

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЕКОЛОГІЇ КАРПАТ**

РОЛЬ БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ В РЕВІТАЛІЗАЦІЇ АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ



**За редакцією
кандидата біологічних наук
О.В. Лобачевської**

Львів – 2022

Лобачевська О.В., Рабик І.В., Кияк Н.Я., Данилків І.С., Карпинець Л.І., Соханьчак Р.Р., Бешлей С.В., Щербаченко О.І., Баїк О.Л., Кіт Н.А., Хоркавців Я.Д., Хомин І.Г. **Роль бріофітного покриву в ревіталізації антропогенно трансформованих територій** / За ред. к.б.н. О.В. Лобачевської. – Львів: **Видавництво**, 2022. – 241 с.

У книзі представлено результати досліджень видового складу, еколого-біоморфологічної структури та репродуктивної стратегії бріофітів залежно від екологічних умов на антропогенно змінених територіях Язівського, Немирівського та Подорожненського сірчаних родовищ, Бориславського нафтогазоконденсатного родовища, породних відвалів вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району та хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”. Встановлена сезонна динаміка бріофітного покриву, спектр життєвих форм та життєвих стратегій мохоподібних на техногенно змінених територіях. Виявлено особливості статевої структури та репродуктивної стратегії мохів залежно від впливу екологічних чинників техноекотопів. Визначена участь бріофітів у ревіталізації антропогенно трансформованих територій: зміні водно-температурного мікрорежиму, кислотності, нагромадження макро- та мікроелементів, у верхньому шарі техногенних субстратів. Видання буде корисним для науковців у галузі бріології, екології, викладачів, студентів та аспірантів природничих і біологічних спеціальностей.

Lobachevska O., Rabyk I., Kyiak N., Danylkiv I., Karpinets L., Sochan'chak R., Beshley S., Shcherbachenko O., Baik O., Kit N., Khorkavtsiv Y., Khomyn I. Role of the bryophyte cover in revitelization of the antropogenic transformed territories // Ed. by PhD. O. Lobachevska. – Lviv:xxx, 2022. – 241 pp.

The book presents the results of investigations of the species composition, ecological and biomorphological structure and reproductive strategy of bryophytes depending on the ecological conditions at the anthropogenically changed areas of Yaziv, Nemyriv and Podorozhne sulfur deposits, the oil and gas condensate field in Boryslav, of rock dumps of Chervonograd Industrial Mining Region and tailings storage of the Stebnyk Mining and Chemical Enterprise “Polyminerall”. The seasonal dynamics of the bryophyte cover, the spectrum of life forms and life strategies of mosses at the technogenically changed territories was established. Peculiarities of sexual structure and reproductive strategy of mosses depending on the influence of ecological factors of technogenic ecotopes was revealed. It was determined the participation of bryophytes in the revitalization of anthropogenically transformed territories: changes of water and temperature microregime, acidity, accumulation of macro- and microelements in the upper layer of technogenic substrates. For scientists in the field of bryology and ecology, teachers, students and postgraduate students of natural and biological sciences.

Рецензенти: **Терек О.І.**, доктор біологічних наук, професор кафедри фізіології та екології рослин Львівського національного університету імені Івана Франка, Заслужений працівник освіти України, академік АН ВШ України

Мамчур З.І., кандидат біологічних наук, завідувач кафедри екології Львівського національного університету імені Івана Франка

Рекомендовано до друку вченою радою Інституту екології Карпат НАН України.

Монографія містить результати досліджень з фундаментальних базових тем 0110U000206 та 0115U002646 в рамках тематики НАН України та грантової підтримки Державного фонду фундаментальних досліджень за конкурсними проектами 0107U007692 і УНТЦ № 5032.

© Лобачевська О.В., Рабик І.В., Кияк Н.Я., Данилків І.С., та ін., 2021

© Інститут екології Карпат НАН України, 2021

ISBN

ЗМІСТ

ВСТУП	<i>(Лобачевська О.В.)</i>	7
1. РОЛЬ МОХОПОДІБНИХ У ФУНКЦІОНУВАННІ ЕКОСИСТЕМ	<i>(Лобачевська О.В.)</i>	10
2. ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРИТОРІЙ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ		19
2.1.	Особливості досліджуваних територій <i>(Рабик І.В., Лобачевська О.В., Бешлей С.В., Кияк Н.Я.)</i>	19
2.2.	Об'єкти і методи досліджень <i>(Рабик І.В., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Соханьчак Р.Р., Щербаченко О.І.)</i>	28
3. СТРУКТУРА І ДИНАМІКА БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ СІРЧАНИХ РОДОВИЩ		36
3.1.	Таксономічний аналіз мохоподібних на території видобутку сірки <i>(Данилків І.С., Рабик І.В.)</i>	37
3.2.	Дослідження життєвих форм мохів (Язівське та Немирівське сірчані родовища) <i>(Данилків І.С., Рабик І.В.)</i>	44
3.3.	Сезонна динаміка бріофітного покриву на відвалі видобутку сірки <i>(Данилків І.С., Рабик І.В., Щербаченко О.І., Кім Н.А.)</i>	48
3.4.	Участь мохоподібних у ревіталізації девастрованих територій видобутку сірки	54
3.4.1.	Вплив мохів на кислотність та вміст вологи у верхньому шарі техногенного субстрату породного відвалу <i>(Лобачевська О.В.)</i>	54
3.4.2.	Сезонні зміни температурного та водного режимів поверхневих шарів техногенного субстрату під впливом бріофітного покриву <i>(Рабик І.В., Щербаченко О.І.)</i>	60
3.4.3.	Участь мохів у нагромадженні органічного карбону, нітрогену, фосфору та калію <i>(Кияк Н.Я., Баїк О.Л.)</i>	64
3.4.4.	Вплив домінантного моху <i>Dicranella cerviculata</i> на відновлення поверхневих шарів субстрату порушених територій підземної виплавки сірки <i>(Щербаченко О.І.,</i>	

