

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Інститут екології Карпат

На правах рукопису

СОХАНЬЧАК Роман Романович

УДК 582.32: 581.527.7 + 57.084.2 + 631.484

**АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ АДВЕНТИВНОГО МОХУ
SAMPYLOPUS INTROFLEXUS (HEDW.) BRID. НА
ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ГІРНИЧОДОБУВНИХ
ПІДПРИЄМСТВ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ**

03.00.16 – екологія

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Науковий керівник:
кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник
Лобачевська Оксана Василівна

Львів – 2017

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	4
ВСТУП	5
РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ ПОШИРЕННЯ АДВЕНТИВНИХ ВИДІВ МОХОПОДІБНИХ У ЄВРОПІ	10
1.1. Шляхи проникнення та способи розповсюдження адвентивних видів рослин	10
1.2. Стратегія поширення адвентивного моху <i>Campylopus introflexus</i> в умовах досліджених локалітетів країн Європи	21
1.3. Сучасний стан дослідження <i>Campylopus introflexus</i> в Україні	31
РОЗДІЛ 2. РАЙОН, ОБ'ЄКТ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ	33
2.1. Характеристика районів дослідження	33
2.2. Об'єкт і методика досліджень	43
РОЗДІЛ 3. ЕКОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ І СПОСОБИ ПОШИРЕННЯ <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> (HEDW.) BRID. НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ	50
3.1. <i>Campylopus introflexus</i> – новий адвентивний вид моху для флори України	50
3.2. Структура бріофітних угруповань за участю <i>Campylopus introflexus</i> у різних локалітетах	55
3.3. Сезонна динаміка водно-температурного мікрорежиму верхнього шару посттехногенних субстратів	59
3.4. Статева структура та репродуктивна стратегія моху залежно від впливу екологічних чинників техноекотопів	62
РОЗДІЛ 4. МОРФОЛОГІЧНА ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА МІНЛИВІСТЬ <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> (HEDW.) BRID. ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ ЛОКАЛІТЕТІВ	73
4.1. Вплив умов місць існування на морфологічну структуру	

	3
дернин <i>Campylopus introflexus</i>	73
4.2. Зміни фітомаси і проективного покриття моху залежно від екологічних умов локалітетів	77
4.3. Водний режим дернин <i>Campylopus introflexus</i> на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області	80
4.4. Аналіз сезонних змін вмісту пігментів фотосинтезу та фотохімічної активності хлоропластів гаметофіту моху на відвалі шахти “Надія”	85
4.5. Визначення хлорофільного індексу як біомаркера первинної продуктивності мохових дернин	92
4.6. Аналіз вмісту біологічно активних речовин (фенолів, білків, ліпідів і водорозчинних вуглеводів) у гаметофіті моху залежно від інтенсивності освітлення, температурного і водного режиму локалітетів	95
РОЗДІЛ 5. ОЦІНКА ВПЛИВУ ДЕРНИН <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> (HEDW.) BRID. НА УМОВИ СУБСТРАТІВ АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЙ	100
5.1. Зміни актуальної кислотності субстрату та ступеня розкладу мохових дернин <i>Campylopus introflexus</i> на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області	100
5.2. Вплив дернин <i>Campylopus introflexus</i> на нагромадження органічного Карбону у верхньому шарі субстрату різних локалітетів	103
5.3. Нагромадження основних макро- і мікроелементів та їх розподіл у субстраті й гаметофіті моху	106
РОЗДІЛ 6. ЕКОЛОГІЧНА ПЛАСТИЧНІСТЬ ТА АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ДЛЯ РОЗШИРЕННЯ АРЕАЛУ <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> (HEDW.) BRID.	113
ВИСНОВКИ	119
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	121

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

2,6 ДХФІФ – 2,6-дихлорфеноліндофенол

в.в.в. – відносний вміст води

ДГХП – Державне гірничо-хімічне підприємство

ДП – державне підприємство

ГДК – гранично допустима концентрація

ЛП – індекс листової поверхні

КБП – коефіцієнт біотичного поглинання

ПБК – пігмент-білкові комплекси

ПФО – поліфенолоксидаза

ФС – фенольні сполуки

ХІ – хлорофільний індекс

ЦЗФ – Центральна збагачувальна фабрика

ЧГПР – Червоноградський гірничопромисловий район

ВСТУП

Актуальність теми. За останні століття людська діяльність спричинила значні зміни рослинного покриву, зокрема проникнення в угруповання чужорідних рослин, що, у свою чергу, призвело до модифікації популяцій видів природної флори, порушення екосистемних зв'язків, локального витіснення аборигенних видів, зменшення їх різноманіття та проективного покриття. Швидке поширення адвентивних видів призводить до втрати регіональної специфіки бріофлори й уніфікації рослинних угруповань на великих територіях.

Для мохоподібних відомо тільки 22 види-неофіти, які зараз присутні у флорі Європи, з них всього три є адвентивними, до них належить і *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. Детальні дослідження екології та поширення адвентивного виду проведено у Великобританії [133] та на прибережних дюнах Данії [146]. У центральній частині Нідерландів визначено вплив моху на стан субстратів кислих піщаних дюн, на яких фоновими видами судинних рослин є *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. та *Calluna vulgaris* (L.) Hull [130]. Даних щодо дослідження адаптивної стратегії *C. introflexus* та тенденцій його поширення на техногенно змінених територіях немає як у світовій, так і в українській науковій літературі. Тому вивчення екологічних умов місць існування, морфо-фізіологічних механізмів пристосувань та особливостей репродукції *C. introflexus* є важливими як для визначення закономірностей поширення адвентивних видів, так і для з'ясування природи формування стійкості мохів в умовах антропогенно змінених територій.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано протягом 2009-2016 років під час роботи здобувача у відділі екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат НАН України в межах держбюджетних наукових тем “Фенотипна пластичність та адаптивна здатність мохів, їх роль у ренатуралізації антропогенно

трансформованого середовища” (№ державної реєстрації RK 0110U000206) та “Стійкість та адаптивні структурно-функціональні зміни мохів під впливом абіотичних стресорів в умовах антропогенно трансформованого середовища” (№ державної реєстрації RK 0115U002646), а також цільової бюджетної теми “Структурно-функціональні особливості та адаптаційні перетворення біотичних систем у Карпатському, Подільському та Західнополіському регіонах України в умовах антропопресії” (№ державної реєстрації RK 0112U000717).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – визначення адаптивного потенціалу адвентивного моху *C. introflexus*, особливостей його екологічної мінливості та репродуктивної здатності на антропогенно змінених територіях гірничодобувних підприємств Львівської області. Досягнення цієї мети передбачає вирішення таких завдань:

- Встановити екологічну мінливість угруповань *C. introflexus* на території підземної виплавки сірки, відвалів вугільних шахт та колишніх торфокар’єрів.
- Визначити морфологічну структуру та зміни фітомаси і проективного покриття моху на девастрованих територіях.
- Встановити статеву структуру та репродуктивну стратегію *C. introflexus* залежно від екологічних умов місць існування.
- Проаналізувати мінливість показників первинної продуктивності мохових дернин (вмісту пігментів фотосинтезу, фотохімічної активності хлоропластів, хлорофільного індексу) залежно від інтенсивності освітлення, температурного і водного режиму антропогенно змінених територій.
- Дослідити зміни умов субстрату (розподіл макро- і мікроелементів, актуальна кислотність, вміст органічного Карбону) під впливом *C. introflexus* на територіях видобутку сірки, вугілля та колишніх торфокар’єрів.
- Визначити вміст основних біологічно активних речовин у гаметофіті моху залежно від умов локалітетів на девастрованих територіях гірничодобувних підприємств Львівської області.

Об'єктом дослідження є адаптивний потенціал адвентивного виду моху *C. introflexus* на територіях відвалів вугільних шахт, підземної виплавки сірки та колишніх торфокар'єрів.

Предметом дослідження є комплекс екологічних та морфологічних показників *C. introflexus*, що характеризують його екологічну мінливість, морфологічну структуру дернин, репродуктивну здатність, первинну продуктивність та вплив моху на мікроумови субстратів девастрованих територій.

Методи досліджень – морфометричні (визначення ростових показників рослин; морфологічної структури дернин моху); екологічні (визначення показників водного і температурного режимів та кислотності субстратів, фітомаси та проективного покриття мохів; статевої структури і репродуктивної здатності); хімічні (визначення вмісту органічного Карбону, макро- та мікроелементів); біохімічні (аналіз вмісту біологічно активних речовин: фенолів, розчинних вуглеводів, ліпідів та білків; пігментів фотосинтезу, фотохімічної активності хлоропластів, акумуляції антиоксидантів, активності поліфенолоксидази); статистичні.

Наукова новизна одержаних результатів. Виявлено новий адвентивний вид моху *C. introflexus* для флори України. Уперше визначено зміни морфологічної структури дернин, фітомаси, проективного покриття і первинної продуктивності моху на територіях, порушених гірничодобувною діяльністю. Оцінено екологічну пластичність, фізіолого-біохімічні стрес-реакції й адаптивний потенціал *C. introflexus* в умовах антропогенно змінених територій. Відзначено високу здатність моху до генеративного та вегетативного розмноження, а також значну мінливість статевого співвідношення у двостатевих мохових дернинах. Встановлено, що пристосування моху до абіотичних чинників техногенно зміненого довкілля зумовлені змінами у функціонуванні фотосинтетичного апарату моху (зміни вмісту і співвідношення пігментів, міцності зв'язку хлорофіл-білкових комплексів, фотохімічної активності хлоропластів) і метаболізмі біологічно

активних речовин (білків, ліпідів, вуглеводів, фенолів). Встановлено вплив *C. introflexus* на мікроумови субстратів, що проявляється у нагромадженні органічного Карбону, перерозподілі макро- та мікроелементів у системі субстрат/рослина, змінах водного, температурного режиму й актуальної кислотності верхнього шару техногенних субстратів.

Практичне значення одержаних результатів. Поглиблено уявлення про закономірності поширення, екологію та пристосування адвентивних видів мохів і з'ясування природи їх стійкості до абіотичних чинників техногенно зміненого довкілля. Отримані результати є основою для розробки системи моніторингових досліджень за рівнем експансивності адвентивного моху *C. introflexus* та його впливу на бріофітні угруповання і продуктивність рослинного покриву на девастованих територіях. Узагальнені результати досліджень використовуються під час викладання спецкурсів “Екологія рослин та ґрунтів” і “Фітоімунологія” для студентів біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка.

Особистий внесок здобувача. Основні результати дисертаційної роботи отримано здобувачем самостійно. Протягом 2009-2016 років дисертант особисто здійснив основний обсяг експериментальної частини дисертації, статистичної обробки результатів, підбору й опрацювання літературних джерел. У працях, опублікованих у співавторстві, автору належить збір матеріалу, проведення дослідів та участь в інтерпретації отриманих результатів. Права співавторів публікацій при написанні дисертації та автореферату не порушено.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи було висвітлено у доповідях на VI, VII, VIII, IX, X, XI наукових конференціях “Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку” (Шацьк, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015); Міжнародній науковій конференції молодих учених “Актуальні проблеми ботаніки та екології” (Ялта, 2010; Березне, 2011; Щолкіне, 2013); VI Міжнародній науковій конференції “Відновлення порушених природних

екосистем” (Донецьк, 2011); X, XI, I (XII) Міжнародній науковій конференції молодих учених “Наукові основи збереження біотичної різноманітності” (Львів, 2010, 2012, 2015); VII Всеукраїнській науково-практичній конференції “Біологічні дослідження – 2016” для молодих учених і студентів (Житомир, 2016), Всеукраїнській науково-практичній конференції “Проблеми відтворення та охорони біорізноманіття України” (Полтава, 2016), IV Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих вчених “Фундаментальні та прикладні дослідження в біології і екології” (Вінниця, 2016), III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием “Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования” (Нижний Тагил, 2010); Всероссийской научной конференции с международным участием “Инновационные направления современной физиологии растений” (Москва, 2013); Международной научной конференции “Перспективы интродукции декоративных растений в ботанических садах и дендропарках” (Симферополь, 2014).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 23 наукові праці, у тому числі 5 статей, з яких: 4 – у фахових виданнях України, які входять до міжнародних наукометричних баз даних (Біологічні студії / *Studia Biologica*; Вісник Львівського університету. Серія біологічна; Український ботанічний журнал), 1 – у фахових журналах, які входять до переліку МОН України (Наукові основи збереження біотичної різноманітності) та 18 тез доповідей.

Структура та обсяг дисертації. Основний зміст дисертаційної роботи викладено на 120 сторінках машинописного тексту. Робота побудована за традиційною схемою і складається із вступу, шести розділів, що містять 20 таблиць та 26 рисунків, висновків та списку використаних джерел, який налічує 195 найменувань, у тому числі 111 латиницею. Загальний обсяг дисертації разом із списком літератури становить 142 сторінки.

РОЗДІЛ 1

ІСТОРІЯ ПОШИРЕННЯ АДВЕНТИВНИХ ВИДІВ МОХОПОДІБНИХ У ЄВРОПІ

1.1. Шляхи проникнення та способи розповсюдження адвентивних видів рослин

Адвентивні рослини (від латин. *adventicius* – той, хто прийшов ззовні) – рослини, поява яких у певній місцевості зумовлена не природним флорогенезом, а здебільшого внаслідок несвідомого занесення їх людиною із первинного ареалу в інші флористичні області або на інші континенти у процесі господарської діяльності. Це гетерогенно-гетерохронна і динамічна група рослин. Існує багато класифікацій адвентивних рослин: за часом занесення, способом імміграції, ступенем натуралізації, походженням тощо [65]. За часом занесення адвентивні рослини поділяють на археофіти (занесені до початку XVI століття; на території України це, наприклад, *Malva neglecta* Wallr., *Papaver rhoeas* L., *Artemisia absinthium* L., *Acorus calamus* L., *Cichorium intybus* L.); кенофіти (поширені після XVI століття, наприклад, *Ambrosia artemisiifolia* L., *Acer negundo* L., *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz, *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fressen, *Amaranthus albus* L.); інколи ще виділяють групу евкенофітів – найновіших прибульців. За способом імміграції розрізняють: ксенофіти (несвідомо завезені людиною), ергазіофіти (свідомо завезені, які згодом здичавіли й поширюються спонтанно); за ступенем натуралізації: агріофіти (натуралізовані в напівприродних та природних угрупованнях); епекофіти (види, які повністю натуралізувалися на антропогенних екотопах); колонофіти (утворюють більш або менш стабільні локальні колонії в антропогенних екотопах); ефемерофіти (зі слабким ступенем натуралізації, які часом з'являються у невеликій кількості в різних місцях). У флорі України є понад 700 видів адвентивних рослин [65].

За даними Міжнародного союзу охорони природи і природних ресурсів, занесення чужорідних видів є однією із головних загроз для природного біотичного різноманіття. Ці види рослин, спричиняючи деградацію середовища існування, можуть бути шкідливими для місцевих видів та екосистем [144].

Адвентивні види рослин та їх вплив на середовище існування досліджують біологи всього світу. Виникнення широкого інтересу до інвазивних і адвентивних видів спричинила публікація Чарльзом С. Елтоном книги “Екологія інвазій тварин і рослин” [114, 144]. У праці наведено короткі та точні визначення поняття інвазивності й адвентивності видів. А у 2002 році у Конвенції з біологічного різноманіття (Convention on Biological Diversity) було затверджено сучасне визначення цих понять і натеper ця Конвенція ратифікована 168 державами світу. За оцінкою Конвенції, інвазії неаборигенних організмів є другою за значенням загрозою для біорізноманіття на світовому рівні після безпосереднього знищення місць існування видів [144, 145].

Людина опосередковано стає єдиною причиною розповсюдження організмів під час інвазій біоти. Переміщення видів з їхнього природного ареалу розпочалося із міграцією людства [192]. Собака Дінго є прикладом першої інвазії, яку спричинила людина, завівши цей вид в Австралію близько 5000 років тому, як одомашнену собаку зі Східної Азії [171]. Із другої половини XV століття і надалі, відколи європейці почали освоювати континенти й океани, збільшилося спонтанне і невинпадкове перевезення чужорідних видів. Колонізації нових континентів і відкриття нових торгових маршрутів призвели до поширення величезної кількості різних видів, особливо рослин, між континентами [144]. Перевезення вантажів, наприклад між Британськими колоніями і по всьому світу збільшилось у XVIII столітті. Розширення колоній також призвело до необхідності перевезення вантажів углиб материків. Цього було досягнуто спочатку завдяки прокладанню каналів, а згодом і будівництву залізниць та автошляхів, які й призвели до

подальшого поширення видів. Останнім часом, із збільшенням кількості повітряного транспорту, зруйновано всі форми природних бар'єрів між континентами, всередині континентів і всередині країн. У зв'язку із цим час перевезення було значно зменшено, що полегшило видам досягнення відповідних місць для свого поселення. Рослини зараз можуть переноситися не лише насінням або спорами, а й цілими рослинами чи їх вегетативними органами [144].

Щоб стати інвазивними чи адвентивними у новому середовищі, рослинам потрібно успішно подолати кілька перешкод. По-перше, необхідно вижити під час транспортування спор чи інших частин організму. Після прибуття у регіон за межами їхнього природного ареалу, рослини повинні сформувати стійку популяцію, бо в іншому випадку є загроза їх зникнення. А для подальшого існування у новому середовищі потрібні сприятливі екологічні та кліматичні умови і здатність подолати будь-які потенційні проблеми генетичного інбридингу. Утворена популяція повинна рости в оптимумі та розширювати свій ареал існування [146, 149].

У 1996 році М. Вільямсоном [191] проведено аналіз різних стадій поширення інтродукованих видів, їх проникнення, відтворення і розселення. Він виявив, що приблизно 10 % введених видів матимуть екологічний чи економічний вплив на природну біоту і тому будуть визначені як інвазивні види. Теоретично це означає, що один із кожних 1000 видів, інтродукованих за межами свого природного ареалу, стане інвазивним. Вважають, що це правило не застосовується для тварин. Його слід використовувати тільки як прогноз, який показує, що можна тільки здогадуватися, які види стануть інвазивними, а які ні [149].

Часто спливає досить значний проміжок часу відтоді, коли вид вперше потрапляє на нову територію, до того моменту, коли він стає інвазивним. Є різні потенційні причини для тривалого становлення інвазивних видів [149]. Наведемо деякі з них:

- Характер збільшення популяцій: види із швидшими темпами відтворення мають більший час існування.
- Поріг виявлення: особини нового для середовища існування виду не завжди легко виявити, поки не досягнуто певного розміру популяції.
- Біотичні взаємодії: види інтродукованих рослин можуть бути ввезені як, наприклад, декоративні рослини, і не зможуть відтворитися через відсутність запилювачів.
- Екологічні чинники: збільшення чисельності видів у локалітеті, наявність продовольчих ресурсів, взаємодія всередині видів – зникнення одного виду може спричинити поширення іншого.
- Генетичні чинники: наприклад, окремі види на новому місці можуть бути нездатними до статевого розмноження, а, отже, до відновлення і виживання, інші ж можуть адаптуватися до нового середовища існування.

Тривалість переходу виду в адвентивний чи інвазивний стан залежить від його індивідуальних особливостей. Іноді це короткочасний процес, який триває всього кілька поколінь, як це було виявлено на Гаваях, де інтродуковані види деревних рослин ставали інвазивними через 14 років, а трав'яних – через 5 років; або довготривалим, що відзначено для інвазивних чагарників і дерев у лісах Німеччини, середня тривалість пристосування яких становила відповідно 131 і 170 років [166].

Відстань, на яку види переносяться від свого природного ареалу, може вплинути на їх пристосування у новому середовищі. Загальна суть гіпотези (або групи гіпотез) “втечі від природних ворогів” полягає в тому, що багато видів адвентивних рослин після занесення або натуралізації на новій території звільняються від пресу спеціалізованих природних ворогів (зокрема, фітофагів та патогенів), які зазвичай контролюють чисельність виду або його популяцій у межах первинного ареалу. Отже, популяції занесених рослин набувають селективної переваги, порівняно з видами природної флори регіону занесення (а також з популяціями того ж виду в межах первинного ареалу), внаслідок чого адвентивні види мають набагато

більшу щільність популяцій, ефективно та швидко поширюються на нових територіях [52].

Група гіпотез еволюції інвазивності ґрунтується на тому, що розселення деяких видів на синантропних фрагментах ареалу та розвиток їх інвазій відбувається внаслідок швидких генетичних змін і набуття нових селективних переваг над місцевими видами в новому середовищі.

Однією з модифікацій загальної гіпотези еволюції інвазивності є гіпотеза еволюції підвищеної конкурентоспроможності. Вона ставить під сумнів те, що інвазивні види, які тривалий час розвивалися і поширювалися в ізоляції від спеціалізованих природних ворогів, втрачають засоби захисту від них на генетичному та біохімічному рівнях. Натомість адвентивні рослини скоріше перерозподіляють звільнені ресурси організму з підтримання резистентності до ворогів на інші цикли (наприклад, збільшення репродуктивних витрат), що зазнають значного селективного тиску в новому середовищі. Таким чином, гіпотеза еволюції підвищеної конкурентоспроможності акцентує увагу на тому, що звільнення від природних ворогів певною мірою “підштовхує” адвентивні рослини до генетичних змін, спрямованих на збільшення ефективності організмів та їх популяцій в умовах нового адвентивного ареалу [52].

Гіпотеза “нової зброї” передусім ґрунтується на алелопатичних та інших хімічних взаємодіях рослин. Згідно з цією гіпотезою, алелопатичні речовини адвентивних рослин зазвичай не справляють сильного інгібуючого впливу в межах їх природного ареалу, адже ці рослини ростуть поряд із видами, які пройшли певний шлях біохімічної коеволюції та взаємної адаптації в екосистемах. Проте в межах вторинного ареалу адвентивні рослини пригнічують ріст і розвиток тих видів, що не мають відповідних захисних пристосувань проти нових привнесених алелопатичних агентів [52].

Гіпотеза “порожньої ніші” передбачає здатність окремих адвентивних видів використовувати ресурси нового середовища, недоступні для місцевих видів [133].

Гіпотеза видового багатства, згідно з якою фітоценози з багатим аборигенним видовим складом є стійкішими до інвазій [52]. Здатність до відтворення вегетативним, поряд зі статевим, способом, швидкий перехід від проростків до статевої зрілості, швидша адаптація до екологічних стресів і висока стійкість до гетерогенності навколишнього середовища є одними із ознак, характерних для адвентивних рослин [87].

Адвентивні види рослин можуть мати дуже різний вплив на середовище існування. Прикладами таких ефектів можуть бути:

- Зміни видового складу, що проявляється як зниження видового різноманіття, наприклад, у результаті затінення *Cinchona pubescens* Vahl. на Галапагоських островах [138].

- Зміни розвитку екосистем, наприклад, завдяки фіксації азоту *Myrica faya* Aiton на Гаваях, яка колонізує субстрати, залиті лавою, фіксує азот, що полегшує поселення немісцевих видів [85, 189].

- Зміни фізичних умов завдяки змінам геоморфологічних процесів, таких як створення крутих високих дюн, зниження рівня піску, як *Ammophila arenaria* (L.) Link на західному узбережжі США [109], або спричинення нагромадження осаду, що ускладнює рух транспорту водними шляхами, як *Mimosa pigra* L. в Австралії [152].

Чужорідні види рослин можуть змінювати пожежний режим місць заселення, наприклад, унаслідок збільшення чи зменшення займистої фітомаси локалітету або змінами у співвідношеннях видів рослин, які сприяють поширенню вогню від землі до вершин дерев. Евкаліпт є прикладом інтродукованих видів, які сприяють поширенню вогню в Північній Америці [97, 106]. Гібридизація між місцевими та інтродукованими видами може призвести до заміщення місцевих видів гібридною формою [136].

Мохоподібні не є судинними рослинами, але є другою за чисельністю групою наземних рослин на планеті, яка представлена приблизно 13000 видами. Особливості інвазивності мохів є іншими, ніж у судинних рослин, і

це передусім зумовлено їхньою будовою та способами поширення. Мохи можуть розмножуватися статеві або нестатеві. Під час статевого розмноження рух сперматозоїдів до яйцеклітини є можливим лише за наявності краплинної вологи, тому розподіл гамет дуже обмежений, що призводить до високої частоти самозапилення [111]. Статеве розмноження призводить до розвитку спорофіту з коробочкою, що містить спори, які вивільняються і поширюються переважно вітром [110]. У коробочках утворюється дуже велика кількість спор. Лабораторними дослідженнями встановлено, що в коробочці одного виду знаходилося в середньому 712000 спор зі схожістю 97 % [130]. Нестатеве розмноження здійснюється вегетативно гемами, частинами листків або протонеми, окремими фрагментами рослини. Нестатеве розмноження може відбуватися в ранішому віці, ніж статеве, оскільки немає ніякої необхідності для розвитку спорофіту [110]. Вегетативне розмноження фрагментами рослин залежить від виду рослин та умов їх існування [103, 157].

У 1982 році С. Фурнес і Дж. Грайм досліджували діапазон умов розвитку деяких видів мохів у помірних широтах, і встановили, що оптимальна температура для росту більшості видів становить від 15 °С до 25 °С. Усі досліджувані види гинули за температурного режиму вище 35 °С. Оптимум для мохів є нижчим, ніж для судинних рослин, що підтверджує припущення, що мохи помірних регіонів краще ростуть у вологі пори року [121]. Дослідженнями також показано, що бріофіти з екстремальних (термічних) місць існування здатні рости у широкому діапазоні температур і толерантніші до високих температур, тоді як види бріофітів у термічно стабільніших місцях існування мають вузький діапазон пристосування до змін температури. Успішне існування мохів також залежать від вологості, оскільки вона необхідна для фотосинтезу та інших процесів життєдіяльності організму, але часто мохи живуть і у відкритих локалітетах, які періодично висихають. Оскільки мохоподібні є пойкилогідричними рослинами, вони здатні висихати на тривалий час, завдяки цьому знижуючи активність

метаболізму, і з встановленням потрібного рівня вологи можуть миттєво відновлювати життєві функції гаметофіту [165].

Мохи дуже рідко свідомо завозяться на території за межами їхнього природного ареалу через обмежені їх декоративні чи інші цінності. Сьогодні відомо мало фактів інтродукції мохів у Європі, оскільки важко визначити, які з мохів є рідними, а які – інтродукованими. Щоб визначити, чи мох є інтродукованим, використовують різні показники, наприклад, субфосильні записи видів. Зміна географічного ареалу видів, наприклад, поширення з однієї точки, є ознакою інтродукції чи міграції. Так само незвичайним є характер розподілу, коли вид походить з території Північної півкулі, і разом з тим, значно поширений у Південній, або коли він походить із певної території, але не виявлений в іншому місці з аналогічними умовами середовища. Менша генетична мінливість у досліджуваній популяції виду, порівняно з відомою популяцією на його рідній території поширення, може вказувати на те, що ця популяція виникла із кількох чи навіть однієї спори або однієї частини рослини [174].

Види мохів, які продукують велику кількість спор, можуть заселяти нові локалітети частіше, ніж види, які утворюють меншу кількість спор чи великих діаспор [174]. Тому бріофіти з маленькими спорами можуть бути кращими колонізаторами і мають більші шанси стати адвентивними після виявлення за межами їхнього природного ареалу. Одним з негативних наслідків проникнення адвентивних видів мохів у нове середовище може бути зменшення появи проростків місцевих судинних рослин до 30 % [188].

Натепер відомо декілька тисяч судинних рослин, які є адвентивними чи інвазивними у різних частинах світу. Серед мохоподібних з великими видовими ареалами, які за розмірами відповідають ареалам судинних рослин, їх кількість незначна, тому що лише види з абсолютно віддаленої території можуть бути визнані як адвентивні [144].

Для мохоподібних відомо тільки 22 види-неофіти, які зараз присутні у флорі Європи, з них всього три адвентивні види (рис. 1.1.1), для яких

задокументовано історію їх проникнення та розповсюдження у Європі: це *Scopelophila cataractae* (Mitt.) Broth., *Orthodontium lineare* Schwägr. та *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. [167]. Ця невелика кількість видів-неофітів може бути значно більшою через труднощі у визначенні.



Рис. 1.1.1. Загальний вигляд адвентивних видів мохів, виявлених у Європі: А – *Scopelophila cataractae* (Mitt.) Broth., Б – *Orthodontium lineare* Schwaeagr., В – *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

S. cataractae належить до так званих “мідних мохів”. Він не лише толерантний до міді у субстраті, а й потребує її для нормального росту, тому поширюється здебільшого на грунтах, які містять високі концентрації міді. Розмножується *S. cataractae* переважно статеві, спеціалізованих виводкових органів вона не утворює. Цей мох з’явився у Європі найпізніше від інших адвентивних видів (був знайдений у 1980-х роках у Великобританії), натепер є дані про його знахідки у Німеччині, Бельгії, Іспанії та Нідерландах. На території України *S. cataractae* поки що не виявлена.

O. lineare з’явився у Європі найдавніше – в 1911 році. Вперше його було виявлено у Великобританії, а зараз він домінує у Центральній Європі та у Прибалтійській частині Росії – Калінінградській області. Для нього

характерне переважно статеве розмноження, специфічних виводкових органів немає. Натепер на території України *O. lineare* не знайдено.

C. introflexus, який уперше виявлено у Великобританії в 1941 році, швидко розповсюдився від помірних океанських до субокеанських і навіть субконтинентальних регіонів. Зараз він поширений майже по всій Європі, у тому числі і в Україні, а також у США та Канаді. Для *C. introflexus* характерне статеве і вегетативне розмноження. Мох утворює специфічні органи вегетативного розмноження – виводкові пропагули, окрім того, активно поширюється фрагментами дернин і окремими листками, які зберігають життєздатність протягом декількох років [128], тому розповсюджується набагато швидше і на більші відстані, ніж інші адвентивні види. Про це свідчать дослідження тривалістю майже 80 років, проведені у Великобританії – країні, де вперше у Європі виявлено всі три адвентивні види мохів [131]. На рисунку 1.1.2 подано частину результатів цих досліджень.

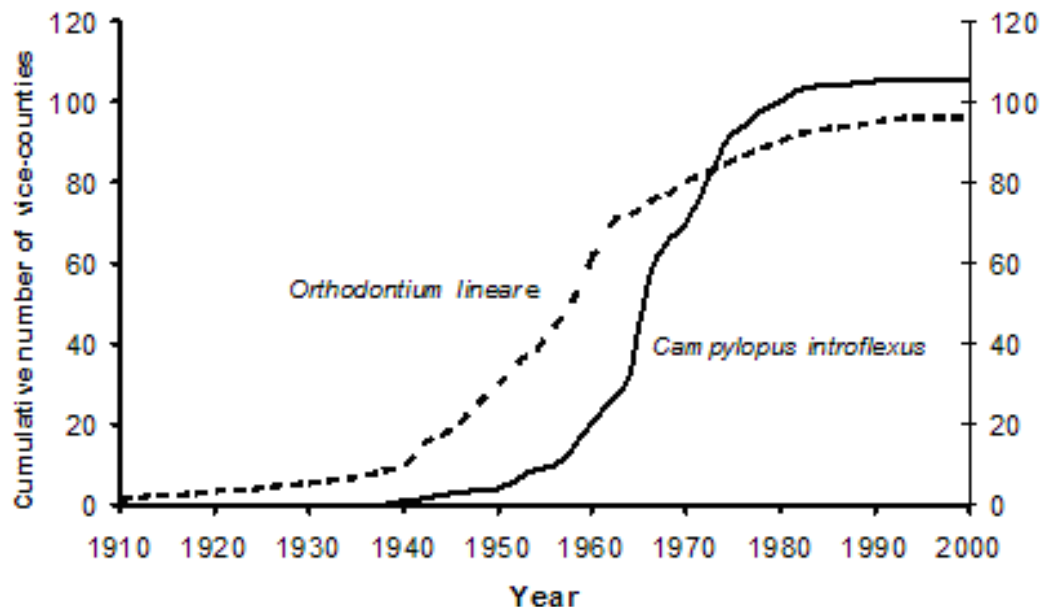


Рис. 1.1.2. Заселення території Великобританії адвентивними мохами *Orthodontium lineare* Schwägr. та *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. [131].

Встановлено, що *C. introflexus* повністю заселив територію Великобританії за 50 років, а за 30 років поширився на ті самі площі, що *O. lineare* за 60 років. Досягнувши місця колонізації за допомогою спор, він швидко заселяє великі території завдяки вегетативному розмноженню. Згідно з літературними даними, життєздатність адвентивних видів на неродючих ґрунтах із високою кислотністю є низькою. Для місць існування *C. introflexus*, навпаки, характерні кислі, бідні на поживні речовини ґрунти (росте на скелях, придорожніх територіях), але майже не трапляється, або й зовсім відсутній, на вапнякових пісках чи на багатих на органіку субстратах.

Отже, інтенсивність розповсюдження адвентивних видів рослин залежить від різноманітності способів їхнього розмноження (статевого, різних типів вегетативного та їх комбінацій) і поширення; певного складу субстратів чи ґрунтів; стійкості до несприятливих умов середовища. Чітко простежуються тенденції до збільшення кількості видів адвентивних рослин, розширення спектру їхніх місць існування, підвищуються темпи заселення, поширення і ступінь натуралізації видів тощо [64]. Вони проникають до складу рослинного покриву різноманітних екотопів, в тому числі й антропогенно порушених, що можна пояснити близькістю екологічних потреб цих видів. Натепер детальніші дослідження, у тому числі й адвентивних видів, проводяться як правило на судинних рослинах, порівняно із мохоподібними, що зумовлено як особливостями цієї групи рослин, так і недостатньою кількістю спеціалістів, які вивчають зміни видового складу бріофітів і їх поширення на території не лише України, а й інших країн. Своєчасне виявлення та запобігання подальшому розповсюдженню видів адвентивних рослин є одним із важливих завдань біології та необхідною умовою виконання Україною положень Конвенції з біологічного різноманіття (Convention on Biological Diversity) та інших міжнародних і вітчизняних документів [65]. Тому вивчення адвентивних видів рослин, зокрема мохоподібних, залишається одним із пріоритетних напрямків фундаментальних досліджень у XXI столітті.

1.2. Стратегія поширення адвентивного моху *Campylopus introflexus* в умовах досліджених локалітетів країн Європи

Великий рід *Campylopus* Brid., який раніше належав до родини Dicranaceae Schimp. в анотованому списку мохів Європи [134], на підставі даних аналізу ДНК [177] тепер належить до Leucobryaceae Schimp. Понад 500 видів цього роду поширені переважно в Південній півкулі (Південна Америка, Південна Африка, Південна Австралія), а також на декількох островах Південної Океанії [131]. В Європі відомо 16 видів роду *Campylopus* [134]. У “Флорі мохів Української РСР” наведено чотири види роду (*C. atrovirens* De Not., *C. fragilis* (Brid.) Bruch & Schimp., *C. flexuosus* (Hedw.) Brid. і *C. schwarzii* Schimp.), з них два (*C. atrovirens* та *C. flexuosus*) – як можливі [7], а в “Чеклісті мохоподібних України” – три види (*C. fragilis* (Brid.) Bruch & Schimp., *C. gracilis* (Mitt.) Jaeg. і *C. pyriformis* (Schultz) Brid.) [15].

