

ФОТОСИНТЕТИЧНА АКТИВНІСТЬ БРІОФІТІВ В УМОВАХ ЗАСОЛЕННЯ НА ТЕРИТОРІЇ ХВОСТОСХОВИЩА СТЕБНИЦЬКОГО ГХП “ПОЛІМІНЕРАЛ”

Н. Кияк

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: kuyak_n@i.ua*

Головним стресовим чинником, що гальмує процеси формування фітоценозів на хвостосховищах Стебницького гірничо-хімічного підприємства «Полімінерал», є засолення субстрату. Досліджували вплив засолення на стан фотосинтетичного апарату й інтенсивність фотосинтезу у мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa і *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. із території хвостосховища, де бріофіти є важливими компонентами первинних рослинних угруповань на субстратах із високим ступенем засолення.

Первинною ланкою у процесі фотосинтезу є кількісний і якісний склад пігментного апарату, який визначає інтенсивність фотосинтезу. Вплив засолення на фотосинтетичний апарат мохів проявлявся у зміні компонентного складу пігментів і ступеня їхньої агрегації з ліпопротеїдами тилакоїдних мембран і, крім цього, залежав від рівня чутливості видів. У видів *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus*, що ростуть в умовах сильного засолення, зафіксовано підвищення вмісту каротиноїдів, хлорофілу *b* (що є компенсаторною реакцією на пригнічення синтезу хлорофілу *a*), а також збільшення міцності зв'язку хлорофілів у хлорофіл-білкових комплексах мембран тилакоїдів.

Експериментально досліджено особливості структурної організації апарату фотосинтезу *Barbula unquiculata* в умовах сольового стресу (розміщення хлоропластів у клітинах, зміна їхньої кількості, розмірів і форми), які свідчать про негативний вплив засолення на рослини. Показано, що засолення індукує підвищення гідролітичної активності хлорофілази у хлоропластах мохів, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин. В умовах засолення інтенсивність перебігу процесу фотосинтезу визначається видовою специфічністю мохів і залежить від концентрації солей у ґрунтовому розчині.

Ключові слова: засолення, фотосинтез, пігменти, активність хлорофілази, бріофіти

Вивчення механізмів впливу засолення на фотосинтез є одним із актуальних питань еколого-фізіологічних досліджень, оскільки стійкість автотрофного організму, перш за все, пов'язана зі здатністю зберігати систему фотосинтезу в активному функціональному стані. Є багато літературних даних, що стосуються різного ступеня впливу засолення на інтенсивність фотосинтезу судинних рослин [11, 16, 19]. Показано, що сольовий стрес впливав на фотосинтез як в умовах короткотривалої дії, так і за тривалої експозиції. У разі короткотривалого впливу засолення відзначено інгібування фотосинтетичних процесів унаслідок пригнічення роботи продигового апарату, що призводило до зниження рівня асиміляції карбону [23]. За тривалого впливу сольового стресу процеси фотосинтезу пригнічувалися внаслідок нагромадження солей у клітинах листків, індукуючи зміни у структурній організації хлоропластів, зменшення вмісту пігментів фотосинтезу й інгібування ферментів

циклу Кальвіна [18, 25, 31]. Показано, що солетолерантним видам властивий підвищений або незмінний вміст хлорофілу в умовах засолення, тоді як у чутливих до засолення видів вміст хлорофілів зменшується, тому стан пігментного апарату можна вважати біохімічним маркером солестійкості рослин [14, 32].

У літературі є мало інформації про вплив засолення на фотосинтетичні процеси у бріофітів [15, 22], хоча представники цієї групи рослин досить часто є піонерами заростання на засолених субстратах [8, 21, 29]. У мохів не виявлено спеціалізованих пристосувань до сольового стресу, однак загальновідомою є їхня висока толерантність до висушування, яка допомагає їм протистояти іншим стрес-факторам, таким як засолення, УФ-випромінювання і висока температура [6–8, 17, 26]. Показано, що у мохів *Syntrichia sinensis* (Müll. Hal.) Ochyra і *Barbula convoluta* Hedw. засолення індукує підвищення активності карбоангідрази, що бере участь у первинних процесах асиміляції карбону та сприяє збереженню інтактності мембранної структури хлоропластів мохів за впливу сольового стресу [35]. У стійкого до висушування моху *Tortula ruralis* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. встановлено, що ген TrDr3, відповідальний за синтез дегідрину, бере участь у підвищенні толерантності до засолення [28].

У зв'язку з цим досліджували вплив засолення на стан фотосинтетичного апарату й інтенсивність фотосинтезу у мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa і *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. із території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства (ГХП) «Полімінерал», де бріофіти є важливими компонентами первинних рослинних угруповань на субстратах із високим ступенем засолення.

