



УДК 582.32:581.527.7+631.48

ФЕНОТИПНА ПЛАСТИЧНІСТЬ МОХУ *CERATODON PURPUREUS* (HEDW.) BRID. В УМОВАХ ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНОГО СЕРЕДОВИЩА

О. Лобачевська, І. Бойко, Л. Карпинець

Інститут екології Карпат НАН України, вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

Проаналізовано особливості змін морфологічної і статеві структури дернин, сезонної динаміки вмісту пігментів фотосинтезу та фотохімічної активності ізольованих хлоропластів моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенного середовища: рекультивованого терикону шахти “Надія” (м. Соснівка) Червоноградського гірничопромислового району і ПАТ “Миколаївцемент” (Львівська обл.). Установлено, що збільшення облиственості пагонів та індексу листової поверхні сприяють водозбереженню у дернинах і є одним із механізмів фотозахисту пігментної системи моху. Дослідження особливостей сезонної варіабельності фотохімічної активності хлоропластів і кількісного та якісного складу фотосинтетичних пігментів (хлорофілів, каротиноїдів, феофітинів) і загального вмісту антоціанів дало можливість з’ясувати багаторівневі аспекти адаптивної стратегії *C. purpureus* у несприятливих мікрокліматичних та едафічних умовах техногенного середовища.

Ключові слова: морфологічна структура, пігменти, техногенне середовище, *Ceratodon purpureus*.

ВСТУП

Розвиток в економіці України впродовж тривалого періоду переважно сировинно-видобувних галузей промисловості й енергоємних технологій призвів до значного навантаження на довкілля та його деградації: надмірного забруднення поверхневих і підземних вод, атмосферного повітря і земель, нагромадження у великих кількостях шкідливих відходів виробництва. На Львівщині до основних забруднювачів належали підприємства видобутку сірки, вугілля та виробництва цементу, які зумовили втрату біотичного та ландшафтного різноманіття, порушення едафічних і мікрокліматичних умов формування рослинного покриву на деастрованих територіях [20].

Мохоподібні, завдяки своїй високій толерантності до дії екстремальних абіотичних чинників техногенно трансформованого середовища, швидко утворюють піонерні заростання, а з часом – рясні багатовидові угруповання, що істотно впливає на подальше формування рослинного покриву та його структуру [11, 22, 23, 27]. Найчутливішими процесами до впливу стресових умов є функціонування фотосинтетичного комплексу рослин, кількісні та якісні зміни пігментів, які пов’язані

з анатомо-морфологічними видозмінами листків і пригніченням репродуктивної здатності рослин [3, 14, 25, 26]. Їх вважають маркерами зміни генетичного статусу популяцій – інформативними біоіндикаційними показниками рівня екогенетичної напруженості територій, які зазнають хронічного техногенного впливу різної природи, тривалості й інтенсивності.

У зв'язку з тим метою роботи було дослідження сезонних змін вмісту пігментів фотосинтезу та фотохімічної активності хлоропластів листків *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., а також визначення особливостей морфологічної і статевої структури мохових дернин та їх репродуктивної здатності як прояву адаптогенезу залежно від умов техногенно порушених територій.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктом досліджень був космополітний вид моху *C. purpureus*, зразки якого аналізували протягом 2012–2013 років на техногенно трансформованих територіях: рекультивованого терикону діючої шахти “Надія” (м. Соснівка) Червоноградського гірничопромислового району і ПАТ “Миколаївцемент” (Львівська обл.). Проби рослинного матеріалу і субстрату відбирали з місцезростань моху: на вершині, терасі й підніжжі породного відвалу шахти і віддалених у південному напрямку на 10 і 100 м від цементного заводу. Рослини моху відбирали у трьох місцях у межах дослідної ділянки, змішували та формували середню пробу.

Морфометричний аналіз рослин: вимірювання довжини пагонів, розмірів клітин, листків та їх кількості на стеблі, площі листків і їх клітин виконували на моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss) з використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та стереобінокуляра Stemi 2000-C (Carl Zeiss) із фотонасадкою та цифровою камерою „Nikon”. Індекс листової поверхні визначали як відношення площі поверхні всіх листків до одиниці площі поверхні субстрату під моховою дерниною.

У дернинах моху із різних місцезростань визначали кількість чоловічих і жіночих пагонів, оцінювали співвідношення фертильних і стерильних рослин [9, 13, 25].

Температуру верхнього шару 0–3 см субстрату ($t_{\text{суб}}$), вміст гігроскопічної вологи у мохових дернинах і субстраті визначали за методикою Є.В. Аринушкіної [1]. Визначення актуальної кислотності (рН) здійснювали потенціометрично у водній витяжці субстрат-дистилят (1:5). Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали люксометром Ю116.