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. є адвентивним видом у Європі та Північній Америці, проте з якого континенту він проник на ці території, невідомо. Уперше в Європі вид виявили в 1941 р. у графстві Сассекс (Великобританія), а в 1942 р. – в Ірландії біля м. Дубліна [168], звідки мох швидко розповсюдився по всій Європі. Нині *C. introflexus* відомий у Франції [181], Нідерландах [88], Бельгії [137], Німеччині [159], Данії [118], на Фарерських островах [93], а також у Швеції [139], Норвегії [162], Люксембургу, Іспанії, Австрії, Швейцарії [144, 186], Польщі [148], Ісландії [174], Чехії [161], Словаччині [135], Португалії [172], Росії (Калінінградська обл.) на Куршській косі [167], Латвії, Угорщині, Естонії [182].

Серед небагатьох адвентивних видів бріофітів із задокументованою історією їхнього проникнення і розповсюдження в Європі *C. introflexus* вважається найагресивнішим [131, 167]. Він легко заселяє відкриті порушені місця, особливо піщані субстрати морських берегів, росте як на ґрунті, гнилій деревині, на основі стовбура дерев, так і на скелях, у найрізноманітніших

локалітетах – від лісів до “пустель”, утворюючи великі щільні дернини зі значним домінуванням, навіть на бідних ґрунтах із низьким рН (4-6), які сильно змінюють умови: зменшують водопостачання судинних рослин, обмежують проростання їхнього насіння, істотно збіднюючи таким чином видове різноманіття рослинних угруповань.

Гіпотеза “порожньої ніші” [133], згідно з якою екзотичні види рослин утилізують ресурси, що не використовуються природними видами, лише частково стосується *C. introflexus*. Природний вид *Polytrichum piliferum* Hedw. є прямим конкурентом цього виду, хоча екологічні ніші обох видів мохів співпадають не повністю. *P. piliferum* поширюється за допомогою підземних ризоїдів і тому має переваги на рухомих субстратах (пісковиках, кам’янистих розсипах), тоді як у *C. introflexus* переважає розмноження наземними виводковими пропагулами здебільшого на осілих пісках, збагачених органікою [129]. На ділянках з домінуванням *C. introflexus* ріст і розвиток дернин *P. piliferum* пригнічується, тоді як сам адвентивний мох не зазнає негативного впливу, що свідчить про його підвищену конкурентну спроможність.

C. introflexus властива висока репродуктивна здатність: він активно утворює як статеві, так і нестатеві діаспори. Цей вид успішно розповсюджується завдяки досить швидкому формуванню щільної дернини через те, що він розмножується верхівками стебел, які опадають, і заселяє новоутворені ніші фрагментованими листками, пагонами і дернинами [123]. Окрім того, частини пагонів і ризоїдів можуть розноситися вітром, птахами та іншими тваринами і залишатися живими протягом декількох років, а за сприятливих умов відновлювати розвиток [128].

C. introflexus був вперше описаний у 1801 році Джоаннісом Хедвігом в його посмертній книзі “Species Muscorum Frondosorum” як *Dicranum introflexus* [168]. У 1819 році Семюел Елізе Брідель-Брідері використовував назву *Campylopus introflexus* для опису європейського виду *Campylopus polytrichoides* De Not. (= *C. pilifer* Brid.). У 1869 році Вільямом Міттенем вид

Campylopus polytrichoides De Not. описано як синонім виду *C. introflexus* із Південної півкулі. Два види вважалися одним до 1955 року, доки В. Гіакоміні не опублікував результати своїх досліджень, у яких вказав, що *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. і *Campylopus polytrichoides* De Not. – це насправді два різних види, які розрізняються деякими морфологічними ознаками, але мають певне перекриття географічних районів [122, 168]. Критичних систематичних і біогеографічних ключів для визначення цих двох видів мохів було досягнуто у 1965 році [178].

Ці види мохів виявляли у Південній частині Африки, західній частині США, в Європі на Британських островах і в західній та південно-західній частині Європи від Нідерландів до Італії [124]. У цих регіонах види можна було відрізнити за кількома ознаками [178]. Існує варіант *Campylopus pilifer*, що нагадує суміш цих видів, тобто він має стоячі гіалінові волоски у сухому стані, але кількість гіалінових клітин – лише дві клітини на листок. Кілька локалітетів варіанту *Campylopus pilifer* var. *brevirameus* (Dix.) було виявлено в Західній частині Європи, Південній Африці, на Сейшельських островах, в Аргентині. Неможливо ні підтвердити, ні спростувати гіпотезу, що *Campylopus pilifer* var. *brevirameus* має гібридогенне походження [120]. Зараз *C. introflexus* поширений на Південній півкулі в Південній Америці, південній частині Африки, деяких частинах Австралії та південній частині Тихого, Атлантичного й Індійського океанів.

Поширення *C. introflexus* в Європі, описане в літературних джерелах станом на початок 2009 року [144], простягалось від Ісландії на півночі до Італії на півдні та від Ірландії й Португалії на заході до Естонії та Угорщини на сході (рис. 1.2.1), а також повідомлялось, що він є інвазивним у декількох країнах, наприклад, у Нідерландах [141], Данії, Німеччині, Польщі та Швеції [144, 145].



Рис 1.2.1. Поширення моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на території Європи станом на початок 2009 року [144].

За межами Європи *C. introflexus* уперше виявлено у 1975 р. у південно-західній частині Північної Америки – Каліфорнії, де він зараз є інвазивним [119], а також у штаті Орегон [102], а тепер вид поширився від Каліфорнії (США) до Британської Колумбії (Канада), на території якої він був знайдений на болоті у 1997 році [144]. Всі інші зразки моху з Північної Америки, зібрані раніше в південно-східній частині США і які попередньо вважали *C. introflexus*, при повторному визначенні виявилися *C. pilifer* [119]. Молекулярні дослідження *C. introflexus* показали, що це монофілетичний таксон із низьким рівнем внутрішньовидової мінливості, що унеможливорює визначення походження інтродукованих популяцій виду [178, 179].

C. introflexus утворює щільні дернини моху. Проективне покриття цих дернин може становити від 25 до 100 %. Вертикально мох поділяється на верхню зелену (фотосинтезуючу) і нижню коричневу (відмираючу) частини.

У суху погоду дернини моху розділяються і тріскають. У деяких місцях здається, що дернини “розламалися” на дрібні шматочки і перекинулися. Це може бути спричинено механічним напруженням усередині дернин унаслідок їх тривалого росту, а також відігравати важливу роль у вегетативному розмноженні моху [154]. Також дернини можуть пошкоджуватися птахами та іншими тваринами, які у пошуках їжі руйнують їх до основи гумусового шару [142]. Незважаючи на це, поселившись, мох залишається існувати на захопленій території протягом багатьох років [154].

C. introflexus – це вид моху з широкою екологічною пластичністю. У Великобританії мох часто трапляється на торфі, сфагнових болотах, вологих пустках і піщаних ґрунтах, які зазнали впливу пожеж, але рідко – у закритих місцях або вище 300 м над рівнем моря [168]. У Данії вид виявляли на піщаних, багатих на органіку ґрунтах [144]. Вид поширений у відкритих місцях із значною інсоляцією, росте в основному на прибережних локалітетах [128]. Вздовж західного узбережжя Шотландії мох виявлено на сірих дюнах, а також обабіч шляхів і доріг з піщаним ґрунтом, на старих бетонних бункерах і на старих очеретяних дахах. У Швеції *C. introflexus* трапляється на скелях, у заболочених місцевостях, а також біля шляхів і на лісових галявинах. Окрім того, мох знайдено на згарищах і відкритому торфі. Він переважно ріс в освітлених і посушливих локалітетах, часто на південних схилах [127]. В Іспанії мох виявили на осушених торфовищах, уздовж стежок і доріг, на кислих луках [99]. У Чехії, де немає морських прибережних районів, мох найчастіше росте у ялинових насадженнях і соснових лісах, на вирубках лісів, на піщаних ґрунтах і торф’яних болотах [155, 156].

C. introflexus найбільше досліджували у морських прибережних районах Нідерландів. Тут його можна знайти у непорушених прибережних дюнах, де він найчастіше трапляється на сухих, стійких ділянках з рН 4-6 на висоті 1500-3500 м. над р.м, хоча також його було виявлено, насамперед, на вапнякових дюнах [154]. На острові Північної Атлантики Ісландії із холодним кліматом *C. introflexus* знайдено лише на геотермальних землях у

вулканічно активній зоні [144]. У Південній Атлантиці мох виявлено поряд з геотермально активною зоною при температурі на поверхні мохового покриву більше 40 °С і середньою температурою у п'ятисантиметровому моховому покриві трохи більше 42 °С. Також встановлено, що *C. introflexus* росте на ділянках, де температура у 2,5 см шарі дернини сягає 50-75 °С [104]. У геотермальної області Італії його максимальна чисельність була встановлена при температурі ґрунту (5 см нижче поверхні) близько 45 °С [101].

У результаті 14-річних досліджень, проведених у Нідерландах [89], встановлено, що сухі піски лук із домінування лишайників від 1981 до 1994 року вкривалися густим покривом *C. introflexus* із відкритим пологом *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. Автори припускають, що мох стає домінантом у рослинному угрупованні внаслідок низки причин. Стрес від сухого літа і сухої холодної зими, збільшення кількості оленів та диких овець призвели до зникнення багатьох видів лишайників. Збільшення чисельності тварин також призвело до фрагментації та розсіювання *C. introflexus* і збільшення його проективного покриття внаслідок захоплення незадернованих ділянок субстратів. Спостереження за досліджуваними територіями у 2004 році [105] показали, що на них знову відновлювався лишайниковий покрив. Тому автори досліджень стверджують, що вплив *C. introflexus* на ці території є тільки місцевим і тимчасовим. Передбачається, що заміна угруповань може відбутися протягом найближчих 15-20 років за стабільних умов навколишнього середовища.

З 1970-х років *C. introflexus* значно розширив свій ареал існування у дюнах Нідерландів. Це призвело до зменшення чисельності лишайників у багатьох рослинних угрупованнях. Мох вплинув лише на чисельність лишайників, тому що майже у всіх угрупованнях їхня різноманітність залишлася такою ж [142]. На підставі досліджень, проведених у Данії, встановлено таку саму тенденцію [144]. Результати досліджень свідчать, що проникнення *C. introflexus* у мохово-лишайниковий покрив із домінуванням

Polytrichum piliferum Hedw. не мали ніякого впливу на проективне покриття лишайників у цьому угрупованні. Автори стверджують, що досліджувані види лишайників можуть оселятися на або між змішаними дернинами *C. introflexus* та *P. piliferum* (живими, частково відмерлими чи гуміфікованими), а також коли *C. introflexus* є домінантом у рослинному угрупованні [142]. В іншому дослідженні в Нідерландах, Т. Хассе [128] виявив, що *P. piliferum* спричиняв зменшення чисельності *C. introflexus* на дослідних ділянках, де він був домінантом, тоді як його чисельність не зменшувалась у локалітетах, де домінував *P. piliferum*. Відносно пригнічення розвитку *P. piliferum*, порівняно з *C. introflexus*, на думку автора, вказує на більшу конкурентну спроможність *C. introflexus*, який здатний пригнічувати інші місцеві мохи. Хоча також повідомляється, що *C. introflexus* замінював *P. piliferum* на великих площах, що змінюють структуру рослинності в ході сукцесії. Не було виявлено жодної різниці у розвитку рослинного покриву у непорушених деревостанах, у моховому ярусі яких переважають *P. piliferum* і *C. introflexus*. Дернини обох видів поступово і з однаковою швидкістю заселялися лишайниками, найбільш успішно розвивалися *Cladonia coccifera* (L.) Willd., *Cladonia ramulosa* (With.) J.R. Laundon і *Cladonia floerkeana* (Fr.) Flörke. Більшість лишайників поселялися як на відмерлих, так і на живих частинах мохових дернин [128]. Зроблено припущення, що мохи в довгостроковій перспективі будуть замінені лишайником. На підставі результатів проведених досліджень не встановлено, що дернини *C. introflexus* спричиняють незворотні пошкодження локалітетів і впливають на розвиток трав'яної рослинності, зокрема *Corynephorus canescens*, упродовж кількох років росту [128]. Ці результати також підтверджують інші дослідження [158], якими встановлено, що приблизно через 10 років домінування *C. introflexus* у лугах із переважанням *C. canescens* у трав'яному ярусі, різноманіття лишайників відновлюється у ході сукцесії. Т. Хассе [128] припускає, що цілком можливо, що *C. introflexus* може стати потенційно серйозною загрозою для місцевої рослинності, якщо його дернини захоплять

весь комплекс дюни і одночасно не будуть сформовані діаспори лишайників. Дернини *C. introflexus* чинять значний негативний вплив на схожість насіння *Calluna vulgaris* (L.) Hull., зменшення кількості пророслих насінин може досягати навіть 60 %. Цей депресивний вплив на проростання насіння чиниться в основному завдяки тому, що частина насіння втрачається, тому що застрягає у мохових дернинах і позбавляється світла. Деякі насінини, які потрапили близько до вершини пагонів моху, можуть проростати, якщо там є наявна достатня кількість вологи; але у цьому випадку проростки стикаються з ризиком висушування внаслідок подрібнення, перевертання мохових дернин і, відповідно, оголення їхніх коренів [116]. Іншими ж польовими дослідженнями встановлено, що *C. introflexus* спричиняє істотний негативний вплив на проростання насіння *Calluna vulgaris* [144].

Дернини *C. introflexus* чинять позитивний вплив на продуктивність сіянців *C. vulgaris* після їх проростання у тепличних умовах. Ці сіянці ростуть швидше та раніше набувають здатності до відтворення. Після восьми місяців вегетації кількість репродуктивної біомаси рослин на моховому покриві була в 10 разів більшою, ніж кількість біомаси рослин на оголеному субстраті [116]. Також досліджували алелопатичний вплив *C. introflexus* на проростання насіння *C. vulgaris*, але жодного ефекту не було виявлено.

Механічне пошкодження мохового килиму не впливає на сукцесію рослинності у межах п'яти років. Одноразове пошкодження не змінює напрямок сукцесії. Такий вплив пошкодження не може припинити домінування моху в локалітеті, оскільки фрагменти дернин в основному залишаються живими, здатними до утворення нових пагонів і заселення новоутворених ніш. Дернини *C. introflexus* починали формувати суцільні мохові килими після трьох років експерименту, тому дослідники характеризують *C. introflexus* як мох, який має високу стійкість до механічних пошкоджень, а часткове руйнування рослинного покриву не призводить до заміни його дернин лишайниками [128]. У Нідерландах на територіях дюн з високим рівнем осадження повітряного азоту, на яких

поселився *C. introflexus* із фоновою трав'яною рослинністю, на яких зазвичай до цього було велике різноманіття лишайників, проводили експерименти для вивчення процесів відновлення різноманітності цих спорових організмів методом дернового вирізання – видалення рослинності до голого піску і випалювання. Встановлено, що дернове вирізання не відновлювало цієї різноманітності. Через чотири роки після пошкодження території проективне покриття *C. introflexus* повернулося майже до того ж відсотку як і перед вирізанням дернин, але у цьому випадку відзначали співіснування декількох видів мохів і судинних рослин [140]. Після випалювання також не змогла відновитися значна різноманітність лишайників і це призвело до утворення щільного покриття *C. introflexus* [141]. За впливу гербіциду Asulox [метил (4-амінофенілсульфоніл) карбамату], який використовується для контролю за поширенням папоротей, виявляли незначне пригнічення темпів росту дернин *C. introflexus*, але мох не був знищений гербіцидом [169].

Результати досліджень, проведених у Нідерландах [190], свідчать, що проникнення *C. introflexus* на території багатих на лишайники сірих дюн чинить істотний вплив на представників ґрунтової ентомофауни як над, так і під землею. Розвиток мохових дернин призводить до утворення шару гумусу на сухих лугових чи сірих дюнах. Sciaridae і Empidoidea надають перевагу рослинності, що росте на килимі моху, завдяки утворенню товстішого шару гумусу. Цей товстіший гумусовий шар призводить до змін мікрокліматичних умов субстрату, зокрема, зменшує ризик висихання, і таким чином сприяє поселенню у ньому личинок, які зазвичай живуть у ґрунті. Збільшення однорідної поверхні території поселення моху спричиняє зміни у видовому складі комах, а саме зменшення кількості видів, активних вдень та збільшення кількості видів, активних вночі. Дослідники припускають, що це може бути наслідком екстремально тепліших і сухіших мікрокліматичних умов, які створюють менше можливостей для сховку протягом дня. Активність жуків і павуків була значно нижчою на територіях, де серед рослинності траплявся *C. introflexus*, мабуть, через меншу густоту трав'яних

рослин на цих територіях. Автори вважають, що це може бути зумовлено меншою кількістю їжі на сухих лугових дюнах, оскільки павуки і туруни найпершими відчувають зменшення запасу харчів [190]. У Нідерландах заселення *C. introflexus* було вказано однією із причин, чому коник степовий (*Anthus campestris* L.) зникає на територіях голландських дюн. Унаслідок змін мікрокліматичних умов зменшилася різноманітність членистоногих і, відповідно, кормова база для птахів [185].

Результати досліджень свідчать, що дернини *C. introflexus* не витримують засипання піском. Вивчення способів відновлення мохового покриву в умовах штучно спровокованих викидів піску в прибережних дюнах дали можливість встановити, що *C. introflexus* зникає, якщо нагромадження піску перевищує кілька міліметрів на рік [94]. Р. Кетнер-Оостра і К. Сікора [141] відзначають, що дернини моху гинуть унаслідок нанесення піску вітром упродовж сухого літа. Проте нанесення піску товщиною шару 2 мм три рази протягом 4 місяців не було достатнім для знищення мохових дернин [129]. Це може означати, що лише тривале нанесення піску протягом декількох років може зумовити зникнення мохового покриву.

Хоча інвазії судинних рослин детально вивчаються, проте мало відомо про інвазії мохоподібних. *C. introflexus* є адвентивним видом моху, загрозливим для природної рослинності в західній частині Європи і надалі розширює свій вторинний ареал у східному напрямку [128, 131]. Завдяки ефективному вегетативному розмноженню мох повністю (на 100 %) покриває великі площі. Заселення віддалених територій здійснюється спорами. Встановлено, що на території Європи *C. introflexus* поширюється на сухих, бідних на органіку кислих ґрунтах у широкому діапазоні рослинних угруповань і найчастіше трапляється у хвойних лісових насадженнях та на осушених болотах, де він заселяє відкриті ділянки, що виникають унаслідок антропогенного впливу та практично не має конкуренції з боку інших рослин. Дослідження сукцесійних процесів за участю *C. introflexus* [128, 131]

свідчать про специфічну природу його заселення, що лише частково узгоджується із загальними положеннями адвентивності екзотичних судинних рослин.

1.3. Сучасний стан дослідження *Campylopus introflexus* в Україні

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. (Leucobryaceae Schimp.) належить до нечисленних адвентивних мохів-неофітів з експансивними тенденціями поширення в Європі [144]. До 2009 року східною межею поширення виду вважали Естонію, Польщу та Угорщину. Це новий вид для бріофлори України, який улітку 2009 року вперше виявлений нами серед мохів, зібраних на відвалах шахти “Надія” м. Соснівки Сокальського району Львівської області. Поряд із *C. introflexus*, як домішка, часто траплялися мохи: *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp., *Polytrichum piliferum* Hedw. і *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. [43].

Також влітку 2009 року О. Т. Кузяріним знайдено ще два локалітети *C. introflexus*. Один із них знаходиться в околицях смт Олесько Буського району Львівської області, де мох належить до вторинного угруповання вологих молінієвих лук, які утворилися на місці відпрацьованого торфокар’єру з малопотужним мінералізованим торфом, підстеленим мергелями. Інший локалітет моху належить до піонерного чагарникового угруповання на заростаючому торфокар’єрі в околицях смт Лопатин Радехівського району Львівщини [35]. Під час детального обстеження окремих шахтних відвалів Червоноградського гірничопромислового району виявлено ще два локалітети моху: на північно-західній експозиції тераси першого ярусу відвалу Центральної збагачувальної фабрики та на неперегорілій породі тераси відвалу з південного боку шахти “Візейська” [31]. Окрім того, наприкінці 2014 року на території підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів Яворівського району Львівської області знайдено шосте місце існування *C. introflexus* [195].

Отже, на сьогодні *C. introflexus* відомий в Україні у шести місцях існування, зосереджених на Малому Поліссі в межах Буського, Радехівського, Сокальського та Яворівського районів Львівської області. Він є наразі рідкісним адвентивним видом моху з експансивними динамічними тенденціями. Якщо в Європі він трапляється переважно на бідних піщаних ґрунтах у складі лучних (класу *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novak 1941), чагарничкових (класу *Nardo-Callunetea* Prsg. 1949) та лісових (класу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939) фітоценозів [118, 128, 131, 167], то в Україні він виявлений на відпрацьованій породі та мінералізованому торфі антропогенних оселищ [35, 43]. За літературними даними та результатами наших досліджень, цей мох є геліофітом, оскільки він приурочений до відкритих ділянок і відсутній в умовах значного затінення. За своєю стратегією вид належить до експлерентів (R-стратегів), які характерні для початкових стадій сингенетичних сукцесій рослинності. Основним лімітаційним чинником на території торфовищ є періодичне, переважно ранньовесняне випалювання наземної фітомаси, внаслідок чого гине щонайменше верхня частина мохової дернини. З огляду на еколого-біологічні особливості (високий потенціал генеративного та вегетативного відновлення, антропотолерантність), фітоценотичні умови та сучасне поширення виду, можна передбачити його нові місцезнаходження, насамперед, на докорінно змінених і порушених оселищах Малого Полісся.

РОЗДІЛ 2

РАЙОН, ОБ'ЄКТ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Характеристика району дослідження

Дослідженнями було охоплено локалітети поширення адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на територіях гірничодобувних підприємств, які зосереджені у чотирьох адміністративних районах Львівської області: Яворівському, Сокальському, Радехівському та Буському. Розміщення досліджуваних локалітетів виду подано на рисунку 2.1.1.

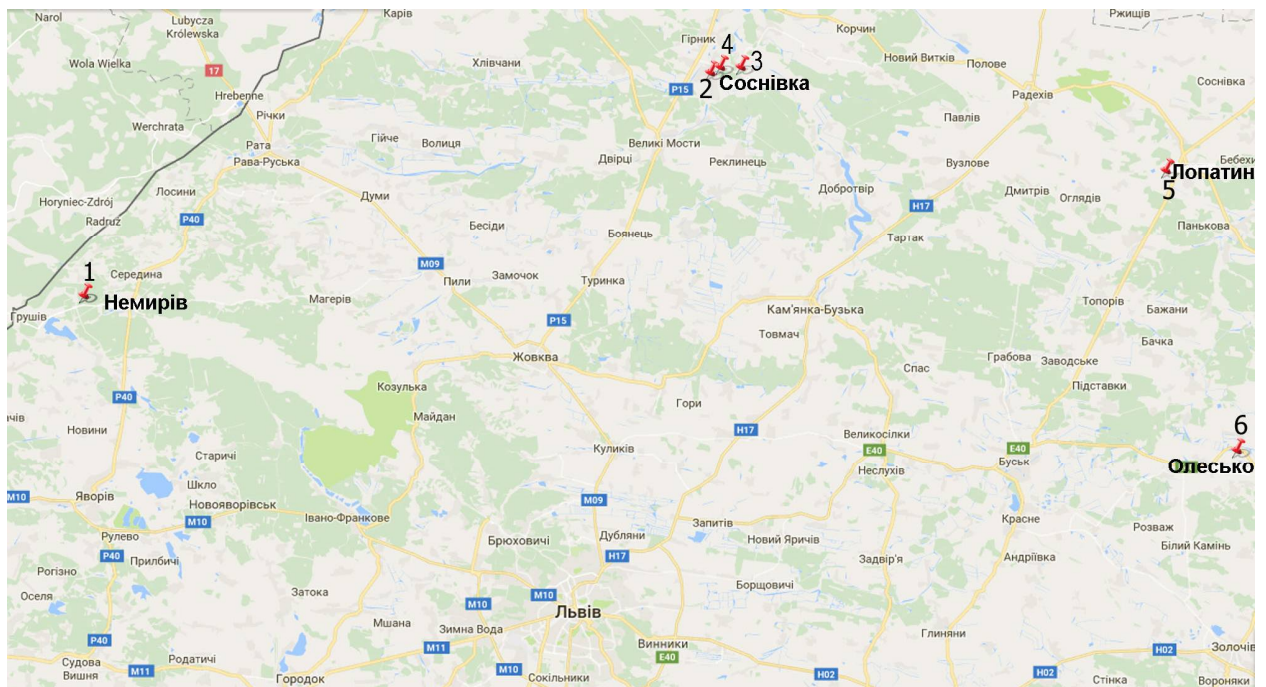


Рис. 2.1.1. Розміщення місць існування моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у межах Львівської області: територія підземної виплавки сірки в окол. смт Немирів Яворівського району (1); відвали вугільних шахт “Візейська”(2), “Надія” (3) та Центральної збагачувальної фабрики “Червоноградська” (4) в окол. м. Соснівка Сокальського району; колишні торфокар’ери в окол. смт Лопатин Радехівського району (5) і смт Олесько Буського району (6).

Розробку родовищ самородної сірки на Львівщині розпочато в 50 роках ХХ століття. Сировинною базою сірчаної промисловості області були Роздільське, Подорожененське, Язівське та Немирівське родовища. Немирівське родовище та Північний поклад Язівського розроблялися Яворівським ДГХП “Сірка” методом підземної виплавки, на решті родовищ сірку видобували відкритим (кар’єрним) способом. Внаслідок економічних та соціальних змін у країні попит на використання самородної сірки із 1992 року значно зменшується. Виробництво сірки стає нерентабельним і значно скорочується, а згодом і припиняється [48].

Немирівське родовище сірки (Яворівський р-н) із 2006 року підпорядковане Новояворівському ДГХП „Сірка” та Новояворівському ДП “Екотрансенерго”. Загальна площа, порушена видобутком сірки, становить 74 км², з них кар’єр займає 1080 га [49]. На період експлуатації свердловин територію підземної виплавки сірчаної руди утворювали ділянки деградованих зональних ґрунтів з рН 2,5-4,4. У пониженнях, засмічених сіркою, практично відсутня рослинність, а на периферійних ділянках виплавки збереглися фрагменти зональної рослинності з різним ступенем порушень [66].

На території підземної виплавки сірки встановлено значну мінливість значень рН (2,5-6), особливо поверхневих шарів субстрату (2-5 см). Молодим техноґрунтам на початкових стадіях ґрунтоутворення властива низька буферна ємність, що зумовлено невисоким вмістом органічної речовини. Мінливості значень рН також сприяють надходження вологи внаслідок атмосферних опадів і переміщення часточок субстрату. На дослідних ділянках локалітету, де виявлено *C. introflexus* (рис 2.1.2), деревний ярус становить приблизно 25-30 % і представлений такими видами: *Pinus sylvestris* L. – +, *Populus tremula* L. – +, *Betula pendula* Roth. – +, *Salix caprea* L. – +, *Quercus robur* L. –+. Трав’яний ярус становить 70 %, у ньому трапляються: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. – +, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel – +, *Daucus carota* L. – +, *Calluna vulgaris* (L.) Hull – +. Моховий

покрив становить майже 15 % і представлений *C. introflexus* – 2м, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – +, *Polytrichum piliferum* Hedw. – +, *Funaria hygrometrica* Hedw. – +, *Hypnum cupressiforme* Hedw. – +.



Рис. 2.1.2. Загальний вигляд локалітету *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на території підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів: А – відкрита ділянка, Б – узлісся.

Червоноградський гірничопромисловий район (ЧГПР) є основним вуглевидобувним районом Львівсько-Волинського вугільного басейну: на площі 180 км² розташовано дванадцять вугільних шахт і 211 га відведено під породні відвали (рис. 2.1.3). До 80 % техногенного навантаження припадає на площу приблизно 30 км², яка знаходиться у меліпідіччі річок Бугу і Рати, де проживає більшість населення району й розташовано сім вугільних шахт і основний відстійник шахтних вод [4, 10].



Рис. 2.1.3. Розташування відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району і об'єми рекультивації на них. 1 – шахта Степова, 2 – шахта Червоноградська, 3 – шахта Лісова, 4 – шахта Відродження, 5 – шахта Великомоствівська, 6 – шахта Меліпідічанська, 7 – шахта Бендюзька, 8 – шахта Зарічна, 9 – шахта Візейська, 10 – Центральна збагачувальна фабрика “Червоноградська”, 11 – шахта Надія, 12 – шахта Великомоствівська №5.

Під впливом антропогенної діяльності частина природних екосистем регіону трансформувалась у девастровані ландшафти, значні території виведені зі стану рівноваги та переведені в категорію сукцесійних. Одним із чинників погіршення екологічної ситуації у районі є породні відвали вугільних шахт – насипи конічної, хребтової, плоскої чи іншої форми, які утворилися внаслідок розміщення вийнятих із шахт на поверхню супутніх вугільним пластам гірничих порід на спеціально відведених для цього площах. Вони відсипалися послідовно у різний час: від початку будівництва шахти до сьогодні, коли вершини рекультивованих породних відвалів є діючими. Натепер ними зайнято понад 250 га сільськогосподарських угідь, орієнтовний об'єм зікладованих порід становить 80 млн.м³. Значна кількість порід є перегорілими, проте частина з них постійно переформовується для ліквідації і профілактики процесів горіння. Внаслідок неконтрольованого виймання породи із відвалів порушувалася цілісність цих техногенних екосистем.

Основними породами, які формують відвали, є аргіліти, алевроліти, пісковики та вапняки. За мінералогічним складом у породі різних відвалів у середньому міститься: аргіліту – до 97 %, алевроліту – 17-28 %, пісковіку – 2-20 %, вугілля – 1-17 % [4, 5, 30]. Для аргілітів характерним є підвищений вміст Li, V, B, P, Zn, Pb, Bi, Co. Дослідженнями, проведеними Державною геологічною партією “Західукргеологія”, встановлено, що сумарне забруднення ґрунтів хімічними елементами (Pb, Mn, Cr, Ni, Mo, U, Cu, Zn, Co та інші) дає змогу поділити їх на дві групи – першу, де перевищення ГДК становить від 4 до 10 разів, і другу – з сумарним забрудненням, де перевищення становить від 10 до 20 разів [71]. Щодо розподілу важких металів на відвалах і довколишніх територіях виявлено, що безпосередньо біля підніжжя териконів шахт виявлено максимальні валові концентрації Co, Ni, Mo, V, Ba, Pb у ґрунтах. Максимальні концентрації у ґрунтах As, Zn, Cd, Hg, P відзначено навіть на відстані 1-3 км від відвалів [10]. Значний вміст сірки у породі, а також її горіння, внаслідок чого проходить перехід

сульфідів у сульфати, сприяє формуванню ореолів кислих вод у підніжжі відвалів. Використання териконів як техногенних родовищ рідкісних металів не передбачається [4].

На території ЧГПР виявлено три місця існування *C. introflexus* на вершинах і схилах відвалів шахт “Візейська” і “Надія”, а також на терасі відвалу ЦЗФ “Червоноградська” (рис. 2.1.4-2.1.6).



Рис. 2.1.4. Загальний вигляд локалітету *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на відвалі шахти “Візейська”: А – на терасі, Б – на вершині відвалу.

На природно зарослому відвалі шахти “Візейська” (рис. 2.1.4) деревно-чагарниковий ярус угруповання формують: *Pinus sylvestris* L. – 1, *Populus tremula* L. – +, *Betula pendula* Roth. – +, *Salix caprea* – +, *Robinia pseudoacacia* L. – +, *Quercus robur* L. – +, *Sorbus aucuparia* L. – +, *Alnus incana* (L.) Moench – +, у трав’яному ярусі відзначено: *Calamagrostis epigeios* – 1, *Hypericum perforatum* L. – +, *Leucanthemum vulgare* Lam. – +. Моховий покрив утворюють: *C. purpureus* – +, *Bryum argenteum* Hedw. – +, *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. – +, *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. – +.

На рекультивованому відвалі шахти “Надія” (рис. 2.1.5) деревний ярус представлений *Robinia pseudoacacia* – 1, *Betula pendula* – 1, *Pinus sylvestris* – +, *Pyrus communis* L. – +, *Populus tremula* – +. У трав’яному ярусі *C. epigeios* є едифікатором (80%). На відвалі поодинокі трапляються: *Rumex confertus* Wild +, *Oenothera biennis* L. – +, *Convolvulus arvensis* L. – +, *Hieracium prussicum* Naeg. et Peter. – +, *Erigeron canadensis* L. – +, *Hypericum perforatum* – +. Моховий покрив малорозвинений (5 %) і представлений *C. introflexus* – 2м, *C. purpureus* – +, *B. argenteum* – +, *Polytrichum juniperinum* Hedw. – +, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. – +, *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp. – +.

Деревно-чагарниковий ярус угруповання локалітету нерекультивованого відвалу Центральної збагачувальної фабрики “Червоноградська” (рис. 2.1.6) формують: *Pinus sylvestris* – 1, *Populus tremula* – +, *Betula pendula* – +, *Salix caprea* – +, *Rubus caesius* L. – +, у трав’яному ярусі трапляється *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, а також поодинокі трапляються *Phragmites communis* L. – +. Моховий покрив представлений *C. introflexus* – +, *C. purpureus* – +, *Polytrichum piliferum* Hedw. – +, *Brachythecium albicans* – +.



Рис. 2.1.5. Загальний вигляд локалітету *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на вершині відвалу шахти "Надія": А – північна, Б – північно-західна, В – східна ділянки.



Рис. 2.1.6. Загальний вигляд локалітету *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на терасі відвалу Центральної збагачувальної фабрики “Червоноградська”.

Один із нових локалітетів виду, що зосереджений поблизу приватизованого ставу в околицях смт Олесько (рис. 2.1.7), приурочений до вторинного угруповання вологих молінієвих лук союзу *Molinion caeruleae* W. Koch 1926 класу *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 [35]. Основу їхнього травостою формує щільнодернинний злак *Molinia caerulea* (L.) Moench. Окрім тривіальних лучно-болотних і лучно-рудеральних видів, у складі фітоценозу відзначено такі раритетні види: *Schoenus ferrugineus* L. і *Centaureum uliginosum* (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn. *C. introflexus* на початок досліджень (осінь 2012 року) займав найосвітленіші ділянки відслоненого торфу, формуючи нерівномірно розвинений моховий ярус із середнім проективним покриттям близько 5 %. Високе (60-80 %) покриття виду припадало на площу менше 1 м², а максимальний діаметр його дернин не перевищував 10 см. Серед мохів основним конкурентом виду у локалітеті є космополіт *C. purpureus*.