Об'єкти і методи досліджень

Для досліджень відбирали зразки мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa та *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. упродовж квітня–травня 2017 р. із дослідних ділянок на території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал», які суттєво відрізнялися за рівнем засолення субстрату. У роботі використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Рослини *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus* росли серед галофітів та солестійких видів судинних рослин, а рослини *Brachythecium campestre* відбирали на околиці хвостосховища серед різнотрав'я. Як контроль у дослідженнях використовували рослини *Barbula unquiculata* і *Brachythecium campestre*, що росли за межами хвостосховища, в околиці м. Стебник.

Визначення вмісту водорозчинних іонів у верхньому шарі субстрату хвостосховища (0–3 см) здійснювали комплексонометричним методом. Хімічний іонний склад фільтратів водних витяжок, приготованих із досліджуваних зразків субстрату, визначали за стандартними методиками: HCO_3^- [2], Cl^- [3], SO_4^{2-} [4], Ca^{2+} і Mg^{2+} [5]. Суму катіонів (Na^+ ; K^+) визначали за різницею між сумою аніонів (HCO_3^- ; Cl^- ; SO_4^{2-}) і сумою катіонів (Ca^{2+} ; Mg^{2+}) у мг-екв на 100 г субстрату.

Морфометричний аналіз клітин протонеми моху *Barbula unquiculata* здійснювали на моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss) із використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та UTHSCSA Image Tool 3.0.

Вміст хлорофілів і каротиноїдів визначали у 80 % ацетоні за методом Д. Арнона [9]. Для цього наважку рослинного матеріалу (50–100 мг) гомогенізували у 80 % ацетоні. Отриманий екстракт центрифугували за 4 тис. об/хв протягом 15 хв і використовували для спектрофотометричного визначення на спектрофотометрі Specord 210 Plus оптичної густини.

ни за різних довжин хвиль: 663 нм (для хлорофілу *a*), 645 нм (для хлорофілу *b*) та 470 нм (для каротиноїдів). Вміст пігментів виражали в мг/г маси сухої речовини.

Інтенсивність фотосинтезу визначали безкамерним способом за методикою В.І. Ніколайчука [9]. 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, поки проби не розчинилися (згоріли). Після охолодження пробірок спектрофотометрично визначали оптичну густину хромової суміші за $\lambda=590$ нм. Через 2 год процес повторювали. Визначивши приріст CO_2 упродовж 2 год досліду, обчислювали інтенсивність фотосинтезу, яку виражали в мг CO_2 /г маси сухої речовини/год.

Міцність пігмент-білкових комплексів розраховували, порівнюючи екстракти пігментів у 100 % і 60 % ацетоні [9].

Активність хлорофілази визначали за методом Т. Требіша [33]. Для цього свіжозібраний рослинний матеріал гомогенізували у 40 % ацетоні. Проби інкубували за кімнатної температури у темряві протягом 1 год. Дію ферменту припиняли підвищенням концентрації ацетону до 80 %. Оптичну густину екстрактів вимірювали на спектрофотометрі Spesord 210 Plus за довжини хвиль 663 нм і 645 нм. Активність хлорофілази оцінювали за кількістю розкладеного хлорофілу в дослідній пробі й виражали у відсотках до загального вмісту хлорофілів у контрольній пробі.

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично [10].

Результати і їхнє обговорення

Головним стресовим чинником, що гальмує процеси формування фітоценозів на хвостосховищах Стебницького ГХП «Полімінерал», є засолення субстрату, що зумовлене накопиченням величезної кількості відходів флотаційного збагачення калійних руд, які займають площу близько 125 га.

Локалітет, де росли *Barbula unquiculata* та *Didymodon tophaceus*, за вмістом SO_4^{2-} -іона (23,6 мг-екв/ 100 г ґрунту) та вмістом Cl^- -іона (12,4 мг-екв /100 г ґрунту) характеризувався дуже сильним ступенем засолення субстрату. На ділянці, де росли дернини *Brachythecium campestre*, виявлено менші концентрації аніонів (10,4 мг-екв/ 100 г ґрунту сульфат-іонів і 7,6 мг-екв/ 100 г ґрунту хлорид-іонів), що свідчило про сильний ступінь засолення [1].

