

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЕКОЛОГІЇ КАРПАТ

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

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Львів – 2017

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Інституті екології Карпат НАН України.

Науковий керівник: кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник
Лобачевська Оксана Василівна,
Інститут екології Карпат НАН України,
завідувач відділу екоморфогенезу рослин.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Гапон Світлана Василівна,
Полтавський національний педагогічний
університет імені В.Г. Короленка, професор
кафедри ботаніки, екології та методології
навчання біології;

кандидат біологічних наук
Рагуліна Марина Євгенівна,
Державний природознавчий музей НАН України,
молодший науковий співробітник.

Захист відбудеться "28" квітня 2017 р. о 14:00 годині на засіданні спеціалізованої
вченої ради К 35.257.01 при Інституті екології Карпат НАН України за адресою:
79026, м. Львів, вул. Козельницька, 4.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту екології Карпат НАН
України (79026, м. Львів, вул. Козельницька, 4).

Автореферат розіслано "27" березня 2017 р.

Учений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник



І.М. Шпаківська

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

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 (Hassel, Söderström, 2005) та на прибережних дюнах Данії (Klinck, 2009). 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. (Hasse, 2007). 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 РК 0110U000206) та “Стійкість та адаптивні структурно-функціональні зміни мохів під впливом абіотичних стресорів в умовах антропогенно трансформованого середовища” (№ державної реєстрації РК 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 РК 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.

Для досягнення мети були поставлені такі **завдання**:

- 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 девастованих 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 під впливом *C. introflexus* на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівської області (актуальна кислотність, вміст органічного Карбону, розподіл макро- і мікроелементів).

- Визначити вміст основних біологічно активних речовин у гаметофіті моху залежно від умов локалітетів на території видобутку сірки, вугілля та колишніх торфокар'єрів.

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 морфо-фізіологічних показників *C. introflexus*, що характеризують його екологічну мінливість, морфологічну структуру дернин, репродуктивну здатність, первинну продуктивність та вплив моху на мікроумови субстратів девастованих територій.

Методи досліджень – морфометричні, екологічні, хімічні, біохімічні, 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.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

В огляді літератури описано основні шляхи проникнення адвентивних видів рослин, у тому числі і мохоподібних, на нові території та способи їх розповсюдження, а також подано загальні гіпотези інвазивності та історію досліджень адвентивних видів бріофітів на території Європи (Мосякін, 2009,

Söderström, 1996, Brooks et al., 2004, Hierro et al., 2005, Hill et al., 2006, Longton, 2006, Jager et al., 2009, Mikulašková, 2012). Проаналізовано стратегію поширення адвентивного моху *C. introflexus* в умовах локалітетів, досліджених європейськими науковцями (Hassel, Söderström, 2005, Hasse, 2007, Klinck, 2009, 2010) та сучасний стан досліджень цього моху в Україні (Кузярін, 2012, Карпинець та ін., 2015, Zubel et al., 2015). Обґрунтовано доцільність визначення адаптивного потенціалу моху на територіях Львівської області, порушених гірничодобувною діяльністю.

РАЙОН, ОБ'ЄКТ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

У розділі представлено локалітети поширення адвентивного моху на території гірничодобувних підприємств Львівської області, охарактеризовано умови місць існування виду.

Основні дослідження проводили у 2009-2016 роках на території відвалів вугільних шахт (“Надія”, “Візейська” і Центральної збагачувальної фабрики “Червоноградська”) в околицях міста Соснівки Сокальського району, колишніх торфокар’єрів в околицях смт Лопатин Радехівського району та смт Олесько Буського району, а також на території підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів Яворівського району Львівської області.

Морфологічну структуру дернин, особливості репродуктивної стратегії *C. introflexus* досліджували за загальноприйнятими методиками (Демків, Сытник, 1985; Улычна и др., 1986; van Tooren et al., 1990; Shaw et al., 1993). Для визначення основних фізіологічних та біохімічних показників використовували методики, які були модифіковані з урахуванням особливостей досліджуваного виду (Запрометов, 1971; Гавриленко, Ладыгина, Хандобина, 1975; Плешков, 1976; Ніколайчук, 1997, 2000; Мусієнко, Паршикова, Славний, 2001). Вивчення адаптивних реакцій *C. introflexus* до мікроумов субстратів здійснювали згідно з методиками, що традиційно використовуються в ґрунтознавстві (Аринушкина, 1970; Ермаков и др., 1972; Никитин, 1972; Методические рекомендации..., 1981).

Отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу (Зайцев, 1990; Лакин, 1990) з використанням електронних таблиць Office Excel та програмного пакету Statistica 6.0.

ЕКОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ І СПОСОБИ ПОШИРЕННЯ *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. – новий вид для бріофлори України, який вперше виявлено нами на відвалах шахти “Надія” в околицях м. Соснівки Львівської області. Мох виявили на відкритій освітленій вершині відвалу заввишки 22-25 м на аргілітових породах червоного кольору і піщаних осипах його схилів. Дернини моху (життєва форма – щільна дернина) дуже жорсткі, їх забарвлення – від оливкового до коричнево-зеленого, іноді вони чорнуваті, від волосків – сизувато-зелені, з коробочками і великою кількістю виводкових пропагул. Довжина рослин – 0,5-9,5 см. Стебло пряmostояче, вилчато розгалужене, густо облистнене, внизу з густою червоно-коричневою повстю, верхня частина помірно повстиста. Листки жорсткі, цілокраї, загорнуті. Жилка переходить у прозорий зазублений волосок, довжина якого становить 1/3-3/5 довжини пластинки листка. У сухому стані

гіалінові волоски листків відстовбурчені до 90° або й більше. Вид дводомний. Розмножується статевим і вегетативним способом (фрагментами дернин) та безстатевими світло-зеленими верхівками стебел, що легко відпадають.

