ФІЗІОЛОГІЧНА АДАПТАЦІЯ МОХІВ ДО ВПЛИВУ АБІОТИЧНИХ І ТЕХНОГЕННИХ ЧИННИКІВ АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНОГО СЕРЕДОВИЩА

Роман Романович Соханьчак
Оксана Василівна Лобачевська
Наталія Ярославівна Кияк

Соханьчак Р.Р., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я. Фізіологічна адаптація мохів до впливу абіотичних і техногенних чинників антропогенно трансформованого середовища. – Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2015. – Том 6(13), № 1. – С. 325-338. – ISSN 2220-3087.

Досліджено особливості мінливості фотосинтетичної активності мохів залежно від мікрокліматичних та едафічних умов місць існування на техногенно порушених територіях: проаналізовано сезонні зміни вмісту й спектрів поглинання фотосинтетичних пігментів, міцності зв'язку хлорофіл-білкових комплексів (ХБК) та інтенсивності фотосинтезу.

Встановлено, що зразки мохів значно різнилися за загальним балансом фотосинтетичних пігментів та їх співвідношенням. Протягом вегетаційного сезону найменші показники вмісту зелених пігментів визначено в сухі літні місяці. Збільшення вмісту фотосинтетичних пігментів, зокрема хлорофілу *b* і каротиноїдів, у хлоропластах мохів може свідчити про розвиток захисних функцій в умовах перевитрат енергії, спричинених оксидативним стресом під впливом екстремальних чинників.

На породних відвалах видобутку вугілля та сірки встановлено пряму кореляцію між умістом хлорофілів у листках мохів та інтенсивністю фотосинтезу, показники яких зменшувалися від підніжжя до вершини відвалу. Показано, що інтенсивність фотосинтезу залежить від екологічних умов місць існування мохів.

Відзначено, що вплив цементного забруднення спричиняв істотніші зміни вмісту та співвідношення пігментів фотосинтезу, а також міцності зв'язку хлорофілу з білково-ліпідним комплексом моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., порівняно з впливом екологічних чинників на породному відвалі шахти "Надія". Встановлено, що в *C. purpureus* зв'язок хлорофілу *a* з мембранами тилакоїдів був слабшим, ніж каротиноїдів і хлорофілу *b*, тоді як у *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. більша стабільність пігмент-білкових комплексів забезпечувалася міцністю зв'язаного хлорофілу *a*. Сезонні зміни вмісту пігментів та особливості фотосинтезу мохів на девастованих територіях свідчать про пластичність і пристосування фотосинтетичного апарату мохів у мінливих умовах середовища.

Ключові слова: пігменти, інтенсивність фотосинтезу, хлорофіл-білкові комплекси, мохоподібні, техногенне середовище

Дослідження процесів функціонування фотосинтетичного апарату рослин і порівняння результатів щодо інтенсивності процесу асиміляції вуглекислоти у природних умовах залежно від впливу екологічних чинників середовища дає можливість з'ясувати механізми пластичності чи консервативності обмінних процесів, виявляє ступінь пристосованості окремих видів до умов існування.

© Р.Р. Соханьчак, О.В. Лобачевська, Н.Я. Кияк

Основна функція фотосинтетичних пігментів полягає у формуванні захисних механізмів фотосинтетичного апарату рослин, спрямованих на збільшення стійкості до несприятливих чинників довкілля, зокрема забезпеченні толерантності рослин в умовах оксидативного стресу під впливом забруднення, мінливості мікрокліматичних та едафічних умов місць існування: інтенсивності освітлення, зволоження і pH субстрату.

Забруднення призводить до пригнічення фотосинтетичної активності мохів, що залежить від пігментного фонду рослин, серед яких важливу роль відіграють зелені та жовті пігменти, їх стан й активність у комплексі процесів фотосинтезу. Експериментально встановлено, що параметри фотосинтезу чутливіші до впливу високих концентрацій важких металів, ніж дихання (Glime, 2007), тому вважається, що вміст хлорофілів у листках мохів є одним з найвиразніших показників толерантності фотосинтезу до перевитрат енергії у несприятливих умовах довкілля. Відомо, що нагромадження органічного вуглецю у субстраті визначається здатністю рослин поглинати CO_2 у процесі фотосинтезу і, відповідно, опосередковано залежить від вмісту в них хлорофілів.

Метою роботи було дослідити особливості пігментної системи та інтенсивності фотосинтезу мохів на посттехногенних територіях, що дає змогу визначити рівні пластичності їх фотосинтетичного комплексу у контрастних кліматичних умовах та оцінити їх роль у продукційному процесі.

Матеріали та методика досліджень

Досліджували фотосинтетичну активність мохів: сезонні зміни вмісту фотосинтетичних пігментів, міцність зв'язку хлорофіл-білкових комплексів, спектри поглинання фотосинтетичних пігментів та інтенсивність фотосинтезу залежно від мікрокліматичних та едафічних умов місць існування на техногенно порушених територіях.