Первинною ланкою у процесі фотосинтезу є кількісний і якісний склад пігментного апарату, який визначає інтенсивність фотосинтезу й може бути діагностичною ознакою солестійкості рослин [12]. Аналіз кількісного складу пігментів показав, що сумарний вміст хлорофілів у пагонах мохів *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata*, що росли в умовах сильного засолення, був досить подібним і становив 1,08–1,28 мг/г с.м. Водночас зафіксовано високі показники вмісту каротиноїдів (1,21–1,35 мг/г с.м.). Співвідношення кількості хлорофілів до каротиноїдів (Хл/К) у рослинах цих видів становило 0,9, що є свідченням адаптації пігментного апарату рослин до стресових умов. У рослинах *Brachythecium campestre* сумарний вміст хлорофілів, як і каротиноїдів, був меншим (0,88 мг/г с.м. хлорофілів та 0,54 мг/г с.м. каротиноїдів), що вказувало на меншу пристосованість пігментного апарату до сольового стресу (табл. 1).

Дослідження компонентного складу зелених пігментів показали, що вміст хлорофілу *a* у пагонах *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* зазнавав суттєвішого деструкційного впливу сольового стресу, оскільки його частка в сумарному пулі хлорофілів становила 45–48 %, тоді як у рослинах із фонові території – 59,7–62,0 %.

Рослини контролю суттєво відрізнялися й за вмістом хлорофілів, каротиноїдів і їхнім співвідношенням. Наприклад, у пагонах *Barbula unquiculata* з фонові території су-

марний вміст хлорофілів становив 1,44 мг/г с.м., каротиноїдів – 0,76 мг/г с.м., співвідношення Хл/К – 1,9. Тобто отримані результати показують, що вразливішою до сольового стресу була фотосистема I, де у складі антенних комплексів переважає хлорофіл *a*, тоді як у світлозбиральних комплексах фотосистеми II значну частку становить хлорофіл *b*. Інші дослідження свідчать, що у разі хлоридного засолення пригнічується активність обох фотосистем [24].

Таблиця 1

Вплив засолення на вміст пігментів у пагонах мохів із території хвостосховища й околиці м. Стебник, мг/г маси сухої речовини

Місце відбору зразків мохів	Хл. <i>a</i>	Хл. <i>b</i>	<i>a+b</i>	Каротиноїди	Хл/К	<i>a/b</i>
Хвостосховище Стебницького ГХП «Полімінерал»						
<i>Didymodon tophaceus</i>	0,49±0,02	0,60±0,03	1,09	1,21±0,06	0,9	0,8
<i>Barbula unquiculata</i>	0,61±0,03	0,67±0,02	1,28	1,35±0,05	0,9	0,9
<i>Brachythecium campestre</i>	0,42±0,02	0,46±0,01	0,88	0,54±0,02	1,6	0,9
Околиця м. Стебник						
<i>Barbula unquiculata</i>	0,86±0,03	0,58±0,02	1,44	0,76±0,03	1,9	1,5
<i>Brachythecium campestre</i>	0,58±0,02	0,60±0,02	1,18	0,43±0,01	2,7	1,0

Водночас у рослинах *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* з території хвостосховища збільшувалася кількість хлорофілу *b*, молекули якого є більш гідратованими та мають міцніші зв'язки з водою, що було певною компенсаційною реакцією пігментного апарату на стрес. Більшу стабільність вмісту хлорофілу *b* можна також пояснити і функціонуванням регуляторних механізмів, які впливають на міцність зв'язку пігментів з білково-ліпідним комплексом тилакоїдних мембран в умовах стресу. У досліджуваних видів співвідношення слабкозв'язаних і міцнозв'язаних форм хлорофілів відрізнялися (рис. 1).

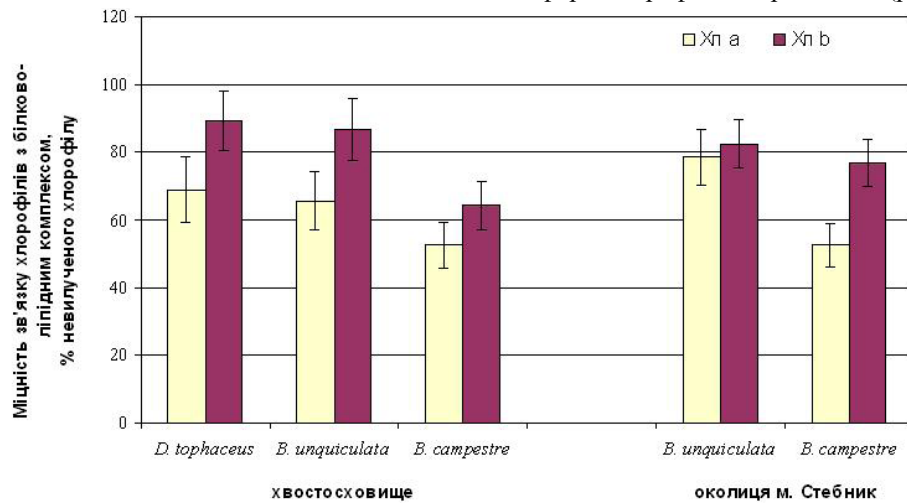


Рис. 1. Міцність зв'язку хлорофілів у хлорофіл-білкових комплексах хлоропластів у пагонах мохів *Barbula unquiculata*, *Didymodon tophaceus* і *Brachythecium campestre* з території хвостосховища й околиці м. Стебник