Рис 2.1.7. Дернини моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на території колишнього торфокар'єру в околицях смт Олесько: А – у період вегетації (2013 рік), Б – після весняного випалювання надземної фітомаси (2014 рік).



Рис 2.1.8. Загальний вигляд локалітету *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на території колишнього торфокар'єру в околицях смт Лопатин: А – узлісся, Б – відкрита ділянка.

Піонерне гігрофільне деревно-чагарникове угруповання на місці торфокар'єру в околицях смт Лопатин Радеківського району Львівської області (рис. 2.1.8). У розрідженому чагарниковому ярусі заввишки 1,5-3,0 м переважає *Salix cinerea* L. і підріст *Betula pendula* Roth. Серед трав'яних видів найбільше покриття утворює *M. caerulea*. Фрагментарний мохово-лишайниковий ярус на відслоненому торфі формують *C. introflexus* (близько 5 % покриття з пагонами завдовжки до 4 см і пропагулами) та *Cladonia sp.* із незначною участю *C. purpureus*. Локалітет зазнає значного впливу рекреації, про що свідчать витоптані стежки, зруби дерев і наявність побутового сміття. Інші види-асектатори локалітету з низькою частотою трапляння: *Quercus robur* – +; *Robinia pseudoacacia* – +; *Salix caprea* – +; *Agrostis tenuis* Sibth. – 2m; *Calluna vulgaris* – +; *Calystegia sepium* (L.) R.Br. – +; *Carex hirta* L. – 2m; *C. lepidocarpa* Tausch – +; *Echium vulgare* L. – +; *Equisetum palustre* L. – +; *Mentha arvensis* L. – +; *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. – +; *Tussilago farfara* L. – +; *Vaccinium myrtillus* L. – +.

2.2. Об'єкт і методика досліджень

Об'єктом досліджень були угруповання адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на техногенних відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району, колишніх торфокар'єрах в околицях смт Олесько і Лопатин, а також на території підземної виплавки сірки Немирівського сірчаного родовища.

C. introflexus – верхоплідний багаторічний мох, який утворює щільні дернини або суцільний покрив. Рослини розміром 0,5-10 см, від жовтуватого до оливково-зеленого кольору. Листки ланцетні, закінчуються на верхівці характерними гіаліновими волосками, які часто відігнуті на 90 ° [128, 144]. Коли рослини висихають, ці волоски утворюють білу зірку, якщо дивитися на дернину зверху (рис. 2.2.1).



Рис. 2.2.1. Дернина *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на території підземної виплавки сірки Немирівського родовища, весна 2015 року.

Докладніше про анатомічні особливості та морфо-біологічну характеристику досліджуваного моху описано у розділі 3.1.

Дослідження проводилися протягом 2009-2016 років, застосовували польові (стаціонарні) й лабораторні (морфометричні, фізіолого-біохімічні) методи. Стаціонарні дослідження здійснювали в угрупованнях *C. introflexus*, які розташовані на різних за ступенем природного заростання та рекультивації відвалах вугільних шахт, колишніх торфокар'єрах, а також на території підземної виплавки сірки.

Фітомасу бріофітного покриву встановлювали за методикою Б. ван Торена із співавторами [187]. З кожної ділянки відбирали зразки однакової площі для визначення біомаси. Рослини моху разом із коричневою частиною відділяли від часток ґрунту і промивали водою. Суху масу зразка визначали після висушування протягом 48 год за температури 70 °С.

Проективне покриття мохоподібних визначали за модифікованим методом Н. Корневої [77]. Для визначення відсотка проективного покриття

контури дернин замальовували на плівках розміром 50x50 см. Після замальовування контурів відбирали частинки дернин мохів для визначення видового складу в лабораторії. Проективне покриття кожного виду встановлювали у лабораторних умовах зважуванням вирізаних контурів дернинок і розрахунку співвідношень одержаних результатів до маси однієї плівки:

$$P_i = \frac{m_i}{m} \times 100, \text{ де:}$$

P_i – проективне покриття і-того виду,

m_i – маса вирізаного контуру дернинки і-того виду,

m – маса всієї плівки.

Особливості репродуктивної стратегії моху. Із кожного досліджуваного локалітету у 10-15 випадково відібраних дернинах розміром 3x3 см визначали кількість і співвідношення чоловічих, жіночих та стерильних рослин (без гаметангіїв), відсоток фертильних пагонів, їх продуктивність, а також оцінювали активність утворення спеціалізованих безстатевих пропагул та спорогонів [173]. Відсоток спорогонів вираховували як частку від кількості жіночих рослин у дернинах. Кількість проаналізованих пагонів у мохових дернинах локалітету змінювалася залежно від їх щільності та проективного покриття.

Морфометричний аналіз рослин (вимірювання довжини пагонів, розмірів клітин, листків та їх кількості на стеблі, площі клітин і листків) здійснювали на моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss) з використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та UTHSCSA Image Tool 3.0, стереобінокулярі Stemi 2000-C (Carl Zeiss) з фотонасадкою та цифровою камерою „Nikon” та мікроскопі МБС-1 [22].

Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали люксометром Ю-116.

Температуру верхнього шару (0-3 см) субстрату визначали за методикою О.В. Аринушкіної [2].

Актуальну кислотність (рН) вимірювали потенціометрично у водній витяжці субстрат-дистилят (1:5) [56].

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом та обчислювали у відсотках від маси абсолютно сухої речовини [51].

Визначення водного дефіциту гаметофіту моху проводили за загальноприйнятими методиками [24, 57]. Коефіцієнти водоутримування та водовідновлення визначали ваговими і розрахунковими методами [54].

Атомно-адсорбційний аналіз. Для визначення валового вмісту макро- та мікроелементів субстрат відбирали у трьох місцях в межах пробної ділянки, змішували і формували середню пробу. Потім проби спалювали у фарфорових тиглях у муфельній печі за температури 400-450°C протягом 4-6 годин до отримання однорідного кольору золи. Після цього золу обробляли сумішшю HCl та HNO₃ у співвідношенні 3:1. Вміст хімічних елементів у мохових дернинах також аналізували у середній пробі. Повітряно-сухий рослинний матеріал спалювали у муфельній печі за температури 450°C. Отриману золу після зважування розчиняли розведеною HNO₃. Вміст елементів визначали атомно-адсорбційним методом на спектрофотометрі С115М1 (Україна, „Селмі”) у пропан-бутановому полум’ї з використанням дейтерієвого коректора неселективної абсорбції [50]. Для кількісної оцінки нагромадження важких металів у дернинах моху із субстрату використовували коефіцієнт біотичного поглинання (КБП), який розраховували за формулою:

$$КБП = \frac{C_p}{C_n},$$

де: C_p – вміст елемента у фітомасі рослини, мг/кг; C_n – вміст елемента в субстраті, мг/кг.

Відносна похибка при визначенні вмісту макро- та мікроелементів за умов $P \leq 0,95$ не перевищувала 7 %.

Дослідження впливу іонів Pb²⁺ і Cd²⁺ на мінливість генеративних та вегетативних клонів з різних фрагментів гаметофіту *C. introflexus*

здійснювали на матеріалі, зібраному на території відвалу шахти “Надія”. Свіжозібраний матеріал моху розділяли на органи, ретельно промивали у водопровідній воді та стерилізували 15 % розчином пергідролю (1 хв), а потім повторно промивали у стерильній дистильованій воді (5 хв). Коробочки моху стерилізували у розчині сулеми протягом 1 хв, після чого промивали в асептичних умовах та висівали у стерильні чашки Петрі (70 мм) на поживне агаризоване середовище, приготоване на розчині Кноп II [22]. Ізольовані органи (листки та частини стебла) переносили у чашки Петрі на таке саме поживне середовище для регенерації. Кадмій і свинець у концентраціях 10^{-3} – 10^{-6} моль/л вносили у поживне середовище у вигляді хлориду кадмію CdCl_2 і нітрату свинцю $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ у перерахунку на кількість металу, контролем слугувало поживне середовище без додавання солей металів. Рослини вирощували у контрольованих умовах освітлення ($2,0 \pm 0,2$ тис. лк) за температури 20-22 °С при 16-годинному світловому дні. Досліди проводили у трьох повторностях по 35-40 листків чи фрагментів стебел у кожній чашці. Спостерігали за розвитком регенерантів до трьох місяців.

Для аналізу **вмісту органічного Карбону** відбирали зразки субстрату під моховим покривом та аналізували верхній шар субстрату, товщиною 2-3 см [11, 75]. Контролем були проби оголеного субстрату (без рослинного покриву). Субстрат відбирали у трьох місцях в межах пробної ділянки, змішували і формували середню пробу. Визначення вмісту органічного Карбону в субстраті здійснювали за методом І. В. Тюріна у модифікації Б. А. Нікітіна [51, 55], що ґрунтується на окисненні органічної речовини хромовою сумішшю у сильноокислому середовищі. Оптичну густину розчинів вимірювали спектрофотометрично за довжини хвилі 590 нм та виражали у відсотках.

Визначення кількісного вмісту хлорофілів та каротиноїдів. Наважку рослинного матеріалу (100-200 мг) гомогенізували у 80 %-ому розчині ацетону за методом Д. Арнона [86]. Отриманий ацетоновий екстракт, який містив суму зелених та жовтих пігментів, центрифугували (10 хв, 4000

g) та спектрофотометрично визначали оптичну густина екстракту за довжин хвиль 665 та 649 нм, які відповідають максимумам поглинання хлорофілів *a* та *b* відповідно. Для визначення суми каротиноїдів оптичну густина екстракту вимірювали за $\lambda = 440$ нм. Варіанти контрольної та дослідних суспензій вирівнювали за вмістом хлорофілу. Отримані хлоропласти використовували для подальшого визначення біохімічних параметрів.

Фотохімічну активність хлорофілу у хлоропластах визначали за реакцією хлорофілу із 2,6-дихлорфеноліндофенолом (2,6-ДХФІФ) [20]. Наважку рослинного матеріалу (100 мг) гомогенізували в 2 мл 0,1 М трис-НСІ буферу, який містив 0,4 М сахарозу та 0,01 М $MgCl_2$, центрифугували, супернатант відбирали у мірні пробірки і гомогенізуючим буфером доводили об'єм суспензії до 5 мл. У три пробірки вносили по 5 мл гомогенізуючого буферу, у дві з них (дослід) додавали по 0,3 мл 0,33 мМ розчину 2,6-ДХФІФ, а в одну – 0,3 мл буферу (контроль). Тоді до кожного розчину додавали по 0,5 мл суспензії хлоропластів та витримували 5 хвилин за температури 20°C, дві пробірки (контроль і дослід) на світлі, а третю – у темряві. Спектрофотометрично вимірювали оптичну густина розчинів за довжини хвилі 620 нм. Паралельно визначали вміст суми хлорофілів у суспензії хлоропластів. За різницею між вмістом 2,6-ДХФІФ у пробірках, інкубованих у темряві і на світлі, визначали інтенсивність реакції Хілла. Фотохімічну активність хлорофілу виражали у мікромольх 2,6-ДХФІФ, відновленого за годину одним міліграмом хлорофілу.

Дослідження міцності зв'язку пігмент-білкових комплексів здійснювали за методикою Годнева-Осипової на основі порівняння екстракції пігментів 60 % водним розчином ацетону та 100 % ацетоном. Вважається, що 60 % розчин ацетону може екстрагувати лише ті пігменти, які не зв'язані із ліпопротеїдним комплексом мембран тилакоїда. За співвідношенням екстрагованих 60 % розчином ацетону пігментів (із зруйнованих пігмент-білкових комплексів) та їхнього загального вмісту робили висновки про характер зв'язку [56].

Для визначення **хлорофільного індексу (ХІ)** було використано величини вмісту хлорофілів a і b і дані фітомаси усіх бріокомпонентів угруповання [80]. Визначали за формулою: $XI = (x_l a + x_l b) \times \text{фітомаса}$ і виражали у г/м^2 .

Концентрацію білка визначали за методом Бредфорда [96].

Визначення вмісту розчинних ліпідів проводили екстрагуванням диетиловим ефіром в апараті Сокслета за методом С. В. Рушковського [25].

Для **визначення вмісту розчинних вуглеводів** використовували метод У. Дюбойса [59]. Гаметофори гомогенізували у дистильованій воді та інкубували на киплячій водяній бані упродовж 15 хв. Супернатант, отриманий після центрифугування (10 хв, 5000 об/хв), додавали до інкубаційного середовища, що містило 5 % р-н фенолу та концентровану сірчану кислоту. Оптичну густину розчину вимірювали на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 490 нм. Вміст цукрів визначали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Загальний вміст фенольних сполук (ФС) у гаметофіті мохів визначали з використанням реактиву Фоліна-Деніса [28]. Вміст ФС розраховували за калібрувальною кривою, побудованою за пірокатехіном.

Активність поліфенолоксидази (ПФО) визначали спектрофотометрично за методикою О.М. Бояркіна [19].

Отримані дані опрацьовували **методами статистичного аналізу** [27, 37]. Всі отримані результати є точними та достовірними, для фізіологічних експериментів похибка дослідів не перевищувала 5 %, для екологічних – 15 %, що є допустимою межею.

Отже, вивчення адаптивних реакцій *C. introflexus* до мікроумов субстратів здійснювали згідно з методиками, що традиційно використовуються в ґрунтознавстві. Для визначення основних фізіологічних та біохімічних показників використовували загальноприйняті методи, які були модифіковані з урахуванням особливостей досліджуваного виду.

РОЗДІЛ 3

**ЕКОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ І СПОСОБИ ПОШИРЕННЯ
CAMPYLOPUS INTROFLEXUS (HEDW.) BRID. НА
ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ**

Будь-який організм у процесі життєдіяльності зазнає впливу безлічі екологічних чинників. У будь-якому випадку ефект відповіді залежить від їхньої кількості або дози. Зазвичай існує деяка доза чинника, яка найкраще, найбільшою мірою відповідає особливостям виду – її називають оптимальною, за впливу якої організм знаходиться в стані комфорту. Зменшення або збільшення дози чинника відносно меж оптимального діапазону знижує життєдіяльність організму, причому тим сильніше, чим більше відхилення (песимум, дискомфорт). Максимально і мінімально стерпні дози чинника називають критичними, бо за ними настає смерть організму. Властивості організмів пристосовуватися до певного діапазону мінливості чинника або меж витривалості між критичними точками називають екологічною валентністю або толерантністю (або пластичністю).

Морфо-біологічну характеристику й особливості екологічної пластичності адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., способи його поширення та відтворення в умовах техногенно трансформованого середовища наведено у цьому розділі.

3.1. *Campylopus introflexus* – новий адвентивний вид моху для флори України

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid., Muscol. Recent., suppl. 4:72. 1818 (*Dicranum introflexum* Hedw., Sp. Musc. Frond., 141, 1801) – новий вид для бріофлори України, який вперше виявлено нами на відвалах шахти “Надія” в околицях м. Соснівки Львівської області (50°17'48" пн. ш. – 24°16'11" сх. д.).

Мох виявили на відкритій освітленій вершині відвалу заввишки 22-25 м на щільних аргілітових породах червоного кольору (рис. 3.1.1) і піщаних осипах його схилів [43].



Рис. 3.1.1. Дернина *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із виводковими верхівками стебел (вершина відвалу шахти “Надія”, осінь 2009 року).

Дернини моху (життєва форма – щільна дернина) дуже жорсткі, забарвлення в них – від оливкового до коричнево-зеленого, іноді вони чорнуваті, від волосків – сизувато-зелені, з коробочками і великою кількістю ясно-зелених виводкових пропагул.

Довжина рослин *C. introflexus* – 0,5-9,5 см. Стебло прямостояче, вилчато розгалужене, густо облиственне, внизу з густою червоно-коричневою повстю, верхня частина помірно повстиста. Листки жорсткі, цілокраї, загорнуті. Нижні листки коричневі, вузькі, лінійно-ланцетні, поступово звужуються, утворюючи довгу шилоподібну верхівку,

черепичасто-прилеглі, з дуже потужною жилкою, вушка переважно відсутні або утворені небагатьма прозорими, здутими шестикутними клітинами, волосок короткий. Середні листки коричнево-зелені, з дещо коротшою, але ширшою, порівняно з нижніми, листковою пластинкою, яка досить раптово звужується і переходить у довгий волосок, вушка слабовиражені. Листки на верхівці стебла зелені, ланцетоподібна листкова пластинка тут найширша, звужена у короткий волосок, вушка здебільшого добре виражені, опуклі, сформовані з коричневих або червонуватих тонкостінних клітин, злегка блискучі, вузькі, довго-шилоподібно звужені, жилка дуже широка, займає $2/3$ основи, волосок відігнутий, вушка майже плоскі, складаються із 5-6 товстостінних, переважно шестикутних коричнево-червонуватих клітин. Безбарвна облямівка листків утворена тонкостінними, вузькими прямокутними лінійними клітинами. Жилка широка, становить $3/5$ або $2/3$ основи листка, на спинному боці борозниста з одноклітинними зеленими ребрами, на черевному – з шаром великих, майже тонкостінних клітин, які займають приблизно 50 % її товщини (рис. 3.1.2; 4).

Жилка переходить у прозорий зазублений волосок. Довжина кінцевого волоска становить $1/3$ - $3/5$ довжини пластинки листка, часто найбільша у верхівкових листків. У сухому стані гіалінові волоски листків відстовбурчені, часто до 90° або й більше. Клітини основи листка видовжено-прямокутні, тонкостінні, прозорі; вище – коротші, в основному неправильної форми, зрідка – злегка хлорофілоносні, які простягаються вище по краю і відмежовуються від верхівкових клітин по зігнутій лінії, тому листки, особливо середні, білувато-блискучі (рис. 3.1.2; 2). Кутові клітини тонкостінні, широкі, шестикутні, забарвлення – від коричневих до темно-червоно-коричневих; утворюють вушка різного розміру (рис. 3.1.2; 3).

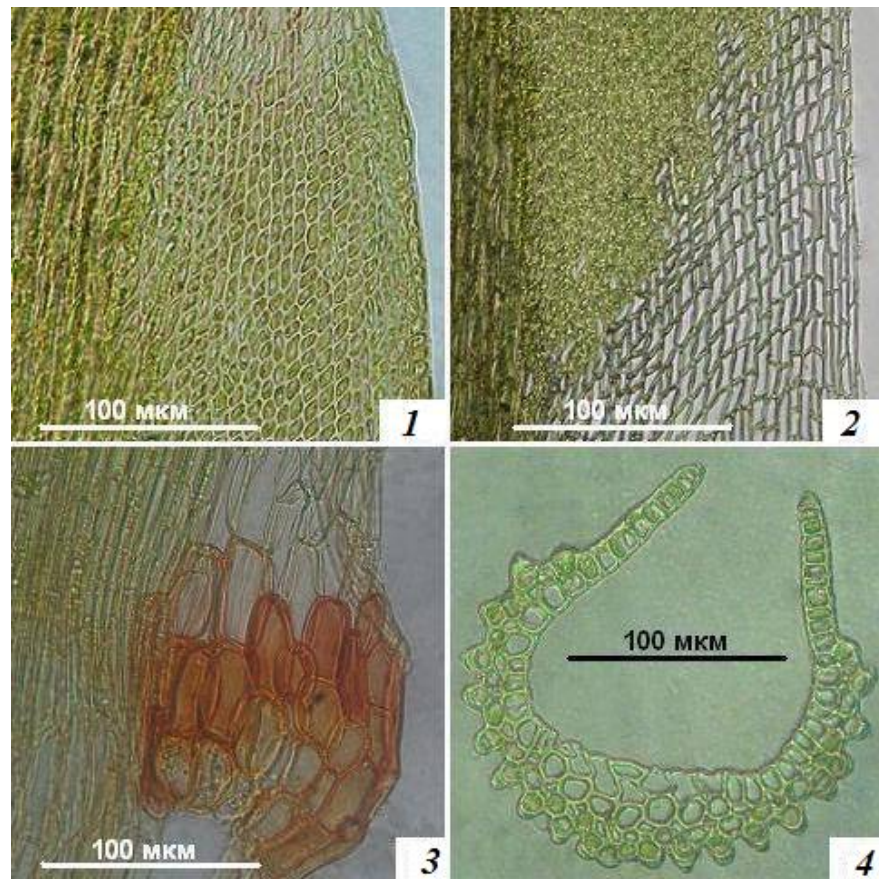


Рис. 3.1.2. Клітини листка *Campylopus introflexus*(Hedw.) Brid.: верхня (1), середня (2) і нижня (3) частини листкової пластинки; поперечний зріз листка (4).

Вид дводомний. Гінецеї й андроцеї розміщені по декілька на верхівках коротких бічних гілок. Перихеціальні листки сильно загорнуті, видовжені в довгу шилоподібну верхівку. Архегоніїв до 10, з дуже довгою звивистою шийкою (рис. 3.1.3; 4). На верхівці чоловічих рослин переважно 5-6 брунькоподібних андроцеїв із 6-10 антеридіями в андроцеї та великою кількістю парафіз (рис. 3.1.3; 3). Спорогон розміщений на верхівці пагона, ніжка спорогона звивиста (рис. 3.1.3; 1). Коробочка видовжено-еліптична, майже симетрична, суха – ребриста, коричнева. Кришечка з довгим конічним дзьобиком (рис. 3.1.3; 2). Зрідка пагони мають багато коробочок: одна коробочка – з кожного перихеція, яких декілька на одній короткій гілці. Розмножується вегетативним способом, світло-зеленими верхівками стебел, що легко відпадають.

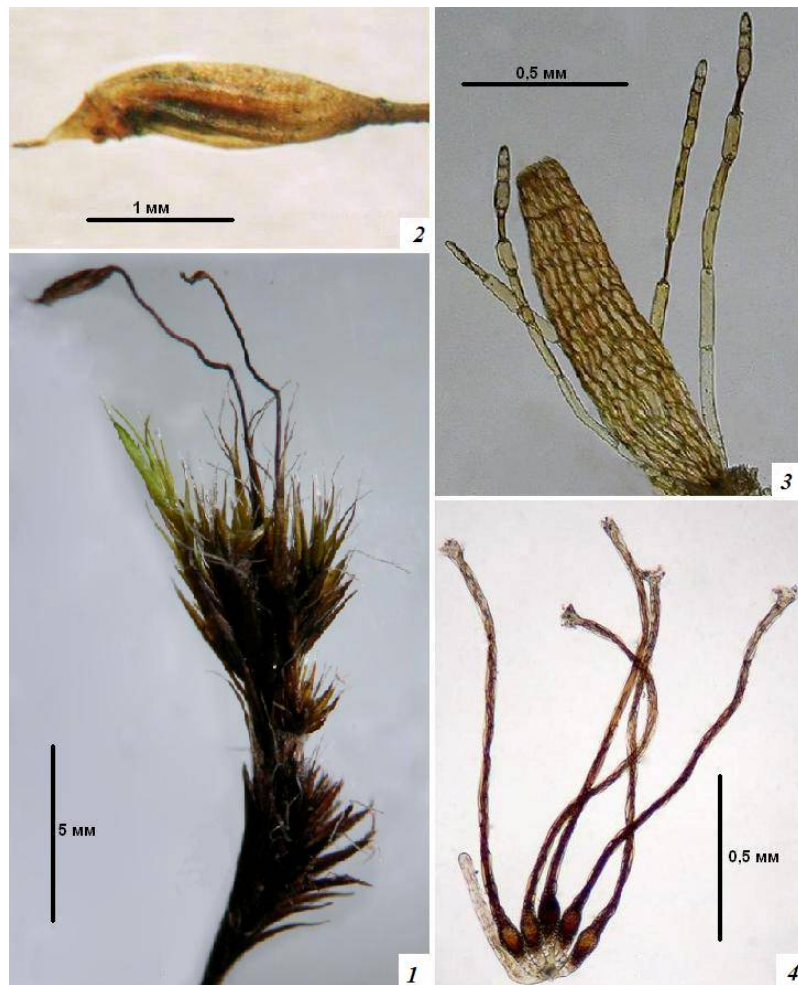


Рис. 3.1.3. Органи статевого розмноження *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: стебло зі спорогонами (1), коробочка (2), антеридій із парафізами (3), архегонії (4).

C. introflexus властива висока репродуктивна здатність: він активно утворює як статеві, так і нестатеві діаспори. Вид успішно розповсюджується завдяки досить швидкому формуванню щільної дернини регенерацією фрагментів гаметофіту, і заселяє новоутворені ніші [123]. Окрім того, частини дернин можуть розноситися вітром, птахами та іншими тваринами і залишатися живими протягом декількох років, а за сприятливих умов відновлювати ріст і розвиток [128]. Завдяки ефективному вегетативному розмноженню мох може повністю покривати великі площі. Оскільки для розмноження моху інтенсивність освітлення не є лімітаційним чинником, місця його виявлення часто пов'язані з антропогенною та природною

трансформацією територій, насамперед із порушеннями рослинного покриву і субстратів.

3.2. Структура бріофітних угруповань за участю *Campylopus introflexus* у різних локалітетах

Антропогенна трансформація природного середовища є актуальною та складною для вирішення проблемою сьогодення. Оскільки функціонування сучасного суспільства неможливе без видобутку корисних копалин, промислової діяльності, автоперевезень, які призводять до значного погіршення стану всіх компонентів екосистем, а іноді до їх повної деградації, зрозуміло, що масштабність проблеми в майбутньому буде тільки зростати. Важливим аспектом ревіталізації девастрованих територій є їхня здатність до самовідновлення, у якому вагому участь беруть бріофіти. Проявляючи значну толерантність до екстремальних умов зміненого середовища, вони утворюють стійкі одно- чи багатовидові заростання та суттєво впливають на структуру і подальший розвиток рослинного покриву.

Мохоподібні як невід'ємна складова наземного ярусу багатьох фітоценозів одними з перших заселили породні відвали вугільних шахт та сформували подекуди майже суцільні ділянки мохового покриву, об'єднані однорідністю субстрату та гомогенністю екотопних умов [31].

Для наймолодшого відвалу ЦЗФ характерними є відкритість експозицій, значна висота та надмірна сонячна радіація. Переважання темної щербенистої породи, що досить легко пропускає воду, призводить до дефіциту вологи у субстраті та швидкого його нагрівання. Одним із негативних лімітаційних чинників на відвалі, який суттєво впливає на поширення рослинності, є висока кислотність субстрату (рН 3,6-4,3) [4, 31]. На збіднених на поживні речовини субстратах переважають представники оліготрофної (*Polytrichum piliferum* Hedw.) та олігомезотрофної груп (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. і *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.). Ксеромезофітне, геліофітне угруповання, що

виявлене на терасі другого ярусу відвалу біля поодиноких дерев: *Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula* Roth. та *Pinus sylvestris* L., представлене ацидофілом (*C. introflexus*) та інцертофілом (*C. purpureus*). Площа ділянки – 4,5 м², загальне проективне покриття мохового ярусу на ділянці за два роки спостережень досягло майже 100 % і натепер проективне покриття *C. introflexus* у цьому локалітеті становить 70 %, а *C. purpureus* – майже 30 %.

На відвалі шахти “Надія” відзначено найбільше різноманіття екологічних груп мохоподібних, що пов’язано з різним у часі відсипанням породи і, відповідно, досить гетерогенними умовами локалітетів – від освітлених (тераса) до перезволожених і значно затінених (деякі ділянки вершини). Імовірно, на поширення мохоподібних впливала проведена на відвалі рекультивация (технічна та біологічна), фрагментованість деревного та трав’яного ярусів, а також активне самозаростання відвалу. Значна мінливість екологічних умов на вершині відвалу істотно вплинула на різноманітність видового складу мохоподібних. Прогинання поверхні субстрату та присутність деревного ярусу призвели до часткового затінення і значного перезволоження в окремих місцях, що стало передумовою для заселення видів, які за потребами водного режиму суттєво відрізняються від більшості мохоподібних, приурочених до ксероморфних умов досліджуваного відвалу.

На вершині цього відвалу адвентивний вид *C. introflexus* трапляється у складі трьох угруповань рослин. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання на північно-західній експозиції вершини, що виявлене біля поодиноких дерев *Robinia pseudoacacia*, *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*, представлене ацидофілом (*C. introflexus*) та інцертофілом (*C. purpureus*), займає площу 4,5 м², а проективне покриття *C. introflexus* за загального покриття 100 % тут становить 70 %. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання, сформоване за участю ацидофіла (*C. introflexus*) та інцертофіла (*P. piliferum*) у присутності окремих екземплярів судинних рослин *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* та

Populus tremula L., розташоване на північній експозиції вершини відвалу, займає площу 2 м². За шість років досліджень покриття мохового ярусу ділянки досягло практично 100 %, а проективне покриття *C. introflexus* зараз становить близько 67 %. Угрупування, яке сформувалось у мікропониженні рельєфу на східній експозиції вершини в основі моноліту запеченої породи, репрезентують здебільшого ацидофільні види (*Sphagnum girgensohnii* Russ., *C. introflexus*, *Polytrichastrum formosum* Hedw.). В умовах значного зволоження субстрату та слабшої, завдяки формуванню намету із *Robinia pseudoacacia*, *Pinus sylvestris* та *Betula pendula*, інтенсивності освітлення досліджувану ділянку заселяє, окрім виду з помірною потребою у зволоженні (*Polytrichastrum formosum*), мезогірофіт (*Sphagnum girgensohnii*), гірофіт (*Aulacomnium palustre*). Площа цієї ділянки становить 4,5 м², за роки спостережень загальне проективне покриття мохів досягло 100 %, а покриття *C. introflexus* натеper становить 30 %.

Відвал недіючої шахти “Візейська” є найдавнішим серед інших досліджуваних відвалів, відсипання породи на якому завершене в 70-х роках минулого сторіччя. Відзначено зростання зімкненості рослинного покриву на породному відвалі у напрямку від вершини до підніжжя. Угрупування за участю *C. introflexus* тут розміщені на вершині та терасі відвалу. Ксеромезофітні, геліофітні угруповання біля поодиноких дерев *Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*, представлені ацидофілом (*C. introflexus*) та інцертофілом (*C. purpureus*). Площа цих ділянок становить 3,5 м² і 4 м² відповідно, а проективне покриття *C. introflexus* за два роки досліджень досягло 60 % і 75 % відповідно за загального мохового покриття близько 80 %.

Один із нових локалітетів виду, що розміщений в околицях смт Олесько, належить до вторинного угруповання вологих молінієвих лук. Основу травостою тут формує злак *Molinia caerulea* (L.) Moench. *C. introflexus* займає найосвітленіші ділянки, формуючи нерівномірно розвинений моховий ярус. Середнє проективне покриття моху в угрупованні

на осінь 2013 року становило близько 5-7 %, площа ділянки – менше 1,5 м². Ранньовесняні випалювання сухого травостою у 2014 та 2015 роках практично повністю знищили локалітет моху, і натепер там залишилися тільки поодинокі його дернини розміром приблизно 5x5 см.

На місці колишнього торфокар'єру в околицях смт Лопатин сформувалося гігрофільне деревно-чагарникове угруповання за участю моху *C. introflexus*. Фрагментарний мохово-лишайниковий ярус біля підросту *Betula pendula* тут формують ацидофіл *C. introflexus* та інцертофіл *C. purpureus* з незначною участю *Cladonia sp.* Площа мохового ярусу двох ділянок цього угруповання навесні 2016 року становила 2,5 м² і 4 м² відповідно, а середнє проективне покриття адвентивного моху – 35 % і 65 % відповідно.

Територія підземної виплавки сірки Немирівського сірчаного родовища є одним із найновіших виявлених локалітетів моху *C. introflexus*. У локалітетах, засмічених сіркою, практично відсутня рослинність, а на периферійних ділянках збереглися фрагменти зональної рослинності. Угруповання рослин за участю адвентивного моху *C. introflexus* розміщені на двох ділянках. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання на відкритій ділянці біля поодиноких дерев *Betula pendula* і *Pinus sylvestris* формують ацидофіли (*C. introflexus*, *P. commune*), інцертофіли (*C. purpureus*, *Hypnum cupressiforme*) та нітрофіл (*F. hygrometrica*), на узліссі угруповання формують ацидофіл (*C. introflexus*) та інцертофіл (*C. purpureus*). Площа цих ділянок навесні 2016 року становила 5 м² та 1,5 м² відповідно, а проективне покриття адвентивного моху в угрупованнях – 65 % та 50 % відповідно.

Отже, особливості поширення мохоподібних та специфіка формування бріоугруповань значною мірою залежить від умов екотопів і стадії сукцесійних процесів. Збільшення частки космополітних елементів в угрупованнях та значна частота їх трапляння зумовлена широкою екологічною амплітудою видів бріофітів, що дає можливість заселяти техногенні території з екстремальними або з досить мінливими умовами.

3.3. Сезонна динаміка водно-температурного мікрорежиму верхнього шару посттехногенних субстратів

Вплив покриву *Campylopus introflexus* на водно-температурний режим поверхневих шарів техногенних субстратів досліджували навесні, влітку та восени. Навесні на дослідних ділянках інтенсивність освітлення змінювалася від 25,0 до 40,0 тис. лк. Польова вологість під моховим покривом була на 4-10 % більшою, порівняно із оголеним субстратом, що зумовлено кращим збереженням вологи під щільними дернинами моху (табл. 3.3.1).

Таблиця 3.3.1.

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (Hedw.)

Brid. у досліджуваних локалітетах (квітень 2015 р.), n=10*.

Локалітет	Польова вологість, %***		Температура, °С***	
	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів				
Відкрита ділянка	10,8-15,7	14,8-18,9	14,6-17,4	15,1-18,3
Узлісся	12,4-16,3	15,5-19,1	14,2-17,6	15,7-18,5
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин				
Відкрита ділянка	40,3-46,7	45,4-52,2	15,5-17,2	15,6-17,8
Узлісся	40,4-45,9	44,6-48,7	15,2-16,8	15,7-18,0
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка				
відвал ЦЗФ				
Тераса	39,8-44,2	42,0-45,9	16,5-18,1	16,7-18,9
вершина відвалу шахти "Надія"				
Ділянка 1**	37,7-40,0	40,1-44,8	16,4-17,8	16,5-18,2
Ділянка 2**	38,1-40,9	39,8-43,6	16,5-17,9	16,9-19,0
Ділянка 3**	38,5-41,1	40,2-46,7	16,7-18,0	17,2-18,8
відвал шахти "Візейська"				
Тераса	40,1-45,8	41,2-46,1	16,3-17,7	17,4-18,9
Вершина	39,3-45,4	41,3-46,2	16,6-17,7	17,3-19,1

Примітки: * – похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

** – ділянка 1 – північна, ділянка 2 – східна, ділянка 3 – північно-західна.

*** – у таблиці наведено діапазони вимірювань.

Температура субстрату під дернинами *C. introflexus* була дещо більшою (на 1-2 °С), ніж температура оголеного субстрату, оскільки бріофітний покрив нівелював мінливість температур під час різких змін погодних умов.