Уміст хлорофілів і каротиноїдів у пагонах моху визначали за методом Д. Арнона [2], феофтінін після феофтінізації хлорофіл-вмісних екстрактів 25 % HCl [24], антоціанів – диференційним рН методом [7, 14]. Фотохімічну активність хлорофілу ізольованих хлоропластів аналізували за реакцією хлорофілу із 2,6-дихлорфеноіндофенолом (2,6-ДХФІФ) [8, 16] і підраховували в мікромольях 2,6-ДХФІФ, відновленого за годину одним міліграмом хлорофілу. Для оцінки сезонної динаміки вмісту пігментів і фотохімічної активності хлорофілу проби рослинного матеріалу і субстрату відбирали впродовж квітня-листопада 2012 року (на початку двох місяців протягом сезону). Визначали оптичну густину на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжин хвиль 665 нм (для хлорофілу *a*), 649 нм (хлорофілу *b*), 440 нм (каротиноїдів) та 526 нм (антоціанів). Вміст пігментів виражали у мг/г маси сухої речовини.

Усі досліді проводили у 3-кратній повторності. Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу [12, 18, 30].

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

Породи відвалів вугільних шахт є основним чинником техногенного забруднення Червоноградського гірничо-промислового району. Терикони, зокрема, рекультивований відвал шахти "Надія", та прилеглі території характеризуються підвищеним вмістом важких металів, зокрема Cu, Zn, Mn [4], Cd [27], Pb, Ni, Cr та ін. [5]. Унаслідок вивітрювання породи та вимивання з опадами сполуки важких металів потрапляють у довкілля і становлять загрозу для життєдіяльності рослин, тварин і людини.

На території Львівщини, крім вугільних шахт Червоноградського гірничо-промислового району, потужним джерелом атмосферного забруднення є ПАТ "Миколаївцемент". Подрібнення, перемелювання й обпалювання сировинної суміші для виробництва цементу зумовлює надходження в атмосферу пилу, який містить різні найдрібніші тверді частинки. Особливістю цементного пилу є те, що він може бути нетоксичним, але, адсорбуючи на своїй поверхні газоподібні й рідкі сполуки, набуває зовсім інших властивостей і таким чином збільшує небезпеку для біоти [6, 21]. Наприклад, дрібні частинки пилу, осідаючи на листках, перехоплюють, відбивають і розсіюють фізіологічно активну сонячну енергію, знижуючи світлопоглинання і, відповідно, пригнічують фотосинтез, водночас унаслідок зростання надходження теплової енергії спричиняють перегрів листя, опіки й отруєння [29] і/або завдають механічних пошкоджень гострими кінцями твердих поллютантів [17, 21, 29].

Літературні дані щодо фітотоксичності цементного пилу є фрагментарними і часто мають суперечливий характер. Встановлено, що внаслідок технологічної обробки сировини в цементному пилові містяться високі концентрації Mn, Zn, Pb і Cr. На період активної вегетації рослин (квітень–вересень) припадає 62 % річних викидів важких металів, що в сумі становить 11 505 кг [21].

На підставі результатів досліджень морфологічної структури дернин *S. purpureus* (табл. 1) встановлено, що у місцезростаннях моху з вищою інтенсивністю освітлення: перша тераса шахтного відвалу (90,0–100,0 тис. лк; $t_{\text{суб.}}$ 29–32 °C; pH 5,65–5,75) і 10 м від цементного заводу (40–55 тис. лк; $t_{\text{суб.}}$ 27,5–29,0 °C; pH 7,0–7,15) густина мохових дернин зростала до 110,5 і 178,3 пагонів/см², порівняно з 76,1 паг./см² на вершині (63,2–85,3 тис. лк; $t_{\text{суб.}}$ 29,0–29,5 °C; pH 5,10–5,25) та 90,1 паг./см² у підніжжі відвалу (64,0–80,0 тис. лк; $t_{\text{суб.}}$ 28,7–31,0 °C; pH 5,3–5,5) і 100 м від цементного заводу (30,0–40,0 тис. лк; $t_{\text{суб.}}$ 24,5–27,0 °C; pH 7,35–7,40) – 77,1 паг./см². Окрім того, збільшувалися показники облиственості пагонів та індексу листової поверхні (ІЛП), які майже в 1,5–4,5 рази більші, порівняно з іншими місцезростаннями (табл. 1).

Відзначено, що на терасі відвалу за найбільшої інтенсивності освітлення листки моху були найширшими, тоді як із місцезростань м. Миколаєва – найдовшими (табл. 2). Для *S. purpureus* з тераси відвалу визначено найменшу серед місцезростань шахтного відвалу кількість клітин на одиницю листової поверхні (5050,50±40,51 клітин/мм²) за найбільшої площі листків і клітин. У місцезростаннях, віддалених на 100 м від цементного заводу, на стеблах моху виявлено трохі менші за площею листки, але з найменшою кількістю клітин на одиницю листової поверхні (3300,30±78,05 клітин/мм²), оскільки їхня площа була найбільшою (серед місцезростань санітарної зони цементного заводу).