У дослідах використовували: гаметофіт адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із вершини відвалу шахти "Надія" в околицях м. Соснівка Сокальського р-ну і колишніх торфових кар'єрів в околицях смт. Олесько Буського р-ну та смт. Лопатин Радехівського р-ну Львівської обл.; *Funaria hygrometrica* Hedw. із різних локалітетів на шахтних відвалах в околицях м. Червоноград Львівської обл., центральної частини м. Львів, території підземної виплавки сірки й природного заповідника "Розточчя" (Яворівський р-н Львівської обл.); пагони домінантного виду моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. із різних положень відвалу (вершина, тераса, підніжжя) шахти "Надія" та локалітетів, віддалених на 10 м і 100 м у південному напрямку від території Миколаївського цементного заводу (в околицях с. Розвадів Миколаївського р-ну Львівської обл.); *Barbula unguiculata* Hedw. та *Bryum argenteum* Hedw. із території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища, підпорядкованого Новояворівському державному гірничохімічному підприємству (ДГХП) "Сірка" (зразки рослин збирали на 3 дослідних трансектах відвалу північної експозиції – підніжжя, схил, вершина).

Визначення кількісного вмісту хлорофілів і каротиноїдів здійснювали за методом Д. Арнона (Arnon, 1979) на спектрофотометрі Analytik Jena Specord 210 Plus. Інтенсивність фотосинтезу визначали безкамерним методом за В. Ніколайчуком (2000). 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 години аналіз здійснювали повторно. Після охолодження пробірок уміст аналізували спектрофотометрично (λ = 590 нм) на спектрофотометрі Analytik Jena Specord 210 Plus. Інтенсивність фотосинтезу виражали у мг CO_2/г маси сухої речовини / год.

Дослідження спектрів поглинання пігментів гаметофіту мохів здійснювали на спектрофотометрі Analytik Jena Specord 210 Plus у діапазоні 400-700 нм із кроком 0,1 нм. Пігменти екстрагували 80% розчином ацетону з додаванням карбонату кальцію (Bolhar-Nordenkampf, 1987). Дослідження міцності зв'язку пігмент-білкових комплексів оцінювали за методикою Т.М. Годнєва та О.П. Осипової (Ніколайчук, Белчгазі, Білик, 1998) за співвідношенням екстрагованих пігментів: не зв'язаних з ліпопротеїдним комплексом мембран тилакоїдів (60% розчином ацетону) до загального вмісту (100% ацетон).

Визначення показників температури й вмісту гігроскопічної вологи у верхньому шарі субстрату здійснювали за Є. Аринушкіною (Аринушкина, 1970).

Усі показники визначали у трьохкратній повторності. Одержані цифрові результати опрацьовували статистично (Плохинский, 1970).

Результати досліджень та їх обговорення

Результати аналізу спектрів поглинання фотосинтетичних пігментів (хлорофілу *a* і *b* та каротиноїдів) *Funaria hygrometrica* Hedw. з різних місць існування свідчать про значні відмінності рослин в утворенні та нагромадженні зелених пігментів. Реєстрація максимумів поглинання завдяки спектральному аналізу дала можливість встановити, як зразки моху різнилися за загальним балансом фотосинтетичних пігментів і співвідношенням пігментів (табл. 1). Найменший максимум поглинання хлорофілів виявлено у *F. hygrometrica* з території підземної виплавки сірки (1,11 мг/г маси с. р.), а найбільший – з території заповідника (1,95 мг/г маси с. р.). Натомість, у листках моху з території підземної виплавки сірки виявлено збільшення піку каротиноїдів – жовтих пігментів фотозахисту фотосинтетичних мембран.

Збільшення на 60% умісту каротиноїдів у хлоропластах *F. hygrometrica* з девастованих територій сірчаного видобутку може свідчити про розвиток захисних функцій, як хімічного буферу, в реакціях фотосинтезу. Очевидно, на території підземної виплавки вплив діоксиду сірки та інших токсичних продуктів обміну сірки спричиняє підкислення цитоплазми клітин моху, унаслідок чого хлорофіл деградує до феофітину та іонів магнію. Важливою функцією каротиноїдів є захист ліпідів і хлорофілів тилакоїдних мембран від пошкоджень АФК, які виникають як побічні продукти фотосинтезу внаслідок тривалого

збудженого стану хлорофілів, а також попередження виникнення таких станів унаслідок розсіювання надлишку енергії.

Таблиця 1.