Структура бріофітних угруповань за участю *C. introflexus* у різних локалітетах. На вершині відвалу шахти “Надія мох трапляється на трьох ділянках. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання на північно-західній експозиції, що виявлене біля поодиноких дерев *Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula* Roth. та *Pinus sylvestris* L., представлене ацидофілом *C. introflexus* та інцертофілом *C. purpureus*, займає площу 4,5 м², а проективне покриття *C. introflexus* тут становить 70 %. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання, сформоване за участю ацидофіла *C. introflexus* та інцертофіла *P. piliferum* у присутності окремих екземплярів судинних рослин *B. pendula*, *P. sylvestris* та *Populus tremula* L., розташоване на північній експозиції вершини відвалу, займає площу 2 м². За шість років досліджень покриття мохового ярусу ділянки досягло майже 100 %, а проективне покриття *C. introflexus* зараз становить близько 67 %. Угруповання, 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.). Площа цієї ділянки становить 4,5 м², за роки спостережень загальне проективне покриття мохів досягло 100 %, а покриття *C. introflexus* натепер становить 30 %.

Ксеромезофітні, геліофітні угруповання на вершині та терасі відвалу шахти “Візейська” біля поодиноких дерев *R. pseudoacacia*, *B. pendula* та *P. 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 %.

Ксеромезофітне, геліофітне угруповання, що виявлене на терасі другого ярусу відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) біля поодиноких дерев: *R. pseudoacacia*, *B. pendula* та *P. sylvestris*, представлене ацидофілом *C. introflexus* та інцертофілом *C. purpureus*. Площа ділянки – 4,5 м², проективне покриття мохового ярусу за два роки спостережень досягло майже 100 % і натепер покриття *C. introflexus* у цьому локалітеті становить 70 %, а *C. purpureus* – майже 30 %.

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 (Кузярін, 2012). *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 *B. pendula* тут формують ацидофіл *C. introflexus* та інцертофіл *C. purpureus* із незначною участю *Cladonia* sp. Площа мохового ярусу ділянок цього угруповання навесні 2016 року становила 2,5 м²

і 4 м² відповідно, а середнє проєктивне покриття адвентивного моху – 35 % і 65 % відповідно.

Територія підземної виплавки сірки Немирівського сірчаного родовища є одним із найновіших виявлених локалітетів моху *C. introflexus*. Угруповання рослин за участю адвентивного моху розміщені на двох ділянках. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання на відкритій ділянці біля поодиноких дерев *B. pendula* і *P. sylvestris* формують ацидофіли (*C. introflexus*, *P. commune*), інцертофіли (*C. purpureus*, *Hypnum cupressiforme* Hedw.) та нітрофіл (*Funaria hygrometrica* Hedw.), 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 проєктивне покриття адвентивного моху в угрупованнях – 65 % та 50 % відповідно.

Отже, особливості поширення мохоподібних та специфіка формування угруповань значною мірою залежить від умов екоотопів і стадії сукцесійних процесів. Початкове збільшення проєктивного покриття моху у новозаселених локалітетах вказує на відносно високу продуктивність моху та його успішне розселення на незадернованих ділянках техногенно порушених територій.

Вплив покриву *C. introflexus* на водно-температурний режим поверхневих шарів техногенних субстратів досліджували навесні, влітку та восени (табл. 1). 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 незадернованим субстратом, що зумовлено кращим збереженням вологи під щільними дернинами моху. Температура субстрату під дернинами моху була дещо більшою (на 1-2 °С), ніж температура оголеного субстрату, оскільки моховий покрив нівелював мінливість температур під час різких змін погодних умов.

Улітку інтенсивність освітлення збільшувалася від 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 незадернованого субстрату всіх досліджуваних локалітетів моху. 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 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 дернинами *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 рослин, але оскільки мохи є пойкилогідричними організмами і їх забезпечення водою відбувається значною мірою через усю поверхню гаметофіту.

Восени 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 меншою. 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.

Таблиця 1.

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у досліджуваних локалітетах, n=10*.