3.5.	Стан бріофітного покриву залежно від умов ревіталізації посттехногенних територій (Данилків І.С., Рабик І.В., Лобачевська О.В., Щербаченко О.І.)	81
4.	ВИДОВИЙ СКЛАД ТА ЕКОЛОГО-БІОМОРФОЛОГІЧНА СТРУКТУРА БРІОФІТІВ ЗАЛЕЖНО ВІД ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ НА АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЯХ ПОРОДНИХ ВІДВАЛІВ ВУГІЛЬНИХ ШАХТ ЧЕРВОНОГРАДСЬКОГО ГІРНИЧОПРОМИСЛОВОГО РАЙОНУ (ЧГПР)	93
4.1.	Видовий склад та таксономічний аналіз бріофітів породних відвалів ЧГПР (Лобачевська О.В.)	93
4.2.	Екологічні групи та типи життєвих стратегій мохоподібних (Лобачевська О.В.)	96
4.3.	Видовий склад, біоморфна та екологічна структури епігейних бріосинузій, спектр їх географічних елементів (Лобачевська О.В., Карпінець Л.І.)	103
4.4.	Участь бріофітних угруповань у відновних процесах техноземів на породних відвалах ЧГПР	122
4.4.1.	Вплив мохів на мікрокліматичні умови едафотопів та їх адаптивні реакції (Лобачевська О.В., Карпінець Л.І.)	122
4.4.2.	Нагромадження макроелементів у мохових дернинах та поверхневому шарі техносубстрату (Карпінець Л.І., Лобачевська О.В.)	130
4.4.3.	Вплив мохового покриву на вміст загального нітрогену і важких металів у гаметофіті мохів та поверхневому шарі техногенного субстрату шахтних відвалів ЧГПР (Карпінець Л.І., Лобачевська О.В.)	134
4.5.	Морфо-біологічна характеристика нового для бріофлори України адвентивного виду моху <i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid. (Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р.)	140
4.6.	Морфологічна структура дернин <i>Campylopus introflexus</i> , мінливість фітомаси та проективного покриття моху в різних локалітетах	

	гірничовидобувних територій Львівської області (Соханьчак Р.Р., Лобачевська О.В., Бешлей С.В.)	143
4.7.	Вплив мохового покриву на водно-температурний мікрорежим, кислотність, нагромадження макро- та мікроелементів у верхньому шарі техногенних субстратів (Соханьчак Р.Р., Лобачевська О.В., Бешлей С.В.)	148
5.	ОЦІНКА МІНЛИВОСТІ ВИДОВОГО СКЛАДУ ТА ЕКОЛОГІЧНОЇ СТРУКТУРИ БРІОФІТІВ НА ТЕРИТОРІЇ НАФТОВОГО РОДОВИЩА М. БОРИСЛАВ (Рабик І.В., Кияк Н.Я., Хоркавиців Я.Д.)	155
6.	ВИДОВИЙ СКЛАД ТА ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА МОХОПОДІБНИХ, ЇХ УЧАСТЬ У РЕВІТАЛІЗАЦІЇ ТЕРИТОРІЇ ХВОСТОСХОВИЩА СТЕБНИЦЬКОГО ГІРНИЧО-ХІМІЧНОГО ПІДПРИЄМСТВА “ПОЛІМІНЕРАЛ”	163
6.1.	Закономірності поширення мохоподібних залежно від рівня засолення на території хвостосховища (Лобачевська О.В., Рабик І.В., Кияк Н.Я.)	163
6.2.	Роль бріофітного покриву у ревіталізації субстрату на посттехногенних засолених територіях (Кияк Н.Я.)	171
6.3.	Вплив мохового покриву на мікробну біомасу та чисельність основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів у субстратах хвостосховища (Кияк Н.Я.)	177
7.	РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ МОХОПОДІБНИХ В УМОВАХ ТЕХНОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЙ	184
7.1.	Основні типи вегетативного розмноження мохоподібних (Лобачевська О.В., Рабик І.В., Хомин І.Г.)	184
7.2.	Особливості морфології безстатевих репродуктивних пропагул домінантних видів та їх розвитку <i>in vitro</i> (Лобачевська О.В.)	188
7.3.	Статева структура та розвиток фертильних рослин домінантних видів мохів на породних відвалах видобутку сірки як прояв адаптогенезу в умовах порушених територій (Лобачевська О.В.)	190

7.3.1. Порівняльний аналіз репродуктивного зусилля домінантних видів мохів залежно від водного та температурного режиму місцевиростань (<i>Данилків І.С., Рабик І.В., Щербаченко О.І.</i>)	196
7.5. Особливості статеві структури та репродуктивної стратегії моху <i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid. залежно від впливу екологічних чинників техноекотопів (<i>Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р.</i>)	
ПІДСУМКИ (<i>Лобачевська О.В.</i>).	204
ЛІТЕРАТУРА	209

ВСТУП

Мохоподібні – найдревніші представники вищих рослин на Землі, уперше були знайдені у відкладах девонського періоду. Найбільше викопних бріофітів виявлено з пермського, і особливо, кайнозойського періодів палеозойської ери (Бардунов, 1984; 1989). Аналіз знайдених решток свідчить, що різноманітність видового складу мохоподібних формувалася впродовж цих геологічних періодів, після чого їх еволюція дещо сповільнилася, оскільки більшість викопних мохів фенотипно дуже подібні до сучасних. Мохоподібні характеризуються надзвичайно широкими видовими ареалами як неперервними, так і диз'юнктивними. На відміну від квіткових рослин, флора яких представлена на усіх континентах різними, але близькими видами, бріофлору репрезентують переважно одні і ті ж види (Shaw et al., 2011). Не виключено, що причина такого одноманіття зумовлена гаплоїдним станом гаметофіту – основної фази розвитку мохоподібних, домінування якої сповільнило їх еволюцію через відсутність гетерозигот. Тому будь-які мутації піддавалися природному добору й елімінувалися ті форми, які слабше адаптувалися до конкретних умов середовища. Адаптивний потенціал мохоподібних формувався на основі їх фенотипної мінливості і є надзвичайно широким для будь-якого екологічного фактора – вологості, температури, освітлення чи інших, аж до їх екстремальної напруженості. Тому у ході тривалої адаптації мохоподібні заселили всі можливі для життя рослин екотопи.

Майже 60 % мохоподібних дуже рідко, а то й взагалі не утворюють спорогонів, а розмножуються вегетативно. Можливо, що й ця особливість мохоподібних пов'язана з гаплоїдним станом гаметофіту, який теоретично може сповільнювати темп еволюції, однак аналітично встановлено, що внутрішньовидова мінливість мохів не нижча, ніж у квіткових рослин (Wyatt, 1982). Мабуть, що наявність високого вмісту ДНК (Лобачевська, Демків, 1990) дає можливість багатьом видам нагромаджувати нейтральні гени, такі як, гени синтезу фітохелатинів (Shaw, 1988) або екзоцитозу металів (Richardson, 1981). Можна припустити, що початково вони не були задіяні в основних процесах метаболізму та формувалися як нейтральні гени, однак в умовах геохімічних аномалій отримали перевагу (Macnair, 1987). Про нагромадження у геномі мохів нейтральних генів свідчать дані щодо наявності генів ініціації і спеціалізації органів цвітіння, хоча у мохів його ніколи не було (Knight et al., 2002).

Мохоподібні – друга за чисельністю, після квіткових, група вищих рослин, яка у світовому ареалі представлена понад 20000 широко розповсюджених видів (Mishler, 2003; Goffinet, Shaw, 2008). Завдяки використанню новітніх методів дослідження закономірностей

нуклеотидного складу ДНК пластидного та ядерного геномів, секвенування, філогеномного та кладистичних аналізів із застосуванням ультраструктурних анатомо–морфологічних і генетичних даних встановлено, що до мохоподібних належать три філогенетично різні відділи, які розвиваються незалежно один від одного і принципово відрізняються за рівнем розвитку спорофіта та його зв'язком з гаметофітом (Shaw et al., 2011).