Отримані результати свідчать, що збільшення облиственості пагонів та ІЛП є одним із механізмів фотозахисту *S. purpureus*, який, спричиняючи самозатіннення

листіків, сприяє їх захисту від сонячної радіації, зокрема ультрафіолетового випромінювання, водночас сприяє підтримці вологості всередині дернин моху та поглинанню CO₂. В умовах цементного забруднення, коли більшість обмінних сайтів клітинних стінок заблоковані іонами Кальцію та Магнію, що ускладнює надходження життєво важливих поживних катіонів, зокрема K⁺, видовження листків, насамперед жилок, та їхніх клітин, мабуть, призводило до поліпшення поглинання і транспорту речовин у рослинах моху.

Таблиця 1. Морфологічна структура дернин *Ceratodon purpureus* у різних умовах місцезростань відвалу шахти “Надія” і ПАТ “Миколаївцемент”

Table 1. Morphological structure of *Ceratodon purpureus* turfs under conditions of different habitats of the mine dump “Nadia” and PJSC “Mykolayivtsement”

Місцезростання	Кількість		ІЛП (площа листків/ площа ґрунту)
	пагонів/см ² мохової дернинки	листіків/стебло	
Вершина	76,1±3,6	80,3±8,4	0,09
Тераса	110,5±10,1	150,3±8,9	0,39
Основа	90,1±8,4	97,1±7,2	0,20
10 м	178,3±15,6	154,8±6,7	0,49
100 м	77,1±8,0	67,7±2,9	0,20

Таблиця 2. Морфометричні показники листків *Ceratodon purpureus* із досліджуваних місцезростань відвалу шахти “Надія” і ПАТ “Миколаївцемент”

Table 2. Morphometric parameters of the *Ceratodon purpureus* leaves from investigated habitats of the mine dump “Nadia” and PJSC “Mykolayivtsement”

Місцезростання	Розміри листків, мм		Д/Ш	Площа	
	довжина (Д)	ширина (Ш)		листяної поверхні, мм ²	клітин листків, мкм ²
Вершина	0,63±0,06	0,27±0,02	2,35	0,11±0,02	114,32±10,50
Тераса	1,13±0,06	0,49±0,01	2,31	0,35±0,02	186,92±20,46
Основа	1,02±0,06	0,34±0,02	2,98	0,22±0,02	139,86±12,58
10 м	1,41±0,11	0,38±0,04	3,74	0,28±0,01	118,53±10,67
100 м	1,38±0,18	0,38±0,05	3,61	0,27±0,06	303,16±27,30

За впливу багатофакторного стресу на техногенних територіях та значної мінливості мікрокліматичних і едафічних умов місцезростань (інтенсивності освітлення, температури, рН субстрату, техногенного забруднення) створюються відмінні умови для росту, формування гаметангіїв і розвитку спорофіту мохів, що призводить до розмаїття їх репродуктивних циклів [13].

На вершині відвалу вугільної шахти “Надія” в умовах високого зволоження субстрату (20–23 %) та інтенсивності освітлення на породі, що горіла з виділенням токсичних кислих водних випарів, *C. purpureus* утворював дернини з найменшою

щільністю пагонів, проте з численними спорогонами (15,4 %) і найбільшою кількістю чоловічих рослин (39,6 %). У найпосушливіших місцезростаннях (вміст вологи у субстраті 12–13,4 %) з високою інтенсивністю освітлення першої тераси відвалу кількість фертильних рослин у найгустіших дернинах моху була найвищою (70,7 %), проте кількість жіночих рослин переважала, чоловічих рослин було 30,0 %. Дернини моху у більш затінених місцезростаннях підніжжя за вологості субстрату (15,8 %) і меншої густоти дернин утворювали найменшу кількість фертильних рослин: 27,7 жіночих і 12,9 % чоловічих.

В умовах цементного забруднення м. Миколаєва як у дуже щільних мохових дернинах на віддалі 10 м від заводу (зволоження субстрату 3–7 %), так і у значно пухкіших дернинах на віддалі 100 м (зволоження субстрату 8–11 %), чоловічих рослин і спорогонів з коробочками у *C. purpureus* не було виявлено. З віддаленням від джерела забруднення кількість жіночих рослин у дернинах моху становила 19,2 і 29,1 % відповідно, тобто зростала у 1,5 разу, а кількість архегоніїв у гінецеях збільшувалася в 1,2 разу.

Установлено, що, залежно від екологічних умов антропогенно трансформованого середовища, мохоподібні не лише формують різну морфологічну і статеву структуру мохових дернин, а й під впливом токсичних інгредієнтів забруднення змінюються фізіологічно [9, 11, 19, 25–27].