Локалітет	Місяць	Польова вологість, %		Температура, °C	
		Субстрат без рослинності	Під моховим покривом	Субстрат без рослинності	Під моховим покривом
Територія підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів					
Відкрита ділянка	квітень	10,8-15,7	14,8-18,9	14,6-17,4	15,1-18,3
	липень	3,2-3,6	6,6-7,2	23,7-29,3	22,2-27,9
	жовтень	10,2-16,4	13,8-19,1	7,8-10,1	8,5-10,7
Узлісся	квітень	12,4-16,3	15,5-19,1	14,2-17,6	15,7-18,5
	липень	2,5-2,9	6,4-6,8	21,8-26,4	22,3-27,5
	жовтень	11,4-17,5	14,5-19,9	7,5-9,9	8,2-10,3
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин					
Відкрита ділянка	квітень	40,3-46,7	45,4-52,2	15,5-17,2	15,6-17,8
	липень	9,3-16,4	11,5-16,3	25,3-30,7	22,8-27,7
	жовтень	42,2-45,7	46,5-52,8	8,5-10,2	9,3-12,7
Узлісся	квітень	40,4-45,9	44,6-48,7	15,2-16,8	15,7-18,0
	липень	9,4-15,9	11,0-14,8	24,6-29,8	21,5-25,9
	жовтень	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	квітень	39,8-44,2	42,0-45,9	16,5-18,1	16,7-18,9
	липень	4,0-6,4	5,8-15,1	27,8-35,5	26,4-34,3
	жовтень	41,5-45,7	42,9-47,0	13,1-15,9	14,0-16,8
вершина відвалу шахти "Надія"					
Північна ділянка	квітень	37,7-40,0	40,1-44,8	16,4-17,8	16,5-18,2
	липень	5,9-8,2	4,8-18,2	29,4-33,7	28,3-32,5
	жовтень	41,1-45,0	43,7-52,3	11,3-14,9	14,8-17,4
Східна ділянка	квітень	38,1-40,9	39,8-43,6	16,5-17,9	16,9-19,0
	липень	4,4-7,8	5,1-19,0	29,6-34,3	28,6-33,1
	жовтень	39,5-43,4	42,1-50,8	11,8-15,4	15,3-18,1
Північно-західна ділянка	квітень	38,5-41,1	40,2-46,7	16,7-18,0	17,2-18,8
	липень	3,3-7,3	4,6-17,7	28,6-35,7	27,6-32,8
	жовтень	40,3-45,8	44,4-53,2	12,0-15,9	14,5-17,3
відвал шахти "Візейська"					
Тераса	квітень	40,1-45,8	41,2-46,1	16,3-17,7	17,4-18,9
	липень	4,8-5,7	6,1-14,9	32,1-38,3	30,7-34,4
	жовтень	37,4-42,1	39,9-43,7	12,0-14,8	12,9-16,5
Вершина	квітень	39,3-45,4	41,3-46,2	16,6-17,7	17,3-19,1
	липень	3,7-5,2	6,9-18,5	32,5-39,7	30,1-36,6
	жовтень	39,7-44,6	42,1-46,3	12,6-15,2	13,8-16,9

Примітка: * – похибка вимірювань не перевищувала 15 %.

Встановлено, що температура субстрату протягом сезону під дернинами *C. introflexus* була стабільнішою, ніж температура незадернованого субстрату, що може сприяти оптимізації обмінних процесів та заселенню рослинами територій, порушених діяльністю гірничодобувних підприємств. Виявлено, що вологість субстрату під моховим покривом була більшою, ніж вологість оголеного субстрату, незалежно від експозиції, типу субстрату та інших екологічних показників досліджуваних локалітетів.

Статеву структуру та репродуктивну стратегію моху залежно від впливу екологічних чинників техноекотопів. На досліджених девастованих територіях гірничодобувних підприємств всього проаналізовано 3407 рослин моху, з яких 2473 – фертильні. У мохових дернинах кількісно переважали жіночі рослини. Майже в усіх 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 особин (табл. 2). Низький відсоток фертильних пагонів моху, встановлений для локалітетів із несприятливими водно-температурними умовами нестійкого субстрату як на відвалі ЦЗФ, так і на території підземної виплавки сірки, може свідчити також про незначний вік цих дернин.

Таблиця 2.

Статеву структуру дернин 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.

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 (рис. 1) у зразках моху встановлено насамперед для локалітетів із підвищеною вологістю, зокрема на узліссі території підземної виплавки сірки в околицях смт Немирів і на заростаючому торфокар'єрі смт Лопатин, а також на північній експозиції вершини відвалу шахти "Надія". На торфокар'єрі біля смт Лопатин у значно щільніших дернинах визначено найбільшу статеву продуктивність чоловічих рослин як за кількістю андроцеїв, так і антеридіїв, тоді як на північній ділянці вершини відвалу андроцеїв було в 2,5 разів менше, проте утворювалося більше виводкових верхівок. Найбільшу продуктивність чоловічих особин встановлено у зразках моху із торфокар'єру в околицях смт Лопатин (21-23 андроцеї з 7-21 антеридіями) та на північній експозиції вершини відвалу шахти



Рис. 1. Жіночі (a) і чоловічі (b) рослини *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. з гаметангіями.

“Надія” (7-20 андроцеїв з 6-16 антеридіями). Статева продуктивність гінецеїв набагато нижча, порівняно з андроцеями. Максимальну продуктивність жіночих рослин (рис. 1) визначено у зразках моху з тераси відвалу шахти “Візейська” і дещо меншу – із відкритої ділянки на території підземної виплавки сірки.

Встановлено, що стресові умови на девастованих 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 субстратів на відвалах вугільних шахт істотно впливає на спорогенез моху. Натомість з території підземної виплавки сірки до 95 % спор були повністю сформованими і життєздатними.

Таким чином, для *C. introflexus* на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівської області властива висока репродуктивна здатність: він активно утворює як статеві, так і нестатеві діаспори. У репродуктивній стратегії моху розмноження спеціалізованими виводковими органами і фрагментами гаметофіту має важливе значення для збереження локалітету, поширення і швидкого заселення нових ділянок.

МОРФОЛОГІЧНА ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА МІНЛИВІСТЬ *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ ЛОКАЛІТЕТІВ

Вплив умов місць існування на морфологічну структуру мохових дернин. Встановлено (табл. 3), що на терасі відвалу ЦЗФ і терасі й вершині відвалу шахти “Візейська” густина дернин *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. 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. Така густина мохових дернин на відвалах вугільних шахт, очевидно, зумовлена пристосуваннями виду до водного дефіциту. У дернинах моху із цих локалітетів довжина та облиственість пагонів, розміри листків й індекс листкової поверхні зменшувались приблизно на 20-25 %, порівняно з іншими локалітетами. Очевидно, в несприятливих мікрокліматичних умовах 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 густану дернин, проте там зафіксовано найбільші розміри пагонів і листків, порівняно з іншими локалітетами.