Мохоподібні займають базальне філогенетичне положення серед сучасних ембріофітів, які збереглися донині як нащадки перших наземних рослин. Вихід перших вищих рослин на сушу датується серединою Ордовіка, а саме 450–490 млн. років тому, але дані мультигенного секвенс–аналізу вказують, що це відбулося раніше – 1 млрд. років тому (Edwards et al., 1998; Mishler, 2001; Renzaglia et al., 2007; Потёмкин, 2007).

Підцарство або надвідділ Мохоподібні (Бріобіотіна) – Bryobiotina – представляє гаметофітний напрямок еволюції вищих рослин (Glime, Chavoutier, (2017). До надвідділу Bryobiotina належать три відділи:

відділ Marchantiophyta (Crandal–Stotler, Stotler @ Long, 2009);

відділ Bryophyta (Goffinet, Buck @ Shaw, 2009);

відділ Anthocerotophyta (Renzaglia, Villareal @ Duff, 2009).

Мохоподібні – це не примітивні предки судинних рослин, а самостійна філогенетична лінія розвитку рослинного світу, яка представляє особливу стратегію адаптації до життя в умовах нашої планети. Специфіка організації гаметофіту мохоподібних (невеликі розміри, відсутність розвинутої ризосфери, примітивна провідна система та інші морфо–фізіологічні характеристики) передбачає й відмінні від інших вищих рослин біологічні й екологічні особливості.

Еволюція мохоподібних відбувалася в напрямку розширення їх екологічної сфери внаслідок реалізації провідної життєвої стратегії: уникнення конкуренції (пристосування до епіфітного та епілітного способу життя, поширення на піонерних місцевиростаннях) та підвищення рівня толерантності до несприятливих чинників природного середовища: перегріву субстрату, нестачі та надлишку вологи, дефіциту мінеральних речовин (Shaw et al., 2011). Тип стратегії бріофітів, згідно з системою життєвих стратегій Г. Дюрінга (During, 1979), залежить від реакції видів на зміну абіотичних факторів, що проявляється в тривалості існування гаметофіту, розмірі спор та ступені репродуктивного зусилля. Вагомий вплив на адаптивний потенціал мохів, окрім гаплоїдності гаметофіту, має тривалість розвитку спорофіту, зокрема приховані генні мутації та інші геномні зміни в диплофазі.

Оскільки мохи переважно ростуть досить чисельними, густими групами одного або кількох видів, їх розвиток перш за все лімітується

постачанням води, тривалістю періоду високого водного потенціалу, необхідного для фотосинтетичної діяльності. У свою чергу це залежить від кількості води в капілярах усередині та між пагонами в колонії, яка характеризується певною структурою та щільністю. На відміну від епіфітних та епіксильних бріофітів, специфічні за поширенням групи наземних видів визначаються переважно градієнтами освітлення, поживністю та вологістю ґрунтів. Мохи, які відрізняються за стійкістю до впливу стресових факторів, реагують однотипно, що є проявом стратегії економії пластичних та енергетичних ресурсів рослин, але істотно відрізняються за швидкістю фізіологічних і структурних перебудов.

Встановлено (Рагуліна та ін., 2009; Бойко, 2010б), що мохоподібні зміною видового складу (появою чи зникненням окремих видів) реагують на мінімальні зміни екологічних факторів, і, таким чином, є винятково чутливими компонентами фізико-хімічних умов довкілля й ефективними індикаторами стану природного та антропогенно зміненого середовища. Спостерігаючи за змінами видового складу, проективного покриття домінантних та субдомінантних видів, їх репродуктивною здатністю можна простежити прояви впливу абіотичних та біотичних факторів середовища, на основі яких і визначити напрямок дії факторів та тенденцію їх подальших змін.

Роль бріофітів, які є невід'ємним компонентом рослинного покриву техногенно змінених територій та домінантами у піонерних угрупованнях на початкових стадіях їх формування, часто недооцінюється, а масштабні дослідження специфіки бріокомпонента як прояву адаптогенезу до умов техногенно трансформованого середовища, попри їх очевидну перспективність, лише розпочинаються.

У пропонованій читачу колективній монографії, яку підготували співробітники відділу екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат НАН України, представлені результати довготривалих досліджень розвитку бріофітного покриву, його структури та репродуктивної стратегії на антропогенно змінених територіях видобутку сірки, вугілля, нафти, калійних та магнезійних солей Львівщини.

Книга буде корисною для бріологів, ботаніків, екологів, працівників природоохоронних установ, адміністраторів рекреаційної індустрії, студентів, аспірантів і викладачів біологічних, екологічних та природоохоронних спеціальностей.

Автори завжди готові вислухати критичні зауваження й врахувати їх під час своїх подальших досліджень.

РОЗДІЛ 1.

РОЛЬ МОХОПОДІБНИХ У ФУНКЦІОНУВАННІ ЕКОСИСТЕМ

Мохоподібні надзвичайно еволюційно та екологічно різноманітна група вищих рослин (Renzaglia et al., 2018; Bell et al., 2020). 500 мільйонів років еволюції призвели до формування вражаючого діапазону їх анатомічних, морфологічних і фізіологічних пристосувань, завдяки яким вони займають майже всі наземні середовища існування.

Мохоподібним властиві риси, відмінні від судинних рослин, багато з яких стосуються розмноження (спори, нестатеве розмноження), динамічних водних відносин (пойкілогідрія, толерантність до висихання), морфології (архітектура пагонів, структура листків) та множинних масштабів взаємодії з навколишнім середовищем. Такі ознаки можна одночасно використовувати для пояснення реакцій на біотичні й абіотичні фактори навколишнього середовища та їх впливу на функціонування угруповань і екосистеми. У цьому контексті важливо відрізнити ознаки реакції (ті, які дають організму можливість рости і розмножуватися в певному угрупованні та середовищі) та ознаки ефекту (ті, які безпосередньо впливають на структуру угруповання та екосистеми). Значення такого розрізнення для мохоподібних відзначив Ганс Корнеліссен (Cornelissen et al., 2007), оскільки різні типи ознак можуть вимагати відмінних дослідницьких методологій. Окрім того, існує ймовірність перекриття між ознаками реакції та ефектами, причому деякі ознаки пов'язані як з функцією організму, так і з функцією екосистеми.