Улітку інтенсивність освітлення збільшувалася із 45 тис. лк. на затіненому локалітеті території підземної виплавки сірки поблизу смт Немирів до 100 тис. лк. на освітленій ділянці вершини відвалу шахти “Надія”. Встановлено, що влітку показники температури субстрату під моховим покривом були на 5 % меншими, ніж температури оголеного субстрату всіх досліджуваних локалітетів моху (табл. 3.3.2).

Таблиця 3.3.2.

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (Hedw.)

Brid. у досліджуваних локалітетах (липень 2015 р.), n=10*.

Локалітет	Польова вологість, %***		Температура, °С***	
	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів				
Відкрита ділянка	3,2-3,6	6,6-7,2	23,7-29,3	22,2-27,9
Узлісся	2,5-2,9	6,4-6,8	21,8-26,4	22,3-27,5
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин				
Відкрита ділянка	9,3-15,3	11,5-16,3	25,3-30,7	22,8-27,7
Узлісся	9,4-14,8	11,0-15,8	24,6-29,8	21,5-25,9
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка				
відвал ЦЗФ				
Тераса	4,0-6,4	5,8-15,1	27,8-35,5	26,4-34,3
вершина відвалу шахти “Надія”				
Ділянка 1**	5,9-8,2	4,8-18,2	29,4-33,7	28,3-32,5
Ділянка 2**	4,4-7,8	5,1-19,0	29,6-34,3	28,6-33,1
Ділянка 3**	3,3-7,3	4,6-17,7	28,6-35,7	27,6-32,8
відвал шахти “Візейська”				
Тераса	4,8-5,7	6,1-14,9	32,1-38,3	30,7-34,4
Вершина	3,7-5,2	6,9-18,5	32,5-39,7	30,1-36,6

Примітки: * – похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

** – ділянка 1 – північна, ділянка 2 – східна, ділянка 3 – північно-західна.

*** – у таблиці наведено діапазони вимірювань.

Амплітуда мінливості середніх температур для субстрату під дернинами *C. introflexus* становила 22,2-36,6 °С, а для оголених ділянок – 21,8-39,7 °С. Найбільша мінливість значень температур оголеного субстрату і субстрату під моховим покривом встановлена на терасі відвалу ЦЗФ, що, очевидно, пов'язано зі значними змінами мікрокліматичних умов, а саме освітлення і водного режиму. Польова вологість субстрату під *C. introflexus* була дещо більшою, ніж у субстраті без рослинності, та все-таки перебувала в межах 4,6-18,5 %, що є критичною межею для існування рослинних організмів, але оскільки мохи є пойкилогідричними організмами і забезпечення їх організму водою відбувається значною мірою через усю поверхню гаметофіту, вони здатні витримувати такий дефіцит вологи у субстраті.

Восени (табл. 3.3.3) встановлено зниження інтенсивності сонячної радіації до 20-35 тис. лк., температури до 8-14 °С і збільшення вологості субстрату на всіх досліджуваних ділянках. Порівняно із літніми місяцями, коли температура оголеного субстрату була більшою, ніж під дернинами *C. introflexus*, восени та навесні вона була нижчою. Під моховим покривом восени збільшується польова вологість субстрату на 1-4 %, порівняно із вологістю субстрату без рослин. Це характерно і для інших видів мохів, наприклад, для *Barbula unguiculata* Hedw. і *Bryum caespiticium* Hedw., досліджених на територіях видобутку сірки [67].

Таблиця 3.3.3.

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (Hedw.)

Brid. у досліджуваних локалітетах (жовтень 2015 р.), n=10*.

Локалітет	Польова вологість, %***		Температура, °С***	
	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів				
Відкрита ділянка	10,2-16,4	13,8-19,1	7,8-10,1	8,5-10,7
Узлісся	11,4-17,5	14,5-19,9	7,5-9,9	8,2-10,3

Продовження таблиці 3.3.3.

Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин				
Відкрита ділянка	42,2-45,7	46,5-52,8	8,5-10,2	9,3-12,7
Узлісся	42,6-44,9	47,4-51,3	8,8-10,2	10,2-12,9
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка				
відвал ЦЗФ				
Тераса	41,5-45,7	42,9-47,0	13,1-15,9	14,0-16,8
вершина відвалу шахти "Надія"				
Ділянка 1**	41,1-45,0	43,7-52,3	11,3-14,9	14,8-17,4
Ділянка 2**	39,5-43,4	42,1-50,8	11,8-15,4	15,3-18,1
Ділянка 3**	40,3-45,8	44,4-53,2	12,0-15,9	14,5-17,3
відвал шахти "Візейська"				
Тераса	37,4-42,1	39,9-43,7	12,0-14,8	12,9-16,5
Вершина	39,7-44,6	42,1-46,3	12,6-15,2	13,8-16,9

Примітки: * – похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

** – ділянка 1 – північна, ділянка 2 – східна, ділянка 3 – північно-західна.

*** – у таблиці наведено діапазони вимірювань.

Отже, встановлено, що температура субстрату протягом сезону під дернинами *S. introflexus* була стабільнішою, ніж температура оголеного субстрату, що може сприяти оптимізації обмінних процесів та заселенню рослинами територій, порушених діяльністю гірничодобувних підприємств. Сформовані мохові дернини здатні істотно оптимізувати температурний режим субстрату – охолоджувати поверхневі шари влітку і довше утримувати тепло навесні та восени. Виявлено, що вологість ґрунту під моховою дерниною була більшою, ніж вологість оголеного субстрату, незалежно від експозиції, типу субстрату та інших екологічних показників досліджуваних локалітетів.

3.4. Статева структура та репродуктивна стратегія моху залежно від впливу екологічних чинників техноекотопів

Відновлення девастрованих територій, які утворилися внаслідок видобування корисних копалин, знищення ґрунтового та рослинного покриву,

є однією з найважливіших екологічних проблем. Девастація земель призводить до втрати біотичного та ландшафтного різноманіття, порушення гідрологічного режиму, появи техногенних відвалів і кар'єрів, які забруднюють продуктами водної та вітрової ерозії прилеглі лісові масиви й сільськогосподарські угіддя.

Дослідження статевого і вегетативного розмноження є важливим аспектом для з'ясування особливостей репродуктивної стратегії мохів. Тривалість дня, інтенсивність освітлення, температура і хімічні чинники (наявність кальцію, сполук азоту, ростових гормонів, іонів заліза і міді, рН субстрату) впливають на формування гаметангіїв і розвиток спорофіту в мохоподібних [150]. Під впливом цих природних чинників формуються різні умови розвитку мохів, що призводить до розмаїття їхніх репродуктивних циклів. Роль бріофітів у формуванні рослинного покриву часто недооцінюється, тому важливо досліджувати особливості їхньої репродуктивної стратегії як прояв адаптогенезу до умов техногенно трансформованого середовища.

На досліджених девастованих територіях гірничодобувних підприємств всього проаналізовано 3407 рослин моху, з яких 2473 – фертильні. Встановлено, що у зразках *C. introflexus* з різних локалітетів фенотипне статеве співвідношення є надзвичайно мінливим. У мохових дернинах кількісно переважали жіночі рослини. Незважаючи на те, що для спор більшості видів бріофітів встановлено початкове статеве співвідношення 1:1, мінливість статевої експресії на пізніших стадіях гаметофіту є загальною для багатьох видів мохів та печіночників, проте феномен диспропорційного проявлення статей досі не з'ясовано. Лабільне вираження статі властиве здебільшого для мохоподібних багаторічників з тривалим життєвим циклом [91].

Вважають, що зазвичай статеве співвідношення порушується в процесі росту і дозрівання гаметофіту внаслідок статевого диморфізму, зумовленого диференціальною абортівністю і проростанням спор, ростом протонеми,

розвитком та виживанням гаметофіту залежно від впливу генетичних, біотичних і/або абіотичних чинників [92, 176]. Майже в усіх проаналізованих локалітетах дводомного виду *C. introflexus* переважали двостатеві дернини, лише у невеликому за площею локалітеті на терасі відвалу ЦЗФ, серед здебільшого стерильних рослин, визначено небагато чоловічих рослин (табл. 3.4.1).

Таблиця 3.4.1.

Статеві структура дернин дводомного виду моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

Локалітет	Кількість рослин, шт.				Відсоток статевих пагонів	Статеве співвідношення (♀:♂)
	♀	♂	стерильні	всього		
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів						
Відкрита ділянка	156	20	180	356	49,4	7,8 : 1
Узлісся	88	129	325	542	40,0	1:5
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин						
Відкрита ділянка	112	8	30	150	80,0	14 : 1
Узлісся	1	326	9	336	97,3	1 :326
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка						
відвал ЦЗФ						
Тераса	0	30	200	230	13,0	–
вершина відвалу шахти “Надія”						
Ділянка 1*	21	137	25	183	86,3	1 : 6,5
Ділянка 2*	127	1	25	153	83,7	127 : 1
Ділянка 3*	151	70	0	221	100	2,2 : 1
відвал шахти “Візейська”						
Тераса	429	37	73	539	86,4	11,6 : 1
Вершина	374	256	67	697	90,4	1,5 : 1 :

Примітка. *– ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

Більша кількість жіночих рослин у дернинах, мабуть, зумовлена не рідкістю чоловічих особин, а насамперед швидкістю їх диференціації. Розвиток антеридіїв, порівняно з архегоніями, є значно тривалішим процесом

і потребує певних екологічних умов, тому чоловічі особини можуть бути серед рослин без гаметангіїв [95, 160, 176]. Низький відсоток фертильних пагонів *C. introflexus*, встановлений для локалітетів із несприятливими водно-температурними умовами нестійкого субстрату як на відвалі ЦЗФ, так і на території підземної виплавки сірки (окол. смт Немирів), може свідчити також і про незначний вік цих дернин.

Відомо, що у мохоподібних ініціація і дозрівання чоловічих та жіночих гаметангіїв потребують різних мікрокліматичних умов, тобто фертильність контролюється і генетично, і фізіологічно [90, 117, 126, 132]. Так, для *Marchantia inflexa* Nees & Mont. встановлено залежність експресії статі від умов природного середовища, а саме у придорожніх оселищах утворювалося в 4,7 рази більше чоловічих особин, ніж жіночих, незважаючи на швидший темп розвитку останніх у цих умовах [98]. Виявлено, що у двостатевих дернинах *C. introflexus* з відвалу шахти “Візейська” на освітлених, багатих на органіку, ділянках вершини значно більше було рослин однієї статі (370♀ : 3♂ та 4♀ : 253♂), тоді як в дещо сухіших умовах на терасі переважали жіночі особини.

Зазвичай жіночі рослини бріофітів значно конкурентоспроможніші завдяки пришвидшеному росту і більшому проективному покриттю, проте чоловічі особини мають більші можливості для поширення і заселення нових територій (рис. 3.4.1, 3.4.2). Такі властивості можуть спричиняти велику кількість одностатевих дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних рослин, насамперед у ксерофітних дводомних бріофітів [95]. У мохоподібних вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду та адаптації до екстремальних і нестійких умов природного середовища [41, 46, 79, 151, 163, 170]. Високий потенціал *C. introflexus* до вегетативного розмноження спеціалізованими безстатевими пропагулами (верхівковими виводковими бруньками), фрагментами пагонів та листків сприяв утворенню поряд зі змішаними двостатевими дернинами одностатевих, переважно з чоловічих рослин.

Значне переважання чоловічих особин у зразках *C. introflexus* встановлено насамперед для локалітетів із підвищеною вологістю, зокрема на узліссі на території підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів і на заростаючому торфокар'єрі смт Лопатин та на північній експозиції вершини відвалу шахти “Надія”. На торфокар'єрі біля смт Лопатин у значно щільніших мохових дернинах визначено найбільшу статеву продуктивність чоловічих рослин як за кількістю андроцеїв, так і антеридіїв, тоді як на північній ділянці вершини шахтного відвалу андроцеїв було в 2,5 разів менше (табл. 3.4.2), проте утворювалося більше меристемних виводкових верхівок (рис. 3.4.2).



Рис. 3.4.1. Жіночі (a) і чоловічі (b) рослини *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. з гаметангіями.

Переважання чоловічих рослин часто пов'язують з впливом екологічних стресів – низькою інтенсивністю освітлення, надлишком/нестачею вологи, недостатнім живленням, несприятливими погодними умовами [126, 175]. Встановлено, що на прояв статі в

однодомного моху *Tetraphis pellucida* Hedw. впливає густота пагонів – чоловічі органи домінують у щільніших дернинах [143]. У *Marchantia inflexa* чоловічі рослини утворюються швидше і більше, порівняно з жіночими, проте вони, як правило, мають нижче виживання в умовах нестачі вологи [180].

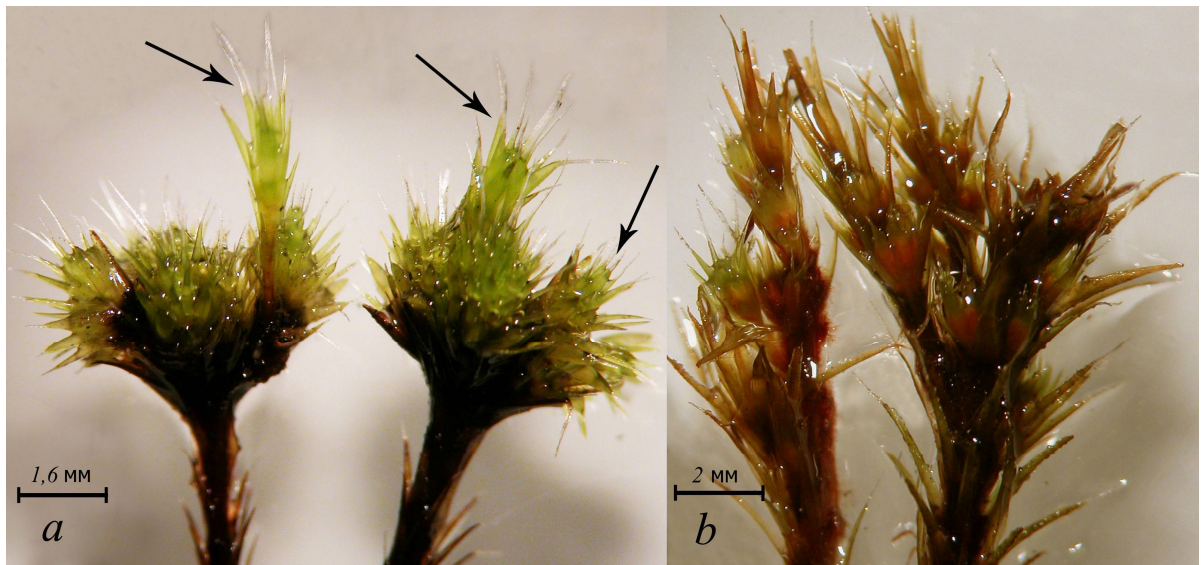


Рис. 3.4.2. Чоловічі рослини *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: *a* – з виводковими пропагулами (північна експозиція вершини відвалу шахти “Надія”); *b* – з численними гаметангіями (відкрита ділянка торфокар’єру в околицях смт Лопатин).

Результати численних досліджень свідчать, що більшість бріофітів у ході еволюції стали оптимізувати статеве співвідношення залежно від природних умов, у яких вони ростуть, тобто їхній філогенез визначає співвідношення статей, а не сучасні умови їх місць існування [90, 91].

У дводомного моху *C. introflexus* чоловічі і жіночі статеві органи виникають на верхівках основних або коротких бічних гілок (рис. 3.4.1). Сукупність чоловічих статевих органів – антеридіїв, покривних, або перигоніальних, листків та клітинних ниток – парафіз – утворюють брунькоподібний андроцей. На верхівці чоловічих рослин моху зазвичай формувалися від 2 до 13 андроцеїв із 3-12 антеридіями (табл. 3.4.2).

Найбільшу продуктивність чоловічих особин встановлено у зразках моху із торфокар'єру в околицях смт Лопатин (21-23 андроцеїв з 7-21 антеридіями) та на північній експозиції вершини відвалу шахти “Надія” (7-20 андроцеїв з 6-16 антеридіями).

Таблиця 3.4.2.

Оцінка статевої продуктивності фертильних рослин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

Локалітет	Кількість				
	гінецеїв на 1 жіночій рослині, шт.	архегоніїв в 1 гінецеї, шт.	андроцеїв на 1 чоловічій рослині, шт.	антеридіїв в 1 андроцеї, шт.	спорогонів, %
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів					
Відкрита ділянка	2,7 ± 0,3	7,5 ± 0,6	4,9 ± 0,4	10,8 ± 0,6	85,6
Узлісся	2,0 ± 0,6	6,4 ± 0,4	6,1 ± 0,8	11,8 ± 0,9	0
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин					
Відкрита ділянка	1,7 ± 0,3	4,9 ± 0,4	22,0 ± 0,6	13,0 ± 1,2	0
Узлісся	0	0	20,4 ± 1,7	9,0 ± 0,5	0
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка					
відвал ЦЗФ					
Тераса	0	0	2,4 ± 0,5	7,3 ± 0,5	0
вершина відвалу шахти “Надія”					
Ділянка 1*	2,1 ± 0,5	7,2 ± 0,4	8,5 ± 0,7	12,7 ± 1,1	51,9
Ділянка 2*	4,4 ± 0,5	4,2 ± 0,2	9,0 ± 0,1	9,0 ± 0,1	30,0
Ділянка 3*	2,1 ± 0,2	4,8 ± 0,3	7,3 ± 0,5	10,9 ± 0,6	89,5
відвал шахти “Візейська”					
Тераса	4,3 ± 0,5	6,5 ± 0,4	3,3 ± 0,3	10,6 ± 0,5	93,1.
Вершина	3,9 ± 0,3	5,0 ± 0,3	11,3 ± 1,1	9,1 ± 0,6	95,7

Примітка. * – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

На верхівках жіночих рослин утворюється також декілька гінецеїв (від 1 до 5), перихеціальні листки яких здебільшого сильно загорнуті та значно більше видовжені в шилоподібну верхівку, порівняно з перигоніальними листками (рис. 3.4.3, 3.4.4).

Статева продуктивність гінецеїв набагато нижча, порівняно з андроцеями. Максимальну продуктивність жіночих рослин визначено у зразках моху з тераси шахти “Візейська” і дещо меншу – із відкритої ділянки території підземної виплавки сірки (табл. 3.4.2).

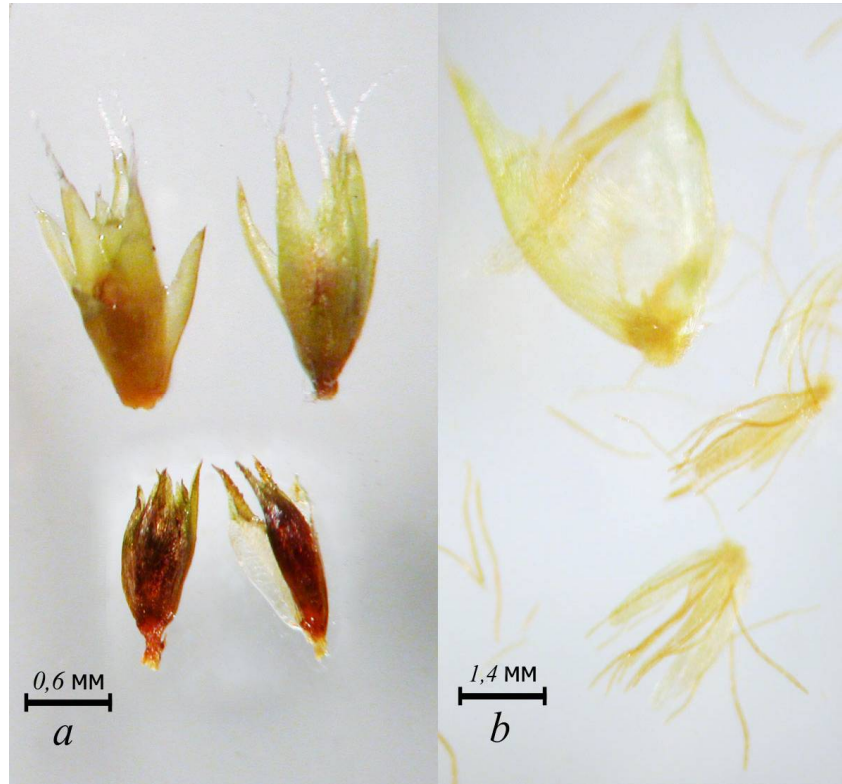


Рис. 3.4.3. Ізольовані чоловічі статеві органи *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: *a* – брунькоподібні андроцеї (антеридії, оточені перигоніальними листками); *b* – антеридії з парафізами.

Результати аналізу продуктивності фертильних рослин свідчать, що більше чоловічих статевих органів утворюється насамперед у вологіших локалітетах, тоді як для розвитку жіночих – сприятливішими є відкриті сонячні локалітети з оптимальною вологістю. Найбільший відсоток фертильних рослин встановлено у зразку моху з північно-західної ділянки на вершині відвалу шахти “Надія” (табл. 3.4.1). За літературними даними та результатами наших спостережень, *C. introflexus* є геліофітом, який саме на відкритих ділянках утворює двостатеві дернини з високим потенціалом генеративного та вегетативного поновлення.

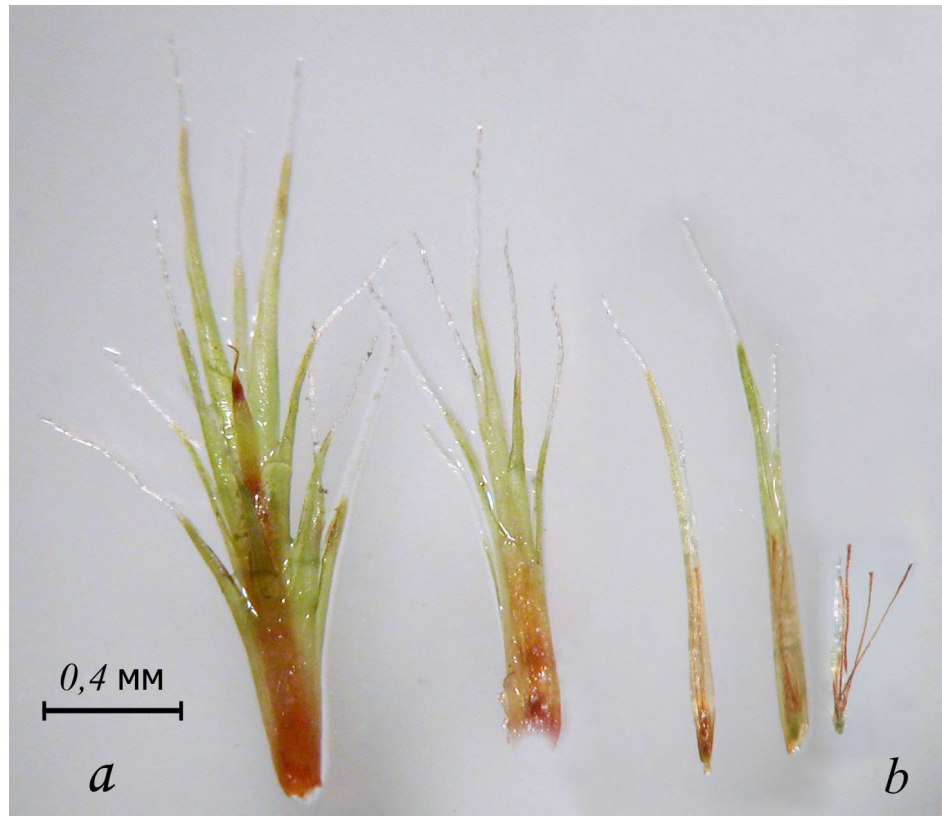


Рис. 3.4.4. Гінецеї – архегонії, оточені перихеціальними листками (a), та ізольований архегоній (b) *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

На відміну від геотермальних локалітетів *C. introflexus* у Вулканічному національному парку м. Ласен (Каліфорнія, США), у яких не було виявлено спорогонів [115], на девастрованих територіях для шести із десяти проаналізованих локалітетів відзначено досить рясне утворення коробочок. Оскільки на верхівці жіночих рослин здебільшого розміщено по декілька гінецеїв, досить часто генеративні пагони утворювали багато спорогонів зі звивистими ніжками – переважно по одній-три коробочки з кожного гаметангія. Велику кількість спорогонів відзначено у зразках моху з відвалу шахти “Візейська” та відкритої ділянки на території підземної виплавки сірки і північно-західної ділянки на вершині відвалу шахти “Надія”.

Встановлено, що стресові умови на девастрованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту *C. introflexus*. Результати аналізу життєздатності спор свідчать про значний відсоток (до 85) абортивності спор моху з локалітетів вугільних відвалів,

окрім того, виявлено до 5-10 % недорозвинутих спорогонів з аномальними або несформованими, без спор, коробочками. Очевидно, високий рівень забруднення повітря та техноземів на відвалах вугільних шахт [4] істотно впливає на спорогенез моху. Натомість з території підземної виплавки сірки до 95 % спор були повністю сформованими і життєздатними (рис. 3.4.5).

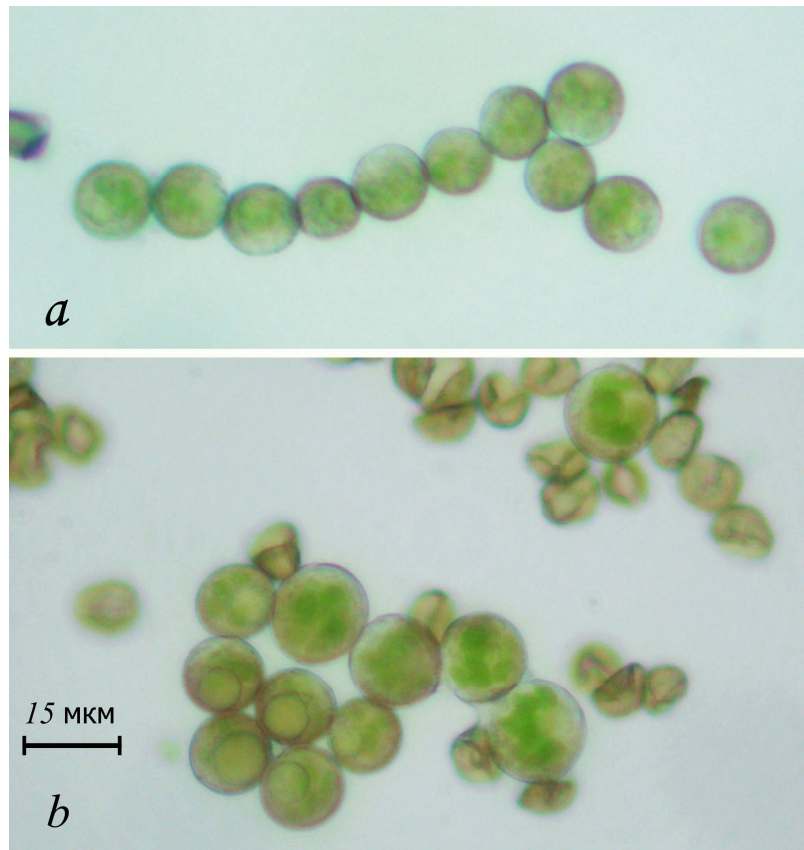


Рис. 3.4.5. Споры з коробочок *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., зібраних на території підземної виплавки сірки (a) та на північно-західній експозиції вершини відвалу шахти “Надія” (b).

Відсутність спорогонів відзначено для локалітетів з переважно одностатевими дернинами моху – на нестійких токсичних субстратах з дефіцитом вологи відвалу ЦЗФ та в умовах часткового затінення трав'яно-мохового угруповання колишнього торфокар'єру в околицях смт Лопатин. Значне пошкодження моху і стерильність його пагонів на торфовищі, очевидно, спричинена насамперед інтенсивним рекреаційним навантаженням – витоптуванням стежок і побутовим засміченням досліджуваної ділянки.

Окрім спор, *C. introflexus* розмножується вегетативним способом унаслідок фрагментації гаметофіту – частинами пагонів і листків, які можуть розноситися вітром, птахами й іншими тваринами та залишатися живими протягом декількох років, а за сприятливих умов відновлювати ріст та розвиток [128]. *C. introflexus* утворює спеціалізовані безстатеві репродуктивні органи – світло-зелені, легко опадаючі верхівки стебел (рис. 3.4.2), які мають апікальну клітину і тому проростають у пагін без утворення протонемної дернинки.

Успішне розповсюдження моху на відвалах та заселення новоутворених ніш відбувається завдяки досить швидкому формуванню щільної дернини внаслідок вегетативного розмноження фрагментами гаметофіту, передусім опадаючими виводковими верхівками стебел впродовж періоду з підвищеною вологістю осінньо-весняного сезону. Оскільки гаметофіт і спорофіт конкурують за обмежені ресурси рослини, у дводомного моху *C. introflexus* вегетативне розмноження частково компенсує обмежену здатність до статевого розмноження, насамперед в умовах часово-просторового розмежування статей.

Для *C. introflexus* на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівщини властива висока репродуктивна здатність: він активно утворює як статеві, так і нестатеві діаспори. Екологічні чинники по-різному впливають на репродуктивну здатність моху, зокрема статеве співвідношення і продуктивність фертильних рослин. Істотне підвищення експресії статей визначено в освітлених локалітетах, багатих на органіку, з підвищеною вологістю і температурою техногенного субстрату. Окрім статевого розмноження, у репродуктивній стратегії моху розмноження спеціалізованими виводковими органами і фрагментами гаметофіту має важливе значення для збереження локалітету, поширення і швидкого заселення нових ділянок.

РОЗДІЛ 4

МОРФОЛОГІЧНА ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА МІНЛИВІСТЬ *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* (HEDW.) BRID. ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ ЛОКАЛІТЕТІВ

4.1. Вплив умов місць існування на морфологічну структуру дернин *Campylopus introflexus*

Вищі рослини зрідка заселяють території, порушені діяльністю підприємств гірничодобувної галузі, їх ріст і розвиток на таких територіях сповільнений унаслідок високого ступеня напруження екологічних чинників: наявності токсичних речовин і кислотних випаровувань, різкої зміни вологості і температури, а також складного рельєфу породних відвалів, постійних осипів, зсувів та змивів субстратів на них. Окрім того, мікрокліматичні умови формування рослинного покриву на територіях, змінених гірничодобувною промисловістю, є надзвичайно гетерогенними, оскільки розподіл сонячної радіації та атмосферних опадів, інтенсивність водної і вітрової ерозії залежать від ярусності й експозиції [1, 32, 68, 69]. Одними із найбільш мінливих чинників таких техногенно порушених ландшафтів є мікрокліматичні умови (температура, вологість, освітлення).

Життєдіяльність рослин на будь-якому субстраті насамперед залежить від водно-повітряного і температурного режиму середовища, оскільки лише певний рівень вологозабезпечення сприяє їх росту і розвитку [74, 76]. Високий ступінь гравійних частинок (3-1 мм) у субстратах відвалів вугільних шахт ЧГПР погіршує їх водний режим [12], а переважання порід чорного кольору спричиняє поглинання великої кількості сонячної радіації та збільшення температури субстрату. Нагрівання поверхні відвалів (до 60-65 °C) є небезпечним для рослин унаслідок швидкого висушування поверхневих шарів породи, особливо у липні – найспекотнішому місяці з

мінімальною часткою опадів [8, 9, 13]. На торфокар'єрах відзначено швидке висушування поверхневих шарів ґрунту, а внаслідок весняного випалювання відбувається руйнування як трав'яного, так і мохового покриву [35]. На території підземної виплавки сірки встановлено значну мозаїчність мікрокліматичних умов техногенно зміненого довкілля [66]. Усі ці вищепроаналізовані чинники й особливості рельєфу територій гірничодобувних підприємств, аномального для прилеглих ландшафтів, створюють локальний мікроклімат, який негативно впливає на функціональну організацію рослин. Тому важливо було оцінити вплив умов гірничодобувних територій Львівської області на морфологічну структуру дернин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

На підставі результатів цих досліджень (табл. 4.1.1) встановлено, що у місцях існування моху з найбільшою інтенсивністю освітлення, а саме на терасі відвалу ЦЗФ і терасі та вершині відвалу шахти “Візейська” густина мохових дернин зростала до 64-72 пагонів/см², порівняно з територією підземної виплавки сірки поблизу смт Немирів та торфокар'єром поблизу смт Лопатин (49-55 пагонів/см²), на яких відзначено менші значення інсоляції та водно-температурного режиму (розділ 3.3). Така значна густина мохових дернин на відвалах вугільних шахт, очевидно, зумовлена пристосуваннями виду до умов водного дефіциту. У щільніших дернинах моху довжина пагонів, їх облиственість, розміри листків та індекс листової поверхні (ІЛП) зменшувались приблизно на 20-25 %, порівняно з іншими локалітетами. Очевидно, в несприятливих мікрокліматичних умовах на відвалах дернини *C. introflexus* проявляють ознаки ксероморфності: мох формує невисокі дещо щільніші дернини з меншими листками, що забезпечує зменшення випаровування вологи. На вершині відвалу шахти “Надія” на східній його експозиції визначено найменшу густоту дернин, проте там зафіксовано найбільші розміри пагонів та листків, порівняно із іншими локалітетами. Відзначено, що на території підземної виплавки сірки та колишнього торфокар'єру листки моху були ширшими і довшими,

порівняно із зразками моху, відібраного на відвалах ЦЗФ та шахти “Візейська”, що, мабуть, спричинено мікрокліматичними умовами локалітетів існування моху.

Таблиця 4.1.1.

Морфологічна структура дернин моху *Campylopus introflexus* (Hedw.)
Brid. із різних локалітетів гірничодобувних територій Львівської області.

