*, зібраних на вершині відвалу, встановлено зниження вмісту хлорофілів майже на 50%, порівняно з основою відвалу. Тобто напруженість екологічних факторів, зокрема висока інсоляція та зниження вологості субстрату, що є характерним для вершини відвалу, суттєво впливали на вміст фотосинтетичних пігментів. Найнижчу кількість хлорофілів (0,28–0,60 мг/г маси с. р.) визначено у спекотні літні місяці (червень-липень) і наприкінці вегетаційного сезону.

Співвідношення хлорофілів  $a/b$  у пігментному комплексі мохів упродовж вегетаційного періоду коливалося у межах 1,1–2,0, що є близьким до показників рослин тіньового типу [8]. Варто відзначити, що у другій половині жовтня та в листопаді співвідношення  $a/b$  частково зменшувалося до 1,1–1,5 унаслідок зростання частки хлорофілу  $b$ , що забезпечувало рослинам можливість використовувати світло низьких інтенсивностей для фотосинтезу.

Вміст каротиноїдів у пігментному комплексі мохів теж змінювався упродовж вегетаційного сезону. Співвідношення  $X/K$  суттєво залежало від інтенсивності освітлення на дослідних ділянках і від видових особливостей мохів. Наприклад, дернини *B. unguiculata* частіше трапляються на відкритих ділянках з високою інтенсивністю освітлення, що значно впливає на кількісне співвідношення пігментів, оскільки встановлено зменшення відносної частки хлорофілів і зростання вмісту каротиноїдів до 1,2 мг/г маси с. р. у пагонах *B. unguiculata* на окремих ділянках відвалу. Співвідношення кількості хлорофілів до каротиноїдів ( $X/K$ ) у *B. unguiculata* протягом весняних та осінніх місяців становило 0,8–1,7, для *B. argenteum* цей показник був вищий і перебував у межах 1,2–2,7. У червні-липні співвідношення  $X/K$  зменшувалося внаслідок зростання частки каротиноїдів у пігментному комплексі мохів. Відомо, що у складі фотосистем каротиноїди не лише виконують роль додаткових світлозбиральних пігментів, а й захищають молекули хлорофілу від фотоокиснення в умовах високої інсоляції. Крім того, підвищення кількості каротиноїдів пов'язане

з антиоксидантними властивостями цих пігментів, оскільки у хлоропластах вони знешкоджують синглетний кисень та інші вільні радикали [26]. У кінці вегетаційного сезону у досліджуваних видів спостерігали зменшення вмісту каротиноїдів.

Таблиця 1

Сезонні зміни вмісту фотосинтетичних пігментів (мг/г маси сухої речовини)  
у пагонах мохів на території відвалу №1 (2010–2012 рр.)

Місце відбору зразків мохів	хл. <i>a</i>	хл. <i>b</i>	<i>a+b</i>	каротиноїди	X/K	<i>a/b</i>
<b>квітень-травень</b>						
<i>Bryum argenteum</i>						
основа	0,68±0,03	0,53±0,02	1,21±0,09	0,52±0,02	2,3	1,3
схил	0,62±0,01	0,53±0,02	1,15±0,08	0,42±0,03	2,7	1,2
вершина	0,34±0,01	0,26±0,01	0,60±0,02	0,31±0,01	1,9	1,3
<i>Barbula unguiculata</i>						
основа	0,64±0,03	0,41±0,02	1,05±0,09	1,21±0,01	0,8	1,5
схил	0,59±0,02	0,40±0,01	0,99±0,03	1,12±0,03	0,9	1,5
вершина	0,39±0,01	0,24±0,02	0,63±0,02	0,73±0,01	0,8	1,6
<b>червень-липень</b>						
<i>Bryum argenteum</i>						
основа	0,30±0,03	0,22±0,01	0,52±0,03	0,62±0,02	0,9	1,4
схил	0,33±0,02	0,21±0,02	0,53±0,04	0,64±0,04	0,9	1,6
вершина	0,18±0,02	0,11±0,01	0,29±0,01	0,38±0,05	0,7	1,6
<i>Barbula unguiculata</i>						
основа	0,23±0,01	0,14±0,01	0,37±0,02	0,49±0,02	0,8	1,6
схил	0,18±0,02	0,11±0,01	0,29±0,01	0,44±0,03	0,6	1,6
вершина	0,16±0,02	0,13±0,01	0,28±0,01	0,42±0,02	0,7	1,2
<b>серпень-вересень</b>						
<i>Bryum argenteum</i>						
основа	0,86±0,06	0,47±0,03	1,33±0,02	0,65±0,02	2,04	1,8
схил	0,72±0,04	0,41±0,02	1,13±0,01	0,68±0,13	1,66	1,8
вершина	0,65±0,05	0,32±0,02	0,97±0,08	0,80±0,04	1,22	2,0
<i>Barbula unguiculata</i>						
основа	0,43±0,04	0,25±0,03	0,68±0,04	0,39±0,03	1,7	1,7
схил	0,48±0,03	0,26±0,02	0,74±0,06	0,45±0,04	1,7	1,8
вершина	0,36±0,03	0,20±0,02	0,56±0,05	0,41±0,05	1,4	1,8
<b>жовтень-листопад</b>						
<i>Bryum argenteum</i>						
основа	0,32±0,02	0,28±0,02	0,60±0,02	0,25±0,01	2,4	1,1
схил	0,22±0,01	0,16±0,01	0,38±0,02	0,18±0,01	2,1	1,4
вершина	0,22±0,01	0,15±0,01	0,37±0,02	0,15±0,01	2,5	1,5
<i>Barbula unguiculata</i>						
основа	0,24±0,02	0,22±0,02	0,46±0,02	0,22±0,02	2,1	1,1
схил	0,28±0,01	0,19±0,01	0,47±0,03	0,18±0,02	2,6	1,5
вершина	0,20±0,01	0,16±0,01	0,36±0,02	0,24±0,01	1,5	1,3