Відзначено, що на території підземної виплавки сірки та колишніх торфокар'єрів листки моху були ширшими і довшими, порівняно із зразками моху, відібраного на відвалах ЦЗФ та шахти "Візейська", що, мабуть, спричинено мікрокліматичними умовами локалітетів існування.

Таблиця 3.

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

Локалітет	Густина дернини, пагонів/см ²	Висота пагона, см	Індекс листової поверхні	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.

Отже, пристосування *C. introflexus* до значних змін мікрокліматичних умов вершини відвалу зумовлені, насамперед, пластичністю морфологічної структури дернин, а саме змінами їх густоти та розмірів листків. Збільшення облиственості пагонів та ІЛП 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.

Водний режим дернин *C. introflexus* на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області. Відносний вміст води у моховому покриві змінювався від 2,7 % до 42,6 % залежно від мікрокліматичних умов досліджуваних територій. 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. На освітлених ділянках відвалів вугільних шахт, на яких 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, в умовах нестачі вологи мох зберігає здатність до регідратації й нормального функціонування після припинення дії стресу.

Встановлено, що у процесі регідратації протягом 2 годин *C. introflexus* запасав воду в 2-5 разів більше своєї власної маси, що зумовлено його анатомо-морфологічною будовою (щільна дернина) та фізіолого-біохімічними показниками залежно від умов існування. Це свідчить про те, що протягом спекотного дня мох поступово втрачає воду, а під час випадання роси чи атмосферних опадів швидко відновлює водний баланс і функціонування структур гаметофіту.

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

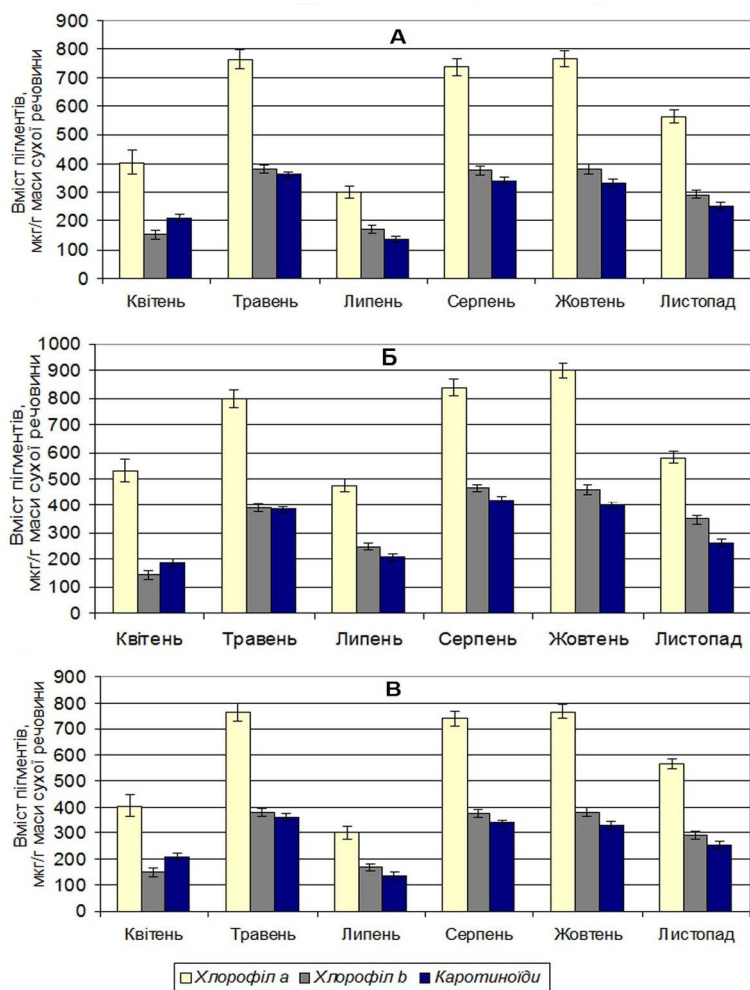


Рис. 2. Сезонна динаміка вмісту пігментів фотосинтезу (мкг/г маси сухої речовини) у пагонах *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. із різних ділянок вершини відвалу шахти “Надія”. А – північна, Б – північно-західна, В – східна ділянки.

північно-західній ділянках у листопаді їх вміст був меншим, що, можливо, зумовлено зниженням температури та інтенсивності освітлення. Збільшення вмісту і співвідношення пігментів в осінній період, можливо, було проявом компенсаторних механізмів, спрямованих на відтворення фотосинтетичної функції після літнього сповільнення та нейтралізації впливу негативних чинників.