Виявлено, що вміст хлорофілів ($a+b$) та їхнє співвідношення у пагонах *C. purpureus* збільшувалися з підвищенням інтенсивності освітленості (від 30,0 до 100,0 тис. лк). Найбільший вміст хлорофілів установлено у зразках моху з тераси та значно віддалених від цементного заводу (рис. 1). Частка хлорофілу a в сумарній кількості зелених пігментів становила в середньому 60–65 %. Відомо, що хлорофіл a не лише поглинає світлову енергію, а й приймає її від інших фотосинтетичних пігментів світлозбиральних комплексів фотосистем. Вміст хлорофілів (0,31–1,80 мг/г маси сухої речовини) та каротиноїдів (0,03–0,40 мг/г маси сухої речовини) зростав із квітня до листопада.

Установлено, що співвідношення хлорофілів/каротиноїдів було нижчим у вологіших місцезростаннях (вершина і підніжжя відвалу та 100 м від цементного заводу) (табл. 3). Влітку, коли дернини моху пересихали в місцезростаннях з високою інтенсивністю світла, концентрація хлорофілу a і співвідношення a/b знижувалися, а каротиноїдів зростала. Підвищення вмісту каротиноїдів свідчить про розвиток захисних реакцій, що сприяють розсіюванню надлишкової світлової енергії збудженого хлорофілу та перешкоджають утворенню вільних радикалів. В осінній період співвідношення a/b зросло внаслідок збільшення вмісту хлорофілу a , що вказує на пристосованість пігментного апарату мохів до широкої амплітуди зміни освітленості й можливість ефективного використання світла малих інтенсивностей. Так, установлено, що кількісний склад фотосинтетичних пігментів мохів на території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища залежав від конкретних мікрокліматичних умов на схилах відвалу [11].

Окрім хлорофілів, значною частиною пігментного фонду мохів є феофітин a і феофітин b . У *C. purpureus* найменший вміст феофітинів визначено навесні (0,02–0,88 мкг/г маси сухої речовини). Протягом літніх місяців і початку осені їх вміст зростав, водночас між вмістом хлорофілів і феофітинів проявлявся статистично достовірний зв'язок, насамперед для хлорофілу a . В умовах значного цементного забруднення у жовтні–листопаді вміст феофітинів істотно знижувався (рис. 2). На підставі

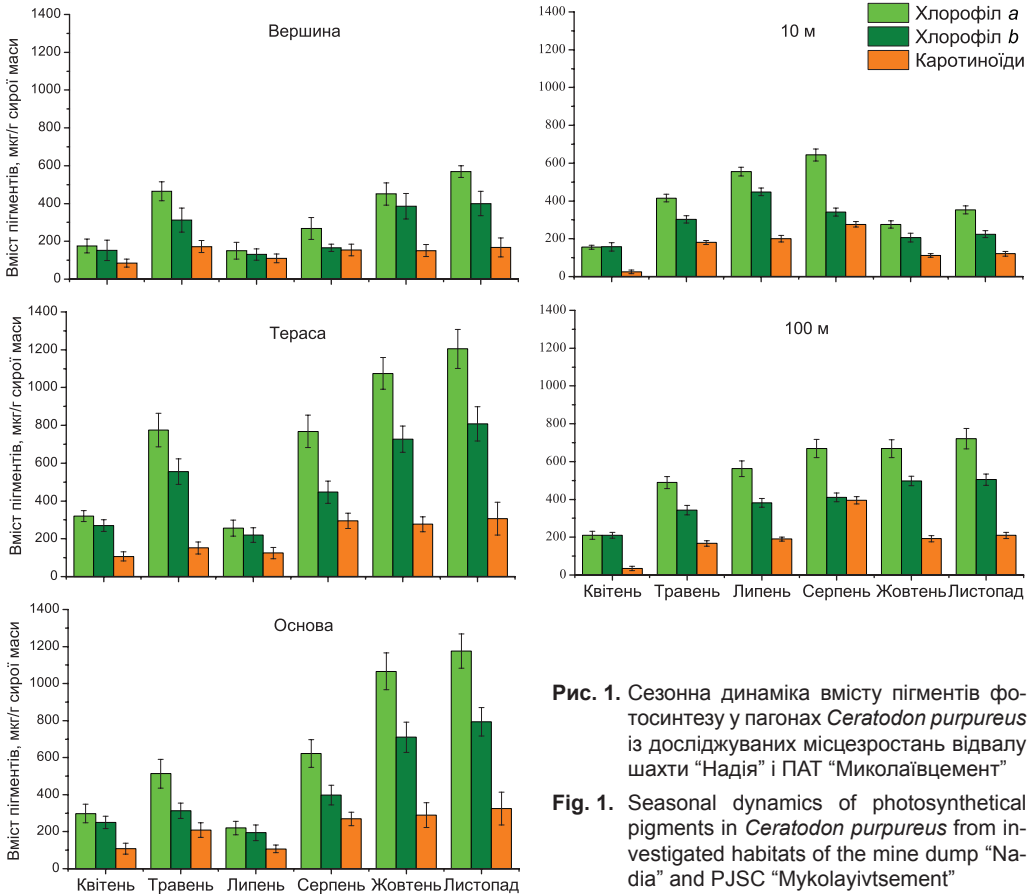


Рис. 1. Сезонна динаміка вмісту пігментів фотосинтезу у пагонах *Ceratodon purpureus* із досліджуваних місцезростань відвалу шахти "Надія" і ПАТ "Миколаївцемент"