Важливим процесом, який визначає життєдіяльність усіх зелених рослин, є асиміляція вуглекислоти. Відомо, що у квіткових рослин проявляється чітка сезонна динаміка з максимумом інтенсивності газообміну, який приурочений до репродуктивної фази розвитку. У добовій динаміці максимум припадає на передобідню та післяобідню пори і збігається з максимальною освітленістю й температурою [5]. У зв'язку зі специфікою організації гаметофіту мохів (невеликі розміри, проста провідна система й інші анатомо-морфологічні та фізіологічні особливості), можна припустити, що ця група рослин має інші, відмінні від квіткових рослин особливості функціонування фотосинтетичного апарату, хоча показано, що інтенсивність фотосинтезу мохів за оптимального світлового насичення й оптимального рівня CO<sub>2</sub> в середовищі практично не відрізняється від аналогічного показника асиміляції вуглекислоти судинних рослин [30].

Проаналізовано добову динаміку інтенсивності фотосинтезу мохів *B. argenteum* та *B. unguiculata* і виявлено, що вона має вигляд двовершинної кривої (рис. 2).

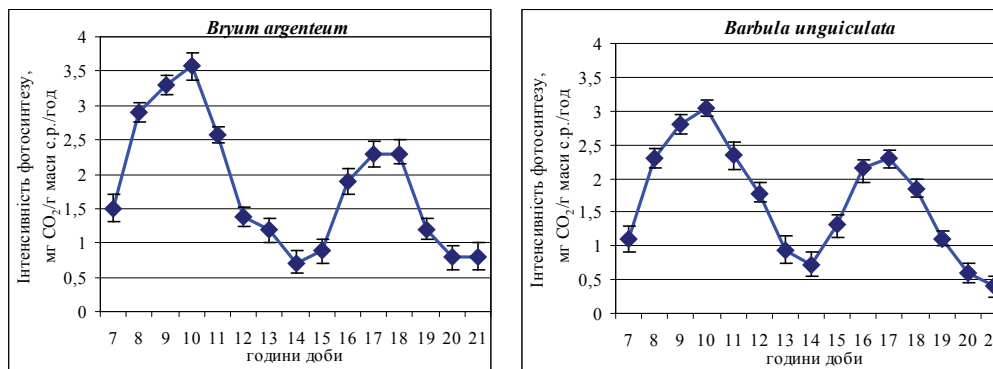


Рис. 2. Добова крива інтенсивності фотосинтезу в пагонах мохів *Bryum argenteum* та *Barbula unguiculata*.