Уміст фотосинтетичних пігментів *Funaria hygrometrica* Hedw. із різних місць існування

Місця існування	Вміст пігментів, мкг/г маси сирої речовини			
	хлорофіли			каротиноїди
	a	b	a+b	
Заповідник “Розточчя”	1,1±0,2	0,9±0,1	1,9±0,7	0,3±0,1
Центральна збагачувальна фабрика	0,6±0,1	0,8±0,1	1,4±0,5	0,3±0,1
Шахта “Надія”	0,6±0,1	0,9±0,2	1,3±0,3	0,3±0,1
Шахта “Бендюзька”	0,7±0,2	0,6±0,1	1,3±0,4	0,3±0,2
Територія підземної виплавки сірки	0,6±0,2	0,5±0,1	1,1±0,1	0,5±0,3
Центральна частина Львова	1,1±0,4	0,9±0,2	1,9±0,5	0,3±0,2

Дещо більший пік фотосинтетичних пігментів у листках моху з центральної частини Львова можна пояснити посиленням компенсаційних механізмів фотосинтезу в умовах хронічної дії невисоких концентрацій полютантів. На території Центральної збагачувальної фабрики “Червоноградська” у листках моху встановлено, що співвідношення хлорофілу *a* і *b* було менше 1 (0,68 і 0,61 відповідно). На підставі результатів аналізу максимумів поглинання пігментів виявлено значні зміщення у зонах 400-450 нм (каротиноїдів), 600-625 нм (хлорофілу *b*) і 630-675 нм (хлорофілу *a*). Збільшення піку хлорофілів у *F. hygrometrica* свідчило про порушення фотосинтезу й вказувало на переважання процесів деструкції органічної речовини над процесами синтезу в умовах інтенсивного освітлення (100-120 тис. лк), дефіциту вологи (0,7-2,8%) та значної кислотності субстрату (pH 4,0-4,7). Молекули хлорофілу *a* є нестійкими, тому що вони не лише поглинають світлову енергію, а й приймають енергію від інших пігментів. Збільшення вмісту хлорофілу *b*, який менше руйнується завдяки більшій гідратованості та міцнішим зв’язкам з водою, є проявом адаптивної реакції фотосинтетичної системи до несприятливих умов природного середовища.

Істотне зменшення піків абсорбції хлорофілів відзначено у листках моху з території діючих шахт, мабуть, унаслідок руйнування і пригнічення синтезу пігментів під впливом аеротоксинів, а також нагромаджених у клітинах лист-

ків катіонів важких металів із забрудненого ґрунту. Очевидно, тому на території закритої шахти "Бендюзька", незважаючи на значний рівень забруднення ґрунту та нагромадження важких металів у клітинах моху, в хлоропластах *F. hygrometrica* піки абсорбції хлорофілу *a* були більшими.

Отримані результати свідчать про те, що інтенсивність фотосинтетичних процесів значною мірою залежить від рівня техногенного забруднення повітря: у разі середнього забруднення істотно збільшуються піки абсорбції хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів, тоді як у випадку сильного забруднення – хлорофілу *b*.

Істотні зміщення максимумів поглинання пігментів установлено в листках *C. purpureus* із вершини шахти "Надія" за найбільшої температури й кислотності субстрату та незначної інтенсивності освітлення (85 тис. лк, + 29,5 °С, pH 5,25): для хлорофілу *b* від 617 нм до 618,2 нм, хлорофілу *a* від 663 нм до 664,2 нм (рис. 1). Такі зміщення піків абсорбції свідчать про зміни конформації біомолекули чи її мікрооточення.

Фотосинтетичні пігменти рослин організовані у вигляді білково-ліпідних комплексів (БЛК), розташованих на мембранах тилакоїдів, які забезпечують відповідну конформацію.