Найвищі показники міцності зв'язку в хлорофіл-білкових комплексах (ХБК) зафіксовані для хлорофілу *b* (86,8–89,2 %) у рослинах *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus*. Водночас міцність зв'язку хлорофілу *a* у цих видів була меншою (65,6–68,9 %), що підтверджує негативний вплив солей на ХБК хлоропластів і, як наслідок, зменшення

вмісту хлорофілу *a* у пігментному апараті мохів. У рослинах *Barbula unquiculata* з фонові території визначено високі показники міцності зв'язку хлорофілів *a* і *b* з ліпопротеїдними компонентами мембран (78,5–82,4 %). У пагонах *Brachythecium campestre* із території хвостосховища зафіксовано найнижчі величини міцності зв'язку у ХБК (52,6–64,2 %), що вказує на більшу чутливість системи фотосинтезу цього виду до засолення.

Експериментально було проаналізовано, які зміни відбуваються з хлоропластами апікальних клітин протонеми *Barbula unquiculata* в умовах сольового стресу. На поживному середовищі Кноп у контролі хлоропласти мали видовжену, овальну форму і були компактно розміщені у клітинах. За впливу NaCl у концентраціях 0,1–0,2 М зменшувалися розміри органел, вони набували округлої форми, що є свідченням збільшення вмісту води у хлоропластах (табл. 2; рис. 2).

Таблиця 2

Вплив сольового стресу на кількість і розміри хлоропластів
у апікальних клітинах протонеми *Barbula unquiculata*

Варіанти досліду	Кількість хлоропластів, шт.	Довжина хлоропластів, мкм
Контроль (сер-ще Кноп з мікроел.)	36,1±1,3	8,2±0,1
0,1 М NaCl	27,8±1,8	5,2±0,1
0,2 М NaCl	21,2±1,2	4,8±0,2

Така властивість хлоропластів має важливе значення в регуляції водоутримуючої здатності листків в умовах сольового стресу. У період посилення осмотичного стресу хлоропласти втрачають воду повільніше і тому можуть бути додатковим резервуаром води. Це є однією з причин, чому в умовах водного дефіциту процес фотосинтезу знижується повільно, а за незначного дефіциту вологи – навіть зростає [30].

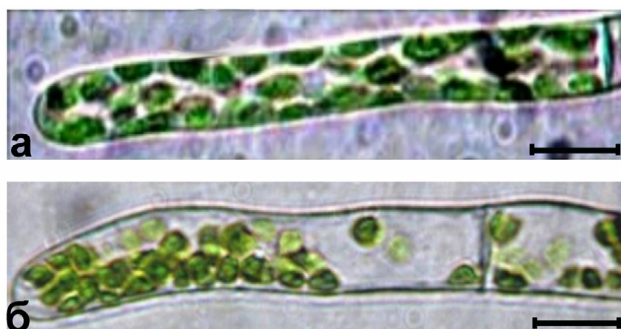


Рис. 2. Хлоропласти в апікальних клітинах протонеми моху *Barbula unquiculata*: *a* – на середовищі Кноп-II (контроль); *б* – на середовищі з 0,1 М NaCl. Штрих = 20 мкм

У протонемі *B. unquiculata* в умовах сольового стресу спостерігали зменшення кількості хлоропластів у середньому на 25 % порівняно з контролем і нерівномірний їхній розподіл у клітинах, що свідчить про дезорганізацію фотосинтетичного апарату й порушення внутрішньоклітинної цілісності. Інші дослідники також вказують на структурні зміни цих органел в умовах засолення – руйнування тилакоїдної системи, ущільнення строми, вакуолізацію пластид і деградацію хлоропластів [14, 27]. Зменшення розмірів і числа хлоропластів рослин під час засолення, порушення їхньої внутрішньої організації негативно позначаються на біосинтезі й накопиченні пігментів.

Варто звернути увагу і на зміни у розвитку протонеми моху в умовах засолення. Суттєво інгібувався ріст протонеми, клітини були переважно плазмолізовані (рис. 3, б). Також виявлено вкорочення та потовщення клітин протонеми, а за впливу 0,2 % NaCl

утворювалися аномальні, сферичної форми клітини, бруньки гаметофорів не формувалися (рис. 3, в).