Важливо підкреслити різноманітний і істотний вплив мохоподібних на процеси екосистеми, включаючи первинну продуктивність, колообіг поживних речовин, гідрологію та екологічну взаємодію з іншими компонентами екосистеми. В умовах глобальних змін виникає нагальна потреба у базі даних ознак, до якої належить комплекс кореляційних зв'язків між ознаками реакції, ознаками ефекту та ознаками, які потрапляють до обох категорій, що зробить значний внесок у з'ясування інтегральних відносин між процесами рослини та екосистеми. Аналіз функціональних ознак, виявлення об'єднаних моделей у морфологічних і фізіологічних ознаках сприяли останнім досягненням в екології рослин (Díaz et al., 2015). Установлено, що на рівні окремих рослин анатомічні особливості та архітектура пагонів можуть визначати їх ріст і продуктивність. У більш широкому масштабі аналіз функціональних ознак може допомогти з'ясувати взаємозв'язки між складом видів і процесами екосистеми, що робить їх важливим інструментом для прогнозування впливу змін навколишнього середовища на рослини та опосередкованих ними процесів, таких як колообіг вуглецю і азоту.

Багатьом видам мохоподібних властивий більше ніж один тип розмноження, включаючи дуже широкий спектр спеціалізованих безстатевих органів розмноження на гаметофітній стадії розвитку (виводкові тільця, геми, виводкові гілки, фрагменти тощо). Статеве і безстатеве розмноження відрізняються за величиною та енергетичними затратами, що має функціональне значення для віддалей розповсюдження та ймовірності успішного відтворення (Laaka-Lindberg et al., 2003; Pohjamo et al., 2006). Ці ознаки впливають на розподіл видів і формування структури бріоугруповань (Tiselius et al., 2019). Навіть у межах виду, первинний тип розмноження може змінюватися залежно від середовища проживання та популяції (Blackstock, 2018). Величина репродуктивних структур, їх морфологія і стійкість до стресу можуть відігравати важливу роль у визначенні відстаней розсіювання діаспор та збереження їх банку. Спосіб розмноження також може впливати на фізіологічні функціональні ознаки рослин. У більшості випадків спорофіти мохоподібних залежать від батьківського гаметофіту, який, поряд з іншими відмінностями, пов'язаний з вираженням статі, що може призвести до більших фізіологічних витрат рослин, що експресують утворення жіночих особин. Установлено вплив статі на фізіологічні функціональні ознаки у мохоподібних – більші розміри листків і вища інтенсивність фотосинтезу жіночих особин у *Ceratodon purpureus*, висока водоутримуюча здатність та здатність утворювати мікробіом жіночих рослин у *Bryum argenteum* та висока толерантність до висушування в окремих популяціях *Marchantia inflexa* (Castetter et al., 2019).

Ознаки спорофіту можуть впливати як на водний статус дернин, так і на постачання поживних речовин до материнської рослини, а також умови та віддалі поширення спор (Johansson et al., 2014). У мохів важливу роль відіграє ковпачок (каліптра) – гаметофітна структура, яка утворюється з черевця архегонія, але тісно пов'язана зі спорофітом у регулюванні втрат води з певними наслідками для материнської рослини (Budke, Goffinet, 2016; Budke, 2019). Конвергентна еволюція таких характеристик як форма спорангію (Rose et al., 2016) і втрата продихів (Renzaglia et al., 2020) також представляють перспективні напрями досліджень для подальшої функціональної інтерпретації. Тривалість життя та фенологія істотно впливають на функціональні ознаки мохоподібних, що призводить до конвергентних комбінацій ознак, пов'язаних з життєвими стратегіями мохів.

В екосистемах мохоподібні впливають на різні аспекти біогеохімічного колообігу (Cornelissen et al., 2007), на опосередковану взаємодію рослини і ґрунту та зворотний зв'язок. Наприклад, через їхню стійкість до низьких температур та низьку/переривчасту доступність до

води, порівняно з деревними породами та іншими судинними рослинами, мохи в бореальному лісовому масиві можуть створювати до 50% річної валової первинної продукції. У бореальних лісах, торфовищах, лісах помірного клімату та тундрових екосистемах мохоподібні можуть вносити до 50% надходжень азоту через симбіотичні асоціації з N-фіксуєчими ціанобактеріями (DeLuca et al., 2002; Rousk et al., 2017). У екосистемах посушливих земель, мохи діють як ключовий вид у спільнотах біокірки (Reed et al., 2012; Coe, Sparks, 2014), їх прижиттєві виділення різко змінюють циклізацію азоту, його N-форми та їх доступність.

Через близькість до поверхні ґрунту в багатьох наземних екосистемах мохоподібні також можуть контролювати численні властивості ґрунту, починаючи від температури (Porada et al., 2016; Xiao, Bowker, 2020) до водоутримуючої здатності та швидкості розкладу підстилки (Cornelissen et al., 2007; Zuijlen et al., 2020). Хоча роль сфагнових мохів у заболочених місцях достатньо вивчена, деякі таксони мохоподібних також можуть мати значний вплив на середовище існування. У регіонах з тропічними гірськими умовами перехоплення туману мохоподібними може значно збільшити надходження та зберігання води (Chang et al., 2002; Ah-Peng et al., 2017). Мохоподібні в ґрунтовій кірці впливають на інфільтрацію та стік води (Xiao et al., 2019; Eldridge et al., 2020). Глобальне моделювання свідчить про значний гідрологічний вплив мохоподібних на перехоплення опадів (Porada et al., 2018) та гідравлічну провідність ґрунту (Voortman et al., 2014). Ці впливи мохоподібних є фундаментальними для первинної сукцесії в багатьох екстремальних ситуаціях.

Мохоподібні перші з вищих рослин беруть активну участь у функціонуванні екосистем, зокрема в процесі первинного ґрунтоутворення, а також у заростанні водойм: на їх місці утворюються болота. Роль мохів в єдиному ґрунтоутворюючому процесі не обмежується участю у першій його стадії, вони мають визначальне значення і в подальшому розвитку ґрунту, його еволюції. Мохові угруповання утворюють окремі фази болотяної та лугової стадій дернового періоду процесу ґрунтоутворення. Вони є перехідними ланками в змінах лісу лугом і останнього болотом.

У болотяних асоціаціях, де мохи є едифікаторами рослинних угруповань, внаслідок нагромадження відмерлої мохової дернини створюються високі концентрації водневих іонів. Як впливає розклад мохової дернини на реакцію поверхневого шару ґрунту одним із перших під керівництвом А.С. Лазаренка досліджував В.М. Мельничук (1956; 1957). Він розпочав дослідження з вивчення дискусійного питання: чи виникнення мохового покриву обумовлюється певною кислотністю

грунту, чи, навпаки, його кислотність створюється самою моховою дернинкою.

Результати 913 аналізів для 94 видів мохів Рівненської та Волинської областей України свідчать, що мохи поселяються в умовах певної кислотності, створеної розкладом лісової підстилки. Мохові угруповання поступово переходять від оксифільних до базифільних, значна частка (70,3 %) є видами з широкою амплітудою рН, стенотопні види становлять 29,7 %, серед яких переважають акрокарпні (67,9 %), серед еврифільних, навпаки, – плеврокарпні (61,8 %). Вченим було встановлено, що у щільних подушкоподібних дернинках *Leucobryum glaucum* верхній шар ґрунту товщиною до 1,5 см мав нижче рН, порівняно з глибшим шаром (до 3 см), оскільки просякання атмосферних опадів в ґрунт відбувалося значно повільніше, а разом з тим і дифузія перегнійних кислот в глибші шари ґрунту утруднювалося. У пухких дернинах *Polytrichum commune* та *P. juniperinum*, навпаки, більш кислими виявилися шари ґрунту, розміщені глибше від 2 см, у яких знаходилися рештки стебел моху.