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 (рис. 2). Навесні, коли інтенсивно росли і розвивалися пагони *C. introflexus*, вміст зелених пігментів збільшувався, особливо хлорофілу *a*. Істотне збільшення вмісту жовтих пігментів – каротиноїдів відзначено навесні та восени, коли інсоляція була значно більшою під наметом дерев, ніж у літній період. 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 більшу стабільність пігмент-білкових комплексів тилакоїдів. Протягом серпня і жовтня на всіх дослідних ділянках відвалу відзначали значне збільшення вмісту пластидних пігментів, лише на північній та

Важливим показником первинних фотохімічних стадій фотосинтезу, які слугують джерелом енергії для темного відновлення вуглекислоти, є фотохімічна активність хлорофілу. Результати аналізу її сезонних змін свідчать, що активність хлорофілу у хлоропластах *C. introflexus* протягом весняних місяців збільшувалась у всіх локалітетах: на північній – від 15,15 до 30,09 мкМ•год/мг хлорофілу, північно-західній – 26,31-34,54 мкМ•год/мг хлорофілу, та східній експозиціях вершини відвалу – 29,73-38,76 мкМ•год/мг хлорофілу. Протягом травня-липня цей показник був найбільшим і становив 34,54-42,84 мкМ•год/мг хлорофілу. Проте, упродовж осінніх місяців фотохімічна активність хлорофілу різко знижувалася, а відтак і сповільнювалися первинні процеси фотосинтезу (у листопаді показник фотохімічної активності хлорофілу становив 5,99-8,54 мкМ•год/мг хлорофілу), що, можливо, зумовлено зростанням частки хлорофілу *b* та зниженням температури й інтенсивності освітлення.

Отже, зменшення співвідношення хлорофілів *a/b*, збільшення суми хлорофілів щодо каротиноїдів та осіннє пригнічення фотохімічної активності хлорофілу у хлоропластах відіграють важливу роль у захисті фотосинтетичної системи моху від руйнування за впливу високої інсоляції та нестабільного водного й температурного режиму субстрату на вершині відвалу. Проте, забезпечення оптимальною кількістю вологи підвищувало толерантність *C. introflexus* до несприятливих умов шахтного відвалу, а саме на східній ділянці вершини відвалу шахти “Надія” в умовах низького освітлення, але значної вологості субстрату відзначено стабільно високий вміст хлорофілів щодо каротиноїдів, що призводить до збереження здатності нейтралізувати негативний вплив умов середовища на фотосинтетичну активність.

Хлорофільний індекс (ХІ) як біомаркер первинної продуктивності мохових дернин. 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 (*C. introflexus*, *C. purpureus*, *P. 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. На відвалах ЦЗФ та шахти “Візейська” показники фітомаси та величини ХІ були значно меншими, порівняно із показниками на відвалі шахти “Надія”. Такі відмінності спричинені несприятливішими мікрокліматичними умовами у весняно-літній період.

Хлорофільний індекс мохового покриву на торфокар’єрі поблизу смт Лопатин був досить значним – 0,218 г/м². Тут у моховому ярусі угруповань 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 *F. hygrometrica*). Досить високі показники сумарного вмісту хлорофілів визначено у гаметофіті мохів *C. purpureus*, *P. piliferum*, *F. hygrometrica*, однак проективне покриття й фітомаса цих видів на відвалі були незначними, що суттєво вплинуло на величину їхнього хлорофільного індексу.

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* XI змінювався від 0,152 до 0,222 г/м², що свідчить про значний вплив асиміляційної поверхні мохового 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.

Аналіз вмісту біологічно активних речовин у гаметофіті моху залежно від умов локалітетів. Встановлено, що вміст розчинних вуглеводів підвищувався від весни до осені практично на 50 %, а вміст розчинних ліпідів – майже на 40 %. Це вказує на достатнє забезпечення асимілятами, тобто на оптимальний ріст і розвиток рослин моху, а також на нагромадження осмопротекторів, якими є цукри у стресових умовах. Протягом сезону найбільший вміст фенольних сполук у рослинах *C. introflexus* із досліджуваних територій відзначено улітку та пізно восени, що, вочевидь, зумовлено нагромадженням цих сполук за стресових умов (збільшення температури влітку та її зниження в осінні місяці). Показано, що протягом літа, коли діапазон температури повітря становив 30-36 °С, активність поліфенолоксидази у гаметофіті *C. introflexus* із усіх досліджуваних територій була більшою, порівняно із весняно-осінніми місяцями, коли діапазон мінливості температур становив 15-24 °С. Для більшості відібраних зразків визначено обернену залежність між загальним вмістом фенольних сполук та активністю поліфенолоксидази, що, вочевидь, зумовлено окисненням фенолів, у тому числі і внаслідок функціонування фенолоксидаз. 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.

ОЦІНКА ВПЛИВУ ДЕРНИН *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* НА УМОВИ СУБСТРАТІВ АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЙ

Зміни актуальної кислотності субстрату на територіях гірничодобувних підприємств Львівської області. На території досліджень встановлено значну мінливість показників рН субстрату (від 3,0 до 5,9), що зумовлено особливостями цих територій та неоднорідними умовами зволоженості. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. 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 відзначено 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 визначено 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 незадернованим субстратом, що свідчить про зниження кислотності і вплив моху на властивості поверхневого шару субстратів. Очевидно, під впливом мохової дернини

встановлюються оптимальні слабоекислі умови, які сприяють процесам руйнування породних мінералів, поглинання та транспорту речовин. Такі умови поступово стають оптимальними для поселення та росту судинних рослин.