Локалітет	Густота дернини, пагонів/см ²	Висота пагона, см	Індекс листової поверхні (S _{листіків} / S _{субстрату})	Довжина листка, мм	Ширина листка, мм	Площа листка, мм ²
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів						
Відкрита ділянка	55,32±3,87	3,37±0,35	0,41	2,19±0,09	0,68±0,06	0,62±0,03
Узлісся	49,15±3,52	1,68±0,23	0,38	2,27±0,12	0,70±0,04	0,59±0,02
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин						
Відкрита ділянка	52,93±3,17	1,73±0,26	0,42	2,07±0,08	0,73±0,05	0,54±0,05
Узлісся	49,74±2,98	2,38±0,32	0,41	2,15±0,13	0,69±0,05	0,55±0,03
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка						
відвал ЦЗФ						
Тераса	64,34±4,08	0,85±0,18	0,38	1,64±0,11	0,35±0,03	0,44±0,03
вершина відвалу шахти “Надія”						
Ділянка 1*	77,25±8,19	3,42±0,31	0,47	2,16±0,18	0,47±0,06	0,66±0,05
Ділянка 2*	38,92±5,45	4,74±0,37	0,32	3,28±0,10	0,70±0,03	0,69±0,06
Ділянка 3*	50,29±6,37	2,57±0,24	0,39	1,99±0,04	0,44±0,02	0,64±0,05
відвал шахти “Візейська”						
Тераса	72,03±7,48	1,12±0,19	0,33	1,68±0,14	0,31±0,02	0,35±0,02
Вершина	70,07±4,24	2,43±0,28	0,30	1,76±0,10	0,34±0,04	0,44±0,04

Примітка. * – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

Верхівкові гіалінові волоски та гіалінові клітини у пазухах листків *C. introflexus* беруть участь у водообміні рослини. Через пори гіалінових клітин вода легко передається від однієї частини гаметофіту до іншої, що має важливе значення у процесі транспірації, а також зумовлює здатність моху швидко й у великій кількості вбирати воду. Встановлено, що розміри верхівкових волосків *C. introflexus* перебувають у прямій залежності від відносної вологості повітря у локалітеті моху (розділ 4.3, табл. 4.1.2). Аналогічну тенденцію відзначали і для розмірів гіалінових клітин основи

листіків. Хоча довжина гіалінових волосків у рослин, зібраних на терасі відвалу ЦЗФ, була незначною, однак вона була пропорційною до висоти пагонів та розмірів листків.

Таблиця 4.1.2.

Морфометричні показники гіалінових клітин та волосків листків моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із різних локалітетів гірничодобувних територій Львівської області.

Локалітет	Кількість гіалінових клітин/листок	Довжина гіалінової клітини, мкм	Ширина гіалінової клітини, мкм	Довжина волоска, мм	Довжина жилки, мм
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів					
Відкрита ділянка	12,38±0,54	38,09±3,74	15,82±0,44	0,88±0,12	2,31±0,20
Узлісся	11,95±0,43	46,21±3,81	18,57±0,51	0,93±0,13	2,38±0,19
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин					
Відкрита ділянка	12,96±0,58	49,79±3,99	16,98±0,42	1,09±0,11	2,27±0,17
Узлісся	13,77±0,55	52,42±4,12	17,53±0,47	1,17±0,14	2,34±0,22
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка					
відвал ЦЗФ					
Тераса	9,57±0,39	37,03±2,85	13,78±0,28	0,57±0,08	1,75±0,16
вершина відвалу шахти "Надія"					
Ділянка 1*	9,80±0,37	43,72±3,87	10,94±0,48	0,55±0,09	2,31±0,18
Ділянка 2*	11,25±0,45	54,75±4,21	17,34±0,78	1,03±0,11	3,59±0,21
Ділянка 3*	10,60±0,28	39,57±3,62	11,78±0,53	0,78±0,12	2,13±0,16
відвал шахти "Візейська"					
Тераса	10,62±0,42	46,95±3,32	13,04±0,37	0,96±0,10	1,82±0,17
Вершина	11,38±0,46	49,14±3,50	16,82±0,49	1,05±0,14	1,88±0,19

Примітка. * – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

Отримані результати свідчать, що пристосування *C. introflexus* до значних змін мікрокліматичних умов вершини відвалу зумовлені, насамперед, пластичністю морфологічної структури мохових дернин, а саме змінами густоти дернин та розмірів листків і їх частин. Збільшення облиственості пагонів та ЛПП є одним із механізмів фотозахисту моху, який, спричиняючи самозатінення листків, сприяє їх захисту від сонячної радіації, зокрема, від ультрафіолетового випромінювання, та водночас сприяє підтримці водного балансу всередині дернин моху.

4.2. Зміни фітомаси та проективного покриття моху залежно від екологічних умов локалітетів

Одними із перших серед вищих рослин, які заселяють субстрат техногенно порушених земель, є мохоподібні. Відомо, що навіть незначна їх біомаса істотно впливає на формування рослинного покриву та структуру його угруповань [111]. Зміни фітомаси та проективного покриття *C. introflexus* досліджували у 10 локалітетах, вибраних на території підземної виплавки сірки Немирівського родовища, відвалах вугільних шахт ЧГПР та колишніх торфокар'ерах в околицях смт Лопатин та Олесько. У таблиці 4.2.1 наведено показники фітомаси та проективного покриття дернин станом на початок 2016 року.

Таблиця 4.2.1.

Фітомаса та проективне покриття дернин моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у досліджуваних локалітетах (весна 2016 року).

Локалітет	Фітомаса, г/см ²	Вологість дернин, %	Проективне покриття, %	Площа локалітету, м ²
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів				
Відкрита ділянка	0,17±0,01	13,47±0,47	65±5	5,0±0,5
Узлісся	0,19±0,02	5,87±0,22	50±3	1,5±0,2
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин				
Відкрита ділянка	0,19±0,02	61,16±0,85	35±3	2,5±0,3
Узлісся	0,35±0,05	74,35±0,92	65±5	4,0±0,4
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка				
відвал ЦЗФ				
Тераса	0,21±0,02	3,55±0,43	70±5	4,5±0,5
вершина відвалу шахти "Надія"				
Ділянка 1*	0,15±0,01	4,78±0,38	67±4	2,0±0,2
Ділянка 2*	0,28±0,03	6,80±0,46	30±2	4,5±0,5
Ділянка 3*	0,20±0,04	4,31±0,21	70±6	4,5±0,5
відвал шахти "Візейська"				
Тераса	0,14±0,03	4,31±0,19	75±7	4,0±0,4
Вершина	0,19±0,02	2,78±0,15	60±4	3,5±0,3

Примітка. * – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

На територіях видобутку сірки поблизу смт Немирів загальне проективне покриття мохового ярусу становило 60-70 %, з яких 80 % займав *C. introflexus*. Площа його місць існування варіювала від 1,5 м² на узліссі до 5,0 м² на відкритій ділянці території підземної виплавки сірки. Фітомаса моху в весняно-осінній період під час оптимального насичення вологою становила 0,17-0,19 г/м². Улітку показники оводненості гаметофіту моху зменшувалися практично утричі внаслідок підвищення температури та зменшення вологості як субстрату, так і повітря.

На відвалі шахти “Надія” у дослідних локалітетах проективне покриття моху становило 30-70 %. Середня біомаса проби становила 0,21 г/см² та змінювалася від 0,15 до 0,28 г/см². Протягом періоду дослідження на північній експозиції вершини *C. introflexus* захоплював нові ділянки породи, збільшуючи своє проективне покриття від 5% до 10% протягом року. На східній ділянці на початок дослідження (2010 рік) проективне покриття моху становило 65 %, тоді як навесні 2016 року його покриття зменшилося до 30 %, що зумовлено значним затіненням і витісненням його трав’яними (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) та деревними (*Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*) видами, хоча в цьому локалітеті зафіксована найбільша фітомаса, порівняно із північно-західною та північною ділянками. Це, мабуть, пов’язано із кращими мікрокліматичними умовами (вологість повітря була більша на 25-50 %, а температура менша на 1-3°C, порівняно з іншими локалітетами вершини відвалу шахти “Надія”). Найбільше проективне покриття *C. introflexus* встановлено на північно-західній експозиції вершини відвалу шахти “Надія”, яке становило 70 %, що спричинено відсутністю конкуренції з іншими видами на інтенсивно освітлених (90-100 тис. лк) ділянках щербенистої породи чорного кольору.

На природно зарослому відвалі шахти “Візейська” проективне покриття *C. introflexus* становило 45-55 % і протягом двох років дослідження зросло до 60-75 % внаслідок заселення мохом ділянок оголеної породи.

Розростання мохових дернин відбувалося в основному навесні та восени внаслідок інтенсивного вегетативного розмноження фрагментами рослин і пропагулами у період досить значної вологості як повітря, так і субстрату. Хоча проективне покриття моху у цьому локалітеті є значним, запас фітомаси є найменшим, порівняно з іншими місцями існування виду, і становить лише 0,14-0,19 г/см².

У досліджуваному локалітеті на відвалі ЦЗФ проективне покриття *C. introflexus* на початок досліджень (осінь 2014 року) становило 50 %, але протягом наступних двох років воно зросло до 70 %. Отже, під час поселення виду на початкових стадіях сукцесії рослинності на відвалах вугільних шахт *C. introflexus* швидко захоплює нові ділянки техносубстрату, збільшуючи ареал свого існування.

У локалітеті на торфокар'єрах поблизу смт Лопатин зафіксовано найбільшу фітомасу *C. introflexus*, яка становила 0,35 г/см², що зумовлено кращими умовами середовища (відносна вологість повітря у весняно-осінній період 45-55 %, температура повітря 20-22 °С, інсоляція – 25-40 %, рН – 6,4, польова вологість 40-47 %, температура субстрату 16-18 °С). Проективне покриття моху протягом дослідження (2012-2016 роки) на галявині торфокар'єру зменшилося із 40% до 35 %, а на узліссі – із 75 до 65 %, що спричинено затіненням та конкуренцією як із трав'яною, так і деревною рослинністю, а також впливом інтенсивної рекреації.

На колишньому торфокар'єрі в околицях смт Олесько на початок дослідження (осінь 2012 року) *C. introflexus* займав найосвітленіші ділянки торфу, формуючи нерівномірно розвинений моховий ярус. Високе (60-80 %) проективне покриття виду припадало на площу менше 1 м², а максимальний діаметр його дернин не перевищував 10 см. Протягом п'яти років дослідження внаслідок щорічного ранньовесняного випалювання рослинності проективне покриття зменшилося до менше 1 % і натепер його існування на цій території є під загрозою і потребує подальших спостережень для з'ясування причин можливого зникнення моху в цьому локалітеті.

Отже, початкове збільшення фітомаси та проективного покриття моху у новозаселених локалітетах вказує на відносно високу продуктивність моху та його успішне розселення на незадернованих ділянках техногенно порушених територій. Проективне покриття та фітомаса моху була меншою переважно на ділянках, на яких його витісняли судинні рослини, що узгоджується із результатами досліджень європейських науковців.

4.3. Водний режим дернин *Campylopus introflexus* на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області

Життєдіяльність мохів залежить від водного режиму природного середовища [18, 164]. Вміст води у клітинах мохоподібних є непостійним і значною мірою залежить від ступеня зволоженості середовища. Для ектогідричних бріофітів, а це майже всі мохи, характерна зовнішня провідність води. Унаслідок відсутності у мохів механізмів регуляції транспірації, продихів і лігнінової кутикули вони легко та швидко поглинають і втрачають воду всією поверхнею гаметофіту [100, 184], а через відсутність коренів, легко віддають її під час висушування та транспірації. Проявляючи високу стійкість до посухи та різноманітні ознаки ксероморфності, вони навіть у сухі літні періоди швидко відновлюють водний баланс. Здатність регулювати водний режим та вміст води у пагонах мохів є видоспецифічною ознакою бріофітів, яка значною мірою визначається формою росту дернин. Оскільки мохи переважно ростуть досить чисельними, густими групами (від 17 до 1500 пагонів на 1 см²) одного або кількох видів [111], їх розвиток перш за все лімітується постачанням води, тривалістю періоду високого водного потенціалу, необхідного для фотосинтезу. У свою чергу це залежить від кількості води в капілярах усередині та між пагонами в дернині, яка має певну структуру і густоту. У таблиці 4.3.1 наведено основні мікрокліматичні умови досліджуваних локалітетів протягом 2015 року.

Таблиця 4.3.1.

Мікрокліматичні умови на поверхні дернин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у досліджуваних локалітетах (n=10)*.

Локалітет	Місяці	Мікрокліматичні умови**		
		Температура повітря, °С	Відносна вологість повітря, %	Мінливість інтенсивності освітлення, тис. лк
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів				
Відкрита ділянка	квітень	16,4-17,9	48,9-52,3	25,0-40,0
	липень	29,7-32,3	24,8-26,9	65,0-80,0
	жовтень	11,3-14,2	51,5-56,7	25,0-35,0
Узлісся	квітень	15,9-17,5	50,5-55,0	20,0-35,0
	липень	27,4-29,0	30,4-34,1	45,0-60,0
	жовтень	10,8-13,6	53,2-57,6	20,0-30,0
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин				
Відкрита ділянка	квітень	19,4-22,8	40,0-44,3	25,0-40,0
	липень	23,5-27,2	30,8-33,3	70,0-85,0
	жовтень	19,1-22,6	50,5-55,0	35,0-45,0
Узлісся	квітень	18,2-22,9	50,3-54,1	25,0-35,0
	липень	23,1-26,3	44,0-47,2	30,0-45,0
	жовтень	18,8-22,4	51,2-54,8	20,0-35,0
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка				
відвал ЦЗФ				
Тераса	квітень	14,7-17,3	50,5-55,7	30,0-40,0
	липень	28,6-32,1	32,3-35,1	65,0-75,0
	жовтень	9,9-12,4	68,2-73,6	30,0-45,0
вершина відвалу шахти "Надія"				
Північна ділянка	квітень	22,8-26,4	39,2-42,7	50,0-60,0
	липень	30,8-34,7	20,2-23,8	85,0-95,0
	жовтень	18,0-20,5	51,3-55,1	40,0-55,0
Східна ділянка	квітень	23,9-25,7	44,6-48,1	30,0-40,0
	липень	31,6-35,5	25,5-27,6	85,0-100,0
	жовтень	16,8-18,4	47,6-52,0	20,0-35,0
Північно-західна ділянка	квітень	24,0-26,7	36,5-38,1	40,0-60,0
	липень	33,6-38,2	16,7-25,3	90,0-100,0
	жовтень	17,4-19,2	58,9-61,1	45,0-65,0
відвал шахти "Візейська"				
Тераса	квітень	22,5-28,0	32,6-36,2	25,0-35,0
	липень	33,2-36,0	25,1-28,4	60,0-75,0
	жовтень	11,9-15,4	48,3-54,6	15,0-25,0
Вершина	квітень	23,8-28,4	30,8-34,1	25,0-40,0
	липень	34,4-38,3	26,6-29,5	80,0-95,0
	жовтень	13,8-16,2	49,1-51,4	25,0-35,0

Примітки: * – похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

** – у таблиці наведено діапазони вимірювань.

У результаті проведених досліджень встановлено, що навесні були найсприятливіші умови для росту моху. У середньому за інтенсивності освітлення 20-60 тис. лк температура повітря над поверхнею дернин моху становила 16-27 °С, а вологість повітря над ними досягала 55 %, що є оптимальним для забезпечення вологою та інтенсивного росту моху. Восени відносна вологість повітря та інсоляція також були сприятливими для існування моху, але зниження температури до 11 °С значно уповільнювало ріст пагонів. Найекстремальнішим місяцем року для існування *C. introflexus* виявився липень. Середня температура повітря у цей місяць на досліджуваних територіях на поверхні дернин моху була найбільшою і становила 27-38 °С. Відносна вологість повітря над дернинами мохів становила в середньому 20-30 % при інтенсивності освітлення 60-100 тис. лк.

Для визначення особливостей водного обміну моху, вивчення його показників здійснювали у зразках гаметофіту моху, відібраних із досліджуваних локалітетів в умовах екстремального водного та температурного режимів (у липні 2015 року). Встановлено показники відносного вмісту води (в.в.в.), водоутримувальної здатності та водного дефіциту для гаметофіту моху у різних локалітетах на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області (табл. 4.3.2).

Відносний вміст води у моховому покриві змінювався від 2,7 % до 42,6 % залежно від мікрокліматичних умов досліджуваних територій (табл. 4.3.1, розділ 3.3). Найбільший вміст води та найменший водний дефіцит у гаметофіті моху, порівняно із іншими локалітетами, зафіксовано на території торфокар'єру поблизу смт Лопатин. Це можна пояснити тим, що мохи здатні поглинати вологу роси, туману та опадів, а оскільки вологість повітря на цій території була найбільшою (50-54 %), її було достатньо для поглинання. Відомо, що за значного водного дефіциту (понад 40 %) більшість судинних видів рослин гине [54], тоді як мохи здатні витримувати значно більші його показники (до 95 %) [33, 47, 81]. На освітлених ділянках відвалів вугільних шахт, де середня інтенсивність освітлення у липні змінювалась у межах 85-

100 тис. лк., зафіксовано найбільший водний дефіцит (67-79 %) та незначний вміст води в гаметофіті моху (3,4-6,4 %). Та все-таки, у таких екстремальних умовах нестачі вологи мох зберігає здатність до регідратації й нормального функціонування після припинення дії стресу.

Таблиця 4.3.2.

Водоутримувальна здатність моху з різних локалітетів за динамікою втрати води під час експозиції зразків на повітрі (липень 2015 року).

Локалітет	Початкова маса сухих пагонів, мг*	Маса пагонів після 2 год. у воді, мг*	Водний дефіцит, %	Маса пагонів (мг)* через					Абсолютно суха маса пагонів, мг*	Відносний вміст води, %
				Віддача води (%) через						
				30 хв.	1 год.	2 год.	3 год.	4 год.		
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів										
Відкрита ділянка	101,3	209,9	51,7	167,1	121,6	98,0	95,8	94,9	89,3	11,9
				20,4	27,2	19,4	2,2	1,0		
Узлісся	101,4	271,1	62,6	214,2	166,3	126,9	124,1	124,0	95,8	5,5
				21,0	22,4	23,7	2,2	0,1		
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин										
Відкрита ділянка	101,7	167,1	39,1	158,6	150,8	133,7	118,7	105,5	63,1	38,0
				4,0	3,7	8,6	7,0	10,3		
Узлісся	100,5	177,9	43,5	170,9	164,5	150,4	139,8	125,4	57,6	42,6
				5,1	4,9	11,4	11,2	11,1		
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка										
відвал ЦЗФ										
Тераса	100,8	306,4	67,1	287,5	268,0	231,1	164,8	144,7	97,3	3,4
				6,2	6,8	13,8	28,7	12,2		
вершина відвалу шахти "Надія"										
Ділянка 1**	101,1	319,3	68,3	287,2	254,3	202,5	167,2	153,1	94,7	6,4
				10,1	11,4	20,4	17,4	8,4		
Ділянка 2**	101,2	343,1	70,5	305,4	277,2	226,4	176,5	150,4	96,7	4,5
				11,0	9,2	18,3	22,1	14,8		
Ділянка 3**	101,3	380,0	73,3	346,8	315,8	264,0	218,9	186,4	97,1	4,1
				8,7	8,9	16,4	17,1	14,9		
відвал шахти "Візейська"										
Вершина	101,8	474,7	78,6	423,0	373,0	300,6	262,3	248,4	99,0	2,7
				10,9	11,8	19,4	12,7	5,3		
Тераса	101,6	367,7	72,4	331,2	298,4	250,6	227,6	217,4	97,4	4,1
				9,9	9,9	16,0	9,2	4,5		

Примітки. * – похибка вимірювань не перевищувала 5 %.

** – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

Раніше було встановлено [79], що мохи, які утворювали щільні дернини, містили значно більше води у рослинах та субстраті під дернинами, ніж пухкі дернини чи пухкі килимки мохів. Нами експериментально встановлено, що в процесі регідратації протягом 2 годин *C. introflexus*, який і утворює щільні дернини, запасав воду в 2-5 разів більше своєї власної маси, що зумовлено його анатомо-морфологічною будовою та фізіолого-біохімічними показниками залежно від умов існування. Це узгоджується і з літературними даними [123]. Відзначено, що понад 90 % водовідновлення відбувається у перші 30 хвилин регідратації, тоді як під час висушування протягом перших 30 хвилин втрати води становлять лише 5-10 %. Це свідчить про те, що протягом спекотного дня мох поступово втрачає воду, а під час випадання роси чи атмосферних опадів унаслідок регідратації швидко відновлює водний баланс і функціонування структур його гаметофіту. Порівнюючи результати досліджень із літературними даними, встановлено, що особливості водообміну *C. introflexus* загалом подібні до толерантного до висушування моху *B. argenteum*, який здатний не лише до утримування води, а й до інтенсивного відновлення вологоємності тканин унаслідок регідратації [14].

Отже, *C. introflexus* поширений як у вогких затінених локалітетах, так і на освітлених відкритих місцях з меншою вологістю повітря й субстрату. Здатність моху швидко вбирати і утримувати вологу (зокрема, завдяки наявності гіалінових волосків) є пристосуванням, яке дає можливість використовувати нерегулярні та короткочасні підвищення вологості. Збільшення водоутримувальної здатності і ступеня відновлення води гаметофіту моху зумовлює його стійкість до посухи унаслідок зменшення втрат води в умовах водного дефіциту.

4.4. Аналіз сезонних змін вмісту пігментів фотосинтезу та фотохімічної активності хлоропластів гаметофіту моху на відвалі шахти “Надія”

Стан навколишнього середовища у Сокальському районі на Львівщині є досить критичним, що спричинено техногенним впливом вуглевидобувної, вуглезбагачувальної та хімічної галузей промисловості. Велика частина земель району зайнята відходами вуглевидобутку, які сконцентровані у териконах. Такі відвали займають площу 265,9 га землі, в яких на сьогодні закладовано 42,1 млн м³ породної маси і щорічно її кількість збільшується приблизно на 1,9-2,3 млн. т [3, 4, 5, 8, 10]. Основною проблемою самозаселення рослинами відвалів вугільних шахт є чужорідність і здебільшого висока токсичність породи. Окрім того, схили відвалів руйнуються водною та вітровою ерозією, ускладнюючи закріплення рослин і формування рослинного покриву. Мохоподібні – важливі компоненти рослинного покриву антропогенно змінених територій, оскільки представлені піонерними видами, що їх заселяють [66]. До таких видів мохоподібних і належить *Campylopus introflexus*. Дослідження особливостей пристосування бріофітів до умов девастрованих територій та їх ролі у продукуванні органічної речовини є актуальними не лише для з'ясування природи адаптогенезу рослин в умовах техногенно зміненого середовища, а й для визначення чутливих тест-показників і тест-об'єктів для фітомоніторингу стану довкілля.

Вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів та динаміка їх зміни протягом року є одними із основних показників фізіологічного стану, продукційного процесу й формування пристосувань рослин до несприятливих умов техногенного середовища. Абіогенні фактори, такі як дефіцит вологи, інтенсивність освітлення, температура, склад ґрунту (засоленість, концентрація токсичних сполук, зокрема важких металів) впливають на вміст хлорофілів і каротиноїдів [6, 84]. Так, за наявності

важких металів (кадмію, міді, нікелю, кобальту, цинку) кількість хлорофілу a та b зменшується [107, 193, 194]. В умовах постійної зміни вологості та температури техногенних субстратів істотно змінюється водний баланс у рослинних клітинах, що також спричиняє зниження вмісту хлорофілів [36]. В останні роки значну увагу приділяють дослідженням впливу окремих чинників (температури, засолення, вмісту важких металів та ін.) на стан пігментної системи рослин, але недостатньо даних щодо впливу на рослинний організм комплексу чинників, які створюють техногенні відслонення.

Мохоподібні часто проявляють фізіологічні ознаки фотосинтезу тіньовитривалих рослин і для них типовим є низьке співвідношення хлорофілів a/b . Але для більшості світлолюбних видів мохів характерні низьке співвідношення хлорофілів до маси сухої речовини та високе співвідношення хлорофілів a/b та каротиноїдів/хлорофілів, порівняно з тіньовитривалими [32 43, 45]. Однак, на дослідних ділянках вершини відвалу встановлено, що вміст хлорофілів ($a+b$) у пагонах *C. introflexus* змінювався у діапазоні 427,80-724,80 мкг/г маси сухої речовини, каротиноїдів – 123,53-208,30 мг/г маси сухої речовини, тоді як співвідношення хлорофілів a/b було досить низьким (рис. 4.4.1). Такий вміст зелених пігментів та їхнє співвідношення у пагонах моху, очевидно, є адаптивною ознакою, оскільки в умовах інтенсивного освітлення для створення маси органічної речовини достатньо невеликої кількості хлорофілів. Інша причина, можливо, пов'язана із мікрокліматичними умовами та фізико-хімічними характеристиками субстрату під дернинами моху (рН, вмісту важких металів) [72]. Відмінності щодо вмісту каротиноїдів у пагонах *C. introflexus* на різних ділянках вершини відвалу свідчать про важливу роль каротиноїдів у захисті молекул хлорофілу від фотоокиснення та пошкодження вільними радикалами [16]. На основі аналізу результатів визначено значні зміни у пігментному комплексі *C. introflexus* протягом 2012 року (рис. 4.4.1).

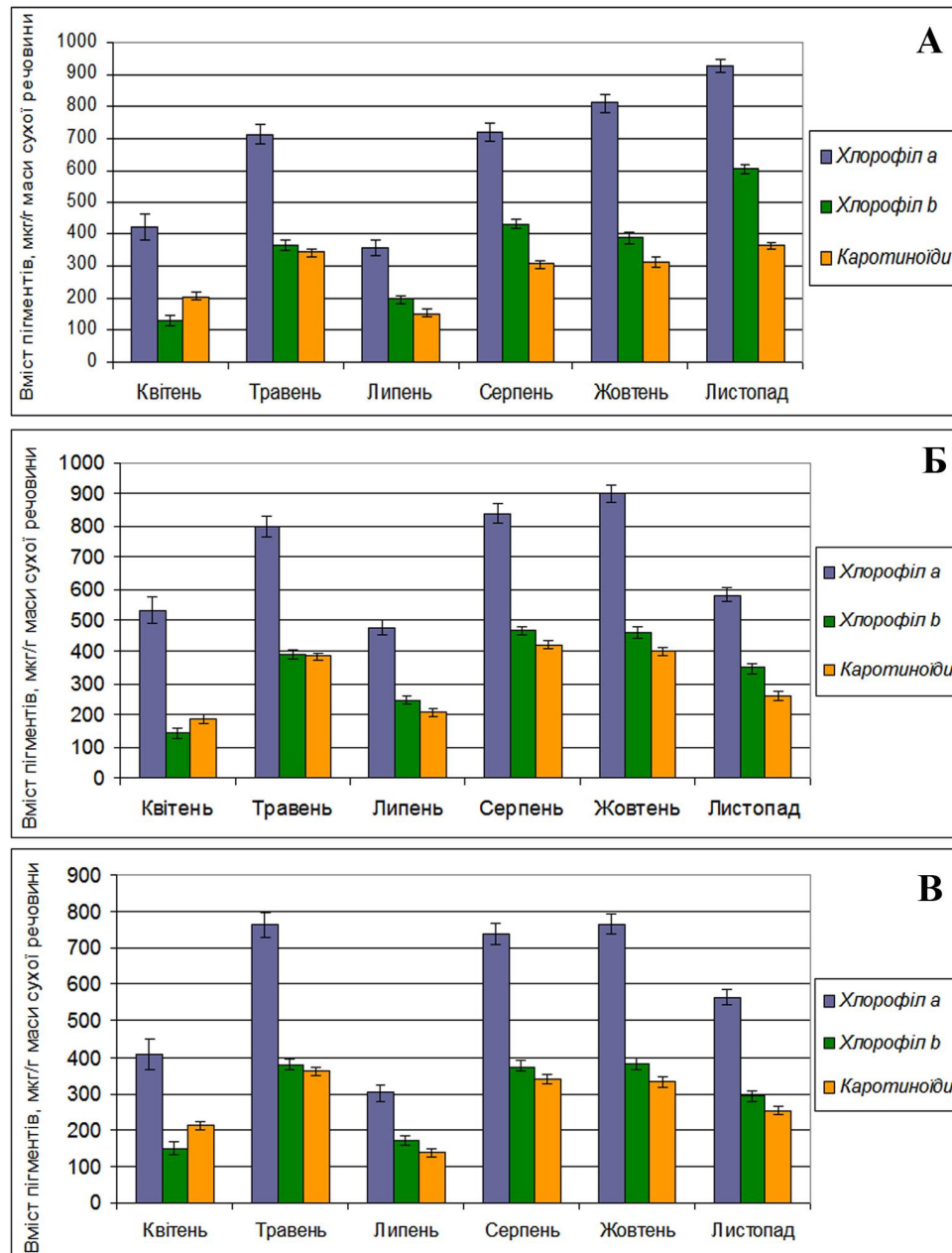


Рис. 4.4.1. Сезонна динаміка вмісту пігментів фотосинтезу (мкг/г маси сухої речовини) у пагонах *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із різних ділянок вершини відвалу шахти “Надія”. А – східна, Б – північно-західна, В – північна ділянки.

Формування фонду зелених пігментів здійснювалося завдяки хлорофілу *a*, який переважав вміст хлорофілу *b* у 1,53-1,92 рази. Вміст хлорофілу *a* змінювався в межах від 301,82 до 929,03 мкг/г маси сухої речовини, а хлорофілу *b* – 131,78-602,57 мкг/г маси сухої речовини. Навесні (у квітні-травні), коли інтенсивно росли і розвивалися пагони *C. introflexus*,

вміст зелених пігментів збільшувався, особливо вміст хлорофілу *a*. Істотне збільшення вмісту жовтих пігментів – каротиноїдів відзначено навесні та восени, коли інсоляція була значно більшою під наметом дерев, ніж у літній період. Співвідношення суми хлорофілів до каротиноїдів на східній ділянці є найвищим серед усіх досліджуваних локалітетів (табл. 4.4.1), що характерно для рослин, які ростуть у затінених місцях, адже на цій ділянці встановлено меншу освітленість (див. розділ 3.3), спричинену заростаннями *Robinia pseudoacacia* L. і *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth та наявністю із південного боку валуна із запеченої породи моноліту – клінкерсу.

Таблиця 4.4.1

Сезонні зміни показників співвідношення хлорофілів *a/b* та суми хлорофілів до каротиноїдів у пігментному комплексі пагонів *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на вершині відвалу шахти “Надія” (2012 рік).

Місяці	Північна ділянка		Північно-західна ділянка		Східна ділянка	
	Співвідношення пігментів					
	<i>a/b</i>	хл/карот	<i>a/b</i>	хл/карот	<i>a/b</i>	хл/карот
Квітень	2,70	2,62	3,69	3,61	3,19	2,70
Травень	2,01	3,16	2,03	3,08	1,96	3,15
Липень	1,78	3,46	1,92	3,48	1,81	3,62
Серпень	1,97	3,28	1,79	3,09	1,67	3,77
Жовтень	2,01	3,47	1,95	3,40	2,09	3,83
Листопад	1,93	3,39	1,66	3,54	1,54	4,20

У спекотний період липня встановлено істотне зменшення як загального вмісту, так і співвідношення хлорофілів *a/b*, що, мабуть, було спричинене деструкцією хлорофілу *a* й активацією синтезу хлорофілу *b*, який забезпечував вищу стабільність пігмент-білкових комплексів тилакоїдів [16]. Деякі вчені вважають, що збільшення вмісту хлорофілу *b*, та, відповідно, зниження співвідношення хлорофілів *a/b*, як і співвідношення суми хлорофілів щодо каротиноїдів, є ознакою стійкості виду [112, 113]. Протягом

серпня і жовтня на всіх дослідних ділянках відзначали значне збільшення вмісту пластидних пігментів, лише на північній та північно-західній ділянках у листопаді їх вміст був меншим, що, можливо, зумовлено зниженням температури та інтенсивності освітлення. Збільшення вмісту та співвідношення пігментів в осінній період, можливо, було проявом компенсаційних механізмів, спрямованих на відтворення фотосинтетичної функції після літнього сповільнення та нейтралізації впливу негативних чинників.

Ще одним важливим показником первинних фотохімічних стадій фотосинтезу, які слугують джерелом енергії для темного відновлення CO_2 , є фотохімічна активність хлорофілу (реакція Хілла) [73]. Це комплекс початкових стадій фотосинтезу, в яких мобілізовані з води електрони направляються на відновлення введених у реакційну суміш акцепторів електронів [53]. Реакція Хілла є проявом впливу різноманітних чинників на процеси фотосинтезу [21], тому її часто використовують як показник загального стану фотосинтетичного апарату рослин, який є найчутливішою до впливу зовнішніх чинників системою організму рослин. Його нормальне функціонування є запорукою життя рослини, колообігу речовин в екосистемі та її існування загалом [60]. Результати аналізу сезонних змін свідчать (рис. 4.4.2), що фотохімічна активність хлорофілу у хлоропластах *C. introflexus* протягом весняних місяців зростала у всіх локалітетах: на північній – від 15,15 до 30,09 $\text{мкМ}\cdot\text{год}/\text{мг}$ хлорофілу, північно-західній – 26,31-34,54 $\text{мкМ}\cdot\text{год}/\text{мг}$ хлорофілу, та східній експозиціях вершини відвалу – 29,73-38,76 $\text{мкМ}\cdot\text{год}/\text{мг}$ хлорофілу. Протягом травня-липня цей показник був найбільшим і становив 34,54-42,84 $\text{мкМ}\cdot\text{год}/\text{мг}$ хлорофілу. Проте, упродовж осінніх місяців фотохімічна активність хлорофілу різко знижувалася, а відтак і сповільнювалися первинні процеси фотосинтезу (у листопаді показник фотохімічної активності хлорофілу знижувався до 5,99-8,54 $\text{мкМ}\cdot\text{год}/\text{мг}$ хлорофілу), що, можливо, зумовлено зростанням частки хлорофілу *b* та зниженням температури й інтенсивності освітлення.

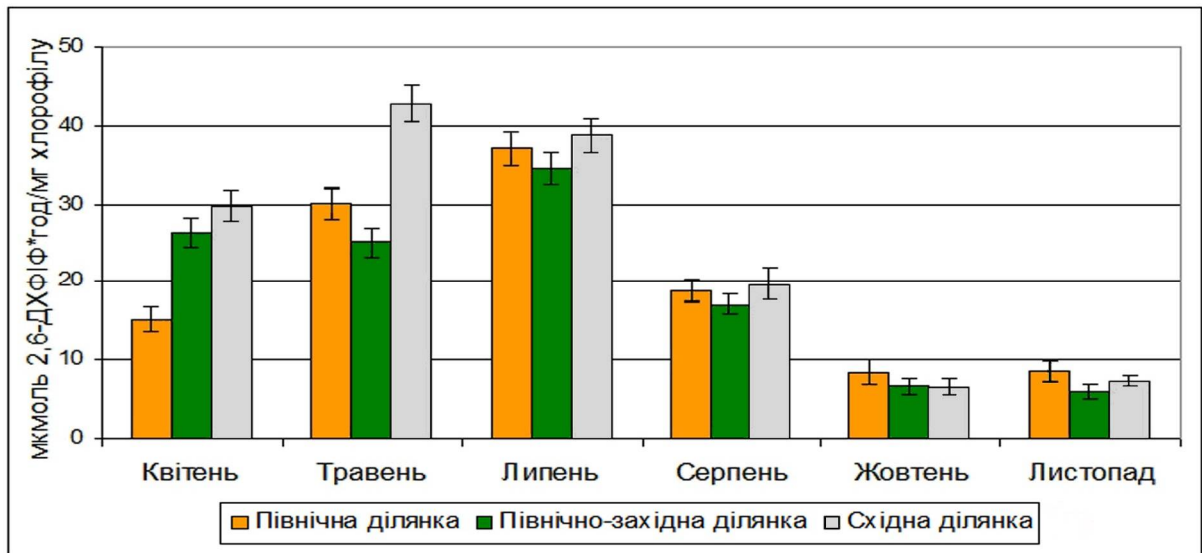


Рис. 4.4.2. Фотохімічна активність хлорофілу ізольованих хлоропластів моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із різних дослідних ділянок на вершині відвалу шахти “Надія” (2012 рік).