Загальновідомою є стійкість мохів (у повітряно сухому стані) до шкідливого впливу низьких і високих температур. Така властивість пов'язана зі здатністю переходити в стан анабіозу за несприятливих умов, тобто їх пойкилогідричністю. Мохи завжди ростуть групами, утворюючи більше чи менше щільні дернинки. Такий груповий розвиток пагонів, безумовно, впливає на екологічні властивості кожного виду мохоподібних, створюючи своєрідні мікроумови середовища в окремих дернинах, а саме утворення власного мікросередовища.

Динаміку температурного фактора мікросередовища залежно від структури мохової дернинки досліджував В.М. Мельничук (1956). Результати досліджень засвідчили різницю в температурному режимі мохових дернинок різної щільності, форми та з анатомічними відмінностями вегетативних органів. Встановлено, що подушкоподібна форма дернинки *Leucobryum glaucum* є пристосуванням, яке дає можливість нівелювати різкі зміни температури зовнішнього середовища. Температурний режим вдень був нижчим, а вночі значно вищим, ніж температура повітря, проте, зазвичай, залежно від вологості дернинки і повітря та сили вітру цей показник дещо змінювався. У пухкій дернинці *Polytrichum formosum* температура змінювалася паралельно зміні температури повітря.

Пригнічення процесу транспірації у мохів призводить до фізіологічного охолодження, зводячись в основному до випаровування капілярної води, яка в порожнинах дернинок затримується з більшою силою, ніж в дернинах вищих рослин. Транспірація через клітинні стінки відбувається повільніше, порівняно з продихами судинних рослин.

Інтенсивне витрачання запасу вологи є однією з важливих особливостей водного режиму мохів. Проте істотної різниці щодо потужностей випаровування вологи між ксерофітами і мезофітами не виявлено. На основі результатів дисперсійного аналізу підтверджено, що інтенсивність випаровування зразків одного виду моху з відмінних місцевиростань не відрізняється між собою (Мельничук, 1961).

Порівняльний аналіз едифікаторно-ценотичного впливу лишайникового і зелено-мохового покривів на водний режим верхнього шару ґрунту в сухих сосняках здійснили Іпатов В.С. і Трофімець В.И. (Іпатов, Трофімець, 1988; Трофімець, Іпатов, 1990). У природних умовах мінімальна вологість лишайникової і мохової підстилок відрізнялася вдвічі (відповідно 18 і 35%). У вологий період жива частина дернинок виявилася вологішою, ніж підстилка. Це пояснюється більшою вологоємністю живої частини і тим, що вона перехоплює вологу опадів. У сухий період вологішою була підстилка, як наслідок її ізоляції та запобігання від висушування живою частиною. Вологість мохових синузій була вдвічі більшою, тоді як у лишайникових синузіїх у сухий період вона зменшувалася до рівня вологості живої частини. Очевидно, це пов'язано з потужними ізоляційними властивостями живої частини мохових дернин, порівняно з лишайниковими.

Отже, моховий покрив перехоплює більше вологи, він переважно значно вологіший завдяки повільнішим темпам випаровування. У результаті під моховими синузіїми підтримуються стабільніші умови і вищий рівень вологи у верхніх шарах ґрунту в широкому діапазоні зімкнутості деревостанів.

На розвиток мохового покриву, зміну його проективного покриття та співвідношення видів мохів впливають фактори трансформованого деревостаном природного середовища (інтенсивність освітлення та кількість опадів). Окрім того, при інтерпретації отриманих результатів необхідно враховувати реакцію мохів на змив мінеральних і органічних речовин з крони дерев, який залежить від положення місцевиростання мохових дернин. Установлено, що інтенсивність освітлення та опадів істотно впливають на розвиток мохового покриву в ялиновому лісі (Тархова, Іпатов, 1975). Загальне проективне покриття мохового ярусу зі збільшенням опадів зменшується від 8,1 бала при незначному опаді (0-0,4 см) до 1,4 бала при опаді до 2,5 см. Визначено, що кількість опадів слабо впливає на *Hylocomium splendens* і негативно на *Dicranum polysetum*. *Pleurozium schreberi* виявився найстійкішим до впливу кількості опадів. Під кронами і біля стовбурів на мохи впливає і рівень затінення, і кількість опадів. Так, на покриття *Hylocomium splendens* діють обидва фактори, зменшуючи його середнє значення до 19%. На розростання

Dicranum polysetum опад впливає негативно, а зменшення інтенсивності освітлення та змив з крони ялин – позитивно. Затінення і змив з крони ялин пригнічують ріст та розвиток дернинок *Pleurozium schreberi*, тому мох найкраще розростається у вікнах між кронами дерев.

Завдяки своїм фізіологічним особливостям мохи є сорбентами поллютантів техногенного походження та активними учасниками колообігу речовин. За рахунок відмирання мохового покриву формується більш потужна лісова підстилка. За допомогою прижиттєвих виділень мохи підтримують певний рівень кислотності середовища, що збільшує міграційну рухливість мінеральних елементів, а також вологість ґрунту та підстилки. Середовищетвірний вплив мохоподібних В.І. Трофімець та В.С. Іпатов (1990) визначали у підстилці та верхньому мінеральному горизонті ґрунту. Було проаналізовано розчини, які надходять у підстилку – водні витяжки з мохів і лишайників, та розчини, які пройшли через підстилку і частину або весь елювіально-акумулятивний горизонт. Ними встановлено, що під мохами відбуваються в 1,4-1,5 рази потужніші процеси зміни гумусного стану ґрунтового субстрату і з підвищеним запасом маси підстилки, ніж під лишайниками. Середня потужність підстилки під мохами становила 5,5 см, а під лишайниками лише 1,9 см, що формує сприятливий простір для підземних органів судинних рослин. На основі результатів перерахунку на запаси маси підстилки визначено, що кількість азоту в 1,3 рази, фосфору в 1,4 рази і калію в 1,6 рази більша під моховим покривом.

Отримані результати свідчили, що в моховому покриві циркулюють розчини зі значним вмістом аміачного азоту, фосфору, калію, кальцію та магнію, яких істотно більше і в мохових дернинах. Такі розчини більш підкислені, мабуть, завдяки значно кислішим водорозчинним органічним речовинам, оскільки їх титрована кислотність у 2 рази була більшою, ніж під лишайниками.