Вплив дернин *C. introflexus* на нагромадження органічного Карбону у верхньому шарі субстрату різних локалітетів. Найменший вміст органічного Карбону визначено на відвалі ЦЗФ: в оголеному субстраті 0,1-0,2 %, під моховим покривом – 0,3-0,4 %, що зумовлено нагромадженням органічних речовин у субстраті відвалу під дернинами моху. На природно зарослому та рекультивованому шахтних відвалах вміст органічного Карбону під моховим покривом збільшувався до 1,2-1,5 %, що спричинено рекультивацією відвалу шахти “Надія” та природним відновленням рослинного покриву протягом тривалого часу на відвалі шахти “Візейська”. Оскільки на території видобутку сірки субстрат представлений переважно піщаним ґрунтом, який бідний на органічний Карбон, то і під моховим покривом визначено його незначну кількість, яка становила близько 0,6-0,7 %.

На підставі порівняння вмісту органічного Карбону в оголеному субстраті та під дернинами *C. introflexus* виявлено статистично достовірне збільшення його вмісту під моховим покривом, що свідчить про формування органічно-акумулятивного шару субстратів, утвореного продуктами розкладу мохової дернини. 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 рекультивованому відвалі шахти “Надія”, а також на природно зарослому відвалі шахти “Візейська”).

Розподіл основних макро- і мікроелементів у субстраті й гаметофіті моху. Показано, що у нижній, бурій частині гаметофіту нагромаджується у 1,6-2,2 рази більше мікроелементів, ніж у зеленій фотосинтезуючій. Коефіцієнти біотичного поглинання (КБП) *C. introflexus* розраховані для Cu, Zn, Ni, Mn, Fe на різних ділянках відвалів і колишніх торфокар’єрів перебувають у межах середніх значень для рослин. Лише для Zn і Cu на торфокар’єрі біля смт Лопатин та для Ni на території торфокар’єрів та відвалу шахти “Візейська” КБП був на порядок більший, що свідчить про значний вплив *C. introflexus* на біогеохімічний розподіл цих мікроелементів у досліджуваних локалітетах. *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 стійкість моху до підвищених концентрацій токсичних елементів. Це, очевидно, є адаптивною реакцією, що забезпечує можливість заселення *C. introflexus* сильноокислих субстратів на девастованих територіях та збільшення його проективного покриття.

ЕКОЛОГІЧНА ПЛАСТИЧНІСТЬ ТА АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ДЛЯ РОЗШИРЕННЯ АРЕАЛУ *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS*

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 мох здійснює основні процеси життєдіяльності. Заселення *C. introflexus* техногенних територій свідчить про значну екологічну амплітуду моху, здатність пристосовуватися до рН субстрату, вмісту органічних і поживних речовин у ньому. За екологічною характеристикою *C. introflexus* є ацидофіл, оліготроф, ксеромезофіт.

Встановлено, що визначальна специфіка фенотипної пластичності моху зводиться до стратегії збереження водних запасів. Дослідженнями толерантності виду до висушування показано, що він стійкий до дефіциту вологи завдяки своїй життєвій формі (щільна дернина). Відзначено, що зміни морфологічної структури дернин зумовлені пластичністю будови пагонів та листків, що є одним із механізмів фотозахисту, який, спричиняючи самозатінення листків, сприяє їх захисту від сонячної радіації та утримуванню вологи всередині дернин. Щільні дернини *C. introflexus* здатні істотно оптимізувати температуру субстрату – охолоджувати поверхневі шари влітку і довше утримувати тепло навесні та восени.

Отже, у несприятливих умовах техногенного середовища *C. introflexus* проявляє різну міру пристосованості та фенотипної пластичності. Можна спрогнозувати його подальше поширення на девастованих територіях як України, так і Східної Європи, оскільки поширення виду можливе на значні відстані. 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 Малеого Полісся. Отримано такі основні наукові результати:

1. Встановлено, що за екологічною характеристикою *C. introflexus* є ацидофіл, оліготроф, ксеромезофіт. На девастованих 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 асимілянтами 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 ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях України, які входять до міжнародних наукометричних баз даних

1. Лобачевська О. В. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид моху для флори України / О. В. Лобачевська, **Р. Р. Соханьчак** // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 3. – С. 432-437.
2. **Соханьчак Р. Р.** Вплив моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на відновлення техногенних субстратів шахтних відвалів / Р. Р. Соханьчак, О. В. Лобачевська // Біологічні студії (Studia Biologica). – 2012. – Т. 6, №1. – С. 101-108.
3. **Соханьчак Р. Р.** Сезонні зміни у пігментному комплексі моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на вершині відвалу шахти „Надія”) / Р. Р. Соханьчак, О. В. Лобачевська, С. В. Бешлей // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2013. – Вип. 62. – С. 180-187.
4. Бешлей С. В. Вміст фенолів і активність поліфенолоксидази в гаметофіті *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та *Bryum argenteum* Hedw. за умов росту на відвалі шахти «Надія» / С. В. Бешлей, **Р. Р. Соханьчак**, О. В. Лобачевська, Л. І. Карпінець // Вісник Львівського університету. Серія: біологічна. – 2015. – Вип. 69. – С. 256-264.