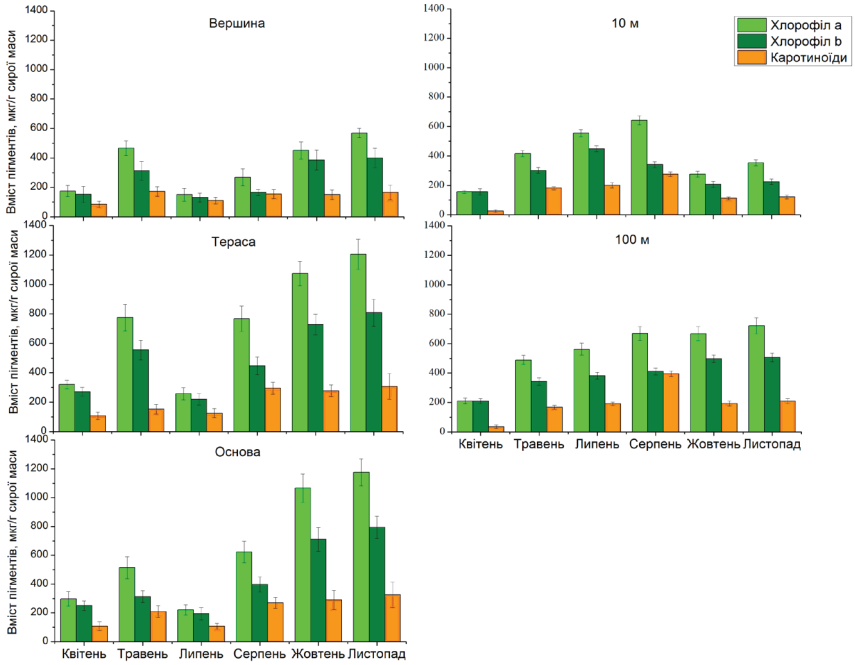

Рис. 1. Сезонна динаміка вмісту пігментів фотосинтезу в пагонах *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. з досліджених місць існування відвалу шахти "Надія" та ПАТ "Миколаївцемент".

Від міцності зв'язку пігментів з БЛК залежить їхня функціональна активність. Отримані результати засвідчують істотні відмінності міцності зв'язку хлорофілу з БЛК *C. purpureus* залежно від мікрокліматичних та едафічних умов рекультивованого відвалу діючої шахти "Надія" та цементного забруднення Миколаївського цементного заводу (табл. 2). Удвічі більші показники міцності зв'язку хлорофілу *a* з білково-ліпідним комплексом визначено для зразків моху з тераси й підніжжя відвалу. В умовах цементного забруднення показники міцності зв'язку ХБК для зразків моху, віддалених на 10 і 100 м від території цементного заводу, були значно меншими, проте істотно не розрізнялися. Встановлено, що зв'язок хлорофілу *b* із мембранами тилакоїдів *C. purpureus* є стійкішим, ніж хлорофілу *a*.

Таблиця 2.

Міцність зв'язку фотосинтетичних пігментів із білково-ліпідним комплексом у пагонах *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (% вилучених пігментів) залежно від екологічних умов місць існування відвалу шахти "Надія" та ПАТ "Миколаївцемент"

Місце збору зразків моху	Міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів, % вилучених пігментів		
	Хлорофіл a	Хлорофіл b	Каротиноїди
Вершина відвалу	35,7±10,2	63,5±15,3	92,8±13,7
Тераса	75,5±15,9	82,5±17,0	87,4±18,1
Підніжжя відвалу	74,0±17,0	79,7±19,0	95,7±15,7
10 м від цементного заводу	49,1±10,7	67,5±18,4	92,9±11,9
100 м від цементного заводу	52,8±9,1	73,0±16,5	78,3±13,4

Відсоток міцності зв'язаного хлорофілу *b* був більшим за найсприятливіших умов для росту й розвитку на терасі, зменшувався в 1,3 рази під впливом екстремальних чинників на вершині відвалу та в умовах підвищеного цементного забруднення (10 м від території заводу). Акумуляція в ґрунтах надмірної кількості кальцію і магнію, які містяться у цементному пилу, призводить до підлужнення ґрунту, зміни рухомості біогенних елементів, зменшення світлопоглинання і, відповідно, фотосинтезу та водночас спричиняє перегрівання листків унаслідок збільшення надходження теплової енергії. Підвищення міцності хлорофілу *b*, який менше руйнується завдяки особливостям конформації, забезпечує більшу стабільність ПБК, що є проявом адаптивної реакції фотосинтетичної системи до несприятливих умов природного середовища.

Отже, великий ступінь мінливості зв'язку хлорофілу з ліпопротеїдами

мембран тилакоїдів, ймовірно, є результатом участі цього пігменту в світлозбиральному комплексі, яка полягає у сприянні правильному розміщенню хлорофілу *b* та білків (Hoober, 2007).

Для каротиноїдів, які як допоміжні пігменти розширюють світловий діапазон для фотосинтезу й відіграють стабілізаційну роль у пігментних комплексах, визначено найбільшу міцність зв'язку з ПБК у підніжжі відвалу та дещо менші – на вершині та відстані 10 м від території заводу. Найменший показник міцності каротиноїдів виявлено для зразків моху з локалітетів, віддалених на 100 м на південь від території заводу, з оптимальною інтенсивністю освітлення, зволоження та температурою субстрату (50-60 тис. лк; 37%, pH 7,40; + 27 °C). У стресових умовах каротиноїди беруть активну участь у регуляції активності ферментів метаболізму пігментів, зокрема хлорофілів чи зменшеної інтенсивності процесів перекисного окиснення ліпідів, які мають модифікаційний вплив на стан ПБК (Yamachi, Sugimoto, 2010).

Отже, велика міцність каротиноїдів з ХБК є доказом активного формування адаптивних реакцій, що сприяють розсіюванню надлишкової світлової енергії збудженого хлорофілу та перешкоджають утворенню вільних радикалів.