Отже, зменшення співвідношення хлорофілів a/b , збільшення суми хлорофілів щодо каротиноїдів та осіннє пригнічення фотохімічної активності хлорофілу ізольованих хлоропластів відіграють важливу роль у захисті фотосинтетичної системи моху від руйнування за дії високої інсоляції та нестабільного водного й температурного режиму субстрату на вершині відвалу. Проте, як свідчать отримані результати, забезпечення оптимальною кількістю вологи підвищувало толерантність *C. introflexus* до несприятливих умов шахтних відвалів, а саме на східній ділянці вершини відвалу у світлолюбного моху в умовах низького освітлення, але значної вологості субстрату відзначено стабільно високий вміст хлорофілів щодо каротиноїдів як прояв компенсаційного механізму, що призводить до збереження здатності нейтралізувати негативний вплив на фотосинтетичну активність.

Встановлено, що за умов росту *C. introflexus* на різних експозиціях вершини відвалу шахти “Надія” збільшувалась міцність зв’язку пігмент-білкових комплексів (ПБК) у літні місяці, порівняно із весняно-осінніми місяцями (табл. 4.4.2).

Таблиця 4.4.2.

Міцність зв'язку фотосинтетичних пігментів із білково-ліпідним комплексом у хлоропластах *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (% вилучених пігментів), залежно від умов вершини відвалу шахти “Надія” (2013 рік).

Місце збору зразків моху	Міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів, % вилучених пігментів		
	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Каротиноїди
Квітень			
Східна ділянка	95,9±17,2	92,8±16,6	95,0±15,4
Північно-західна ділянка	84,9±12,9	77,1±10,5	82,2±13,7
Північна ділянка	91,7±15,2	78,2±9,9	87,4±12,8
Липень			
Східна ділянка	85,2±10,3	68,5±11,6	78,8±13,4
Північно-західна ділянка	82,8±11,0	67,6±12,2	76,2±10,7
Північна ділянка	89,7±14,5	82,6±10,4	86,9±13,6
Жовтень			
Східна ділянка	88,0±14,7	81,9±13,9	85,7±12,5
Північно-західна ділянка	87,8±14,4	74,1±17,2	83,0±13,3
Північна ділянка	82,7±10,8	68,2±11,0	77,6±12,6

Очевидно, це зумовлено високим адаптивним потенціалом цього виду до впливу техногенних чинників відвалу, адже мікрокліматичні умови на відвалі у літні місяці є несприятливими для життєдіяльності рослин (температура повітря – 28-33°C, відносна вологість повітря – 25-40 %, інтенсивність освітлення – 80-100 тис. лк протягом більшої частини світлового дня). У весняно-осінні місяці міцність ПБК у гаметофіті *C. introflexus* із різних локалітетів на вершині відвалу та колишніх торфокар'єрів перебувала на одному рівні і становила 72-95 %. Результати дослідження змін стану ПБК у гаметофіті моху свідчать, що зв'язок хлорофілу *b* з мембранами тилакоїдів є чутливішим до впливу чинників техногенного середовища (у 1,1-2,6 разів), порівняно із хлорофілом *a*.

Отже, зміна міцності зв'язку ПБК у хлоропластах моху залежить як від мікрокліматичних умов територій, так і від характеристик субстратів, на яких вони ростуть. Очевидно, у пігментній системі *C. introflexus* визначна роль належить насамперед хлорофілу *a*, оскільки завдяки його більшому вмісту і сильнішому зв'язку у ПБК забезпечується стійкість моху до несприятливих умов середовища.

Спектральний аналіз максимумів поглинання пігментів фотосинтезу в гаметофіті моху *C. introflexus* протягом року не показав значних зсувів піків поглинання зелених пігментів (зсуви у межах 0,1-0,4 нм); максимуми поглинання відзначали у зонах 432, 619 та 664 нм, що відповідає типовим значенням для хлорофілів та деяких каротиноїдів. Це свідчить про стійкість конформації біомолекул пігментів і їх мікрооточення та пігментної системи загалом до впливу умов локалітетів.

4.5. Визначення хлорофільного індексу як біомаркера первинної продуктивності мохових дернин

Основою продукційного процесу рослин є перетворення енергії й утворення органічних речовин у процесі фотосинтезу. Тому було оцінено внесок бріофітів у первинну продуктивність рослинного покриву на території відвалів вугільних шахт, колишніх торфокар'єрів та підземної виплавки сірки. Як показник продуктивності застосовували хлорофільний індекс. Для його визначення було використано величини вмісту хлорофілів *a* і *b* і показники фітомаси усіх бріофітів угруповання (табл. 4.5.1). На відвалах вугільних шахт найбільший запас фітомаси 427,3 г/м² та хлорофільний індекс 0,222 г/м² зафіксовано на вершині відвалу шахти "Надія". Видовий склад тут представлений лише 3 переважаючими видами мохів (*Campylopus introflexus*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*). Найбільша фітомаса і величина ХІ у локалітеті визначена у щільнодернинного виду *C. introflexus* завдяки більшій кількості особин на одиницю площі, і, відповідно, більшій площі

асиміляційної поверхні.

Таблиця. 4.5.1.

Хлорофільний індекс мохового покриву у досліджуваних локалітетах
(2016 рік).

Вид моху	Вміст хлорофілів ($a+b$), мг/г маси сирової речовини	Запас надземної фітомаси, г/м ²	Хлорофільний індекс, г/м ²
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів			
<i>Campylopus introflexus</i>	0,331±0,056	200,6±35,7	0,072±0,005
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,812±0,071	96,4±17,4	0,078±0,002
<i>Polytrichum piliferum</i>	0,754±0,048	58,9±8,6	0,044±0,002
<i>Funaria hygrometrica</i>	1,142±0,032	12,1±1,9	0,014±0,001
Всього		368,0	0,208±0,003
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин			
<i>Campylopus introflexus</i>	0,540±0,005	307,0±47,9	0,166±0,010
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,752±0,068	68,1±14,2	0,052±0,004
Всього		375,1	0,218±0,008
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка			
вершина відвалу шахти "Надія"			
<i>Campylopus introflexus</i>	0,381±0,054	235,6±38,3	0,090±0,003
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,738±0,062	113,2±12,8	0,084±0,005
<i>Polytrichum piliferum</i>	0,608±0,059	78,5±8,4	0,048±0,002
Всього		427,3	0,222±0,009
тераса відвалу ЦЗФ			
<i>Campylopus introflexus</i>	0,383±0,046	229,0±24,2	0,088±0,009
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,819±0,083	60,8±9,5	0,064±0,003
Всього		289,8	0,152±0,006
вершина відвалу шахти "Візейська"			
<i>Campylopus introflexus</i>	0,683±0,057	184,7±26,1	0,127±0,007
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,797±0,065	94,3±19,8	0,075±0,004
Всього		279,0	0,202±0,007

На відвалах ЦЗФ та шахти "Візейська" показники фітомаси та величини ХІ були значно меншими, порівняно із показниками на відвалі шахти "Надія". Такі відмінності спричинені більш несприятливими

мікрокліматичними умовами у весняно-літній період. Проте у бріофітному покриві, у якому домінантом був *C. introflexus*, запас фітомаси та величина ХІ були більшими, порівняно із *C. purpureus*.

Хлорофільний індекс мохового покриву на торфокар'єрі поблизу смт Лопатин був досить значним – 0,218 г/м². Тут у мохових угрупованнях домінував *C. introflexus*, частка якого становила близько 55 % від усієї фітомаси бріофітів. У локалітеті на території підземної виплавки сірки поблизу смт Немирів встановлено найбільше різноманіття мохів в угрупованні, яке представлено 4 видами (*C. introflexus*, *C. purpureus*, *P. piliferum* та *Funaria hygrometrica*). Досить високі показники сумарного вмісту хлорофілів визначені для мохів *C. purpureus*, *P. piliferum*, *F. hygrometrica*, однак проєктивне покриття та фітомаса цих видів на відвалі є незначними, що суттєво вплинуло і на величину їхнього хлорофільного індексу.

Варто також відзначити, що величина хлорофільного індексу мохового покриву у досліджуваних локалітетах була цілком співставною з величинами ХІ, визначеними для рослинних угруповань із домінуванням судинних рослин (наприклад, для чагарничково-мохових угруповань ХІ становив 0,4-0,6 г/м²) [80].

Отримані результати свідчать, що хлорофільний індекс може бути вагомим критерієм для оцінки ролі бріофітів, зокрема *C. introflexus*, у продукційному процесі рослинного покриву на посттехногенних територіях. Його величина істотно залежить від екологічних умов середовища. У досліджуваних бріофітних угрупованнях із домінуванням *C. introflexus* ХІ змінювався від 0,152 до 0,222 г/м², що свідчить про досить вагомий вплив асиміляційної поверхні бріофітного покриву як на початкових, так і на подальших стадіях заростання посттехногенних територій гірничодобувних підприємств Львівської області. Встановлено, що сумарний вміст фотосинтетичних пігментів залежав від видових особливостей мохів в угрупованні та умов їх місць існування. Висока інсоляція, кислотність та

нестабільний режим зволоження на відвалах вугільних шахт та територіях підземної виплавки сірки були основними причинами змін у фотосинтетичному апараті моху *C. introflexus*.

4.6. Аналіз вмісту біологічно активних речовин (фенолів, білків, ліпідів і водорозчинних вуглеводів) у гаметофіті моху залежно від інтенсивності освітлення, температурного і водного режиму локалітетів

Пристосування організмів до нових умов існування відбувається внаслідок зміни анатомо-морфологічних, фізіологічних та біохімічних показників. На клітинному рівні одними з перших на вплив стресу реагують білки, ліпіди та вуглеводи. Зміна вмісту та співвідношення цих компонентів у клітинах відображає як початкові стадії каскаду реакцій, що можуть призвести до значних пошкоджень або й загибелі клітин, так і адаптації рослинного організму [60]. Тому подальшим завданням роботи було дослідити сезонну динаміку вмісту білків, ліпідів і водорозчинних вуглеводів залежно від умов росту моху на техногенних субстратах відвалу шахти “Надія” (рис. 4.6.1, 4.6.2).

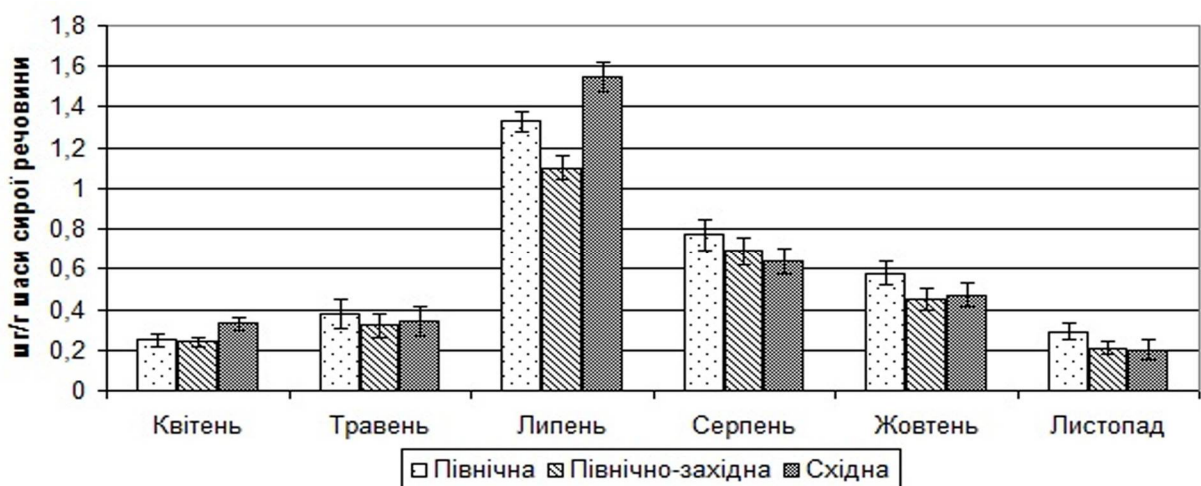


Рис. 4.6.1. Сезонна динаміка вмісту білків у гаметофіті моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із різних ділянок вершини відвалу шахти “Надія” (2012 рік).

Встановлено, що протягом весняних місяців вміст білків у гаметофіті моху був практично на однаковому рівні і становив 0,25-0,38 мг/г маси сирої речовини на дослідних ділянках відвалу. Починаючи із липня, вміст білків збільшувався, максимальний вміст (1,1-1,5 мг/г маси сирої речовини) зафіксовано у липні, що, можливо, пов'язано із активацією синтезу білків теплового шоку (оскільки тоді відзначено найбільшу температуру повітря і субстрату, а саме $34,5\text{ }^{\circ}\text{C}\pm 0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ та $32,1\text{ }^{\circ}\text{C}\pm 0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ відповідно).

В осінні місяці синтез білків у рослинах *C. introflexus* зменшувався, але збільшувалося нагромадження розчинних ліпідів та розчинних вуглеводів. Так, вміст розчинних вуглеводів у гаметофіті *C. introflexus* підвищувався від весни до осені практично на 50 %, а вміст розчинних ліпідів – майже на 40 %. Це вказує на достатнє забезпечення асимілятатами, тобто на оптимальний ріст і розвиток рослин, а також на нагромадження осмопротекторів, якими є цукри у стресових умовах [60].

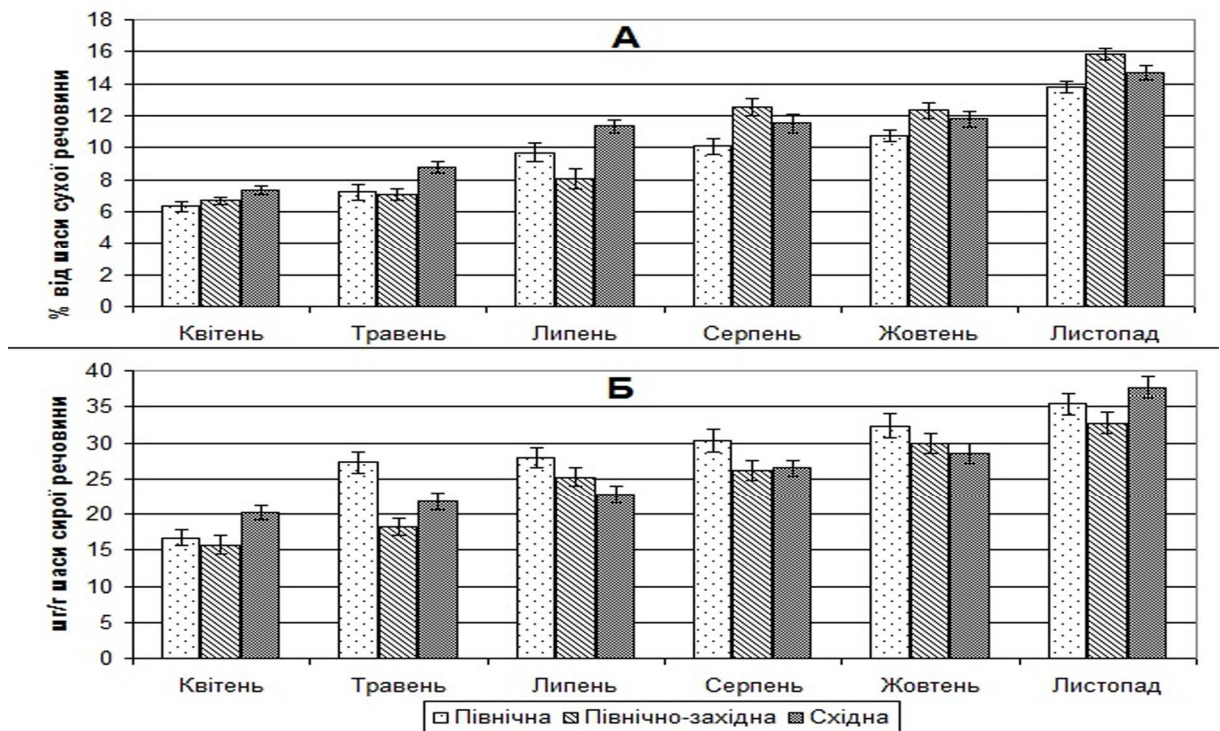


Рис. 4.6.2. Сезонні зміни вмісту розчинних ліпідів (А) та розчинних вуглеводів (Б) у гаметофіті *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із різних ділянок вершини відвалу шахти “Надія” (2012 рік).

Встановлено, що у стресових умовах змінюється метаболізм рослини, нагромаджуються сполуки вторинного метаболізму до яких належать феноли, які інгібують ростові процеси і сприяють підвищенню їхньої стійкості до несприятливих умов [29, 153]. Поряд із біосинтезом фенолів відбуваються реакції їх ферментативного окиснення фенолоксидазами, до яких належить поліфенолоксидаза (ПФО), активність якої пов'язана з адаптаційними процесами рослин у нових умовах існування. Продукти окиснення і полімеризації фенолів відіграють значну роль у захисних реакціях рослин до впливу антропогенних чинників [147]. Тому їх визначення може слугувати одним із показників стійкості рослин до несприятливих умов довкілля.

Протягом сезону найбільший вміст ФС у рослинах *C. introflexus* із досліджуваних територій відзначено у липні, серпні та листопаді (табл. 4.6.1, 4.6.2.), що, вочевидь, зумовлено нагромадженням цих сполук за стресових умов (збільшення температури влітку та її зниження в осінні місяці). Найбільшу активність ПФО у гаметофіті моху відзначено влітку на північній ділянці вершини відвалу шахти “Надія”. Встановлено, що на північній і північно-західній ділянках вміст фенолів та активність поліфенолоксидази у гаметофіті *C. introflexus* були більшими протягом року, порівняно із рослинами на східній ділянці, яка характеризувалася кращим водно-температурним режимом субстратів. У листопаді в гаметофіті *C. introflexus* з шахтного відвалу визначено більший вміст ФС та зменшення активності ПФО, що, можливо, зумовлено зниженням температури як повітря (до 14 °C), так і субстрату (до 15 °C).

У рослинах *C. introflexus* з колишніх торфокар'єрів смт Лопатин та Олесько активність поліфенолоксидази була у 1,1-9,3 разу більшою, ніж у рослинах з різних експозицій вершини відвалу шахти “Надія”, що спричинено більшим рН субстратів торфокар'єрів (5,8-6,2), порівняно із субстратами відвалів (5,2-5,6), адже з літератури відомо, що активність ПФО залежить від актуальної кислотності середовища [183].

Таблиця 4.5.1.

Вміст фенольних сполук у гаметофіті моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. залежно від умов локалітетів, мг/г маси сирової речовини (2013 рік).

Локалітет \ Місяць		Місяць					
		Квітень	Травень	Липень	Серпень	Жовтень	Листопад
Відвал шахти “Надія”	Східна ділянка	0,48±0,03	0,59±0,02	0,04±0,01	0,78±0,02	0,33±0,04	0,84±0,04
	Північно-західна ділянка	0,33±0,07	0,23±0,02	0,38±0,02	0,97±0,03	0,52±0,03	1,31±0,05
	Північна ділянка	1,27±0,05	0,35±0,02	0,72±0,03	0,85±0,02	1,09±0,03	1,04±0,01
Торфо-кар’єри	окол. смт Олесько	2,80±0,07	1,16±0,02	1,28±0,02	1,49±0,01	0,70±0,09	0,88±0,06
	окол. смт Лопатин	1,10±0,05	0,72±0,01	0,70±0,03	1,20±0,02	0,76±0,03	0,81±0,01

Таблиця 4.5.2.

Сезонні зміни активності поліфенолоксидази у гаметофіті моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., відн. од./г маси сирової речовини • с (2013 рік).

Локалітет \ Місяць		Місяць					
		Квітень	Травень	Липень	Серпень	Жовтень	Листопад
Відвал шахти “Надія”	Східна ділянка	100,44±5,65	68,82±2,24	56,52±7,16	41,20±2,12	95,16±4,07	63,80±7,03
	Північно-західна ділянка	67,47±3,42	19,58±0,37	97,36±4,29	144,94±7,21	53,92±3,46	41,28±5,12
	Північна ділянка	60,02±3,27	67,42±1,12	139,40±3,87	169,76±8,35	125,36±5,02	50,40±4,37
Торфо-кар’єри	окол. смт Олесько	362,32±8,84	85,28±1,62	137,08±4,94	75,56±2,84	334,38±8,14	169,48±5,27
	окол. смт Лопатин	75,89±1,31	182,27±0,09	143,18±9,68	148,47±3,23	152,02±4,86	96,08±4,12

Показано, що протягом літа, коли діапазон температури повітря становив 30-36 °С, активність ПФО у гаметофіті *C. introflexus* із усіх досліджуваних територій була більшою, порівняно із весняно-осінніми місяцями (діапазон мінливості температур становив 15-24 °С). Для більшості відібраних зразків визначено обернену залежність між загальним вмістом ФС та активністю ПФО, що, вочевидь, зумовлено окисненням фенолів, у тому числі і внаслідок функціонування фенолоксидаз.

Отже, сезонні зміни вмісту проаналізованих сполук свідчать про толерантність виду до впливу техногенних умов шахтного відвалу, що забезпечує йому можливість для заселення девастрованих територій і збільшення свого ареалу існування. Зміни вмісту фенольних сполук та активності поліфенолоксидази у гаметофіті *C. introflexus*, спричинені як зміною мікрокліматичних умов та властивостей субстратів, так і регуляцією біосинтезу фенолів й активацією їх окиснення, які забезпечують стійкість моху до несприятливих чинників зміненого довкілля.

РОЗДІЛ 5

ОЦІНКА ВПЛИВУ ДЕРНИН *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* (HEDW.) BRID. НА УМОВИ СУБСТРАТІВ АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЙ

5.1. Зміни актуальної кислотності субстрату та ступеня розкладу мохових дернин *Campylopus introflexus* на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області

Території гірничодобувних підприємств – аномальні утворення, які характеризуються низкою чинників, які відрізняють їх від прилеглих територій. Відвали вугільних шахт – це основні джерела забруднення води, ґрунту, повітря у районах добування кам'яного вугілля. Руйнування аргілітових порід відвалів, зокрема в результаті розкладу сірковмісного мінералу піриту тіоновими бактеріями з утворенням сірчаної кислоти і сульфатних розчинів, зумовлює відсутність органічних речовин і зменшення вологості субстрату [4, 34]. У породах відвалу міститься значна кількість здатних до самозагоряння речовин, які можуть тліти тривалий час, виділяючи велику кількість тепла, внаслідок чого температура поверхневого шару субстрату може становити протягом року 40-50 °С [62, 63]. Такі субстрати характеризуються підвищеною кислотністю і високим вмістом важких металів, який зазвичай значно перевищує гранично допустимі концентрації. На територіях підземної виплавки основним лімітаційним чинником для поселення рослин є висока кислотність техносубстратів. Тому під час вивчення фізико-хімічних властивостей техногенних субстратів особливе значення приділяється змінам актуальної кислотності середовища (рН) як для оцінки придатності того чи іншого субстрату для поселення рослин, так і для впливу рослинного покриву (наприклад, ступеню розкладу гаметофіту мохів) на умови субстратів. За змінами цих показників протягом тривалого періоду визначають ступінь покращення чи погіршення умов субстратів у

конкретному рослинному локалітеті та які чинники впливають на цей процес. Дослідження зміни актуальної кислотності та ступеня розкладу дернин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у різних локалітетах на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області дало можливість знайти певні закономірності (табл. 5.1.1.).

Таблиця 5.1.1.

Зміни актуальної кислотності субстрату та ступеня розкладу дернин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у досліджуваних локалітетах.

Локалітет	рН (H ₂ O)		Ступінь розкладу мохових дернин, %
	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом	
<i>Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів</i>			
Відкрита ділянка	3,0-3,6	4,7-5,0	34,3±0,49
Узлісся	3,2-3,5	4,5-5,1	32,8±0,55
<i>Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин</i>			
Відкрита ділянка	5,5-5,9	5,7-6,1	46,57±0,49
Узлісся	5,8-6,2	6,1-6,4	49,44±0,51
<i>Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка</i>			
відвал ЦЗФ			
Тераса	3,5-3,9	3,7-4,2	27,58±0,44
вершина відвалу шахти "Надія"			
Ділянка 1*	5,2-5,7	5,3-5,9	17,56±0,33
Ділянка 2*	5,3-5,6	5,5-5,9	20,78±0,42
Ділянка 3*	5,2-5,6	5,4-5,8	26,74±0,38
відвал шахти "Візейська"			
Тераса	3,7-4,0	4,0-4,2	21,34±0,28
Вершина	3,8-4,1	4,0-4,3	20,57±0,32

Примітка. * – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

На території досліджень встановлено значну мінливість показників рН субстрату (від 3,0 до 5,9), що зумовлено особливостями цих техногенно змінених територій та неоднорідними умовами зволоженості. Досліджуваний мох траплявся на ділянках із різною кислотністю. Найменше значення рН під моховим покривом на відвалах вугільних шахт зафіксовано на

нерекультивованому відвалі ЦЗФ, на природно зарослому воно дещо збільшувалось, а на рекультивованому відвалі було найбільшим (5,5-5,9).

Із усіх досліджуваних локалітетів найменше значення рН зафіксовано на території підземної виплавки сірки. Тут значення рН субстрату є сильнокислим як на ділянках без рослинного покриву, так і на ділянках під дернинами моху. На території колишнього торфокар'єру поблизу смт Лопатин зафіксовано найбільше значення рН (5,7-6,4), що є оптимальним не лише для розвитку мохів, а й багатьох судинних рослин.

Під дернинами моху показники рН завжди були більшими, порівняно з оголеним субстратом, що свідчило про зниження кислотності і вплив моху на властивості поверхневого шару субстратів. Очевидно, під впливом мохової дернини встановлюються оптимальні слабокислі умови, які сприяють процесам руйнування породних мінералів, іонізації слабких кислот, поглинання та транспорту речовин. Такі умови поступово стають оптимальними для поселення та росту судинних рослин.

У *C. introflexus* найбільший ступінь розкладу мохових дернин встановлено на території колишніх торфокар'єрів в околицях смт Олесько та Лопатин – 43,6 % і 49,4 % відповідно. Це, очевидно, зумовлено більшою вологістю субстрату, актуальною кислотністю та меншою, порівняно із шахтними відвалами та територією підземної виплавки сірки, інтенсивністю освітлення (див. розділ 4.3). Окрім того, деструкція мохових дернин могла впливати і на рівень рН субстрату, зменшуючи його кислотність. На відвалах вугільних шахт та території підземної виплавки сірки ступінь розкладу мохових дернин був у 1,4-2,8 рази меншим, ніж на торфокар'єрах, що спричинено недостатньою вологістю та кислою реакцією середовища. На відвалі Центральної збагачувальної фабрики ступінь розкладу дернин був значно більшим, порівняно із іншими локалітетами *C. introflexus* на інших відвалах вугільних шахт, хоча кислотність субстрату там була вищою. Це, можливо, зумовлено продовженням процесів окиснення породи на нерекультивованому відвалі.

Отримані результати свідчать, що ступінь розкладу дернин *C. introflexus* на антропогенно змінених територіях значною мірою залежить від температури, вологості та освітлення. Щільні дернини *C. introflexus* внаслідок розкладу відмерлих решток істотно знижують кислотність поверхневого шару субстратів досліджуваних локалітетів.

5.2. Вплив дернин *Campylopus introflexus* на нагромадження органічного Карбону у верхньому шарі субстрату різних локалітетів

У світовій практиці реабілітації техногенних геосистем сформувався новий підхід, пов'язаний з максимальним використанням регенераційних можливостей природних екосистем для відновлення ресурсних й екологічних функцій девастрованих територій – їх “екологічна реставрація”. Використання потенціалу рослинних угруповань, адаптованих до антропогенно змінених субстратів, дає можливість значно знизити інтенсивність процесів денудації техноземів та ініціювати в них ґрунтоутвірні процеси. Концепція ренатуралізації техногенних геосистем є не лише екологічно обґрунтованою, а й економічно виправданою [39].

Мохоподібні одними з перших оселилися на субстратах відвалів, і сформували з часом багатовидові обростання [66]. Поступово відмираючи, піонерні види бріофітів створюють субстрат для заселення інших мохів та судинних рослин. Яким чином бріофіти змінюють техногенні субстрати, досліджено недостатньо. З літератури відомо, що моховий покрив суттєво впливає як на ґрунтові процеси, так і на екологічні умови всередині екосистеми: водно-температурний режим у ризосфері, кислотність ґрунту, мінеральний режим, депонування і цикл Карбону [123]. Однак, питання про роль мохів у відновленні техноземів залишається на сьогодні недостатньо дослідженим.

Придатність відвальних порід для формування родючого ґрунту на 25-30 % залежить від наявності у них органічного Карбону [82]. З огляду

на це, субстрат, який містить 0,5-1,0 % органічного Карбону, вважають родючим шаром ґрунту [83]. На такому субстраті відбувається самозаростання, що забезпечує відповідний рівень стабільних ґрунтово-екологічних функцій і створює природні передумови для розвитку ґрунтового покриву на девастрованих територіях. У результаті дослідження найменший вміст органічного Карбону зафіксовано на відвалі ЦЗФ: в оголеному субстраті 0,1-0,2 %, а під моховим покривом – 0,3-0,4 %, що зумовлено нагромадженням органічних речовин у субстраті відвалу під дернинами моху (табл. 5.2.1).

Таблиця 5.2.1.

Вміст органічного Карбону під моховими дернинами *Samolopus introflexus* (Hedw.) Brid. на девастрованих територіях Львівської області.

Локалітет	Вміст органічного Карбону, %	
	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом
<i>Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів</i>		
Відкрита ділянка	0,28-0,33	0,57-0,62
Узлісся	0,26-0,32	0,59-0,65
<i>Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин</i>		
Відкрита ділянка	22,8-26,9*	23,1-27,2**
Узлісся	23,9-27,1*	23,5-27,0**
<i>Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка</i>		
відвал ЦЗФ		
Тераса	0,10-0,21	0,27-0,44
вершина відвалу шахти "Надія"		
Ділянка 1*	0,72-1,13	1,20-1,45
Ділянка 2*	0,78-1,07	1,15-1,40
Ділянка 3*	0,75-1,02	1,14-1,35
відвал шахти "Візейська"		
Тераса	0,93-1,10	1,19-1,37
Вершина	0,97-1,15	1,26-1,48

Примітки: * – ділянка 1 – північна; ділянка 2 – східна; ділянка 3 – північно-західна.

** – загальний вміст органічних речовин (у тому числі нерозкладених) у субстраті колишніх торфокар'єрів

На природно зарослому та рекультивованому відвалах вміст органічного Карбону під моховими дернинами збільшувався до 1,2-1,5 %, що спричинено рекультивацією та природним відновленням рослинного покриву протягом тривалого часу на відвалі шахти “Візейська”. Найбільший вміст органічної речовини – 23-27 % встановлено під моховим покривом на торфокар’єрі в околицях смт Лопатин. Такі значні показники для цього локалітету зумовлені тим, що в торфі міститься значна частина напіврозкладених рослинних решток, які фіксуються методом нашого дослідження, тому у таблиці 5.2.1 відзначено сумарний вміст органічних речовин у субстраті. Оскільки на території видобутку сірки субстрат представлений переважно піщаним ґрунтом, який бідний на органічний Карбон, то і під моховим покривом встановлено його незначну кількість, яка становила близько 0,6-0,7 %.

З літератури відомо, що мохи відіграють важливу роль у процесах первинного ґрунтоутворення, сприяючи накопиченню органіки в субстратах територій видобутку сірки, а найбільший вміст органічного Карбону встановлено у підстилаючому шарі під щільнодернинними видами мохів [33, 66]. На підставі порівняння вмісту органічного Карбону в оголеному субстраті та під дернинами *C. introflexus* виявлено статистично достовірне збільшення його вмісту під рослинами моху (табл. 5.2.1), що свідчить про формування органічно-аккумулятивного шару у субстраті відвалу, утвореного продуктами розкладу мохової дернини (рис. 5.2.1). Окрім того, встановлено, що вміст органічного Карбону в субстраті під покривом *C. introflexus* залежав від початкового типу субстрату (найбільший приріст органічного Карбону під моховими дернинами, порівняно із незадернованим субстратом, відзначено на торфокар’єрах та рекультивованому відвалі шахти “Надія”, а також на природно зарослому відвалі шахти “Візейська”).

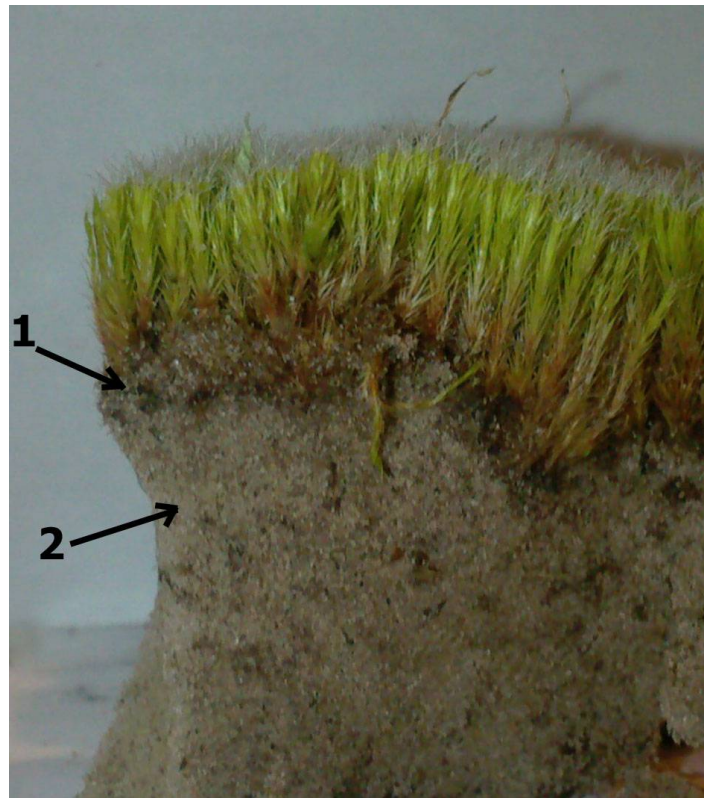


Рис. 5.2.1. Формування органо-аккумулятивного шару під дернинами моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: 1 – органо-аккумулятивний шар, 2 – субстрат.