Статті у фахових виданнях України, які входять до переліку МОН України

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

Матеріали наукових конференцій

6. Лобачевская О. В. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид во флоре України / О. В. Лобачевская, **Р. Р. Соханьчак** // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. Нижний Тагил, 1-5 марта 2010 г. Ч. 1 / отв. ред. Т.В. Жуйкова, О.В. Семенова, О.А. Тимохина; Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. – Нижний Тагил, 2010. – С. 374-375.
7. **Соханьчак Р. Р.** Особливості інвазивності мохоподібних / Р. Р. Соханьчак // Сучасні проблеми збереження біотичної та ландшафтної різноманітності: мат-ли наукової конференції. Шацьк, 2-5 вересня 2010 р. – С. 97-98.
8. **Соханьчак Р. Р.** Деякі морфо-фізіологічні характеристики *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. / Р. Р. Соханьчак // Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат-ли міжнародної конференції молодих учених. Ялта, 21-25 вересня 2010 р. – С. 87-88.
9. **Соханьчак Р. Р.** *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: морфологічні особливості, поширення та репродуктивна здатність / Р. Р. Соханьчак // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: мат-ли десятої наукової конференції молодих учених. Львів, 7-8 жовтня 2010 р. – С. 64-66.
10. **Соханьчак Р. Р.** Сезонні зміни вмісту фотосинтетичних пігментів моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. з різних місцезростань шахтного відвалу / Р. Р. Соханьчак // Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат-ли міжнародної конференції молодих учених. Березне, 9-13 серпня 2011 р. – С. 202-203.
11. **Соханьчак Р. Р.** Вплив моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на процеси первинного ґрунтоутворення на шахтних відвалах / Р. Р. Соханьчак // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: мат-ли наукової конференції. Шацьк, 8-11 вересня 2011 р. – С. 100-101.
12. **Соханьчак Р. Р.** Особливості накопичення макро- та мікроелементів у гаметофорах моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на породах шахтного відвалу / Р. Р. Соханьчак // Відновлення порушених природних екосистем: мат-ли IV міжнародної наукової конференції. Донецьк, 18-21 жовтня 2011 р. – С. 339-341.
13. **Соханьчак Р. Р.** Сезонні зміни пігментного комплексу *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. залежно від мікрокліматичних умов на відвалі шахти “Надія” (Львівська обл.) / Р. Р. Соханьчак // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: мат-ли одинадцятої наукової конференції молодих учених. Львів, 23-25 травня 2012 р. – С. 207-208.
14. **Соханьчак Р. Р.** Вміст білків, жирів та розчинних вуглеводів у гаметофіті моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. за росту на шахтному відвалі / Р. Р. Соханьчак // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: мат-ли наукової конференції. Шацьк, 6-9 вересня 2012 р. – С. 67-68.
15. **Соханьчак Р. Р.** Зміни морфометричних показників моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. залежно від мікрокліматичних умов відвалу шахти “Надія” (Львівська обл.) / Р. Р. Соханьчак // Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат-ли міжнародної конференції молодих учених. Щолкіне, 18-22 червня 2013 р. – С. 268-269.
16. **Соханьчак Р. Р.** Сезонні зміни міцності хлорофіл-білкових комплексів та спектрів поглинання пігментів моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. залежно від мікро-

- кліматичних та едафічних умов техногенно змінених територій / Р. Р. Соханьчак, С. В. Бешлей // Відновлення порушених природних екосистем: мат-ли IV міжнародної наукової конференції. Донецьк, 12-15 травня 2014 р. – С. 400-402.
17. **Соханьчак Р. Р.** Зміни вмісту фенольних сполук та активності поліфенолоксидази у гаметофіті моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. за росту на субстратах відвалу шахти "Надія" та торфокар'єрів (Львівська обл.) / Р. Р. Соханьчак // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: мат-ли наукової конференції. Шацьк, 11-14 вересня 2014 р. – С. 79-81.
18. **Соханьчак Р. Р.** Мінливість морфометричних показників, оводненості гаметофіту та ступеня розкладу мохових дернин *Ceratodon purpureus* і *Campylopus introflexus* залежно від умов антропогенно змінених територій Львівщини / Р. Р. Соханьчак // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: мат-ли Першої (Дванадцятої) Міжнародної наукової конференції молодих учених. Львів, 21-22 травня 2015 р. – С. 206-208.
19. **Соханьчак Р. Р.** Мінливість вегетативних клонів гаметофіту моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. за впливу іонів кадмію та свинцю / Р. Р. Соханьчак // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: мат-ли наукової конференції. Шацьк, 10-13 вересня 2015 р. – С. 98-99.
20. **Соханьчак Р. Р.** Морфологічна мінливість гаметофіту *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на територіях підземної виплавки сірки, відвалів вугільних шахт і колишніх торфокар'єрів (Львівська область) / Р. Р. Соханьчак, С. В. Бешлей // Біологічні дослідження – 2016: мат-ли VII Всеукраїнської науково-практичної конференції (Житомир, 10-11 березня 2016 р.). – Житомир, 2016. – С. 136-138.
21. Лобачевська О. В. Нові відомості про поширення мохоподібних на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району / О. В. Лобачевська, **Р. Р. Соханьчак**, Л. І. Карпінєць // Проблеми відтворення та охорони біорізноманіття України: матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції (Полтава, 14 квітня 2016 р.). – Полтава: Астроя, 2016. – С. 92-95.
22. Лобачевська О. В. Формування статевої структури адвентивного виду моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на різних техногенних територіях / О. В. Лобачевська, **Р. Р. Соханьчак**, І. В. Смерек // Актуальні питання розвитку біології та екології: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції (Вінниця, 3-7 жовтня 2016 р.). Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – С. 258-261.
23. **Sokhan'chak R. R.** Influence of the moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. on the optimization of mine dumps' technogenic substrates / R. R. Sokhan'chak // Инновационные направления современной физиологии растений: мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Москва, 2-6 июня 2013 г. – С. 231.

АНОТАЦІЯ

Соханьчак Р. Р. Адаптивний потенціал адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на девастрованих територіях гірничодобувних підприємств Львівської області. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Інститут екології Карпат НАН України, Львів, 2017.