Встановлено, що у листках *C. introflexus* на різних експозиціях вершини відвалу шахти "Надія" (табл. 3) збільшувалася міцність зв'язку ХБК у літні місяці (76-87%), порівняно зі зразками, відібраними на фонових територіях (53-54%), що можна вважати результатом великого адаптивного потенціалу цього виду до впливу техногенних чинників відвалу, адже мікрокліматичні умови на відвалі у літні місяці є найекстремальнішими для життєдіяльності рослинних організмів: температура повітря – +28-33 °C, відносна вологість повітря – 25-40%, інтенсивність освітлення – 80-100 тис. лк. У весняно-осінні місяці міцність ХБК у гаметофіті *C. introflexus* з різних локалітетів на вершині відвалу та з територій торфових кар'єрів була приблизно на одному рівні в межах 72-95%. Результати дослідження змін стану ХБК у гаметофіті моху свідчать, що зв'язок хлорофілу *b* із мембранами тилакоїдів є чутливішим до впливу чинників техногенного середовища, тобто міцність його комплексу зменшувалася у 1,1-2,6 разів, порівняно із хлорофілом *a*. Отже, зміна міцності ХБК у хлоропластах *C. introflexus* значною мірою залежить від мікрокліматичних умов місць існування моху.

На підставі результатів спектрального аналізу максимумів поглинання пігментів фотосинтезу в гаметофіті *C. introflexus* протягом року істотних зсувів піків поглинання зелених пігментів не виявлено, встановлені зсуви були у межах 0,1-0,4 нм.

Отже, дисбаланс співвідношення спектрів поглинання фотосинтетичних пігментів у листках мохів є однією з адаптивних реакцій на стрес і маркером для оцінки екологічного стану їх локалітетів, яка відображає рівень пошкодження пігментного апарату рослин під впливом атмосферного забруднення в несприятливих умовах техногенно порушених територій.

Таблиця 3.

Міцність зв'язку фотосинтетичних пігментів із білково-ліпідним комплексом у пагонах *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (% вилучених пігментів) залежно від екологічних умов шахтних відвалів і торфокар'єрів

Місце збору зразків моху	Міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів, % вилучених пігментів		
	Хлорофіл a	Хлорофіл b	Каротиноїди
Квітень			
ш. "Надія" (у підніжжі моноліту породи)	95,9±17,2	92,8±16,6	95,0±15,4
ш. "Надія" (галявина)	84,9±12,9	77,1±10,5	82,2±13,7
ш. "Надія" (на виступі)	91,7±15,2	78,2±9,9	87,4±12,8
смт Олесько	88,7±10,8	87,9±11,2	88,5±14,1
смт Лопатин	88,6±11,1	82,9±13,3	85,7±12,0
Липень			
ш. "Надія" (у підніжжі моноліту породи)	85,2±10,3	68,5±11,6	78,8±13,4
ш. "Надія" (галявина)	82,8±11,0	67,6±12,2	76,2±10,7
ш. "Надія" (на виступі)	89,7±14,5	82,6±10,4	86,9±13,6
смт Олесько	55,0±9,4	52,2±8,8	53,9±10,2
смт Лопатин	68,6±10,0	26,0±5,3	52,8±11,3
Жовтень			
ш. "Надія" (у підніжжі моноліту породи)	88,0±14,7	81,9±13,9	85,7±12,5
ш. "Надія" (галявина)	87,8±14,4	74,1±17,2	83,0±13,3
ш. "Надія" (на виступі)	82,7±10,8	68,2±11,0	77,6±12,6
смт Олесько	84,5±16,0	61,7±13,7	76,4±14,1
смт Лопатин	78,2±11,9	67,3±10,5	73,8±12,4

Проаналізовано сезонну динаміку вмісту пігментів фотосинтезу у дернинах мохів *Barbula unguiculata* та *Bryum argenteum* на дослідних трансектах відвалу № 1 Новояворівського ДГХП "Сірка". У досліджених видів максимум сумарного вмісту хлорофілів *a+b* визначено у квітні-травні, наприкінці серпня й у вересні (табл. 4). 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* відзначено 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.). Найменшу кількість хлорофілів (0,28-0,60 мг/г маси с. р.) визначено у спекотні літні місяці (червень-липень) і наприкінці вегетаційного сезону. Уміст пігментів фотосинтезу в пагонах мохів залежав від місцезнаходження рослин на відвалі, оскільки відзначено істотні відмінності мікрокліматичних умов на цих ділянках. Наприклад, при підніжжі та на схилі відвалу в літні місяці вологість субстрату становила 26,3-27,5%, інтенсивність світла – 65-85 тис.

лк, температура на поверхні субстрату – +18,4 - +25,2° С. На вершині відвалу найменш сприятливі умови для росту рослин (вологість субстрату – 4,5-14,8%, інтенсивність освітлення – 100-110 тис. лк, температура субстрату збільшувалася до 35,2-37,5°С).