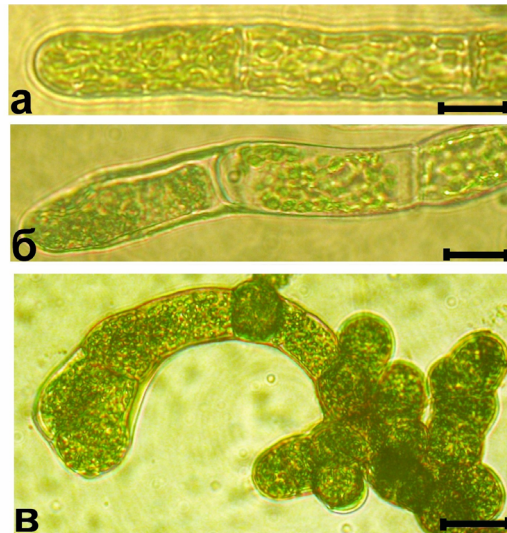


Рис. 3. Протонема моху *Barbula unquiculata*: а – на середовищі Кноп-II (контроль); б – на середовищі з 0,1 М NaCl; в – на середовищі з 0,2 М NaCl. Штрих = 20 мкм

Отримані результати свідчать, що засолення негативно впливає на ріст і розвиток мохів. Вплив сольового стресу на пігментний апарат мохів проявлявся у зміні компонентного складу пігментів і залежав від рівня чутливості видів рослин. У солетолерантних видів *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus*, що ростуть в умовах сильного засолення, зафіксовано підвищення вмісту каротиноїдів, хлорофілу *b* (що є компенсаторною реакцією на пригнічення синтезу хлорофілу *a*), а також збільшення міцності зв'язку хлорофілів у ХБК мембран тилакоїдів. Відомо, що у пігмент-білкових комплексах хлоропластів бріофітів молекули хлорофілу асоційовані з унікальними білками, які відомі як LHCP-протеїни (light-harvesting chlorophyll proteins). Е.-М. Аго [13] показав суттєві відмінності у білкових комплексах фотосистем I і II у деяких видів бріофітів (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Marchantia polymorpha* L.) та судинних рослин. Порівнюючи склад пігмент-білкових комплексів бріофітів з аналогічними асоціаціями у ряски малої (*Lemna minor* L.) та огірка (*Cucumis sativus* L.), було встановлено, що у хлоропластах мохів *Ceratodon purpureus* і *Marchantia polymorpha* більший відсоток хлорофілу асоційований у пігмент-білкових комплексах, порівняно зі судинними рослинами, що свідчить про специфічність хлорофіл-білкових комплексів хлоропластів бріофітів і забезпечує захист фотосинтетичних пігментів у стресових умовах. Можливо, це є однією з причин підвищеної стійкості фотосинтетичного апарату бріофітів до осмотичного стресу, висихання й понижених температур, порівняно з пластидами трахеофітів [34]. Генетичні дослідження також підтверджують наявність унікальних протеїнів, асоційованих із молекулами хлорофілу у мохоподібних. Наприклад, у геномі *Marchantia polymorpha* виявлено ген *frx C*, який кодує Fe-протеїн бактеріального типу, що входить до антенного комплексу фотосистеми II у клітинах моху та відсутній у хлоропластах тютюну [20].

Одним із компонентів хлорофіл-синтазної системи є хлорофілаза, що каталізує зворотну реакцію синтезу↔гідролізу хлорофілу. Наші дослідження показали, що в умовах засолення зниження вмісту хлорофілу *a* корелювало зі збільшенням гідролітичної актив-

ності хлорофілази. Наприклад, у пагонах *Barbula unquiculata* зі сильнозасоленої ділянки хвостосховища активність хлорофілази становила 46,03 % розкладеного хлорофілу, тоді як хлорофілазна активність у рослинах із фонові території – 29,56 % (рис. 4).

Трохи нижчі показники ферментативної активності визначено для рослин *Didymodon tophaceus* в умовах засолення (37,78 %). Для *Brachythecium campestre* зафіксовано високу хлорофілазну активність – 53,28 %, що на фоні зменшення вмісту хлорофілів є свідченням активації гідролітичної активності цього ферменту.