Fig. 1. Seasonal dynamics of photosynthetic pigments in *Ceratodon purpureus* from investigated habitats of the mine dump "Nadia" and PJSC "Mykolayivtsement"

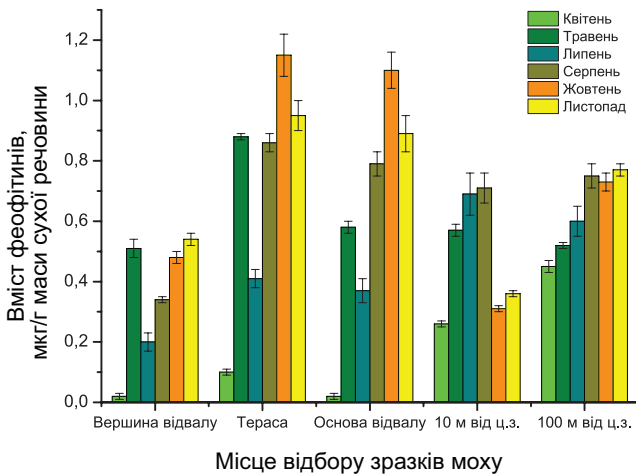


Рис. 2. Сезонні зміни вмісту феофітинів у пагонах *Ceratodon purpureus* у різних умовах місцезростань відвалу шахти "Надія" і ПАТ "Миколаївцемент"

Fig. 2. Seasonal changes of pheophytin content in *Ceratodon purpureus* shoots under conditions of different habitats of the mine dump "Nadia" and PJSC "Mykolayivtsement"

результатів дослідження компонентного складу зелених пігментів *C. purpureus* відзначено найбільший вміст феофітинів, зокрема феофітину *a* в умовах цементного забруднення, за помітного зменшення показника співвідношення хлорофілів *a/b*. Відомо, що в пластидах феофітини утворюються під час темнових реакцій фотосинтезу та деградації хлорофілів, а саме втрати Mg^{2+} внаслідок підвищення концентрації поза- та внутрішньоклітинного Ca^{2+} [10, 28]. Отже, збільшення вмісту феофітину *a*, який легко деградує, але швидше відновлюється, ніж хлорофіл *b*, компенсувало зниження рівня хлорофілу *a*.

Таблиця 3. Сезонні зміни показників співвідношення хлорофілів (*a/b*) та суми хлорофілів до каротиноїдів (*X/K*) у пагонах *Ceratodon purpureus* із відвалу шахти “Надія” і ПАТ “Миколаївцемент”

Table 3. Seasonal changes of the chlorophyll (*a/b*) ratio and total chlorophyll/carotenoids ratio (*Ch/Car*) in the shoots of *Ceratodon purpureus* from the mine dump “Nadia” and PJSC “Mykolayivtsement”

Місяць збору	Місцезростання моху									
	Вершина відвалу		Тераса		Основа відвалу		10 м від цементного заводу		100 м від цементного заводу	
	<i>a/b</i>	<i>X/K</i>	<i>a/b</i>	<i>X/K</i>	<i>a/b</i>	<i>X/K</i>	<i>a/b</i>	<i>X/K</i>	<i>a/b</i>	<i>X/K</i>
Квітень	1,14	3,86	1,18	5,51	1,19	5,07	0,99	12,52	1,00	12,00
Травень	1,49	4,52	1,40	8,75	1,64	3,95	1,37	3,96	1,42	4,98
Липень	1,14	2,55	1,17	3,82	1,13	3,87	1,24	5,01	1,47	4,96
Серпень	1,61	2,80	1,72	4,12	1,57	3,79	1,88	3,56	1,63	2,73
Жовтень	1,16	5,54	1,48	6,50	1,50	6,12	1,34	4,30	1,38	6,17
Листопад	1,42	5,80	1,49	6,56	1,48	6,06	1,57	4,77	1,43	5,87

На підставі аналізу мінливості вмісту антоціанів показано, що *C. purpureus* здатний адаптуватися до сезонних змін мікроумов завдяки не лише фотосинтетичним пігментам пластид, а й пігментам вакуоль. Це призводить до сезонних змін забарвлення дернин моху від світло- до темно-зеленого або бурого. Ранньою весною у *C. purpureus* утворення антоціанів (3,9–5,2 мг/кг маси сухої речовини) відзначено на шахтних відвалах, у літні місяці – лише на терасі за найвищої інтенсивності освітлення та майже у 13 разів більше в умовах цементного забруднення (табл. 4). Восени антоціани визначали в рослинах моху у значно сухіших умовах тераси і підніжжя відвалу та в набагато більших кількостях поблизу цементного заводу. Антоціани, поглинаючи надлишкові кванти світла, знижують частоту фотоінгібування та пришвидшують відновлення фотосинтетичного апарату. У *C. purpureus* за високої інтенсивності освітлення та цементного забруднення забарвлення листків ще на початку літа ставало рудим. Такий колір, мабуть, був зумовлений підвищенням вмісту феофітинів і антоціанів, які виконують антиоксидантні функції в клітинах, пов’язані з нефотохімічними захисними механізмами рослин.