Максимум фотосинтезу у *B. argenteum* та *B. unguiculata* (3,04–3,67 мг CO<sub>2</sub>/г маси с.р./год) припадав на ранкові години (8–10 год), що є характерним для пойкилогідричних видів рослин, для яких лімітаційним чинником фотосинтетичних процесів є вологість. Мохоподібні, які ростуть на сухих відкритих ділянках, для ранкового фотосинтезу використовують росу, яка є достатньою, щоби забезпечити досить високий рівень цього процесу. Другий пік активності фотосинтезу (2,3–2,8 мг CO<sub>2</sub>/г маси с.р./год) припадає на післяобідню пору (17–18 год). В умовах максимальної інтенсивності освітлення (12–14 год) інтенсивність фотосинтезу різко знижувалася, насамперед, унаслідок порушення водного й температурного режиму рослин.

Хід добового фотосинтезу накладається на іншу його періодичність – сезонні зміни інтенсивності фотосинтезу. Серед факторів, які впливають на фотосинтез, важливими є інтенсивність світла, температурний і водний режим. У сезонній динаміці інтенсивності фотосинтезу мохів для обох видів встановлено пряму кореляцію між фотосинтезом і вмістом хлорофілів у листках мохів. Максимум фотосинтетичної активності визначено у квітні-травні, наприкінці серпня й у вересні (рис. 3).

Крім того, встановлено залежність цього показника від видових особливостей рослин з від конкретних екологічних умов на території відвалу. Максимальну інтенсивність фотосинтезу визначено у рослин *B. argenteum*, які росли в основі відвалу (3,16–3,56 мг CO<sub>2</sub>/г маси с. р./год). У пагонах *B. unguiculata* з цієї ділянки відвалу фотосинтетична активність була нижчою – 2,66–3,04 мг CO<sub>2</sub>/г маси с. р./год (рис. 3). Найнижчі показники асиміляції CO<sub>2</sub> визначені у зразках, відібраних з вершини відвалу (2,15–2,23 мг CO<sub>2</sub>/г маси с. р./год). Тобто зниження рівня фотосинтезу відбувалося від основи до вершини відвалу, аналогічно, як і для фотосинтетичних пігментів. Протягом вегетаційного сезону найнижчі величини асиміляції CO<sub>2</sub> (0,80–1,80 мг CO<sub>2</sub>/г с. р./год) визначені у сухі літні місяці.

Вміст хлорофілів є важливим показником потенційної здатності рослинного покриву до зв'язування атмосферного вуглецю. Досить інформативним є його використання для оцінки фотосинтетичної продуктивності рослин [2, 16]. Як показник продуктивності використовують хлорофільний індекс (ХІ), що характеризує валовий вміст хлорофілу в рослинному покриві й може бути параметром для порівняння рослин різної морфології та систематичного положення.

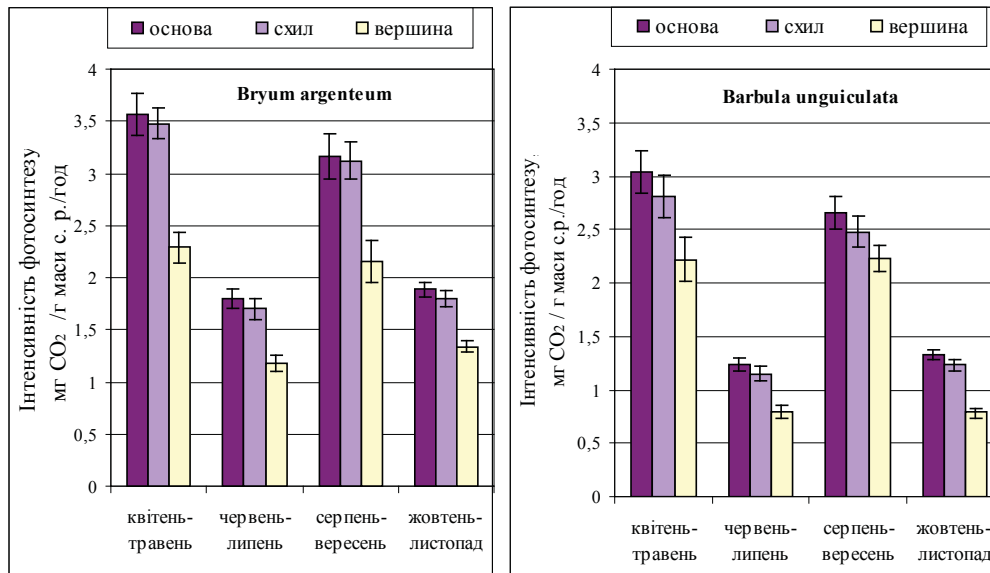


Рис. 3. Сезонні зміни інтенсивності фотосинтезу в пагонах мохів *Bryum argenteum* і *Barbula unguiculata*.