Здатність передбачати особливості колообігу вуглецю і азоту має вирішальне значення для з'ясування наслідків зміни умов навколишнього середовища в наземних екосистемах. Первинна продуктивність у системах торфовищ, які зберігають майже одну третину наземного вуглецю, контролюється факторами навколишнього середовища, що обмежують фотосинтез у домінантних видів сфагнів.

Установлено, що глибина підземних вод впливає на швидкість фіксації вуглецю у трьох видів сфагнуму з болота в Нью-Йорку (Deane-Soe, Sparks, 2016). Зокрема, абсолютна глибина ґрунтових вод спричиняла його фіксацію більшою мірою, ніж зміна рівня ґрунтових вод протягом сезону. У масштабі екосистем Кетрін Ділеман (Університет Західного Онтаріо) використовувала непошкоджені торф'яні моноліти, щоб

показати, що підвищення температури, ймовірно, збільшить кількість розчиненого органічного вуглецю у ґрунті в результаті заміни сфагну іншими видами рослин, що буде мати наслідки для зміни рівня викиду CO₂ в атмосферу. Колообіг азоту в системах, де домінують мохоподібні, частково зумовлений присутністю й активністю бактеріальних симбіонтів, які можуть впливати на швидкість його фіксації на рівні пагонів та екосистем. Установлено, що колонізація ціанобактеріями роду *Nostoc*, що фіксує азот, підвищує N-статус мохоподібних (Deane-Coe, Sparks, 2016), але дослідження як зміни факторів навколишнього середовища можуть впливати на швидкість N-фіксації лише розпочинаються. Девід Вестон (Національна лабораторія Ок-Рідж) виявив, що різноманітність N-фіксуючих бактерій, пов'язаних з мохоподібними, зменшується з підвищенням температури, тоді як відносна кількість колоній *Nostoc* збільшується. К. Дін-Коу також зазначив, що N-фіксація та колонізація ціанобактерій у сфагнових мохах зменшилися в таксонах, які колонізували середню та верхню частину торфовищ у відповідь на маніпуляції з рівнем ґрунтових вод. У сукупності такі дослідження підтверджують, що N-фіксація в мохоподібних може бути особливо чутливою до змін навколишнього середовища, можливо, більше, ніж C-фіксація (Deane-Coe, Sparks, 2016).

Екосистемні ефекти мохоподібних можуть також включати ознаки, які впливають або сприяють взаємодії з іншими видами. По-перше, давно вважалося, що мікоризні взаємодії розвивалися одночасно з еволюцією наземних рослин (Pressel et al., 2014). Мохи містять ендоефітні гриби, подібні до лишайників, які можуть відігравати певну роль у підтримці підземних мікоризних зв'язків для транслокації поживних речовин між просторово ізольованими біокірками та судинними рослинами (Carvajal Janke, Coe, 2021). Різноманітні вторинні метаболіти виявлено у мохів і печіночників, які впливають на біотичну або патогенну взаємодію з грибами, бактеріями, судинними рослинами та тваринами. Встановлено, що такі хімічні речовини впливають на здатність мохоподібних протистояти патогенам, а також підвищують їх смакові якості для тварин. Нещодавно встановлено наявність сполук, які відлякують травоядних тварин, забезпечуючи конститутивний захист і потенційно мають алелопатичні наслідки у дев'яти різних видів мохоподібних (Peters et al., 2019). Сезонні зміни вмісту таких сполук також існують, їх хімічне багатство досягало піку навесні і влітку в *Marchantia* і *Polytrichum*, а взимку в *Brachythecium*. Хоча деякі групи вторинних метаболітів (сесквітерпеноїдів і флавоноїдів) у мохоподібних пригнічують споживання або колонізацію іншими видами, мохоподібні все ж можуть бути джерелом їжі для кількох груп: для хребетних тварин, зокрема

птахів, а спорофітні компоненти пагонів водних та наземних мохів є потенційно важливим продуктом харчування для безхребетних (Haines, Renwick, 2009). Таким чином, біохімічний синтез та експресія таких хімічних речовин (ознак), ймовірно, будуть обумовлені сезонними змінами біотичних та абіотичних умов.

Останнім часом активно проводяться дослідження як зміни в мохових угрупованнях можуть впливати на стійкість екосистем до кліматичних змін через їх участь у регулюванні клімату ґрунту та біогеохімічного циклу (Turetsky et al., 2010; García-Carmona et al., 2020). Систематичні дослідження показали, що мохоподібні збільшують кількість доступних поживних речовин та різноманітність мікробного угруповання, що і забезпечує основні умови для росту судинних рослин. Відновлення рослинності в районах видобутку корисних копалин стало важливою екологічною проблемою, що в основному проявляється у забрудненні важкими металами та знищенні рослинного покриву після розробки корисних копалин. Вплив мохоподібних на екологічне відновлення у гірничовидобувних районах є незамінним.

У провінції Гуйчжоу, Китай, було досліджено різноманітність мохоподібних та їх піонерну роль на двох типах відходів марганцю (Ren et al., 2021). Накопичення важких металів у мохах показало, що домінантний вид моху *Bryum atrovirens*, зібраний з двох типів ділянок, мав високу здатність накопичувати Mn (5588,00 мкг/г і 4283,41 мкг/г відповідно). Окрім того, всі мохи мали підвищену здатність до акумуляції Cd, що можна використовувати як індикатор забруднення територій. Це вказує на те, що мохи мають високу толерантність до важких металів. Вони збільшують доступність поживних речовин та різноманітність бактеріального угруповання у субстратах під моховими дернинами.

Окрім того, були досліджені взаємозв'язки між структурою бактеріального угруповання та факторами ґрунту. Основним фактором ґрунту, що впливав на структуру бактеріального угруповання був доступний азот у шлакових ділянках шахтних відходів, тоді як у зонах залишків електролітичного марганцю це – рН. Ґрунти на ділянках видобутку марганцю бідні й не мають поживних елементів, що обмежує ріст рослин та спричиняє опустелювання. Мохоподібні є типовими стресостійкими рослинами та піонерами реконструкції екосистем у гірничодобувних районах. Завдяки широкому спектру адаптаційних можливостей, високій репродуктивній здатності вони відіграють незамінну роль у розвитку біокірок, мікробної біомаси, збереженні води, поліпшенні екологічного середовища тощо.

Установлено, що бореальних екосистемах Аляски мохам належить 48% і 20% продуктивності водно-болотних угідь та нагір'я відповідно

(Turetsky et al., 2010). Відзначено, що мохові дернини розкладаються повільніше, ніж недеревні та деревні судинні тканини. Збільшення частоти пожеж на Алясці, ймовірно, сприятиме поширенню ковилового моху (*Brachythecium rutabulum*) та зменшенню чисельності сфагнів, що знизить утримання вологи в ґрунті та накопичення торфу, що, ймовірно, призведе до більш глибокого рівня горіння під час лісових пожеж та пришвидшеного танення вічної мерзлоти (García-Carmona et al., 2020).