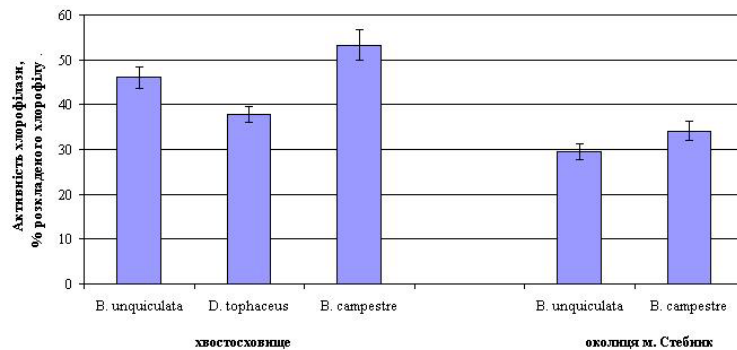


Рис. 4. Вплив засолення на активність хлорофілази у пагонах мохів *Barbula unquiculata*, *Didymodon tophaceus* і *Brachythecium campestre*

Отже, можна припустити, що в умовах засолення ймовірність пошкодження фотосинтетичного апарату зростає внаслідок утворення вільних молекул хлорофілу, а це потенційно небезпечно для клітин через їхню здатність генерувати активні форми кисню [18]. Захист від цих негативних процесів потребує швидкої деградації слабозв'язаних молекул хлорофілу, внаслідок чого й підвищується гідролітична активність хлорофілази, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин.

Засолення, впливаючи на окремі реакції фотосинтезу, змінює інтенсивність фотосинтетичних процесів, що є основою продуктивності рослин. Найнижчу інтенсивність асиміляції CO_2 визначено у пагонах *Brachythecium campestre* (1,73 мг CO_2 /г с.м./год) (рис. 5). Для *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* значення фотосинтетичної інтенсивності були значно більшими (2,96–3,31 мг CO_2 /г с.м./год), незважаючи на високий рівень засолення субстрату, що свідчило про формування адаптивних механізмів до сольового стресу в цих рослинах упродовж тривалого періоду росту в умовах засолення.

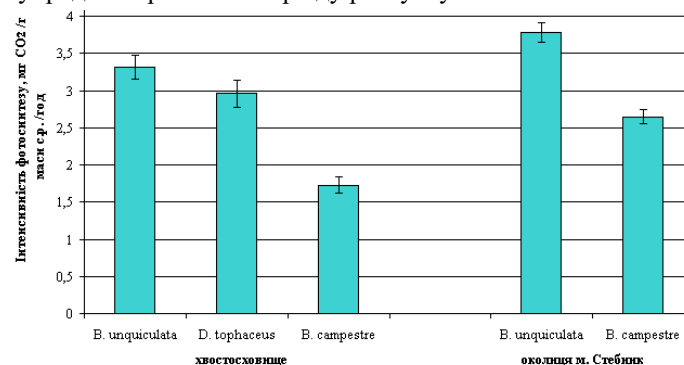


Рис. 5. Вплив засолення на інтенсивність фотосинтезу в пагонах мохів *Barbula unquiculata*, *Didymodon tophaceus* і *Brachythecium campestre* з території хвостосховища й околиці м. Стебник

Це підтверджують досить подібні показники асиміляції CO_2 в рослинах *Barbula unquiculata* з фонової території (3,78 мг $\text{CO}_2/\text{г с.м.}/\text{год}$). Відомо, що фотосинтетична активність у солечутливих видів рослин може зменшуватися внаслідок порушення фотосинтетичного електронного ланцюга і / або гальмування ферментів циклу Кальвіна, насамперед, рибулозобіфосфаткарбоксілази, фосфоенолпіруваткарбоксілази, рибулозо-5-фосфаткінази, гліцеральдегід-3-фосфатдегідрогенази або фруктозо-1,6-бісфосфатази [12].

Таким чином, у досліджуваних видів мохів, що тривалий час росли на засолених субстратах хвостосховища, виявлено структурно-функціональні зміни хлоропластів (розміщення хлоропластів у клітинах, зміна їхньої кількості, розмірів і форми), зміни компонентного складу пігментів і ступеня їхньої агрегації з ліпопротеїдами тилакоїдних мембран, підвищення хлорофілазної активності й неоднакову інтенсивність перебігу процесу асиміляції CO_2 . Отримані результати свідчать, що рослинам *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus* властива більша толерантність до високих концентрацій солей у субстраті, порівняно з *Brachythecium campestre*. Очевидно, це пов'язано з ефективними механізмами стійкості до дефіциту вологи, що було встановлено нами у попередніх дослідженнях [8], оскільки фізіологічна дія сольового стресу спричинена зневодненням у клітинах. Наявність підвищених концентрацій осмолітів у пагонах *Barbula unquiculata* і *Didymodon tophaceus* забезпечує підтримання стабільності водного й осмотичного потенціалів клітин в умовах засолення і, тим самим, створює сприятливіші умови для системи фотосинтезу.

Вплив засолення на фотосинтетичний апарат мохів проявляється у зміні компонентного складу пігментів і ступеня їхньої агрегації з ліпопротеїдами тилакоїдних мембран і, крім цього, залежить від рівня чутливості видів.