Було визначено хлорофільний індекс для мохового покриву на схилі відвалу, де проєктивне покриття мохів на дослідній ділянці досягало майже 95%. Видовий склад представлений трьома видами листкостеблових мохів (*Bryum caespiticium* Hedw., *B. argenteum* і *Barbula unguiculata*). Надземна фітомаса представлена переважно вегетативними асимілюючими органами мохів і становила ~ 462,6 г/м<sup>2</sup> (табл. 2).

Таблиця 2

Хлорофільний індекс мохового покриву на схилі відвалу (травень 2012 р.)

Вид рослин	Вміст хлорофілів (a+b), мг/г маси с. р.	Надземна фітомаса, г/м <sup>2</sup>	Хлорофільний індекс, г/м <sup>2</sup>
<i>Bryum caespiticium</i> Hedw.	1,231±0,092	223,8±21,1	0,275±0,021
<i>Bryum argenteum</i> L.	1,053±0,097	56,3±3,1	0,059±0,003
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.	0,843±0,056	182,5±16,4	0,153±0,009
<b>Всього</b>		<b>462,6</b>	<b>0,487</b>

Найбільша фітомаса і величина ХІ визначена у щільнодернинного виду *B. caespiticium* за рахунок більшої кількості особин на одиницю площі та, відповідно, більшої площі асиміляційної поверхні [6]. Для видів із життєвою формою пухкої дернини – *B. argenteum* та *B. unguiculata* – величина ХІ була меншою. Порівнюючи величини ХІ, визначені для бріофітів із різних рослинних угруповань [2; 19], варто відзначити, що найвищий хлорофільний індекс властивий для мохів лісових угруповань. Наприклад, для *Dicranum majus* ХІ становив 1,83 г/м<sup>2</sup>, *Polytrichum commune* – 0,536 г/м<sup>2</sup>, *P. piliferum* – 0,463 г/м<sup>2</sup>, *Pleurozium schreberi* – 0,673 г/м<sup>2</sup> [17]. Тобто цей показник суттєво залежить від видових особливостей мохів і екологічних умов середовища. Встановлено, що величина хлорофільного індексу мохового покриву на схилі відвалу є досить високою і цілком зіставною з величинами ХІ, визначеними для рослинних угруповань із домінуванням судинних рослин (наприклад, для чагарничково-мохових угруповань ХІ становив 0,5–0,6 г/м<sup>2</sup>) [17]. Отримані результати засвідчують важливу роль бріофітів у продукційному процесі на посттехногенних територіях сірчаного видобутку, де вони є піонерами заростання.

Отже, на основі результатів аналізу кількісного складу пігментів пластид у пагонах мохів на території відвалу №1 видобутку сірки встановлено, що для бріюфітів характерний високий вміст фотосинтетичних пігментів. Порівняння середніх показників вмісту хлорофілів у пагонах досліджуваних видів мохів з іншими видами вищих рослин свідчить про подібність пігментного складу мохоподібних зі судинними вічнозеленими рослинами [3]. Пігментний склад залежить від видових особливостей мохів і приуроченості до умов середовища, оскільки вміст пігментів фотосинтезу знижувався від основи до вершини відвалу. Очевидно, висока інсоляція та нестабільний режим зволоження на вершині відвалу були основними причинами змін у фотосинтетичному апараті мохів. Для досліджуваних видів встановлена пряма кореляція між інтенсивністю фотосинтезу та вмістом хлорофілів у пагонах мохів.

Добовий перебіг процесу фотосинтезу в мохів на території відвалу сірчаного видобутку має вигляд двовершинної кривої. Максимум фотосинтезу припадає на ранкові години та післяобідню пору. В умовах максимальної інтенсивності освітлення (12–14 год дня) виявлено зниження рівня фотосинтезу.

Аналіз сезонної динаміки фотосинтезу мохів свідчить про пристосованість фотосинтетичного апарату мохів до мінливих кліматичних умов і про здатність підтримувати інтенсивність фотосинтезу при несприятливому гідротермічному режимі та високій інсоляції. Можливо, це пов'язано зі специфікою життєвої форми *B. argenteum* та *B. unguiculata*, оскільки ці види формують низьку дернину, яка добре утримує вологу. Відомо, що мохи з такою життєвою формою характеризуються більшою толерантністю до несприятливих екологічних умов і краще утримують вологу в дернинах у період водного дефіциту [31]. Наприклад, при зниженні вологості повітря до 50% вологість усередині таких мохових дернин становила майже 90% [37].