Результати досліджень свідчать, що роль властивостей мохів у регулюванні ключових аспектів у сукцесії екосистем, продуктивності та розкладі підстилки (забезпеченні екосистеми азотом, секвестрації вуглецю, стабілізації вічної мерзлоти та інтенсивності пожежі) є надзвичайно важливою для з'ясування їх стійкості в умовах зміни клімату та порушення режиму збереження біорізноманіття. Мохи також беруть незамінну участь у функціональній ревіталізації деградованих екосистем.

РОЗДІЛ 2.

ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРИТОРІЙ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1 ОСОБЛИВОСТІ ДОСЛІДЖУВАНИХ ТЕРИТОРІЙ

Девастовані території сірчаних родовищ

Язівське та Немирівське родовища сірки (Львівська обл., Яворівський р-н) від 2006 року підпорядковані Новояворівському ДГХП “Сірка” та Новояворівському ДП “Екотрансенерго”. Загальна площа, порушена видобутком сірки, становить 74 км². З них кар’єр займає 1080 га, гідровідвал – 794 га, зовнішні відвали – 918 га, хвостосховища – 680 га, видобувні поля підземної виплавки сірки – 770 га, водосховища – 1518 га та промислові зони – 388 га. Місця збору мохоподібних на території сірчаних родовищ вказані на рисунку 2.1 (див. вкладку).

Зовнішній відвал №1 (окол. с. Ліс) утворений відвалоутворювачем роторного комплексу впродовж 1970-1989 рр. Основною породою відвалу є третинні мергелісті глини з домішками четвертинних порід, для нього характерний складний рельєф із великою кількістю замкнених котловин, заповнених дощовою водою (див. вкладку, рис. 2.2). Домінантними видами мохового покриву є *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum* та *Bryum caespiticium* (див. вкладку, рис. 2.3). Домінанти угруповань судинних рослин – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. і *Tussilago farfara* L., у перезволожених ектопах – *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. і *Typha latifolia* L. На дослідних ділянках найчастіше трапляються такі види судинних ролин: *Calamagrostis epigeios*, *Tussilago farfara* L., *Daucus carota* L., *Medicago lupulina* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Cirsium. vulgare* (Savi) Ten., *Taraxacum officinale* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *Trifolium pratense* L., *Equisetum arvense* L., *Vicia tenuifolia* Roth.

На період експлуатації свердловин територію підземної виплавки сірчаної руди утворювали ділянки деградованих зональних ґрунтів з рН 2,5-4,4. У пониженнях, засмічених порохоподібною сіркою, практично відсутня рослинність, а на периферійних ділянках виплавки збереглися фрагменти зональної рослинності з різним ступенем порушень (див. вкладку, рис. 2.4, 2.5).

На території підземної виплавки сірки відзначено широкий діапазон зміни значень рН (2,5-6,0), особливо поверхневих шарів субстрату (2-5 мм). Молодим ґрунтам на початкових стадіях ґрунтоутворення властива низька буферна ємність, що зумовлено незначним вмістом органічної

речовини. Мінливості значень рН також сприяють надходження вологи внаслідок атмосферних опадів і переміщення часточок субстрату.

Державне гірничо-хімічне підприємство (ДГХП) “Подорожненський рудник” (Стрийський р-н, Львівська обл.) – одне з трьох великих підприємств України, на території якого видобуток сірчаної руди здійснювали відкритим (кар’єрним) способом, що спричинило повне знищення всієї деревної та трав’яної рослинності, а родючий шар ґрунту був захований на днищах відвалів. Підприємство почало працювати від 1970 р., а у 1998 р. його закрили через нерентабельність подальшого видобутку сірки (Гайдин, Зозуля, 2006). Після проведених рекультиваційних заходів (вирівнювання поверхні, нанесення умовно родючого шару ґрунту, фіторекультивації) рослинність відновлюється з різною інтенсивністю, тривалістю та домінуванням різних піонерних видів рослин.

Червоноградський гірничопромисловий комплекс. На території України є два вугільних басейни: Донецький та Львівсько–Волинський. Львівсько–Волинський вугільний басейн у межах Львівської і Волинської областей України, а також Люблінського воєводства Польщі охоплює площу близько 10 тис. кв. км. Балансові запаси вугілля – приблизно 970 млн. т. Промислове значення мають пласти вугілля потужністю понад 0,6 м, що залягають на глибині від 315 до 535 м. Західноукраїнський гірничодобувний виробничий комплекс добуває вугілля вже понад 60 років. Лише відвалів гірських порід, які виникли внаслідок видобутку вугілля, у Львівській області нагромаджено понад 100 млн. куб. м. Вони займають площу понад 270 га. Тривалий видобуток вугілля призвів до утворення масштабних підземних порожнин, нагромадження відвалів гірської породи – териконів, різних хвостосховищ тощо. Все це зумовило негативні техногенні зміни в навколишньому середовищі (Струєв и др., 1984).

Львівсько–Волинський вугільний басейн є одним із техногенно навантажених районів. Його географічні межі на території України проходять по таких населених пунктах: Устилуг – Володимир-Волинський – Городок – Радехів – Буськ – Львів – Рава-Руська (Баранов, 2008). На цій території сформувалися три вугленосні райони: Південно-Західний (Львів, Жовква), Нововолинський (Володимир-Волинський, Нововолинськ, Устилуг).

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. 2.6). До 80% техногенного навантаження припадає на площу приблизно в 30 км², яка знаходиться у межиріччі річок

Бугу і Рати, де проживає більшість населення району й розташовано сім вугільних шахт і основний відстійник шахтних вод (Башуцька, 2006б; Баранов, 2008). Під впливом антропогенної діяльності частина природних екосистем регіону трансформувалась у девастровані ландшафти, значні території виведені зі стану рівноваги та переведені в категорію сукцесійних. 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. 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.



Рис. 2.6. Розташування відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового комплексу і об'єми рекультивації на них. 1 – шахта Степова, 2 – шахта Червоноградська, 3 – шахта Лісова, 4 – шахта Відродження, 5 – шахта Великомоствська, 6 – шахта Межиричанська, 7 – шахта Бендюзька, 8 – шахта Зарічна, 9 – шахта Візейська, 10 – ЦЗФ, 11 – шахта Надія, 12 – шахта Великомоствська №5

Інтенсивне промислове освоєння ЧГПР, який містить основну частину всіх балансових запасів вугілля Львівсько–Волинського

кам'яновугільного басейну, призвело до негативних змін навколишнього середовища: забруднення атмосфери, зміни мікроклімату, просідання поверхні землі, виснаження водоносних горизонтів, порушення природної циркуляції вод та їх забруднення.

Як відомо, відходами вугільної промисловості є порода, яка залишилась після очистки вугілля і складається у відвалах (териконах). За загальної площі териконів, яка становить 265,9 га, в них на сьогодні зберігається понад 48,0 млн м³ породної маси. Щорічний об'єм видаленої шахтами породи змінюється у межах від 1,5 до 2,5 млн т.