Експериментально досліджено особливості структурної організації апарату фотосинтезу *Barbula unquiculata* в умовах сольового стресу (розміщення хлоропластів у клітинах, зміна їхньої кількості, розмірів і форми), які свідчать про негативний вплив засолення на рослини.

Засолення індукує підвищення гідролітичної активності хлорофілази у хлоропластах мохів, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин.

В умовах засолення інтенсивність перебігу процесу фотосинтезу визначається видовою специфічністю мохів і залежить від концентрації солей у ґрунтовому розчині.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Базилевич Н. И., Панкова Е. И.* Учет засоленных почв. Методические рекомендации по мелиорации солонцов и учету засоленных почв. М.: Колос, 1970. С. 80–112.
2. *ГОСТ 26424-85.* Почвы. Метод определения ионов карбоната и бикарбоната в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 5 с.
3. *ГОСТ 26425-85.* Почвы. Методы определения иона хлорида в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 9 с.
4. *ГОСТ 26426-85.* Почвы. Методы определения иона сульфата в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 8 с.
5. *ГОСТ 26428-85.* Почвы. Методы определения кальция и магния в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 8 с.
6. *Кияк Н. Я.* Особливості фізіологічних показників водного режиму у бріюфітів із різною толерантністю до дефіциту вологи // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2015. Вип. 70. С. 245–255.

7. Кияк Н. Я., Байк О. Л., Кім Н. А. Морфо-фізіологічна адаптація бріофітів до екологічних факторів на девастрованих територіях видобутку сірки // ScienceRise: Biological Science. 2017. Вип. 5 (8). С. 33–38. doi: 10.15587/2519-8025.2017.113540.
8. Кияк Н. Я., Буньо Л. В. Механізми пристосування бріофітів до сольового стресу на території хвостосховища Стебницького ГХП “Полімінерал” // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2017. Вип. 76. С. 87–96.
9. Ніколайчук В. І., Белчгазі В. Й., Білик П. П. Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород, 2000. 210 с.
10. Плохинский Н. А. Биометрия: учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
11. Acosta-Motos J. R., Ortuño M. F., Bernal-Vicente A. et al. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms // Agronomy. 2017. Vol. 7. No 18. P. 2–38. doi:10.3390/agronomy7010018.
12. Alvarez S., Sanchez-Blanco M. J. Long-term effect of salinity on plant quality, water relations, photosynthetic parameters and ion distribution in *Callistemon citrinus* // Plant Biol. 2014. Vol. 16. P. 757–764.
13. Aro E.-M. Polypeptide patterns of the thylakoid membranes of bryophytes // Plant Sci. Lett. 1982a. Vol. 24. P. 335–345.
14. Ashraf M., Harris J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants // Plant Sci. 2004. Vol. 166. P. 3–16.
15. Bates J. W., Wibbelmann M. H., Proctor M. C. F. Salinity responses of halophytic bryophytes determined by chlorophyll fluorometry // J. Bryol. 2009. Vol. 31. P. 11–19.
16. Cirillo C., Roupael Y., Caputo R. et al. Effects of high salinity and the exogenous of an osmolyte on growth, photosynthesis and mineral composition in two ornamental shrubs // J. Hortic. Sci. Biotechnol. 2016. Vol. 91. P. 14–22.
17. Csintalan Z., Tuba Z., Takacs Z., Laitat E. Responses of nine bryophyte and one lichen species from different micorhabitats to elevated UV-B radiation // Photosynthetica. 2001. Vol. 39. P. 317–320.
18. Duarte B., Santos D., Marques J. C., Cazador I. Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress: Photosynthesis, PS II photochemistry and anti-oxidant feedback. Implications for resilience in climate change // Plant Physiol. Biochem. 2013. Vol. 67. P. 178–188.
19. Flowers T. J., Colmer T. D. Plant salt tolerance: Adaptations in halophytes // Ann. Bot. 2015. Vol. 115. P. 327–331.
20. Fujita Y., Takahashi Y., Kohchi T., Ozeki H. Identification of a novel nifH-like (*frxC*) protein in chloroplasts of the liverwort *Marchantia polymorpha* // Plant Molec. Biol. 1989. Vol. 13. P. 551–561.
21. Garbary D. J., Miller A. G., Scrosati R., Kim K., Schofield W. B. Distribution and salinity tolerance of intertidal mosses from Nova Scotia // The Bryologist. 2008. N 111. P. 282–291.
22. Glime J. M. (2007 onwards). Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryoecol.mtu.edu/> (15.08.2015).
23. Hernandez J. A., Almansa M. S. Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea plants // Physiol. Plant. 2002. Vol. 115. P. 251–257.
24. Luo J., Huang C., Peng F. et al. Effect of salt stress on photosynthesis and related physiological characteristics of *Lycium ruthenicum* Murr. // Acta Agriculturae Scandinavica, Section B – Soil & Plant Science. 2017. Vol. 67. N 8. P. 680–692.
25. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Ann. Rev. Plant Biol. 2008. Vol. 59. P. 651–681.