Результати аналізу сезонних змін фотохімічної активності ізольованих хлоропластів *C. purpureus* свідчать, що протягом весни її показники були найвищими,

проте майже удвічі знижувалися наприкінці літа і восени були найнижчими (табл. 5). Висока інсоляція та зниження вологості субстрату істотно впливали на вміст фотосинтетичних пігментів і активність ізольованих хлоропластів *C. purpureus*. Як свідчать літературні дані [15, 26], збільшення вмісту пігментів і їхнє співвідношення в осінній період є проявом компенсаційних механізмів, які сприяють підвищенню потенціалу фотосинтезу мохів за низької швидкості перенесення електронів у тилакоїдних мембранах хлоропластів.

Таблиця 4. Загальний вміст антоціанів у пагонах *Ceratodon purpureus* залежно від екологічних умов досліджуваних місцезростань відвалу шахти “Надія” та ПАТ “Миколаївцемент”

Table 4. Total anthocyanins content in *Ceratodon purpureus* shoots depended on ecological conditions of investigated habitats of the mine dump “Nadia” and PJSC “Mykolayivtsement”

Місяць	Місце збору зразків моху				
	Вершина відвалу	Тераса	Основа відвалу	10 м від цементного заводу	100 м від цементного заводу
	A	A	A	A	A
Квітень	2,0±0,1	5,2±0,2	3,9±0,1	–	–
Травень	–	–	–	–	–
Липень	–	–	–	25,7±0,9	13,5±1,3
Серпень	–	3,7±0,1	–	46,5±0,8	48,7±5,1
Жовтень	–	25,6±0,5	6,2±0,2	171,7±10,9	125,9±7,7
Листопад	3,0±0,1	30,1±0,3	7,5±0,2	189,0±13,1	129,7±8,0

Таблиця 5. Фотохімічна активність ізольованих хлоропластів *Ceratodon purpureus* із різних дослідних ділянок відвалу шахти “Надія” та ПАТ “Миколаївцемент” (мкМ 2,6-ДХФІФ год/мг хлорофілу)

Table 5. Photochemical activity of isolated chloroplasts in *Ceratodon purpureus* from different experimental areas on the mine dump “Nadia” and PJSC “Mykolayivtsement” (μM 2,6 DCLPHIP · h/mg of chlorophyll)

Місце збору зразків моху	Місяць					
	Квітень	Травень	Липень	Серпень	Жовтень	Листопад
Вершина відвалу	46,7±6,6	35,2±3,0	34,1±4,2	36,7±4,7	5,3±0,9	6,2±0,7
Тераса	44,8±2,6	39,5±2,3	30,5±4,0	21,2±3,2	10,7±1,0	11,4±0,8
Основа відвалу	52,8±3,0	73,6±5,8	43,8±3,3	29,7±3,6	4,8±0,5	6,0±0,4
10 м від цементного заводу	39,7±5,5	30,1±4,1	27,3±3,8	23,6±3,4	8,8±0,9	4,1±0,8
100 м від цементного заводу	43,5±4,8	36,4±3,9	31,9±2,9	25,2±3,0	6,2±0,7	5,3±0,6

Отже, сезонні зміни пігментної системи не лише визначають фотосинтетичну активність мохів у різних умовах місцезростання, а й слугують маркерами скринінгу їх стійкості. Як свідчать отримані результати дослідження кількісних і якісних змін пігментного комплексу *C. purpureus* – високий вміст хлорофілів щодо каротиноїдів, підвищення вмісту каротиноїдів за умов зменшення співвідношення хлорофілів *a/b*, збільшення загального вмісту антоціанів і феофітину *a* є проявами адаптивного потенціалу моху, що відіграє важливу роль у захисті його фотосинтетичної системи за дії техногенних чинників, високої інсоляції та нестабільного гідротермічного режиму середовища. Вивчення адаптаційних можливостей рослин за дії екстремальних екологічних чинників в умовах зростання антропогенного навантаження на екосистеми на підставі дослідження особливостей варіабельності морфологічної структури та фізіолого-біохімічних реакцій мохів дає змогу розкрити багаторівневі аспекти стрес-адаптивної стратегії мохоподібних і є науковим підґрунтям для біомоніторингу та наукової концепції збереження біорізноманіття.