Бріюфіти адаптовані до широкого діапазону інтенсивності світла, температурного режиму та здатні до репарації фотосинтетичної активності після сухих періодів улітку. Крім того, відомо, що мохи можуть швидко відновлювати фотосинтетичну активність після тривалих зимових морозів [18]. Показано, що при настанні різкого потепління інтенсивність фотосинтезу асиміляційних органів мохів уже через добу досягала рівня, аналогічного літньому сезону. Такі особливості фотосинтетичної активності бріюфітів можуть значно підвищувати первинну продуктивність тих рослинних угруповань, де вони є піонерами заростання. Підтвердженням цього є досить високий показник хлорофільного індексу мохового покриву на схилі відвалу, який зумовлений значною масою асиміляційних органів мохів і високим вмістом у них хлорофілів.

Таким чином, аналіз кількісного складу пігментів та особливості фотосинтезу мохів на території відвалу сірчаного видобутку свідчать про значну пластичність і пристосованість фотосинтетичного апарату мохів до мінливих умов середовища. Дослідження специфіки функціонування рослинних угруповань із домінуванням мохоподібних є важливою ланкою у вивченні їхньої участі у відновленні рослинного покриву на порушених посттехногенних субстратах.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В.* и др. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Наука, 1978. 349 с.
2. *Воронин П. Ю., Макеев А. В., Гукасян И. А.* и др. Хлорофильный индекс и ежегодный фотосинтетический сток углерода в сфагновые ассоциации // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 1. С. 31–38.

3. Вознесенский В. Л. Об углекислотном газообмене растений // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 2. С. 305–312.
4. Дідух О. І., Мальований М. С., Шпаківська І. М. Фізичні властивості ґрунтів у межах посттехногенного ландшафту Яворівського ДГХП “Сірка” // Вісн. Нац. ун-ту “Львівська політехніка”. 2008. Вип. 609. С. 225–233.
5. Зеленский О. В. Фотосинтез растений в естественных условиях // Вопросы ботаники. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1978. Вып. 1. С. 59–87.
6. Кім Н. А. Особливості структури дернин мохів на девастованих територіях сірчаного видобутку // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. С. 306–307.
7. Козловський В. Важкі метали в ґрунтах техногенних ландшафтів родовищ самородної сірки Передкарпаття (Україна) // Ґрунтознавство. 2008. Т. 9. № 3. С. 101–107.
8. Лук'янова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Газообмен и пигментная система Кольской Субарктики. Апатиты, 1986. 127 с.
9. Марискевич О. Оксидоредуктазна активність ґрунтів техногенних ландшафтів сірчанних родовищ Передкарпаття // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 24. С. 78–82.
10. Марискевич О. Г. Формування ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП “Сірка” // Наук. вісн. Чернівецьк. ун-ту. Сер. біол. 2005. Вип. 251. С. 175–185.
11. Минеев В. Г. Практикум по агрохимии. М.: Изд-во МГУ, 1989. 304 с.
12. Ніколайчук В. І. Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород, 2000. 210 с.
13. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.
14. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
15. Рабик І., Данилків І., Щербаченко О. Структура і динаміка бріофітних угруповань на девастованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства „Сірка”) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2010. Вип. 53. С. 58–66.
16. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. Хлорофильный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41. №3. С. 325–330.
17. 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.
18. Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 2006. 125 с.
19. Шпак О. В. Эколого-физиологическая характеристика мхов в Хибинах (Мурманская область) // Эколог. химия. 2007. Т. 16. № 1. С. 40–45.
20. Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* // Plant Physiol. 1949. 24. P. 1–15.
21. Bryophyte Biology. A. Jonathan Shaw and Bernard Goffinet [eds.]. Cambridge University Press, 2000. 476 p.
22. During H. J. The bryophytes of calcareous grasslands. In: Hillier S.H., Walton D.W.H., and Wells D.A. (eds.) Calcareous Grasslands. Ecology and Management. Proceedings of a Joint British Ecological Society / Nature Conservancy Council Symposium (14–16 September, 1990). University of Sheffield, 1990. P. 35–40.
23. During H. J., Lloret F. Permanent grid studies in bryophyte communities 1. Pattern and dynamics of individual species // J. Hattori Bot. Lab. 1996. Vol. 79. P. 1–41.