Отже, за найсприятливіших для росту і розвитку *C. introflexus* мікроумов (зволоження, освітлення та стабільності субстрату) техногенно змінених територій дернини моху утворюють оптимальну за співвідношенням потужну фотосинтезуючу частину та значний підстилаючий шар, що сприяє нагромадженню органічної речовини в субстраті та істотно впливає на первинні процеси формування органо-аккумулятивного шару.

5.3. Нагромадження основних макро- і мікроелементів та їх розподіл у субстраті й гаметофіті моху

Порушення гідрохімічного режиму поверхневих і підземних вод, збільшення концентрації сульфатів і підвищення мінералізації шахтних

відвалів призводить до зміни геохімічних процесів у породах, рН поверхневого шару субстрату, акумуляції важких і токсичних металів та їх сполук. Так, у крихких аргілітах відвалів вугільних шахт виявлено підвищений рівень деяких хімічних елементів, зокрема Li, V, Zn, Pb, Bi, Co. Для алевролітів, які є перехідними між пісковиками й аргілітами, характерним є підвищений вміст нікелю, високі концентрації W і Cr переважно властиві для пісковиків, а Sr, Ba, Mn – для вапняків [38].

На підставі результатів атомно-абсорбційного аналізу проаналізовано вміст основних мікроелементів та їх розподіл між субстратом і фітомасою *C. introflexus* в усіх досліджуваних локалітетах (табл. 5.3.1).

Встановлено, що на колишніх торфокар'ерах вміст Zn, Ni, Cu у гаметофіті моху був значно більшим, ніж у субстраті, що, очевидно, пов'язано із слаболужними умовами субстратів, які зменшують рухомість мікроелементів у них. Найбільший сумарний вміст досліджуваних елементів у фітомасі *C. introflexus* (зелена частина – 1682 мг/кг абсолютно-сухої речовини, бура частина – 5430 мг/кг абсолютно-сухої речовини) зафіксовано на нерекультивованому відвалі Центральної збагачувальної фабрики. Найменший вміст мікроелементів у зеленій масі моху спостерігався у зразках із території колишніх торфокар'ерів біля смт Олесько і Лопатин – 387 та 564 мг/кг абсолютно-сухої речовини відповідно. Показано, що у бурій частині гаметофіту нагромаджується у 1,6-2,2 рази більше мікроелементів, ніж у зеленій. На відвалі шахти “Візейська” у гаметофіті моху в великій кількості нагромаджувались Zn та Ni. Коефіцієнти біотичного поглинання *C. introflexus* розраховані для Cu, Zn, Ni, Mn, Fe на різних ділянках відвалів і колишніх торфокар'ерів перебувають у межах середніх значень для рослин [58]. Лише для Zn і Cu на торфокар'ері біля смт Лопатин та для Ni на території торфокар'ерів і відвалу шахти “Візейська” КБП був на порядок більший, що свідчить про значний вплив *C. introflexus* на біогеохімічний розподіл цих мікроелементів у досліджуваних локалітетах.

Таблиця 5.3.1.

Валовий вміст мікроелементів у зеленій та бурій частині гаметофіту *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. і субстраті територій гірничодобувних підприємств Львівської області, n=3*.

Варіант	Зольність, %	Валовий вміст мікроелементів (мг/кг повітряно-сухого матеріалу)				
		Zn	Ni	Cu	Fe	Mn
<i>Колишній торфокар'єр в околицях смт Олесько</i>						
Субстрат	57,42	40,19	9,76	8,61	1355,11	20,67
Зелена частина	15,07	23,18	92,74	40,34	217,94	12,98
Бура частина	8,77	13,89	8,33	4,37	898,83	10,32
<i>Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин</i>						
Субстрат	22,01	6,60	5,50	3,30	3209,06	30,37
Зелена частина	1,42	17,75	3,55	6,66	523,63	11,98
Бура частина	2,92	17,56	1,76	5,27	865,02	12,73
<i>Відвал шахти "Візейська"</i>						
Субстрат	73,77	22,13	18,44	16,23	6971,27	79,67
Зелена частина	3,75	27,44	57,16	10,52	809,45	43,90
Бура частина	13,4	23,26	11,63	9,31	2656,74	32,10
<i>Відвал Центральної збагачувальної фабрики "Червоноградська"</i>						
Субстрат	95,96	38,38	64,29	14,39	1516,17	14,39
Зелена частина	10,68	27,53	27,53	9,91	1519,42	97,44
Бура частина	44,84	31,39	18,83	13,00	5300,09	67,26
<i>Відвал шахти "Надія"</i>						
Субстрат	78,56	23,57	45,56	22,78	3865,15	84,84
Зелена частина	21,14	16,50	39,36	11,08	1206,65	31,82
Бура частина	48,65	29,19	174,17	28,22	3833,62	93,41
<i>Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів</i>						
Субстрат	97,89	38,18	247,66	32,30	587,34	3,92
Зелена частина	7,32	40,26	43,92	8,05	199,84	18,30
Бура частина	39,52	30,83	68,37	5,14	592,80	19,76

Примітка: * – похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

Детальніший аналіз поглинання основних макро- та мікроелементів мохом здійснено у пробах рослин із вершини відвалу шахти “Надія”, оскільки у цих локалітетах рослини нагромаджували значну біомасу. Встановлено, що у субстраті під моховим покривом валовий вміст досліджуваних елементів не перевищував гранично допустимих концентрацій (ГДК), окрім кадмію (> у 8 разів). Порівнюючи вміст елементів у породах відвалів із значеннями для фонові території, а саме у дерново-слабопідзолистих піщаних ґрунтах [78], відзначено збільшення вмісту міді у 9 разів, свинцю – в 2 рази, а цинку – у 3,5 рази. Отримані результати свідчать, що, за винятком калію, всі досліджувані макро- та мікроелементи нагромаджуються у бурій, відмерлій частині *C. introflexus*, яка є первинним бар’єром між субстратом та живою, фотосинтезуючою частиною гаметофіту моху (табл. 5.3.2).

Таблиця 5.3.2.

Вміст основних макро- і мікроелементів у субстраті та рослинах моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із вершини відвалу шахти “Надія”.

Досліджувані зразки	Валовий вміст досліджуваних елементів, мг/кг сухої маси									
	K	Na	Ca	Mg	Fe	Zn	Mn	Cd	Pb	Cu
Зелена частина гаметофіту	1681	145	4800	1000	365	5,2	29	0,6	0,9	5,7
Бура частина гаметофіту	680	159	5700	1100	942	12,3	31	6,1	6,6	11,6
Загальний вміст	3121	386	9500	1250	1127	18,6	32	3,25	7,0	11,7
Субстрат	2359	207	1600	600	2821	48,1	46	24,9	22,5	48,8
Фоновий вміст*	12500	6200	13700	6300	8112	13,6	207	3,0**	11,0	5,0
КБП***	1,32	1,86	5,94	2,08	0,40	0,39	0,70	0,13	0,31	0,24

Примітки: * – середній фоновий вміст елементів у ґрунті [70, 78],

** – гранично допустима концентрація валового вмісту Cd у ґрунті,

***- коефіцієнт біотичного поглинання.

Для характеристики біогеохімічних особливостей нагромадження рослинами досліджуваних елементів часто використовують не лише показник їх абсолютного вмісту, а й коефіцієнт їх біотичного поглинання (КБП), значення якого є відображенням біогеохімічної активності рослин у кругообігу елементів в екосистемі. Результати наших досліджень засвідчують, що *C. introflexus* є акумулятором кальцію та магнію, оскільки він нагромаджує їх у концентраціях, більших від вмісту у субстраті. Кальцій завдяки активній участі у збалансуванні проникнення і нагромадження йонів у клітинах рослин знижує кислотність субстрату та підвищує їх стійкість до підвищених концентрацій токсичних елементів. Отже, нагромадження кальцію та магнію рослинами моху в умовах підвищеного рівня забруднення важкими металами, очевидно, є адаптивною реакцією, що забезпечує можливість заселення *C. introflexus* кислих субстратів на девастрованих територіях та збільшення його проективного покриття.

Оскільки фітотоксичність субстратів на відвалах вугільних шахт зумовлена наявністю у них підвищених концентрацій важких металів, про що згадувалося раніше, логічним продовженням роботи було дослідити вплив найбільш токсичних металів (Pb і Cd) на мінливість росту і розвитку вегетативних клонів із різних фрагментів гаметофіту моху. Дослідження здійснювали у контрольованих умовах за методиками, загальноприйнятими для вирощування лабораторної культури мохів [22].

Встановлено, що для регенерантів ізольованих листків *C. introflexus* летальними концентраціями виявились 10^{-3} , 10^{-4} моль/л Cd та 10^{-3} моль/л Pb, які повністю гальмували регенерацію та зумовлювали некроз клітин листків і швидке їх відмирання (табл. 5.3.3).

На середовищах з 10^{-5} моль/л Cd кількість регенерантів, що вижили, становила 17-23 %, відзначено слабе галушення протонеми, а до двох місяців вегетації культури майже всі (95-97%) вегетативні клони загинули. За концентрацій у середовищі 10^{-6} моль/л Cd та 10^{-4} - 10^{-6} моль/л Pb регенерація листків становила 80-90 %. На 62-65 добу вегетації культури за концентрації

10^{-6} моль/л Cd у поживному середовищі та у середовищі без додавання важких металів (контроль) відзначали початок деструктивних змін протонеми.

Таблиця 5.3.3.

Мінливість вегетативних клонів гаметофіту моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. за впливу різних концентрацій іонів важких металів, n=35.

Варіант досліджу	Кількість регенерантів, що вижили, %	Поява протонеми, доба	Діаметр протонемної дернини, мм			Початок деструктивних змін протонеми, доба	
			30 доба	45 доба	60 доба		
Контроль	97,14±3,25	6	16,46±2,95	20,57±3,71	22,25±4,28	74±3	
Pb ²⁺	10 ⁻⁶ М	96,57±2,85	7	14,44±2,73	17,13±3,04	19,87±3,43	68±3
	10 ⁻⁵ М	93,12±4,27	7	9,07±3,84	13,45±2,35	17,12±1,97	65±3
	10 ⁻⁴ М	90,91±3,74	10	7,75±4,37	10,08±4,32	16,45±4,21	62±3
	10 ⁻³ М	0	-	-	-	-	-
Cd ²⁺	10 ⁻⁶ М	92,37±3,48	7	12,12±1,87	14,21±2,48	17,37±3,44	68±3
	10 ⁻⁵ М	20,23±3,19	7	2,10±0,58	4,03±1,52	7,32±2,12	55±3
	10 ⁻⁴ М	0	-	-	-	-	-
	10 ⁻³ М	0	-	-	-	-	-

Отже, токсичний ефект іонів кадмію та свинцю проявлявся на усіх стадіях розвитку гаметофіту *C. introflexus*, оскільки під впливом важких металів насамперед блокуються ті ланки метаболізму, які пов'язані з активним ростом.

З літературних джерел відомо, що іони важких металів пригнічували не тільки проростання спор *F. hygrometrica*, а й швидкість росту протонеми і

подальший розвиток гаметофорів у культурі моху [42]. Дослідниками також виявлено слабший, порівняно зі свинцем, вплив кадмію на розвиток мохової дернини. Нашими ж дослідженнями встановлено більшу токсичність кадмію для розвитку протонеми *C. introflexus* у культурі, летальні концентрації якого були на порядок більшими, ніж для свинцю.

Виявлені закономірності поглинання і розподілу макро- та мікроелементів у біомасі *C. introflexus* свідчать, що мох нагромаджує біологічно важливі елементи, акумулює їх у верхньому шарі субстрату, що особливо важливо у процесах первинного ґрунтоутворення на кислих субстратах, якими є передусім території підземної виплавки сірки. Відповідно цей адвентивний мох з життєвою формою щільної дернини, заселяючи техногенно змінені локалітети, покращує властивості їхніх субстратів, сприяє ренатуралізації територій та майбутньому розвитку судинних рослин.

РОЗДІЛ 6

**ЕКОЛОГІЧНА ПЛАСТИЧНІСТЬ ТА АДАПТИВНИЙ
ПОТЕНЦІАЛ ДЛЯ РОЗШИРЕННЯ АРЕАЛУ *CAMPYLOPUS
INTROFLEXUS* (HEDW.) BRID.**

Мохи є одними з найперших поселенців на суші та невід'ємними компонентами екосистем. За період свого існування мохоподібні еволюціонували у різних кліматичних умовах та на територіях із різною інтенсивністю екологічних чинників завдяки як поширенню мейоспорами і асексуальними пропагулами, так і завдяки високій регенеративній здатності. Адаптивний потенціал мохоподібних формувався на основі їхньої значної фенотипної мінливості і є надзвичайно високим для будь-якого екологічного чинника – вологості, температури, освітлення чи інших, аж до їх екстремальної напруженості.

На підставі результатів семирічних досліджень розвитку дернин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. та їх репродуктивної здатності на гірничодобувних територіях Львівської області встановлено широкий діапазон абіотичних чинників, у межах яких вид здатний існувати і здійснює основні процеси життєдіяльності. На ріст і розвиток гаметофіту, утворення спорогонів моху й функціонування фізіолого-біохімічних процесів організму загалом впливали показники стану субстратів та мікрокліматичні умови у таких межах: рН – 3,7-6,4; вміст органіки у субстраті – 0,3-27,2 %; інтенсивність освітлення – 10-100 тис. лк., температура повітря 10-45 °С, відносної вологості повітря – 20-100 %. Успішне заселення *C. introflexus* техногенних територій свідчить про значну екологічну амплітуду моху, здатність пристосовуватися до рН субстрату та невибагливість до вмісту органічних і поживних речовин у субстраті. За екологічною характеристикою *C. introflexus* є ацидофіл, оліготроф, ксеромезофіт.

Результати досліджень, проведених європейськими науковцями, свідчать про конкурентоспроможність, а подекуди навіть і агресивність *C. introflexus* у поширенні, порівняно з іншими адвентивними видами мохоподібних. Так, у країнах Західної Європи мох заселив значні території піщаних субстратів морських берегів, також його виявлено на сухих, бідних на поживні речовини ґрунтах, на скелях, вулканічних породах, придорожніх територіях, ділянках із низьким рН (4-6), на згарищах і відкритому торфі, на гнилій деревині, в основі стовбурів дерев і поблизу гейзерів [105, 128, 129, 131, 144, 145]. Така значна екологічна валентність, здатність до поширення та інтенсивного заселення видом нових ділянок на техногенно порушених територіях відбувається завдяки цілому комплексу пристосувальних механізмів (рис. 6.1).

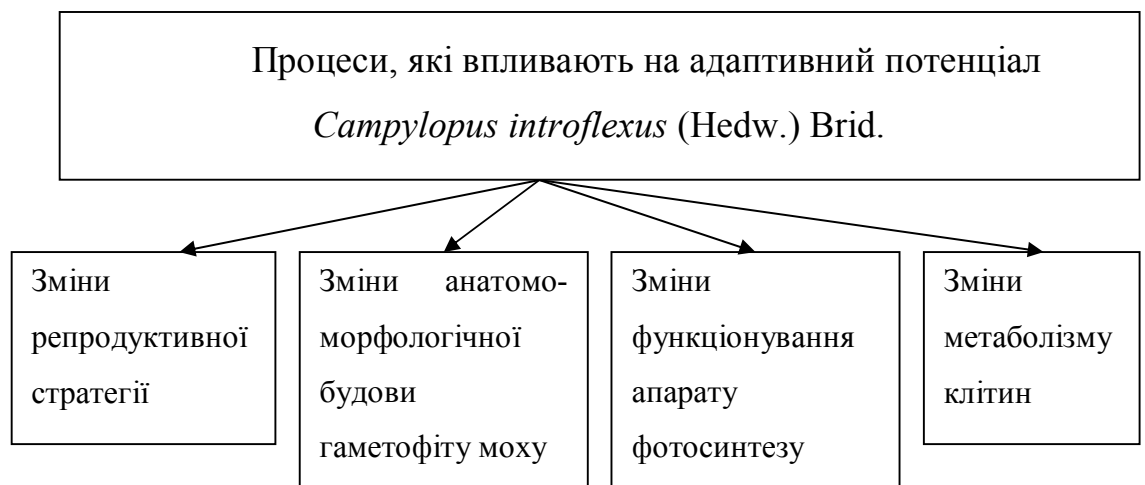


Рис. 6.1. Схема багаторівневого адаптивного потенціалу *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. до екологічних параметрів техногенно зміненого довкілля.

Завдяки ефективному генеративному та вегетативному розмноженню *C. introflexus* здатний протягом року збільшувати своє проективне покриття на порушених територіях на 10-25 %. Таке швидке розростання мохових дернин відбувається внаслідок інтенсивного розмноження виводковими

пропагулами, захоплення вільних від рослинності ніш фрагментами дернин і листків та віддаленому заселенню територій спорами, що узгоджується із літературними даними [123, 128].

Результати дослідження морфо-фізіологічних адаптивних реакцій моху в умовах антропогенно трансформованих екотопів свідчать про те, що толерантність *C. introflexus* до висушування – це результат поєднання конститутивного захисту від водного стресу та індукованих регідратацією відновлювальних процесів. Встановлено, що визначальна специфіка фенотипної пластичності моху зводиться до стратегії збереження водних запасів. Залежно від умов екотопу і видового складу рослинних угруповань змінюються морфометричні показники дернин *C. introflexus* на різних за походженням девастованих ландшафтах. Дослідженнями толерантності виду до висушування показано, що він стійкий до дефіциту вологи завдяки своїй життєвій формі (щільна низька дернина), що характерно і для інших видів мохів із такою самою життєвою формою [33, 45, 66]. Отже, ущільнення мохових дернин внаслідок збільшення галуження стебел є пристосуванням, яке запобігає надмірним втратам вологи в посушливих умовах середовища. Відзначено, що морфологічні зміни також зумовлені пластичністю будови пагонів та листків, а саме збільшенням облиственості пагонів та індексу листової поверхні, що є одним із механізмів фотозахисту, який, спричиняючи самозатінення листків, сприяє їх захисту від сонячної радіації та утримуванню вологи всередині дернин.

Аналіз сезонної динаміки фотосинтезу свідчить, що *C. introflexus* здатний до швидкої репарації фотосинтетичної діяльності після сухих періодів влітку, а також значно підвищує первинну продуктивність піонерних рослинних угруповань на початкових стадіях сукцесії посттехногенних територій, що зумовлено значною масою асимілюючих органів моху ($0,14-0,35 \text{ г/см}^2$) та високим вмістом в них зелених пігментів ($0,7-1,9 \text{ мг/г}$ маси сирової речовини). Встановлено, що співвідношення хлорофілів *a/b* та міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів моху є

адаптивною ознакою, оскільки в умовах інтенсивного освітлення для створення органічної речовини достатньо невеликої кількості хлорофілів. Очевидно, в апараті фотосинтезу *C. introflexus* визначна роль належить насамперед хлорофілу *a*, оскільки завдяки його більшому вмісту забезпечується ріст та розвиток пагонів, а також стійкість моху до несприятливих умов середовища.

Механізми толерантності моху в екстремальних умовах шахтних відвалів, територій видобутку сірки та торфокар'єрів пов'язані з внутрішньоклітинним нагромадженням як високомолекулярних сполук (білків, ліпідів, вуглеводів), так і продуктів вторинного метаболізму (фенолів). Збільшення вмісту розчинних вуглеводів та ліпідів у гаметофіті *C. introflexus* від весни до осені вказує на достатнє забезпечення асимілятами та нагромадження осмопротекторів у стресових умовах екотопу існування виду. Зміни вмісту фенольних сполук і активності поліфенолоксидази у гаметофіті *C. introflexus* забезпечують стійкість моху до змін мікрокліматичних умов та властивостей субстратів техногенно зміненого довкілля.

Роль моху на техноземах полягає у тому, що він змінює мікрокліматичні умови локалітетів (кислотність і вологість ґрунту), нагромаджує атмосферну вологу та біогенні елементи у нерозкладених відмираючих тканинах і є важливою ланкою у формуванні органо-аккумулятивного шару субстратів, який утворений продуктами розкладу мохових дернин. Підвищується вміст мікро- та макроелементів у біомасі *C. introflexus*, що свідчить про акумуляцію біологічно важливих елементів у верхньому шарі літосфери та перерозподілі у системі субстрат-рослина. Мох є акумулятором кальцію та магнію, оскільки він нагромаджує їх у концентраціях, більших від вмісту у субстраті, що забезпечує йому можливість заселення сильноокислих субстратів девастованих територій. Щільні дернини *C. introflexus* здатні істотно оптимізувати температуру субстрату – охолоджувати поверхневі шари влітку і довше утримувати тепло

навесні та восени. Створюється сприятливий водний режим, оскільки висока поглинальна здатність моху сприяє акумуляції вологи, а відтак встановленню оптимальних умов не лише у дернинах, а й у верхньому шарі субстрату, що свідчить про важливий вплив моху на фізико-хімічні властивості посттехногенних субстратів. Дернини моху затримують значну кількість піску та інших дисперсних часток субстрату, що сприяє зміцненню верхнього шару та знижує рухомість техногенних субстратів.

На досліджуваних територіях мох перебуває під загрозою зникнення на східній експозиції вершини відвалу шахти “Надія”, де можливе його витіснення конкурентним рудеральним трав’яним видом *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth та деревною рослинністю, зокрема *Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L., а також на колишньому торфокар’єрі поблизу смт Олесько, де внаслідок ранньовесняного випалювання рослинності натепер зруйновано понад 90 % покриву *C. introflexus*.

Значне збільшення фітомаси та проективного покриття моху у новозаселених локалітетах вказує на відносно високу продуктивність моху та його успішне розселення на первинних і порушених вторинних субстратах незадернованих ділянок техногенно порушених територій. Це унеможливило поселення інших видів рослин, зокрема судинних, пригнічує розвиток їхніх проростків. Проте, з часом (протягом 5-7 років) дернини моху руйнуються внаслідок фрагментації, відтак зменшується проективне покриття та біомаса виду, що сприяє проростанню між фрагментами дернин насінин судинних видів рослин, що також узгоджується із літературними даними [128, 144]. На нашу думку, значне поширення *C. introflexus* на субстратах відвалів вугільних шахт, територіях видобутку сірки й торфокар’єрах, також зумовлене дещо підвищеною температурою цих субстратів протягом осінньо-весняного періоду, оскільки із літератури відомо, що він може поселятися й рости на субстратах із підвищеною температурою, наприклад,

його виявлено на вулканічних субстратах та поблизу гейзерів в Ісландії [144, 145].

Отже, у несприятливих умовах техногенного середовища *C. introflexus* проявляє різну міру пристосованості та фенотипної пластичності: його морфологічна структура, репродуктивна здатність та багаторівневі аспекти фізіолого-біохімічної адаптивної стратегії змінюються залежно від екологічних умов конкретної території. Можна спрогнозувати його подальше поширення на техногенно порушених територіях як України, так і Східної Європи, оскільки поширення виду можливе на значні відстані (аеро- та зоохорією). Більш ймовірно його поширення на порушених субстратах із підвищеною температурою та слабокислою реакцією середовища, а також у лісових екосистемах Малого Полісся. Для всебічної оцінки адвентивності виду *C. introflexus* важливо продовжувати моніторинг за поширенням моху на вже виявлених та ймовірних нових локалітетах.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі проаналізовано екологічну пластичність, морфологічну структуру та фізіолого-біохімічні показники *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на техногенно порушених територіях Малого Полісся. Отримано такі основні наукові результати:

1. Встановлено, що за екологічною характеристикою *C. introflexus* є ацидофіл, оліготроф, ксеромезофіт. На територіях гірничодобувних підприємств мох здатний існувати у значних межах екологічних умов довкілля: інтенсивності освітлення – 10-100 тис. лк., температури повітря 10-45°C, відносної вологості повітря – 20-100 %, рН субстрату – 3,7-6,4; вміст органіки у ньому – 0,3-27,2 %; його пристосування до змін цих умов зумовлені насамперед пластичністю морфологічної структури мохових дернин, а саме змінами густоти дернин та розмірів пагонів і листків.
2. У репродуктивній стратегії моху важливе значення має вегетативне розмноження фрагментами дернин та пагонів, безстатеве – виводковими пропагулами, яке забезпечує швидке поширення і заселення нових ділянок, а також частково компенсує обмежену здатність виду до статевого розмноження. Визначено, що стресові екологічні умови на шахтних відвалах істотно впливають на спорогенез та розвиток спорофіту *C. introflexus*, збільшуючи кількість абортівних спор (до 85 %) та зменшуючи темпи проростання дозрілих спор.
3. Сезонна динаміка вмісту і співвідношення пігментів фотосинтезу та фотохімічна активність хлорофілу змінюється залежно від водно-температурного режиму локалітетів. Показано, що зв'язок хлорофілу *b* із мембранами тилакоїдів є чутливішим до впливу чинників техногенного довкілля у 1,1-2,6 рази, порівняно із хлорофілом *a*.
4. Величина хлорофільного індексу (0,152-0,222 г/м²) як показника первинної продуктивності мохового покриву із домінуванням

C. introflexus істотно залежить від екологічних умов середовища та видових особливостей мохів у досліджуваних угрупованнях.

5. На підставі результатів аналізу перерозподілу мікро- та макроелементів у системі субстрат/рослина встановлено, що *C. introflexus* є акумулятором кальцію і магнію, що забезпечує йому можливість заселення сильноокислих субстратів девастрованих територій та участь у колообігу хімічних елементів на посттехногенних ландшафтах.
6. На техногенно змінених територіях під моховим покривом *C. introflexus* визначено збільшення вмісту органічної речовини (у 1,3-2,7 рази), вологи (у 0,7-3,5 рази) та зниження кислотності (в 1,1-1,4 рази) субстрату, порівняно із незадернованим, що вказує на істотний вплив мохового покриву на мікроумови поверхневого шару техногенних субстратів.
7. Зміни біосинтезу продуктів вторинного метаболізму та збільшення вмісту розчинних вуглеводів і ліпідів у весняно-осінній період на 40-50 % свідчать про достатнє забезпечення моху асимілятами й осмопротекторами у стресових умовах існування та сприяють його стійкості до несприятливих чинників зміненого довкілля.
8. Адаптивний потенціал адвентивного моху *C. introflexus* забезпечується його значною екологічною валентністю: мінливістю морфологічної структури дернин, репродуктивної здатності та багаторівневої системи фізіолого-біохімічних пристосувань залежно від екологічних чинників антропогенно трансформованого середовища.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Агурова І. В. Еколого-популяційна характеристика рослинного покриву відвалів вугільних шахт у Донбасі (життєвість, динаміка, прогнозування) [Текст] / І. В. Агурова // Автореф. дис. канд. біол. наук. – Дніпропетровськ, 2006. – 20 с.
2. Аринушкіна Е. В. Руководство по химическому анализу почв [Текст] / Е. В. Аринушкіна. – М.: МГУ, 1970. – 488 с.
3. Баранов В. І. Хіміко-мінералогічний склад порід відвалу вугільних шахт ЦЗФ “Львівсистеменерго” та їх вплив на проростання насіння [Текст] / В. І. Баранов, І. Б. Книш // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку / Матеріали V міжнар. наук. конф. Донецьк, 2007. – С. 36.
4. Баранов В. І. Екологічний опис породного відвалу вугільних шахт ЦЗФ ЗАТ “Львівсистеменерго” як об’єкта для озеленення [Текст] / В. І. Баранов // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол, 2008. – Вип. 46. – С. 172-178.
5. Баранов В. І. Зміни вмісту сірки, вільних амінокислот і білка в рослинах ріпаку, підживлених капсульованими добривами на субстратах породного відвалу вугільних шахт [Текст] / В. І. Баранов // Біологічні студії / *Studia Biologica*. – 2010. – Т. 4, №1. – С. 53-62.
6. Баранов В. І. Вміст пігментів і структура хлоропластів куничника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) за умов росту на відвалах породи вугільних шахт [Текст] / В. І. Баранов, С. В. Бешлей, Р. Р. Соханьчак, М. П. Козловський // Біологічні студії (*Studia Biologica*), 2011. – Т. 5, №3. – С. 97-102.
7. Бачурина Г. Ф. Флора мохів Української РСР [Текст] / Г. Ф. Бачурина, В. М. Мельничук. – К.: Наук. думка, 1987. – Вип. I. – 180 с.; 1988. – Вип. II. – 179 с.; 1989. – Вип. III. – 176 с.
8. Башуцька У. Б. Біоморфологічна структура флори породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району [Текст] / У. Б.

- Башуцька // Наук. вісник УкрДЛТУ // Зб. наук.-техн. праць. – Львів, УкрДЛТУ. – 2002, Вип. 12.8. – С. 76-79.
9. Башуцька У. Б. Флороценотипична структура флори породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району [Текст] / У. Б. Башуцька // Наук. вісник УкрДЛТУ // Зб. наук.-техн. праць. – Львів, УкрДЛТУ. – 2003, Вип. 13.1. – С 52-57.
 10. Башуцька У. Б. Сукцесії рослинності породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району: Монографія [Текст] / У. Б. Башуцька. – Львів: РВВ НЛТУ України, 2006. – 180 с.
 11. Берестецкий О. А. Методы определения токсичности почв [Текст] / О. А. Берестецкий – К. : Урожай, 1971. – С. 139-243.
 12. Бешлей С. В. Зміна субстратів відвалів породи Червоноградського гірничопромислового району при заростанні куничником наземним (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) [Текст] / С. В. Бешлей, В. І. Баранов, І. М. Микієвич // Біологічні студії (*Studia Biologica*). – 2010. – Т4, №2. – С. 75-82.
 13. Бешлей С. В. Оцінка токсичності субстратів відвалів вугільних шахт методом біотестування [Текст] / С. В. Бешлей, В. І. Баранов, С. П. Ващук // Науковий вісник НЛТУ України. – 2011. – Вип. 21. – С. 98-102.
 14. Бойко І. В. Мінливість вмісту водню пероксиду та вуглеводів у мохів із різною стійкістю до висушування в умовах дегідратації та регідратації [Текст] / І. В. Бойко, О. В. Лобачевська // Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2016. – Вип. 71.– С. 238-244.
 15. Бойко М. Ф. Чекліст мохоподібних України [Текст] / М. Ф. Бойко. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
 16. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов: Пер. с англ. [Текст] / Г. Бриттон. – М.: Мир, 1986. – 422 с., ил.

17. Бровко Ф. Ю. Техногенні сукцесії на відвальних ландшафтах [Текст] / Ф. Ю. Бровко, В. Ю. Юхновський // Вісник ХНАУ. Лісове господарство. – 2010. – № 5. – С. 187-191.
18. Вильде Р. О. Распространение жизненных форм мхов в зависимости от условий местообитания [Текст] / Р. О. Вильде // Новости систематики низших растений. — Ленинград: Наука, 1990. Т. 27. – С. 128-140.
19. Войцехівська О. В. Фізіологія рослин: практикум [Текст] / О. В. Войцехівська, А. В. Капустян, О. І. Косик та ін. – Луцьк: Терен, 2010. – 420 с.
20. Гавриленко В. Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание.: Учебное пособие [Текст] / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина. – М: Высшая школа, 1975. – 392 с.
21. Гетко Н. В. Растения в техногенной среде [Текст] / Н. В. Гетко. – Минск: Наука и техника, 1989. – 208 с.
22. Демкив О. Т. Морфогенез архегоният [Текст] / О. Т. Демкив, К. М. Сытник. – Киев: Наук. думка, 1985. – 204 с.
23. Дідик Б. М. Доповідь щодо загрози техногенних катастроф і надзвичайних ситуацій у Сокальському районі [Текст] / Б. М. Дідик. – Сокальська районна екологічна інспекція. – 1999. – 8 с.
24. Екологія рослин: методичні вказівки до лабораторних занять і організації самостійної роботи для студентів напрямів підготовки 6.040102 – біологія та 6.040106 – екологія, охорона навколишнього середовища та збалансоване природокористування [Текст] / укл.: О. І. Пацула, Н. Д. Романюк. Львів: ЛНУ ім. І. Франка, 2015. – 100 с.
25. Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений [Текст] / А. И. Ермаков, И. Б. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова, Н. П. Ярош. Г. А. Луковникова. – Л.: Колос, 1972. – 456 с.
26. Жуков С. П. Структура популяцій деревних рослин на відвалах шахт [Текст] / С. П. Жуков, О. М. Торохова, І. В. Сетт // Наукові основи збереження біотичної різноманітності / Тематичний збірник Інституту

- екології Карпат НАН України. – Львів : Ліга-Прес, 2004. – Вип. 5. – С. 52-57.
27. Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике [Текст] / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1990. – 296 с.
28. Запрометов М. Н. Биохимические методы в физиологии растений [Текст] / М. Н. Запрометов. – М.: Наука, 1971. – 191 с.
29. Запрометов М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях [Текст] / М. Н. Запрометов. – М.: Наука, 1993. – 272 с.
30. Зверковський В. М. Фітомеліорація шахтних відвалів в Західному Донбасі [Текст] / В. М. Зверковський // Український ботанічний журнал. – К, 1997. – Вип. 54, № 5. – С. 474-481.
31. Карпинець Л. І. Вплив бріофітного покриву на умови едафотопу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу [Текст] / Л. І. Карпинець, О. В. Лобачевська, В. І. Баранов // Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2014. – Вип. 65. – С. 255-265.
32. Кияк Н. Я. Участь бріофітів у відновленні девастованих територій сірчаного видобутку [Текст] / Н. Я. Кияк, О. Л. Баїк // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. – 2011. – Т. 6. – № 2. – С. 22-36.
33. Кияк Н. Я. Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу в місцях видобутку сірки [Текст] / Н. Я. Кияк, Я. Д. Хоркавців // Укр. ботан. журн. – 2015. – Том 72, № 6. – С. 566-573.
34. Книш І. Б. Розподіл вмісту хімічних елементів у породах териконів Червоноградського гірничо-промислового району [Текст] / І. Б. Книш, В. В. Харкевич // Вісн. Львів. ун-ту, Сер. геол. – 2003. – Вип. 17. – С. 148-158.
35. Кузярін О. Т. Нові відомості про поширення адвентивного моху *Samolopus introflexus* (Hedw.) Brid. в Україні [Текст] / О. Т. Кузярін // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т 69, № 3. – С. 416-422.