ВИСНОВКИ

У несприятливих умовах техногенного середовища *C. purpureus* проявляє різні ступені пристосованості й фенотипної пластичності: морфологічна структура та репродуктивна здатність моху змінювалися залежно від екологічних умов конкретної порушеної території і фітотоксичності основних забруднювачів.

Сезонна динаміка фотохімічної активності ізольованих хлоропластів і дисбаланс співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках мохів як адаптивна реакція на стрес відобразили рівень пошкодження пігментного апарату рослин в умовах техногенного забруднення, високої інсоляції та нестабільного гідротермічного режиму субстрату. В умовах цементного забруднення комплекс екологічних факторів призводив до суттєвіших змін як вегетативної, так і репродуктивної сфери рослин *C. purpureus*, порівняно з екстремальними умовами на відвалі шахти “Надія”.

1. *Arinushkina Ie.V. Manual for Chemical Analysis of Soils.* Moscow: MHU, 1970. 488 p. (In Russian).
2. *Arnon D.* Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiol**, 1949; 24: 1–15.
3. *Baranov V.I., Beshley S.V., Sokhanchak R.R., Kozlovskiy M.P.* Content of pigments and structure of chloroplasts of *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. under growth on coal mines rock dumps. **Studia Biologica**, 2011; 5(3): 97–102. (In Ukrainian).
4. *Beshley S., Baranov V., Kozlovsky V., Kozlovsky M.* The content of heavy metals in the *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. under the conditions of growth on substrates of coal mines rock dumps. **Visnyk of Lviv University. Biological Series**, 2011; 57: 145–150. (In Ukrainian).
5. *Buchatska H.M.* Geochemical and hydrogeochemical peculiarities of Chervonograd mining region. **Visnyk of Lviv University. Geological Series**, 2002; 16: 144–154. (In Ukrainian).
6. *Chelnokov A.A., Plyshevskiy S.V.* On the problem of heavy metals emission into the atmosphere during the production of cement. **Cement**, 2000; 45–50. (In Russian).
7. *Francis F.J.* Analysis of anthocyanins. In: **Anthocyanins as Food Colors**. Markakis P. (Ed.). Academic Press, 1982. 181–207.
8. *Havrylenko V.F., Ladyhina M.Ye., Khandobina L.M.* **Large Workshop on Plant Physiology. Photosynthesis. Respiration: Tutorial.** Moscow: High school, 1975. 392 p. (In Russian).

9. Jules E.S., Shaw A.J. Adaptation to metal-contaminated soils in populations of the moss, *Ceratodon purpureus*: vegetative growth and reproductive expression. **Amer. J. Bot.**, 1994; 81: 791–797.
10. Kaur S., Rao A., Kumar S.S. Study on some of the contents of some bryophytes-II **Musci. Inter. J. Pharmac. Sciences Rev. and Res.**, 2010; 5(3): 80–83.
11. Kyjak N.Ya., Baik O.L. Participation of bryophytes in restoration of devastated territories of sulphur deposits. **Studia Biologica**, 2011; 5(2): 22–36. (In Ukrainian).
12. Lakin H.F. **Biometrics: Tutorial for Biologically Specialized Schools**. Moscow: High school, 1990. 352 p. (In Russian).
13. Lobachevska O.V. Reproductive strategy of bryophytes on the devastated territories of sulphur production (Lviv Region). **Ukr. Bot. J.**, 2012; 69: 406–416. (In Ukrainian).
14. Lovelock C.E., Robinson S.A. Surface reflectance properties of Antarctic moss and their relationship to plant species, pigment composition and photosynthetic function. **Plant Cell and Environment**, 2002; 25: 1239–1250.
15. Marschall M., Proctor M.C. Are Bryophytes Shade Plants? Photosynthetic Light Responses and Proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. **Ann. Bot.**, 2004; 94: 593–603.
16. Musienko M.M., Parshykova T.V., Slavnyi P.S. **Spectrophotometric Methods in Practice of Physiology, Biochemistry and Ecology of Plants**. K: Fytosotsiotcentr, 2001. 49–50. (In Ukrainian).
17. Pasika K.A. Investigation of the influence of cement dust emissions on the growth and development of plants. **Successes of Contemporary Natural History**, 2004; 11: 45–45. (In Russian).
18. Plokhinsky N.A. **Biometrics**. Moscow: MHU, 1970. 367 p. (In Russian).
19. Post A. Photoprotective Pigment as an Adaptive Strategy in the Antarctic Moss *Ceratodon purpureus*. **Polar Biol.**, 1990; 10: 241–245.
20. **Profile of Lviv region. Analytical-descriptive part of the strategy of Lviv region**. Lviv: 2013 (In Ukrainian). Accessed at <http://www.loda.gov.ua>
21. Puzenko D.M. **Effect of exhausts of cement manufacture on the condition of agroeco-systems of Fore-Carpathian region**. – Manuscript. The thesis is presented to complete for the degree of candidate of agricultural sciences specialty 03.00.16 – Ecology – Dnipropetrovsk State Agricultural University – Dnipropetrovsk, 2005. 29 p. (In Ukrainian).
22. Rabyk I., Danulkiv I., Shcherbachenko O. The structure et dynamics of bryophytes communities on devastated territories of lviv region lands (for example mining-chemical enterprise „Sulfur”). **Visnyk of Lviv University. Biological Series**, 2010; 53: 58–66. (In Ukrainian).
23. Rahulina M.Ye., Vovk O.B., Orlov O.L. The functional role of bryophytes in renaturalization of technologically changed ecosystems in Volyn-Podillia. **Proceedings of the State Natural History Museum**, 2009; 25: 117–124. (In Ukrainian).
24. Romanyuk N., Tsvilynyuk O., Mykiyevych I., Terek O. **Practicum Manual on Plant Physiology for Intermediate Level Biology Students**. Lviv: Lviv Publishing Center, 2003. 78 p. (In Ukrainian).
25. Shaw J., Jules E. S., Beer S.C. Effects of Metals on Growth, Morphology, and Reproduction of *Ceratodon purpureus*. **Bryol.**, 1991; 94(3): 270–277.
26. Sokhanchak R.R., Lobachevska O.V. Beshley S.V. Seasonal changes in pigment complex of moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid depending on the mine “Nadia” dump top. **Visnyk of L'viv University. Biological Series**, 2013, 62: 180–187 (In Ukrainian).
27. Sokhanchak R.R., Lobachevska O.V. Influence of moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. on restoration of technogenic substrates of mine dumps. **Studia Biologica**, 2012; 6(1): 101–108. (In Ukrainian).