26. Кулак N. Ya., Baik O. L. Role of the bryophyte cover in accumulation of organic carbon and biogenic elements in technogenic substrate on the territory of sulfur deposit // Біологічні студії. 2016. Т. 10. № 3–4. С. 71–82. http://nbuv.gov.ua/UJRN/bist_2016_10_3-4_8.
27. Parida A. K., Das A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2005. Vol. 60. P. 324–349.
28. Peng C. A., Oliver M. J., Wood A. J. Is the rehydrin TrDr3 from *Tortula ruralis* associated with tolerance to cold, salinity and reduced pH? Physiological evaluation of the TrDr3-orthologue, HdeD from *Escherichia coli* in response to abiotic stress // Plant Biol. 2005. Vol. 7. P. 315–320.
29. Sabovljević M., Sabovljević A. Contribution to the coastal bryophytes of the Northern Mediterranean: Are there halophytes among bryophytes? // Phytologia Balcanica. 2007. Vol. 13. N 2. P. 131–135.
30. Sade N., Umnajkitikorn K., Wilhelmi M. et al. Delaying chloroplast turnover increases water-deficit stress tolerance through the enhancement of nitrogen assimilation in rice // J. Exp. Bot. 2018. Vol. 69. N 4. P. 867–878.
31. Stepien P., Johnson G.N. Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the glycophyte *Arabidopsis* and the halophyte *Thellungiella*: Role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink // Plant Physiol. 2009. Vol. 149. P. 1154–1165.
32. Tang X., Mu X., Shao H. et al. Global plant-responding mechanisms to salt stress: Physiological and molecular levels and implications in biotechnology // Crit. Rev. Biotechnol. 2015. Vol. 35. P. 425–437.
33. Trebish T., Goldschmidt E. E., Riov J. Ethylene induces de novo synthesis of chlorophyllase, a chlorophyll degrading enzyme in Citrus fruit peel // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 1993. No 90. P. 9441–9445.
34. Tuba Z. Photosynthetic pigment responses in *Tortula ruralis* during daily desiccation // Abstr. Bot. 1985. Vol. 9, No 2. P. 231–239.
35. Wu Y., Zhao X., Li P. et al. A study on the activities of carbonic anhydrase of two species of bryophytes, *Tortula sinensis* (Mull. Hal.) Broth. and *Barbula convoluta* Hedw. // Cryptogamie, Bryologie. 2006. Vol. 27. P. 349–355.

Стаття: надійшла до редакції 03.05.18

доопрацьована 27.06.18

прийнята до друку 14.09.18

**PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF BRYOPHYTES UNDER THE CONDITIONS
OF SALINITY ON THE TERRITORY OF TAILING OF STEBNYK STATE
MINING AND CHEMICAL ENTERPRISE «POLIMINERAL»**

N. Kuyak

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

The main stress factor that inhibits the phytocoenoses formation on the territory of tailing of Stebnyk State Mining and Chemical Enterprise “Polimineral” is substrate salinity. It was investigated the influence of salinity on the photosynthetic apparatus and the intensity of photosynthesis in mosses *Barbula unquiculata* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa

and *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. on the territory of tailing waste mining potassium salt, where bryophytes are important components of the primary plant communities on the substrates with high salinity.

The effect of salinity on the bryophytes photosynthetic apparatus was manifested in change of the pigments composition and degree of its aggregation with the *lipid-protein complexes* of the thylakoid membranes and depended on the level of species sensitivity. In species *Barbula unquiculata* and *Didymodon tophaceus*, which grow in conditions of high salinity, an increase of the content of carotenoids and chlorophyll *b* (which is a compensatory reaction in response to the suppression of the chlorophyll *a* synthesis), and an increase of the bond strength of chlorophylls in chlorophyll-protein complexes of thylakoid membranes were observed.

The peculiarities of the structural organization of *Barbula unquiculata* photosynthesis apparatus under conditions of salt stress (localization of chloroplasts in cells, changes in their quantity, sizes and forms) have been experimentally investigated, which testify to the negative effect of salinity on plants. It has been shown that salinity induced an increase of chlorophyllase hydrolytic activity in chloroplasts, which can be a diagnostic characteristic for assessing the degree of plant salt tolerance. It was established that under salinity the photosynthesis intensity determined by the bryophytes species-specificity and depends on the salts concentration in the soil solution.

Keywords: salinity, photosynthesis, pigments, chlorophyllase activity, bryophytes