Виявлено тенденцію до зменшення вмісту хлорофілів і каротиноїдів у пагонах від підніжжя до вершини, особливо в літній період. Так, наприклад, для зразків *B. argenteum*, зібраних на вершині відвалу, встановлено зменшення вмісту хлорофілів майже на 50%, порівняно з підніжжям відвалу. Тобто, напруженість екологічних чинників, зокрема велика інсоляція та зменшення вологості субстрату, що є характерним для вершини, істотно впливали на вміст фотосинтетичних пігментів.

Співвідношення хлорофілів *a/b* у пігментному комплексі мохів упродовж вегетаційного періоду змінювалося у межах 1,1-2,0, що є близьким до показників рослин тіньового типу. У другій половині жовтня та в листопаді співвідношення *a/b* частково зменшувалося до 1,1-1,5 унаслідок збільшення вмісту хлорофілу *b,* що забезпечувало рослинам можливість використовувати світло низької інтенсивності для фотосинтезу.

Протягом вегетаційного сезону в пігментному комплексі мохів змінювався і вміст каротиноїдів. Співвідношення кількості хлорофілів до каротиноїдів (Х/К) істотно залежало від інтенсивності освітлення на дослідних ділянках і від видових особливостей мохів. Наприклад, дернини *B. unguiculata* частіше траплялися на відкритих ділянках з великою інтенсивністю освітлення, що значно впливало на кількісне співвідношення пігментів, оскільки встановлено зменшення кількості хлорофілів і збільшення вмісту каротиноїдів до 1,2 мг/г маси с. р. у пагонах *B. unguiculata* на окремих ділянках відвалу. Співвідношення Х/К у *B. unguiculata* протягом весняних та осінніх місяців становило 0,8-1,7, для *B. argenteum* цей показник був більшим і знаходився у межах 1,2-2,7. У червні-липні співвідношення Х/К зменшувалося у зв'язку зі збільшенням умісту каротиноїдів у пігментному комплексі мохів, оскільки вони захищають молекули хлорофілу від фотоокиснення в умовах великої інсоляції. Крім цього, збільшення кількості каротиноїдів пов'язане з антиоксидантими властивостями цих пігментів. У кінці вегетаційного сезону в досліджуваних видів відзначено зменшення вмісту каротиноїдів.

Таким чином, аналіз кількісного складу пігментів у пагонах мохів на території відвалу видобутку сірки свідчить про значну пластичність і пристосованість їх фотосинтетичного апарату до мінливих умов середовища. Дослідження специфіки функціонування та відновлення рослинних угруповань із домінуванням мохоподібних є важливими у вивченні рослинного покриву на порушених посттехногенних субстратах.

У сезонній динаміці інтенсивності фотосинтезу мохів для обох видів встановлено пряму кореляцію між фотосинтезом і вмістом хлорофілів у листках. Максимум фотосинтетичної активності виявлено у квітні-травні, напри-

кінці серпня й у вересні. Відзначено залежність цього показника від видових особливостей рослин і конкретних екологічних умов на території відвалу. Максимальну інтенсивність фотосинтезу визначено в рослин *B. argenteum* при підніжжі відвалу (3,16-3,56 мг CO_2/г маси с. р. / год). У пагонах *B. unguiculata* з цієї ділянки відвалу фотосинтетична активність була меншою – 2,66-3,04 мг CO_2/г маси с. р. / год (рис. 2).

Таблиця 4.

Сезонні зміни вмісту фотосинтетичних пігментів (мг/г маси сухої речовини) у пагонах мохів на території відвалу № 1 видобутку сірки

Місце відбору зразків	хл. a	хл. b	a+b	каротиноїди	Х/К	a/b
квітень-травень						
Bryum argenteum						
підніжжя	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
Barbula unguiculata						
підніжжя	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
червень-липень						
Bryum argenteum						
підніжжя	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
Barbula unguiculata						
підніжжя	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
серпень-вересень						
Bryum argenteum						
підніжжя	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
Barbula unguiculata						
підніжжя	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
жовтень-листопад						
Bryum argenteum						
підніжжя	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
Barbula unguiculata						
підніжжя	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

Найменші показники асиміляції CO_2 встановлені у зразках із вершини відвалу. Тобто, зменшувався рівень фотосинтезу від підніжжя до вершини відвалу, аналогічно, як і для фотосинтетичних пігментів. Протягом вегетаційного сезону найменші величини асиміляції CO_2 (0,80-1,80 мг CO_2/г маси с. р. / год) визначено у сухі літні місяці.