Дисертація присвячена дослідженню адаптивного потенціалу нового для флори України адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівської області. Встановлено первинну продуктивність, екологічну пластичність, особливості репродуктивної стратегії виду на відвалах вугільних шахт, території підземної виплавки сірки та колишніх торфокар'єрах. Показано, що фізіолого-біохімічні показники пристосування *C. introflexus* до абіотичних чинників антропогенно порушених територій зумовлені змінами морфологічної структури дернин, фітомаси, проективного покриття, функціонування фотосинтетичного апарату моху (зміни вмісту і співвідношення пігментів фотосинтезу, міцності зв'язку хлорофіл-білкових комплексів, фотохімічної активності хлоропластів) і метаболізму біологічно активних речовин (білків, ліпідів, вуглеводів, фенолів).

При заселенні субстратів *C. introflexus* змінюються їх фізико-хімічні показники внаслідок зміни температурного та водного режимів, перерозподілу мікро- та макроелементів між субстратом і гаметофітом моху, збільшення вмісту органічної речовини у верхньому шарі субстрату.

Ключові слова: *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid, адвентивний мох, адаптивний потенціал, репродуктивна стратегія, девастовані території.

АННОТАЦИЯ

Соханьчак Р. Р. Адаптивный потенциал адвентивного мха *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на девастированных территориях горнодобывающих предприятий Львовской области). – На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.16 – экология. – Институт экологии Карпат НАН Украины, Львов, 2017.

Диссертация посвящена исследованию адаптивного потенциала нового для флоры Украины адвентивного мха *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на девастированных территориях горнодобывающих предприятий Львовской области. Установлено первичную продуктивность, экологическую пластичность, особенности репродуктивной стратегии вида на отвалах угольных шахт, территории подземной выплавки серы и бывших торфокарьерах. Показано, что физиолого-биохимические показатели приспособлений *C. introflexus* к абиотическим факторам антропогенно нарушенных территорий обусловлены изменениями морфологической структуры дерновин, фитомассы, проективного покрытия, функционирования фотосинтетического аппарата мха (изменения содержания и соотношения пигментов фотосинтеза, прочности связи хлорофилл-белковых комплексов, фотохимической активности хлоропластов) и метаболизма биологически активных веществ (белков, липидов, углеводов, фенолов).

При заселении субстратов *C. introflexus* изменяются их физико-химические показатели вследствие изменения температурного и водного режимов, перераспределения микро- и макроэлементов между субстратом и гаметофітом мха, увеличение содержания органического вещества в верхнем слое субстрата.

Ключевые слова: *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid, адвентивный мох, адаптивный потенциал, репродуктивная стратегия, девастированные территории.

SUMMARY

Sokhanchak R. R. The adaptive potential of alien moss *Campylopus introflexus* (L.) Roth on the devastated areas of mining enterprises in Lviv region. – Manuscript.

Thesis for a PhD degree in Biology, speciality 03.00.16 – Ecology. – Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, 2017.

The thesis is devoted to the research of adaptive potential of moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., new species for Ukrainian flora, on the devastated areas of mining companies of Lviv region. It was determined the primary productivity, ecological plasticity, features of reproductive strategies of species on heaps of coal mines, underground sulfur smelting area and former peat quarries. The successful distribution of *C. introflexus* on technologically modified areas indicates the significant ecological amplitude of moss, the ability to adapt to the substrate pH and simplicity to the content of organic components and nutrients in the substrate. According to the ecological characteristic *C. introflexus* belong to acidophile, oligotrophic, xeromezophyte species.

It was shown that the physiological and biochemical indicators of adaptation of *C. introflexus* to the abiotic factors of anthropogenically disturbed areas were caused by the changes in the morphological structure of turfs, biomass, projective cover, the functioning of moss photosynthetic apparatus (changes in the content and correlation of pigments, the strength of chlorophyll-protein complexes, photochemical activity of chloroplasts) and metabolism of biologically active substances (proteins, lipids, carbohydrates, phenols). A significant increasing of biomass and projective cover of *C. introflexus* in newly discovered localities indicates the relatively high moss productivity and its successful reproduction on the primary and affected secondary substrates of post- anthropogenic areas.

The overgrowing of technologically modified areas by *C. introflexus* caused the changing of the physical and chemical properties of substrates due to the changes of temperature and water regimes, micro- and macroelements between the substrate and moss gametophyte, increasing of organic matter content in the top layer of the substrate. High absorption capacity of moss promotes the accumulation of moisture, establishing the optimal conditions inside the turf and in the upper layer of the substrate. The turfs of *C. introflexus* delay a significant amount of sand and other particulate substrate. These promote the strengthening of the upper layer and reduce the mobility of anthropogenic substrates. The habitation of technologically modified areas by alien moss, which has a life form of dense turf, improves the properties of their substrates, promotes the renaturalization of areas and future development of vascular plants.

Thus, *C. introflexus* possess different degrees of adaptability and phenotypical plasticity in the unfavourable conditions of devastated environment: its morphological structure, reproductive capacity and multilevel aspects of physiological and biochemical adaptive strategies vary depending on the conditions of specific territory. We can predict the further distribution of moss *C. introflexus* on the technologically modified areas of Ukraine and Eastern Europe. The distribution of moss *C. introflexus* on the affected substrates with increased temperature and slightly acidic reaction of the substrate and on the forest ecosystems of Male Polissia.

Key words: *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid, alien moos, adaptive potential, reproductive strategy, devastated territories.