36. Кушниренко М. Д. Реакция хлоропластов растений различной устойчивости к засухе на водный стресс / М. Д. Кушниренко // Проблемы засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1978. – С. 72-81.
37. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. [Текст] / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., – 1990. – 352 с.
38. Лелик Б. И. Геологические особенности распространения редких и рассеянных элементов в угленосных отложениях Львовско-Волынского бассейна [Текст]. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. / Б. И. Лелик. – Львов, 1990. – 19 с.
39. Лисецкий Ф. Н. Экологические аспекты воспроизводства почвенно-растительного покрова в нарушенных горнодобывающей промышленностью ландшафтах / Ф. Н. Лисецкий, П. В. Голеусов, Н. С. Кухарчук, О.А. Чепелев. – [Электронный научный журнал “Исследовано в России”]: [http:// zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2005/217.pdf](http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2005/217.pdf).
40. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов [Текст] / Г. Ф. Лакин // 4-е изд. М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
41. Лобачевська О. В. Репродуктивна фенологія моху *Orthotrichum obtusifolium* Brid. [Текст] / О. В. Лобачевська // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип. 36. – С. 215-219.
42. Лобачевська О. В. Особливості взаємовпливу хімічних елементів на ріст та розвиток моху *Funaria hygrometrica* Hedw. [Текст] / О. В. Лобачевська, І. В. Мельник, У. А. Оксенюк // Наукові записки Державного природознавчого музею. – 2009. – Вип. 25. – С. 131-136.
43. Лобачевська О. В. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид моху для флори України [Текст] / О. В. Лобачевська, Р. Р. Соханьчак // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 3. – С. 432-437.
44. Лобачевская О. В. Адаптивные реакции мхов в условиях техногенного загрязнения [Текст] / О. В. Лобачевская // Бриология: традиции и современность. Сборник статей по материалам междунар. бриологической конференции, посвященной 110-летию со дня

- рождения З. Н. Смироновой и К. И. Ладыженской. – Санкт-Петербург, 2010. – С. 96-100.
45. Лобачевська О. В. Сезонні зміни пігментного комплексу *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенно трансформованих територій [Текст] / О. В. Лобачевська // IV відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я, присвячений ювілею професора Михайла Федосійовича Бойка. Зб. тез доп. Херсон: Айлант, 2012. – 16 с.
46. Лобачевська О. В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку [Текст] / О. В. Лобачевська, І. В. Рабик // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2012. – Вип. 60. – С. 75-88.
47. Лобачевська О. В. Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища [Текст] / О. В. Лобачевська // Чорноморський ботанічний журнал. – 2014. – Т. 10, № 1. – С. 48-61.
48. Марискевич О. Формування ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП «Сірка» [Текст] / О. Марискевич, І. Шпаківська, О. Дідух // Наук. вісник Чернівецького університету : Зб. наук. праць, 2005. – Вип. 251. – С. 175-185.
49. Марискевич О. Г. Первинна сукцесія на відвалах Язівського родовища сірки: зміни ґрунтових параметрів [Текст] / О. Г. Марискевич, І. М. Шпаківська, М. А. Павлюк, Г. В. Полив'яна // Проблеми і перспективи розвитку природоохоронних об'єктів на Розточчі [Текст] // Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. (с. Шкло. 6-7 липня 2000 р.). – Львів: Логос, 2000. – С. 109-112.
50. Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами [Текст]. М.: Гидрометеиздат, 1981. – С. 9-33.
51. Минеев В. Г. Практикум по агрохимии [Текст] / В. Г. Минеев. – Москва: Изд-во МГУ, 1989. – 304 с.

52. Мосякін А. С. Огляд основних гіпотез інвазійності рослин [Текст] / А. С. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т 66, № 4. – С. 466-476.
53. Мусиенко М. М. Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений [Текст] / М. М. Мусиенко, Т. В. Паршикова, П. С. Славный. – К.: Фитосоциоцентр, 2001. – 200 с.
54. Нестерова Н. Г. Особливості водного режиму деревних видів рослин в екологічних умовах м. Київ [Текст] / Н. Г. Нестерова, І. П. Григорюк // Збалансоване природокористування. – 2014. – №2/3. – С. 89-95.
55. Никитин Б. А. Определение содержания гумуса в почве [Текст] / Б. А. Никитин // Агрохимия, 1972. – Том 3, №3. – С. 123-125.
56. Ніколайчук В. І. Лабораторно-практичні роботи з ґрунтознавства [Текст] / В. І. Ніколайчук, П. П. Білик. – Ужгород, 1997. – 112 с.
57. Ніколайчук В. І. Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин [Текст] / В. І. Ніколайчук, В. Й. Белчгазі, П. П. Білик. – Ужгород, 2000. – 210 с.
58. Перельман А. И. Геохимия ландшафта [Текст] / А. И. Перельман. – М.: Высшая школа, 1989. – 361 с.
59. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений [Текст] / Б. П. Плешков. – М.: Колос, 1976. – 129 с.
60. Полевой В. В. Физиология растений: Учеб. для биол. спец. вузов [Текст] / В. В. Полевой. – М.: Высш. шк., 1989. – 494 с., цв. ил.
61. Польшина С. М. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства [Текст] / С. М. Польшина.– Чернівці: ЧДУ, 1991. – 60 с.
62. Попович В. В. Характеристика осередків самозаймання породних відвалів вугільних шахт Нововолинського гірничопромислового регіону [Текст] / В. В. Попович // Наук. вісник УкрДЛТУ: Зб. наук.-техн. праць. Львів: УкрДЛТУ. – 2009. – Вип. 19.12. – С. 77-82.
63. Попович В. В. Природна фітомеліорація вугільних відвалів [Текст] / В. В. Попович, Р. І. Мисяк, К. С. Брунець // Науковий вісник НЛТУ України. – 2011. – Вип. 21.4. – С. 127-131.

64. Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути её развития [Текст] / В. В. Протопопова. – Киев: Наук. думка, 1991. – 201 с.
65. Протопопова В. В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє [Текст] / В. В. Протопопова, С. Л. Мосякін, М. В. Шевера – К.: Ін-т ботан. ім. М. Г. Холодного НАН України, 2002. – 32 с.
66. Рабик І. В. Структура і динаміка бріофітних угруповань на дегазованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства “Сірка”) [Текст] / І. В. Рабик, І. С. Данилків, О. І. Щербаченко // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2010. – Вип. 53. – С. 58-66.
67. Рабик І. В. Вплив бріофітного покриву на зволоженість техногенних субстратів сірчаних родовищ [Текст] / І. В. Рабик, О. І. Щербаченко, І. С. Данилків // Відновлення порушених природних екосистем: Матеріали IV міжнародної наукової конференції (м. Донецьк, 18-21 жовтня 2011 р.) – Донецьк, 2011. – С. 318-320.
68. Сетт І. В. До вивчення агрохімічних властивостей едафотопу та щільності популяцій рослин на териконниках Донбасу [Текст] / І. В. Сетт // Промышленная ботаника. Сборник научных трудов. – Донецьк, ТОВ «Лебідь». – 2002. – Вип. 2. – С. 218-221.
69. Сетт И. В. Изучение структуры популяций растений на отвалах угольных шахт Донбасса [Текст] / И. В. Сетт // Промышленная ботаника. Сборник научных трудов. – Донецк: Донецкий ботанический сад НАН Украины. – 2004. – Вып 4. – С. 221-227.
70. Скальный А. В. Химические элементы в физиологии и экологии человека [Текст] / А. В. Скальный. – М.: Издательский дом «Оникс 21 век»: Мир, 2004. – 216 с.
71. Скатынський Ю. П. Оцінка екологічного стану геологічного середовища Червоноградського ГПР і умов водопостачання населенню

- [Текст] / Ю. П. Скатинський, Г. І. Рудько, В. П. Федосєєв та ін. // Звіт ДГП "Західукргеологія". – Львів, 1996. – 250 с.
72. Соханьчак Р. Р. Вплив моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на відновлення техногенних субстратів шахтних відвалів [Текст] / Р. Р. Соханьчак, О. В. Лобачевська // Біологічні студії (Studia Biologica). – 2012. – Т. 6, №1. – С. 101-108.
73. Соханьчак Р. Р. Сезонні зміни у пігментному комплексі моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на вершині відвалу шахти „Надія” [Текст] / Р. Р. Соханьчак, О. В. Лобачевська, С. В. Бешлей // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2013. – Вип. 62. – С. 180-187.
74. Терехова Э. Б. Микроклимат отвалов Соколовско-Сарбайского горно-обогатительного комбината [Текст] / Э. Б. Терехова, Р. И. Ланина // Растения и пром. среда. Свердловск, 1978. – С. 84-92.
75. Трофимец В. И. Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках [Текст] / В. И. Трофимец, В. С. Ипатов // Ботан. журн.. – 1990. – Т. 75. № 8. – С. 1102-1108.
76. Трохова О. Н. К вопросу фитотоксичности породы промышленных отвалов Донбасса [Текст] / О. Н. Трохова // Промышленная ботаника. Сборник научных трудов. Вып. 7. Донецк, 2007. – С. 80-84.
77. Улычна К. О. К методике изучения эпифитных моховых обрастаний [Текст] / К. О. Улычна, С. В. Гапон, Т. Г. Кулык // Проблемы бриологии в СССР. – Ленинград: Наука, 1986. – С. 201-206.
78. Фоновий вміст мікроелементів у ґрунтах України [Текст]. За ред. А. І. Фатєєва, Я. В. Пащенко. – Харків, 2003. – 117 с.
79. Хоркавців Я. Д. Особливості генеративного розмноження домінантного виду *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку [Текст] / Я. Д. Хоркавців, О. В. Лобачевська // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2011. – Вип. 2 (47). – С. 150-155.

80. Шмакова Н. Ю. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин [Текст] / Н. Ю. Шмакова, Л. М. Лукьянова, Т. М. Булычева, О. В. Кудрявцева. – Апатиты, 2006. – 125 с.
81. Шпак О. В. Характеристика оводненности листьев некоторых мхов в Хибинах (Мурманская область) [Текст] / О. В. Шпак // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. VI съезда ОФР. (Сыктывкар, 18-24 июня 2007 г.) – Сыктывкар, 2007. – Ч. 3. – С. 131-132.
82. Шпаківська І. М. Режими трансформації органічного вуглецю в екосистемах Чорногори [Текст] / І. М. Шпаківська // Науковий вісник УкрДЛТУ. – 1998. – Вип. 9.1. – С. 81-86.
83. Шпаківська І. М. Мінералізація органічного вуглецю у грунтах екосистем Чорногори (Східні Карпати) [Текст] / І. М. Шпаківська, О. Г. Марискевич // Наукові основи збереження біотичної різноманітності / Тематичний збірник Інституту екології Карпат НАН України. – 2002. – Вип. 3. – С. 170-180.
84. Ясар Ф. Действие засоления на антиокислительные защитные системы, перекисное окисление липидов и содержание хлорофилла в листьях фасоли [Текст] / Ф.Ясар, С. Элиальтиглу, К. Ильдис // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 6. – С.869-873.
85. Adler P. B. Understory succession following a dieback of *Myrica faya* in Hawai'i volcanoes national park / P. B. Adler, C. M. D'Antonio, J. T. Tunison // Pacific Science. – 1998. – Vol. 52. – P. 69-78.
86. Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* / D. Arnon // Plant Physiol. – 1949. – № 24. – P. 1-15.
87. Baker H. G. The evolution of weeds / H. G. Baker // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1974. – Vol. 5. – P. 1-24.
88. Barkman J. J. Notes on the taxonomy, geography and ecology of the piliferous *Campylopus* species in the Netherlands and NW / J. J. Barkman,

- A. A. Mabelis // *Collectanea Botanica*. Germany.– 1968. – Vol. 7, №2. – 90 p.
89. Biermann R. Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusia and *Campylopus introflexus* / R. Biermann, F. J. A. Daniels // *Phytocoenologia*. – 1997. – Vol. 27, №2. – P. 257-273.
90. Bisang I. Family affiliation, sex ratio and sporophyte frequency in unisexual mosses / I. Bisang, J. Ehrlén, C. Persson, L. Hedenäs // *J. Linn. Soc. Bot.* – 2014. – Vol. 174. – P. 163-172.
91. Bisang I. Sex ratio patterns in dioicous bryophytes revisited / I. Bisang, L. Hedenäs // *J. Bryol.* – 2005. – Vol. 27. – P. 205-219.
92. Bisang I. Males are not shy in the wetland moss *Drepanocladus lycopodioides* / I. Bisang, L. Hedenäs // *Internat. J. Plant Sci.* – 2013. – Vol. 174. – P. 733-739.
93. Boesen D. F. A check-list of the bryophytes of the Faroes / D. F. Boesen, J. Lewinsky, L. Rasmussen // *Lindbergia*. – 1975. – Vol. 3. – P. 69-78.
94. Boxel J. H. Ecological effects of reactivation of artificially stabilized blowouts in coastal dunes / J. H. Boxel, P. D. Jungerius, N. Kieffer, N. Hampele // *Journal of Coastal Conservation*. – 1997. – Vol. 3. – P. 57-62.
95. Bowker M. A. Sex expression, skewed sex ratios and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae) / M. A. Bowker, L. R. Stark, D. N. McLetchie, B. D. Mishler // *Amer. J. Bot.* – 2000. – Vol. 87. – P. 517-526.
96. Bredford W. A simple method for protein test / W. Bredford // *Annal. Biochem.* – 1976. – № 72. – P. 248-252.
97. Brooks M. L. Effects of invasive alien plants on fire regimes / M. L. Brooks, C. M. D'Antonio, D. M. Richardson et al. // *Bioscience*. – 2004. – Vol. 54. – P. 677-688.

98. Brzyski J.R. Reproductive allocation between the sexes, across natural and novel habitats, and its impact on genetic diversity / J. R.Brzyski, T. Wade, D. N. McLetchie // *Evol. Ecol.* – 2013. – Vol. 28. – P.: 247-261.
99. Casas C. Conseraciones sobre la presencia en España de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. y *C. pilifer* Brid. / C. Casas, P. Heras, J. Reinoso, J. Rodríguez-Oubiña // *Orsis, organismes i sistemes: revista de botànica, zoologia i ecologia.* – 1988. –№3. – P. 21-26.
100. Chapin F. S. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field / F. S. Chapin, G. R. Shaver // *Ecology.* – 1985. – Vol. 66. – P. 564-576.
101. Chiarucci A. Vegetation at the limits for vegetation: Vascular plants, bryophytes and lichens in a geothermal field / A. Chiarucci, M. Calderisi, F. Casini, I. Bonini // *Folia Geobotanica.* – 2008. – Vol. 43. – P. 19-33.
102. Christy J. A. Checklist of Oregon USA Mosses / J. A. Christy, J. H. Lyford, D. H. Wagner // *Bryologist.* – 1982. – Vol. 85. – P. 22-36.
103. Cleavitt N. Moss species limitations: The role of physiologically based substrate specificity for six species occurring on substrates with varying pH and percent organic matter / N. Cleavitt // *American Bryological and Lichenological Society.* – 2001. – Vol. 104. – P. 59-68.
104. Convey P. Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, maritime Antarctic / P. Convey, S. R. I. Lewis // *Journal of Vegetation Science.* – 2006. – Vol. 17. – P. 529-538.
105. Daniels F. J. A. Dominance pattern changes of lichen-rich corynephorus grassland in the inland of the Netherlands / F. J. A. Daniels, A. Minarski, O. Lepping // *Annali di Botanica.* – 2008. – Vol. 8. – P. 9-19.
106. D'Antonio C. M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change / C. M. D'Antonio, P. M. Vitousek // *Annual Review of Ecology and Systematics.* – 1992. – Vol. 23.– P. 63-87.

107. Drązkiewicz M. Interference of nickel with the photosynthetic apparatus of *Zea mays* L. / M. Drązkiewicz, T. Baszyński // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2010. – Vol. 73. № 5. – P. 982-986.
108. Duckett J. G. A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses / J. G. Duckett, R. Ligrone // *J. Bryol.* – 1992. – Vol. 17. – P. 335-354.
109. Dukes J. S. Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species / J. S. Dukes, H. A. Mooney // *Revista Chilena De Historia Natural.* – 2004. – Vol. 77. – P. 411-437.
110. During H. J. Life strategies of Bryophytes: A preliminary review / H. J. During // *Lindbergia.* – 1979. – Vol. 5. – P. 2-18.
111. During H. J. Bryophyte interactions with other plants / H. J. During, B. F. van Tooren // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1990. – Vol. 104. – P. 79-98.
112. Eckhardt U. Recent advances in chlorophyll biosynthesis and breakdown in higher plants / U. Eckhardt, B. Grimm, S. Hörtensteiner // *Plant Mol. Biol.* – 2004. – Vol. 56. – P. 1-14.
113. Eggink L. L. The role of chlorophyll *b* in photosynthesis: hypothesis / L. L. Eggink, H. Park, Y. K. Hooper // *BMC Plant Biol.* – 2001. – Vol. 1. – P. 11-17.
114. Elton C. S. The ecology of invasions by animals and plants / C. S. Elton // London: Methuen, 1958. – 153 pp.
115. Eppley S. M. Limits to sexual reproduction in geothermal bryophytes / S. M. Eppley, T. N. Rosenstiel, C. B. Graves, E. L. García // *Int. J. Plant.* – 2011. – Vol. 172. – №7. – P. 870-878.
116. Equihua M. Impact of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration / M. Equihua, M. B. Usher // *Journal of Ecology.* – 1993. – Vol. 81. – P. 259-365.
117. Fisher K. M. Sex on the edge: Reproductive patterns across the geographic range of the *Syrrhopodon involutus* (Calymperaceae) complex / K. M. Fisher // *Bryologist.* – 2011. – Vol. 114. – P. 674-685.

118. Frahm J. P. Die Ausbreitung von *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. in Mitteleuropa / J. P. Frahm // Herzogia. – 1972. – Vol. 2. – P. 317-330.
119. Frahm J. P. Synopsis of the genus *Campylopus* in North America north of Mexico / J. P. Frahm // Bryologist. – 1980. – Vol. 83, №4.– P. 570-588.
120. Frahm J. P. The taxonomic status of intermediate forms of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. pilifer* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) newly discovered in Europe / J. P. Frahm, M. Stech // Cryptogamie Bryologie. – 2006. – Vol. 27. – P. 213-223.
121. Furnes S. B. Growth rate and temperature responses in bryophytes: A comparative study of species of contrasted ecology / S. B. Furnes, J. P. Grime // Journal of Ecology. – 1982. – Vol. 70. – P. 525-536.
122. Giacomini V. Sull'autonomia specifica e sul ciclo di forme de *Campylopus polytrichoides* De Not. / V. Giacomini // Univ. Lab. Crit. Pavia. – 1955. – Ser. 5. – P. 45-83.
123. Glime J. M. Bryophyte Ecology / J. M. Glime // 2007. – Vol. 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on: 03.11.2016 at: <http://www.bryoecol.mtu.edu>
124. Gradstein S. R. Taxonomy and world distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*): a New Synthesis / S. R. Gradstein, H. J. M. Sipman // The Bryologist. – 1978. – Vol. 81, 1. –P. 114-121.
125. Greene S.W. The maturation cycle, or the stages of development of gametangia and capsules in mosses / S.W. Greene // Trans. Brit. Bryol. Soc. – 1960. – Vol. 3. – P. 736-745.
126. Groen K. E. Sex-specific plant responses to two light levels in the liverwort *Marchantia inflexa* (Marchantiaceae) / K. E. Groen, C. R. Stieha, P. H. Crowley, D. N. McLetchie // Bryologist. – 2010. – Vol. 113. – P. 81-89.
127. Hallingebäck T. Hårkvastmossa, *Campylopus introflexus*, I Sverige / T. Hallingebäck, T. Johansson, A. Schmitt // Svensk bot. Tidskrift. – 1985. Vol. 79. – P. 41-47.

128. Hasse T. *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts / T. Hasse // *Herzogia*. – 2007. – Vol. 20. – P. 305-315.
129. Hasse T. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland / T. Hasse, F. J. A. Daniëls // *Journal of Vegetation Science*. – 2006. – Vol. 17. – P. 135.
130. Hassel K. Germination in the laboratory and spore establishment in the field in *Pogonatum dentatum* / K. Hassel, L. Söderström // *Lindbergia*. – 1999. – Vol. 24. – P. 3-10.
131. Hassel K. The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and Continental Europe / K. Hassel, L. Söderström // *J. Hattori bot. lab.* – 2005. – Vol. 97. – P. 183-193.
132. Hedenäs L. The true sex ratio in European *Drepanocladus trifarius* (Bryophyta: Amblystegiaceae) revealed by a novel molecular approach / L. Hedenäs, I. Bisang, H. Korpelainen, B. Cronholm // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2010. – Vol. 100. – P. 132-140.
133. Hierro J. L. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range / J. L. Hierro, J. L. Maron, R. M. Callaway // *Journal of Ecology*. – 2005. – Vol. 93. – P. 5-15.
134. Hill M. O. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia / M. O. Hill, N. Bell, M. A. Bruggeman-Nannenga et al. // *J. Bryology*. – 2006. – Vol. 28, №3. – P. 198-267.
135. Holotova E. *Campylopus introflexus* new moss species to the Slovakian moss flora / E. Holotova, R. Soltes // *Biologia (Bratislava)*. – 1997. – Vol. 52. – P. 491-494.
136. Huxel G. R. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization / G. R. Huxel // *Biological Conservation*. – 1999. – Vol. 89. – P. 143-152.

137. Jacques E. *Campylopus polytrichoides* De Not. et *C. introflexus* (Hedw.) Brid. en Belgique / E. Jacques, J. Lambinon // Bulletin du jardin botanique national de Belgique. – 1968. – Vol. 38. – P. 147-153.
138. Jager H. Destruction without extinction: long term impacts of an invasive tree species on Galapagos highland vegetation / H. Jager, I. Kowarik, A. Tye // Journal of Ecology. – 2009. – Vol. 97. – P. 1252-1263.
139. Johansson T. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. new to the Swedish flora / T. Johansson // Lindbergia. – 1977. – Vol. 4. – P. 165.
140. Ketner-Oostra R. Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments / R. Ketner-Oostra, K. V. Sykora // Journal of Coastal Conservation. – 2000. – Vol. 6. – P. 191-206.
141. Ketner-Oostra R. Decline of lichen-diversity in calcium-poor coastal dune vegetation since the 1970s, related to grass and moss encroachment / R. Ketner-Oostra, K. V. Sykora // Phytocoenologia. – 2004. – Vol. 34. – P. 521-549.
142. Ketner-Oostra R. Vegetation change in a lichen-rich inland drift sand area in the Netherlands / R. Ketner-Oostra, K. V. Sykora // Phytocoenologia. – 2008. – Vol. 38. – P. 267-286.
143. Kimmerer R. W. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode / R. W. Kimmerer // Bryologist. – 1991. – Vol. 94. – P. 255-260.
144. Klinck J. The alien invasive species *Campylopus introflexus* in the Danish coastal dune system. Master thesis. / J. Klinck // Department of Biology, section for Ecology and Evolution, Copenhagen University, 2009. – 105 pp.
145. Klinck J. NOBANIS - Invasive Aliens Species Fact Sheet - *Campylopus introflexus*. From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species - NOBANIS www.nobanis.org, Date of access: 16.08.2016.

146. Kolar C. S. Progress in invasion biology: predicting invaders / C. S. Kolar, D. M. Lodge // Trends in Ecology & Evolution. – 2001. – Vol. 16. – P. 199-204.
147. Lavid N. The involvement of polyphenols and peroxidase activities in heavy-metal accumulation by epidermal glands of the waterlily (Nymphaeaceae) / N. Lavid, A. Schwartz, O. Yarden // Planta. – 2001. – Vol. 212. – P 323-331.
148. Lisowski S. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – nowy gatunek dla brioflory polskiej / S. Lisowski, P. Urbanski // Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią. Seria B, Botanika. – 1989. – Vol. 39. – P. 181-183.
149. Lockwood J. Invasion Ecology / J. Lockwood, M. Hoopes, M. Marchetti // Wiley-Blackwell Publishing, 2007. – 312 pp.
150. Longton R. E. Reproductive biology and life history strategies / R. E. Longton // Advances in Bryology. – 1997. – Vol. 6. – P.65-101.
151. Longton R. E. Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction / R. E. Longton // Lindbergia. – 2006. – Vol. 31. – P. 16-23.
152. Lonsdale W. M. The biology of Australian weeds 20. *Mimosa pigra* L. / W. M. Lonsdale, I. L. Miller, I. W. Forno // Plant Protection Quarterly. – 1989. – Vol. 4. – P. 119-131.
153. Mehr Z. Changes on proline, phenolic compounds and activity of antioxidant enzymes in *Anethum graveolens* L. under salt stress / Z. Mehr, H. Khajeh, S. Bahabadi, S. Sabbagh // International journal of Agronomy and Plant Production. – 2012. – Vol. 3. – P. 710-715.
154. Meulen F. V. d. *Campylopus-introflexus* Invasion of a Moss in Dutch Coastal Dunes / F. V. d. Meulen, H. V. d. Hagen, B. Kruijsen // Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series C Biological and Medical Sciences. – 1987. – Vol. 90. – P. 73-80.

155. Mikulašková E. Development in distribution of the neophytic moss *Campylopus introflexus* in the Czech Republic / E. Mikulašková // Bryonora. – 2006. – Vol. 38. – P. 1-10.
156. Mikulašková E. Biology, Ecology and expansion of *Campylopus introflexus* in the Czech Republic. PhD Thesis / E. Mikulašková // Charles University in Prague, Faculty of Science, Department of Botany. Brno, 2012. – 151 pp.
157. Miles C. J. The role of spores in reproduction in mosses / C. J. Miles, R. E. Longton // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1990. – Vol. 104. – P. 149-173.
158. Minarski A. Veränderungen om Dominanzmuster von Kryptogamen-Synusien und Gräsern in einem Sandtrockenrasen-Bestand in den Niederlanden om Zeitraum von 1981 bis 2004 / A. Minarski, F. J. A. Daniëls // Arb. Inst. Landschaftsökol. Münster. – 2006. – Vol. 15. – P. 39-41.
159. Neu F. Das mediterran-atlantische Laubmoos *Campylopus introflexus* im Münsterland / F. Neu // Natur und Heimat. – 1968. – Vol. 28. – P. 124-125.
160. Newton M. E. Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. and *M. undulatum* Sw. in relation to spore germination and vegetative regeneration / M. E. Newton // Ann. Bot. – 1972. – Vol. 36. – P. 163-178.
161. Novotny I. The moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. new to the Czechoslovakia / I. Novotny // Acta Musei Moraviae, Sci. Nat. – 1990. – Vol. 75. – P. 237-238.
162. Øvstedal D. O. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. new to Norway / D. O. Øvstedal // Lindbergia. – 1978. – Vol. 4. – P. 336.
163. Pohjamo M. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum* / M. Pohjamo, S. Laaka-Lindberg, O. Ovaskainen et al. // Evol. Ecol. – 2006. – Vol. 20. – P. 415-430.
164. Proctor M. C. F. Physiological Ecology: Water Relations, Light and Temperature Responces, Carbon Balance / M. C. F. Proctor // Bryophyte

- Ecology / A. J. E. Smith (Eds) Chapman and Hall, New York, 1982. – P. 333-381.
165. Proctor M. C. F. The Bryophyte Paradox: Tolerance of Desiccation, Evasion of Drought / M. C. F. Proctor // *Plant Ecology*. – 2000. – Vol. 151. – P. 41-49.
166. Pysek P. Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera*: a century of spreading reconstructed / P. Pysek, K. Prach // *Biological Conservation*. – 1995. – Vol. 74. – P. 41-48.
167. Razgulyaeva L. V. *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, Musci) – an addition to the Moss Flora of Russia / L. V. Razgulyaeva, M. G. Napreenko, Ch. Wolfram, M. S. Ignatov // *Arctoa*. – 2001. – Vol. 10. – P. 185-189.
168. Richards P. W. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* de Not. in the British Isles: a preliminary account / P. W. Richards // *Trans. Brit. Bryol. Soc.* – 1963. – Vol. 3. – P. 404-417.
169. Rowntree J. K. Exposure to Asulox inhibits the growth of mosses / J. K. Rowntree, K. F. Lawton, F. J. Rumsey, E. Sheffield // *Annals of Botany (London)*. – 2003. – Vol. 92. – P. 547-556.
170. Rowntree J. K. Formation of Specialized Propagules Resistant to Desiccation and Cryopreservation in the Threatened Moss *Ditrichum plumbicola* (Ditrichales, Bryopsida) / J. K. Rowntree, J. G. Duckett, C. L. Mortimer // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 100. – P. 483-496.
171. Savolainen P. A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from study of mitochondrial DNA / P. Savolainen, T. Leitner, A. N. Wilton, E. Matisoo-Smith, J. Lundeberg // *PNAS*. – 2004. – Vol. 101. – P. 12387-12390.
172. Sergio C. Primeiras localidades para Portugal de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. / C. Sergio // *Portugaliae Acta Biol.* – 1997. – Vol. 17. – P. 273-274.

173. Shaw A. J. Control of sex-ratios in haploid populations of the moss, *Ceratodon purpureus* / A. J. Shaw, J. F. Gaughan // Amer. J. Bot. – 1993. – Vol. 80. – P. 584-591.
174. Söderström L. Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe / L. Söderström // Mossornas Vänner, Trondheim. – 1996. – P. 1-72.
175. Stark L. R. Sex expression, plant size, and spatial segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis* / L. R. Stark, D. N. McLetchie, B. D. Mishler // Bryologist. – 2005. – Vol. 108. – P. 183-193.
176. Stark L. R. Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae) / L. R. Stark, D. N. McLetchie, S. M. Eppley // Bryologist. – 2010. – Vol. 113. – P. 788-797.
177. Stech M. Supraspecific circumscription and classification of *Campylopus* (Dicranaceae, Bryopsida) based on inferences from sequence data / M. Stech // Syst. bot. – 2004. – Vol. 29, №4. – P. 817-824.
178. Stech M. Molecular relationship and biogeography of two Gondwanan *Campylopus* species, *C. pilifer* and *C. introflexus* (Dicranaceae) / M. Stech, J. Dohrmann // Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden. – 2004. – Vol. 98. – P. 415-432.
179. Stech M. Molecular relationships, biogeography, and evolution of Gondwanan *Campylopus* species (Dicranaceae, Bryopsida) / M. Stech, D. Wagner // Taxon. – 2005. – Vol. 54. – P. 377-382.
180. Stieha C. R. The dispersal process of asexual propagules and the contribution to population persistence in *Marchantia* (Marchantiaceae) / C. R. Stieha, A. R. Middleton, J. K. Stieha, S. H. Trott, D. N. McLetchie // Amer. J. Bot. – 2014. – Vol. 101, №2. – P. 348-356.
181. Størmer P. Some mosses from the phytogeographical excursion 1-9 through the Armorican massive in 1954. / P. Størmer // Revue bryologique et lichénologique T. XL. – 1958. – Vol. 27. – P. 13-16.

182. Szücs P. New national and regional bryophyte records, 16 / P. Szücs, P. Erzberger // Journal of Bryology. – 2007. – Vol. 29. – P. 198-204.
183. Tahvanainen T. Effect of pH on phenol oxidase activity on decaying Sphagnum mosses / T. Tahvanainen, A. Haraguchi // European Journal of Soil Biology. – 2013. – Vol. 54. – P. 41-47.
184. Turetsky M. R. New Frontiers in Bryology and Lichenology. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling / M. R. Turetsky // Bryologists. – 2003. – Vol. 106, №3. – P. 395-409.
185. Turnhout C. Het verdwijnen van de Duinpieper als broedvogel uit Nederland en Noordwest-Europa / C. Turnhout // Limosa. – 2005. – Vol. 78. – P. 1-14.
186. Urmi E. Zwei Jahrhunderte Bestandesentwicklung von Moosen in der Schweiz Restropektives Monitoring für den Naturschutz / E. Urmi, C. Schubiger-Bossard, N. Schnyder et al. // Zürich, Bristol-Stiftung; Bern, Stuttgart, Wien, Haupt. – 2007. – 144 pp.
187. Van Tooren B. F. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands / B. F. van Tooren, B. Ode, H. J. During, R. Bobbink // Lindbergia. – 1990. – Vol. 16. – P. 153-160.
188. Van Tooren B. F. Effects of a bryophyte layer on the emergence of seedlings of chalk grassland species / B. F. van Tooren // Acta Oecologica. – 1990. – Vol. 11. – P. 155-163.
189. Vitousek P. M. Biological Invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii / P. M. Vitousek, L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Mueller-Dombois, P. A. Matson // Science. – 1987. – Vol. 238. – P. 802-804.
190. Vogels J. Effects of moss-encroachment by *Campylopus introflexus* on soil-entomofauna of dry-dune grasslands (*Violo-corynephoretum*) / J. Vogels, M. Nijssen, W. Verberk, H. Esselink // Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting. – 2005. – Vol. 16. – P. 71-80.
191. Williamson M. Invasions / M. Williamson // Ecography. – 1999. – Vol. 22. – P. 5-12.

192. Wilson J. R. U. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success / J. R. U. Wilson, E. E. Dormontt, P. J. Prentis, A. J. Lowe, D. M. Richardson // Trends in Ecology & Evolution. – 2009. – Vol. 24. – P. 136-144.
193. Zengin F. K. The effects of Co^{2+} and Zn^{2+} on the contents of protein, abscisic acid, proline and chlorophyll in bean (*Phaseolus vulgaris* cv. Strike) seedlings / F. K. Zengin // J. Environ. Biol. – 2006. – Vol. 27, №2. – P. 441-448.
194. Zengin F. K. Kirbag S. Effects of copper on chlorophyll, proline, protein and abscisic acid level of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seedlings / F. K. Zengin, S. Kirbag // J. Environ. Biol. – 2007. – Vol. 28, №3. – P. 561-566.
195. Zubel R. Bryophytes of the Roztocze Region (Poland and Ukraine). A checklist of liverworts and mosses / R. Zubel, I. Danylkiv, I. Rabyk, O. Lobachevs'ka, M. Soroka // Lublin: Libropolis, 2015. – 146 pp.

ЗАТВЕРДЖУЮ

**Проректор з наукової роботи
Львівського національного
університету імені Івана Франка,
член-кореспондент НАН України,
професор**

М. С. Гладішевський
«27» лютого 2017 р.



АКТ

впровадження результатів дисертаційної роботи у навчальний процес

Джерело впровадження: Наукові публікації провідного інженера відділу екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат НАН України Соханьчака Р.Р. за темою дисертаційної роботи “Адаптивний потенціал адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівської області”, поданої на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук.

Де впроваджується: у навчальному процесі студентів біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка у спецкурсах “Екологія рослин та ґрунтів” та “Фітоімунологія” для студентів кафедри фізіології та екології рослин включені матеріали дисертаційної роботи Соханьчака Р.Р. із пристосувань адвентивного моху до абіотичних чинників девастованих територій. Наводяться дані про покращення мікроумов субстратів під дернинами *Campylopus introflexus*, що проявляється у нагромадженні органічного Карбону, перерозподілі макро- та мікроелементів у системі субстрат/рослина, змінах водного, температурного режимів й актуальної кислотності верхнього шару техногенних субстратів.

Завідувач кафедри фізіології та
екології рослин біологічного факультету
Львівського національного університету імені Івана Франка,
д.б.н., професор, академік АН ВШ України,
заслужений працівник освіти України

О.І. Терек

Декан біологічного факультету
Львівського національного університету
імені Івана Франка,
к.б.н., доцент

І. С. Хамар