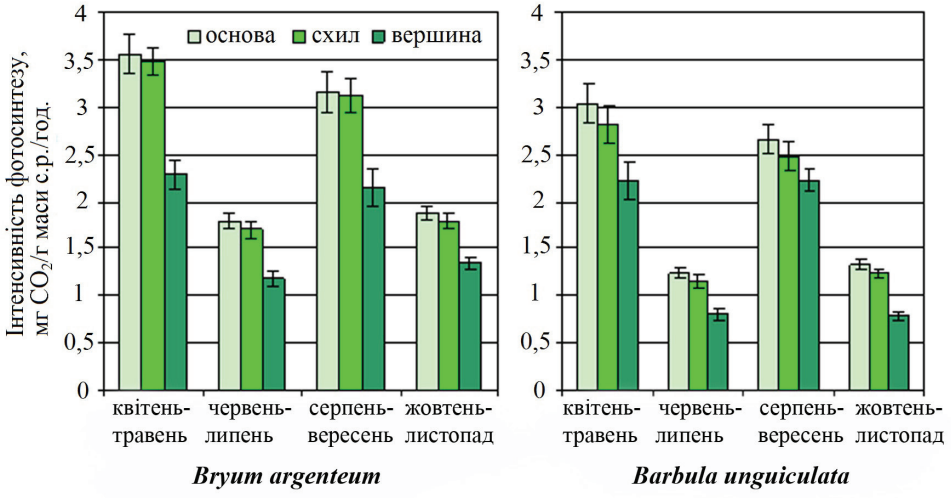

Рис. 2. Сезонні зміни інтенсивності фотосинтезу у пагонах мохів *Bryum argenteum* Hedw. та *Barbula unguiculata* Hedw.

Аналіз сезонної динаміки фотосинтезу свідчить про пристосованість фотосинтетичного апарату мохів до мінливих кліматичних умов і здатність підтримувати інтенсивність фотосинтезу за несприятливого гідротермічного режиму й великої інсоляції. Можливо, це пов'язано зі специфікою життєвої форми *B. argenteum* та *B. unguiculata*, оскільки ці види формують низьку дернину, яка добре утримує вологу. Мохам з такою життєвою формою характерна більша толерантність до несприятливих екологічних умов, зокрема, у період водного дефіциту.

Висновки

Установлено, що бріофіти адаптовані до широкого діапазону інтенсивності світла, температурного й водного режимів та здатні до репарації фотосинтетичної активності після сухих періодів улітку. Таким чином, мохи, завдяки особливостям фотосинтетичної активності, можуть значно збільшувати первинну продуктивність піонерних рослинних угруповань на техногенно змінених територіях.

У несприятливих умовах техногенного середовища мохи проявляли різну ступінь пристосованості та фізіологічної пластичності залежно від еко-

топних умов конкретної порушеної території і фітотоксичності основних забруднювачів.

Сезонна динаміка інтенсивності фотосинтезу та дисбаланс співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках мохів, як адаптивна реакція на стрес, відобразили рівень пошкодження пігментного апарату рослин в умовах техногенного забруднення, великої інсоляції та нестабільного гідротермічного режиму субстрату. В умовах цементного забруднення комплекс екологічних чинників призводив до істотніших змін пігментної системи моху, порівняно з екстремальними умовами на відвалі шахти "Надія".

Установлено, що від міцності зв'язку пігментів з білково-ліпідним комплексом тилакоїдів залежить не лише їхня функціональна активність, а й рівень толерантності мохів до несприятливих чинників довкілля.

Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. – М.: МГУ, 1970. – 488 с.

Ніколайчук В.І., Белчгазі В.Й., Білик П.П. Спецпрактикум з фізіології рослин і біотехнології: Техніка лабораторних робіт. Відбір проб рослин. Робота з лабораторними приладами: навч. посібник для студ. вузів. – Ужгород: Патент, 1998. – 174 с.

Ніколайчук В.І. Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. – Ужгород, 2000. – 210 с.

Плохинский Н.А. Биометрия. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.

Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* // Plant Physiol. – 1949. – Vol. 24. – P. 1-15.

Bolhar-Nordenkampf H.R. Shoot morphology and leaf anatomy in relation to photosynthesis. In: Tecniques in Bioproductivity and Photosynthesis, 2nd edition. – Eds. J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long, J.M. Scurlock. – Pergamon Press, Oxford. – 1987. – P. 107-117.

Glime J.M. (2006 onwards). Bryophyte Ecology. http://www.bryoecol.mtu.edu/ (12.05.2012).

Hoober J.K., Eggink L.L., Chen M. Chlorophylls, ligands and assembly of light-harvesting complexes in chloroplasts // Photosynthesis Research. – 2007. – Vol. 94, № 2. – P. 387-400.

Yamachi Y., Sugimoto Y. Effect of protein modification by malondialdehyde on the interaction between the oxygen-evolving complex 33 kDa protein and photosystem II core proteins // Planta. – 2010. – Vol. 231. – P. 1077-1088.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ МХОВ К ВЛИЯНИЮ АБИОТИЧЕСКИХ И ТЕХНОГЕННЫХ ФАКТОРОВ АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННОЙ СРЕДЫ

Р.Р. Соханьчак, О.В. Лобачевская, Н.Я. Кияк

Исследованы особенности изменчивости фотосинтетической активности мхов в зависимости от микроклиматических и эдафических условий на техногенно нарушенных территориях: проанализировано сезонные изменения содержания и спектров поглощения фотосинтетических пигментов, прочность связи хлорофилл-белковых комплексов и интенсивность фотосинтеза.