28. Tobias M., Niinemets U. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients. **Plant Biol**, 2010; 12: 743–754.
29. Voron V.P., Romanenko O.I., Mel'nyk Ie.Ie., Bolohov O.Yu. Changes of pine forests under conditions of atmosphere pollution with emissions from Balakliyskyi OJSK "Baltsem". **Forest Journal**, 2011; 2: 7–12. (In Ukrainian).
30. Zaitsev H.N. **Mathematics in Experimental Botany**. Moscow: Science, 1990. 296 p. (In Russian).

PHENOTYPICAL PLASTICITY OF THE MOSS *CERATODON PURPUREUS* (HEDW.) BRID. UNDER THE CONDITIONS OF TECHNOGENICALLY TRANSFORMED ENVIRONMENT

O. Lobachevska, I. Boiko, L. Karpinets

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, 11, Stefanyk St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua*

Changes in morphological and gender structure of turfs, seasonal dynamics of the photosynthetic pigments and photochemical activity of isolated chloroplasts in moss *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. under the conditions of technogenic environment: recultivated dump of mine "Nadia" (Sosnivka) in Chervonograd mining region and PJSC "Mykolayivtsement" (Lviv region) are discussed. It was found that increase in leaf amount on the shoot and leaf area index is one of the water saving mechanisms in turfs and photoprotection of moss pigment system. Study of peculiarities of the seasonal variability of chloroplasts photochemical activity and quantitative and qualitative composition of photosynthetic pigments (chlorophylls, carotenoids, pheophytins) and total anthocyanins content provided an opportunity to find out multilevel aspects of adaptive strategy *C. purpureus* under unfavorable microclimatic and edaphic conditions of technogenic environment.

Keywords: morphological structure, pigments, technogenic environment, *Ceratodon purpureus*.

ФЕНОТИПНАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ МХА *CERATODON PURPUREUS* (HEDW.) BRID. В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННОЙ СРЕДЫ

О. Лобачевская, И. Бойко, Л. Карпинец

*Институт экологии Карпат НАН Украины, ул. Стефаныка, 11, Львов 79005, Украина
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua*

Проанализированы особенности изменений морфологической и половой структур моховых дерновинок, сезонной динамики содержания пигментов фотосинтеза и фотохимической активности изолированных хлоропластов мха *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в условиях техногенной среды: рекультивированного террикона шахты "Надия" (г. Сосновка) Червоноградского горнопромышленного района и ПАО "Николаевцемент" (Львовская обл.). Установлено, что увеличение облиственности побегов и индекса листовой поверхности способствует водосо-

хранению в моховых дерновинках и является одним из механизмов фотозащиты пигментной системы мха. Исследования особенностей сезонной изменчивости фотохимической активности хлоропластов, количественного и качественного состава фотосинтетических пигментов (хлорофиллов, каротиноидов, феофитинов), а также общего содержания антоцианов дало возможность выяснить многоуровневую адаптивную стратегию *C. purpureus* в неблагоприятных микроклиматических и эдафических условиях техногенной среды.

Ключевые слова: морфологическая структура, пигменты, техногенная среда, *Ceratodon purpureus*.

Одержано: 03.07.2014