24. *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.bryoecol.mtu.edu/>>.
25. *Goffinet B., Shaw A. J.* Bryophyte Biology. Second Edition. Cambridge University Press, 2009. 565 p.
26. *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.
27. *Longton R. E.* The role of bryophytes in terrestrial ecosystems // *J. Hatt. Bot. Lab.* 1984. Vol. 55. P. 147–163.
28. *Longton R. E.* Biology of Polar Bryophytes and Lichens. Cambridge: Cambridge University Press, 1988. 324 p.
29. *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.
30. *Martin C. E., Adamson V. J.* Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants // *J. Bryol.* 2001. Vol. 23. P. 319–323.
31. *Mägdefrau K.* Untersuchungen über die Wasserversorgung des Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose // *Zeitschr. Bot.* 1935. Vol. 29. 337–375.
32. *Proctor M. C. F.* Ecophysiological measurements on two pendulous forest mosses from Uganda, *Pilotrichella ampullacea* and *Floribundaria floribunda* // *J. Bryol.* 2002. Vol. 24. P. 223–232.
33. *Rieley J. O., Richards P. W., Bebbington A. D. L.* The ecological role of bryophytes in a north-Wales woodland // *J. Ecol.* 1979. Vol. 67. P. 497–527.
34. *Ringen D.* The role of moss in facilitating natural revegetation of metal-contaminating sites during primary succession [Електронний ресурс] // Режим доступу до журн.: [www.bioed.org/ibscore/](http://www.bioed.org/ibscore/).
35. *Tenhunen J. D., Lange O. L., Hahn S.* et al. The ecosystem role of poikilohydric tundra plants. In: F.S. Chapin et al.: Arctic ecosystems in a changing climate. San Diego Academic Press. 1992. P. 213–237.
36. *Schofield W. B.* Introduction to Bryology. New York, Macmillan Publishing Company, 1985. 248 p.
37. *Zacherl H.* Physiologische und Ökologische Untersuchungen über die innere Wasserleitung bei Laubmoosen // *Z. Bot.* 1956. Vol. 44. P. 409–436.

Стаття: надійшла до редакції 28.02.13

доопрацьована 23.04.13

прийнята до друку 25.04.13

---

**PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF THE MOSSES ON THE  
DEVASTATED TERRITORIES OF SULPHUR EXTRACTION****N. Kyiak**

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine  
11, Stefanyk St., Lviv 79000, Ukraine  
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua*

Changes of quantitative composition of the pigments and photosynthesis intensity of the mosses *Barbula unguiculata* Hedw. and *Bryum argenteum* L. during vegetative season on the territory of the dump of sulphur deposits has been investigated. The correlation between photosynthesis intensity and chlorophyll content in mosses shoots has been established. It has been shown, that photosynthesis activity depends on locality conditions. Seasonal changes of the pigments content and peculiarities of moss photosynthesis on the territory of the dump have demonstrated the plasticity and acclimatization of moss photosynthetic apparatus to variables conditions of the environment. It has been shown, that high chlorophyll indexes of moss cover on the dump territory caused by essential mass of assimilating moss organs and high content of chlorophylls in them.

*Keywords:* bryophytes, photosynthesis pigments, intensity of photosynthesis, seasonal changes, chlorophyll indexes.

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МХОВ НА  
ДЕВАСТИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ДОБЫЧИ СЕРЫ****Н. Кияк**

*Институт экологии Карпат НАН Украины  
ул. Стефаныка, 11, Львов 79000, Украина  
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua*

Исследованы изменения количественного состава пигментов и интенсивности фотосинтеза мхов *Barbula unguiculata* Hedw. и *Bryum argenteum* L. на протяжении вегетационного сезона на территории отвала добычи серы. Установлена зависимость между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофиллов в побегах мхов. Показано, что интенсивность фотосинтеза зависит от условий произрастания мхов. Сезонные изменения содержания пигментов и особенности фотосинтеза мхов на территории отвала свидетельствуют о пластичности и акклиматизации фотосинтетического аппарата мхов к изменчивым климатическим условиям среды. Показано, что высокий хлорофильный индекс мохового покрова на отвале обусловлен значительной массой ассимилирующих органов мхов и высоким содержанием хлорофиллов.

*Ключевые слова:* бриофиты, пигменты фотосинтеза, интенсивность фотосинтеза, сезонные изменения, хлорофильный индекс.