Установлено, что образцы мхов значительно отличались по общему балансу фотосинтетических пигментов и их соотношению. На протяжении сезона вегетации низкие показатели

содержания зеленых пигментов наблюдались в сухие летние месяцы. Повышение количества фотосинтетических пигментов, в частности хлорофилла *b* и каротиноидов, в хлоропластах мхов может свидетельствовать о развитии защитных функций в условиях перерасхода энергии, вызванных оксидативным стрессом под влиянием экстремальных факторов.

На породных отвалах добычи угля и серы установлена прямая корреляция между содержанием хлорофиллов в листьях мхов и интенсивностью фотосинтеза, показатели которых снижались от подножия до вершины отвала. Показано, что интенсивность фотосинтеза зависит от экологических условий мест произрастания мхов.

Отмечено, что влияние цементного загрязнения вызывало существенные изменения количества и соотношения пигментов фотосинтеза, а также прочности связи хлорофилла с белково-липидным комплексом мха *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. по сравнению с влиянием экологических факторов на породном отвале шахты "Надия". Установлено, что у *C. purpureus* связь хлорофилла *a* с мембранами тилакоидов была слабее, чем каротиноидов и хлорофилла *b*, тогда как у *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. большая стабильность пигмент-белковых комплексов обеспечивалась прочностью связанного хлорофилла *a*. Сезонные изменения количества пигментов и особенности фотосинтеза мхов на девастированных территориях свидетельствуют о пластичности и приспособленности фотосинтетического аппарата мхов к изменчивым условиям среды.

Ключевые слова: пигменты, интенсивность фотосинтеза, хлорофилл-белковые комплексы, мохообразные, техногенная середа

PHYSIOLOGICAL ADAPTATION OF THE BRYOPHYTES TO THE EFFECT OF ABIOTIC AND TECHNOGENIC FACTORS OF THE ANTHROPOGENIC TRANSFORMED ENVIRONMENT

R.R. Sokhanchak, O.V. Lobachevska, N.Ya. Kyyak

The peculiarities of variability of moss photosynthetic activity depending on microclimatic and edaphic conditions of the locality on technogenic disturbed areas were investigated. Seasonal changes of content and absorption spectrum of the photosynthetic pigments, affinity of the chlorophyll-protein complexes and the intensity of photosynthesis were analysed. It was shown, that the moss samples significantly differed by the overall balance of the photosynthetic pigments and their ratio. During the growing season, the lowest content of the green pigments was determined in the dry summer months. Increasing in the photosynthetic pigments, including chlorophyll *b* and carotenoids in the mosses chloroplasts, could indicate about the development of protective functions under the conditions of energy overrun caused by oxidative stress from extreme factors.

A direct correlation between the chlorophyll content and intensity of photosynthesis in mosses leaves from the coal and sulphur rock dumps was found. These factors were decreased from the foot to the top of the dump. It was shown that photosynthesis activity depends on the environmental conditions of moss habitat.

The cement contamination caused more essential changes in the content and ratio of the photosynthetic pigments and affinity of the chlorophyll with protein-lipid complexes of the moss *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., compared to the effect of environmental factors on the mine dumps "Nadiya". It was found that the connection of the chlorophyll *a* with thylakoids in *C. purpureus* membranes was weaker than the connection of carotenoids and chlorophyll *b*, while higher stability of the pigment-protein complexes in *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. was provided by the strength of the bounded chlorophyll *a*. Seasonal changes of the pigments content and peculiarities of moss photosynthesis on the territory of the dumps indicate the plasticity and acclimatization of moss photosynthetic apparatus to variables conditions of the environment.

The analysis of seasonal moss photosynthesis dynamics has demonstrated the adaptability of moss photosynthetic apparatus to the contrast climatic conditions on the dump territory and the ability to support the intensity of photosynthetic processes on rather stable level during vegetative period. Bryophytes, that were adapted to the wide range of light intensity and temperature regime, are good for

reparation of photosynthetic activity after dry summer period. Such peculiarities of bryophytes photosynthetic activity essentially increase the primary productivity of these plants groups on the locations where they are the pioneers.

Key words: pigments, intensity of photosynthesis, chlorophyll-protein complexes, bryophytes, technogenic environment

Надійшла 05.11.2015
Прийнята до друку 24.12.2015

Соханьчак Р.Р. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Sokhanchak R.R. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Лобачевська О.В. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Lobachevska O.V. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Кияк Н.Я. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Kyyak N.Ya. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com