Основними породами, які формують відвали, є аргіліти, алевроліти, пісковики та вапняки. За мінералогічним складом у породі відвалу пересічно: аргіліту – 97%, алевроліту 17-28%, пісковіку – 2-20%, вугілля – 1-17% (Баранов, 2008). Для аргілітів характерним є підвищений вміст Li, V, B, P, Zn, Pb, Bi, Co. Дослідженнями, проведеними Державною геологічною партією (ДГП) “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, яке перевищує ГДК від 10 до 20 разів (Скатинський та ін., 1996). Щодо розподілу важких металів на відвалах і довколишніх територіях виявлено, що максимальні валові концентрації Co, Ni, Mo, V, Ba, Pb у ґрунтах визначено безпосередньо біля підніжжя териконів шахт. Максимальні концентрації у ґрунтах As, Zn, Cd, Hg, P поширені навіть на відстані 1-3 км від териконів. Найбільший вміст Cr зафіксовано безпосередньо біля териконів і на відстані 1-2 км від них. Серед рухомих форм хімічних елементів у ґрунтах виявлено максимально аномальні концентрації Pb, Zn, Cr на відстані 50–300 м від териконів. Рівень забруднення ґрунтів для більшості елементів на окремих ділянках перевищує в декілька разів гранично допустимі норми, досягаючи для окремих елементів 5–7 ГДК (Книш, Харкевич, 2003). Унаслідок вимивання і видування цих елементів із крихкої породи забруднюються не лише прилеглі екосистеми, а й отруюються мешканці довколишніх міст і сіл.

Наявність заліза в золі вугілля та вуглисто-глинистої породи, яка відсипається у відвали, обумовлена наявністю у них сірчанистих його сполук – піриту, марказиту та піротину (Верех–Білоусова, 2010).

М. П. Зборщик та В. В. Осокин встановили, що внаслідок тривалого самонагрівання відвальної породи в ній утворюються сірчаноокислі зони, які складаються з відбіленої безструктурної маси та концентрованої сірчаної кислоти, яка димить на повітрі (Зборщик, Осокин, 1990; 1996). На стадіях окиснення та вивітрювання породи, рН становить 2-4. Після припинення експлуатації відвалів, поверхневі осередки горіння досить

швидко зникають, однак всередині відвалів горіння продовжується протягом 7-12 років.

Увесь субстрат відвалів є великозернистим, що спричиняє значну водопроникність і практично відсутність водопідіймальної здатності (Башуцька, 2006б). Рельєф відвалів є також аномальним для прилеглих територій, характеризується висотою понад 60 м над рівнем місцевості, крутизна схилів може становити понад 45°. Формуються такі елементи рельєфу: підніжжя, тераса, схил, вершина, яким характерні специфічні мікрокліматичні умови. Ґрунтові умови досліджуваних територій відвалів шахт, без сумніву, є несприятливими для самозаростання та росту більшості рослин.

Основні дослідження проводили на території відвалів Центральної збагачувальної фабрики “Червоноградська” (ЦЗФ) – сформований відвал, шахти “Надія” – рекультивованій та відвал шахти “Візейська” – природно зарослий, які входять до складу Червоноградського гірничопромислового комплексу (див. вкладку, рис. 2.7).

Територія досліджень належить до Рава-Русько-Радехівсько-Бродівського геоботанічного району Малополіського округу. Рослинний покрив на основній площі однорідний за складом лісів, лук і боліт. Тут переважають соснові, дубово-соснові, грабово-дубово-соснові ліси, поширені переважно заплавні луки, менше материкові. Серед заплавлених лук переважають справжні різнотравно-злакові луки. Болота займають в основному широкі долини алювіально-недіяльних річок і приток головних річок. У ґрунтовому покриві найрозповсюдженішими є дерново-підзолисті піщані ґрунти, які характеризуються малим вмістом гумусу (0,6-1,3%), слабкою насиченістю основами, кислою реакцією (рН 5,33-6,14) та незначною кількістю рухомих поживних речовин. Ці ґрунти часто підстелені на глибині 1,0–1,5 м крейдяним мергелем або суглинками. Ґрунтовий профіль не має чіткої диференціації на горизонти. Гумусовий горизонт неглибокий, не перевищує 15–18 см. Колір його ясно-сірий, за складом пухкий, розсипчастий й безструктурний. Елювіальний горизонт слабо виражений, трапляється у вигляді ясно-жовтого піску з білястими плямами кремнезему. Ілювіальний горизонт теж виражений слабо та представлений зцементованим жовтим піском із червоно-бурими псевдофібрами. Ґрунотвірні відклади починаються на глибині 85-105 см у вигляді однорідного піску (Матолич та ін., 2009). Верхні шари ґрунту містять мало вологи, яка швидко випаровується (див. вкладку, рис. 2.8).

Встановлено, що токсичність води зі ставків-накопичувачів шахтних вод і ставка-шламовідстійника ЦЗФ характеризується “вищим за середній” рівнем токсичності (за середніми значеннями) і є одним із джерел забруднення не лише природних водойм, а й ґрунтів і підземних

вод, оскільки роботи з їхньої ізоляції проведені не у повному обсязі (Горова, Кулина, 2008, 2009; Горова та ін., 2011).

Відвал ЦЗФ “Червоноградська” розташований на відстані п’яти кілометрів від м. Соснівка. Він відсипався як конусоподібний і схили першого ярусу мають понад 15 років, пізніше на ньому почали формувати тераси, які насипали до 2006 р. Висота відвалу 65 м, площа понад 76 га, при загальному об’ємі більше 12 млн тонн, складається із 5 ярусів, які відділяються терасами. Велика площа відвалу і наявність схилів з нахилом понад 45% зумовлюють великі об’єми водних стоків, що призводить до забруднення навколишньої території, підземних і поверхневих вод. Колір породних субстратів червоний (перегоріла порода зі зміненими структурно-текстурними особливостями, різноманітних відтінків, що свідчить про складні літологічні та петрографічні перетворення, які відбувалися у процесі термального “метаморфізму”) і чорний – неперегоріла порода, для якої характерний природний чорно-сірий колір (Баранов та ін., 2012). На рисунку 2.9 (див. вкладку) подано фотографію процесів водної ерозії на схилі відвалу ЦЗФ. Навколо відвалу сформована дренажна канава глибиною та шириною понад 1 м. Місцями на поверхні спостерігаються вицвіти солей та сірки (див. вкладку, рис. 2.10).

Процес природного заростання розпочався із північної експозиції у підніжжі відвалу, де на цей час сформувалось рослинне угруповання із *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L. з домішкою *Pinus sylvestris* L. Поодинокі трапляється *Quercus robur* L., у трав’яному ярусі домінантом є *Calamagrostis epigeios* (див. вкладку, рис. 2.11). Тераси відвалу заростають *Pinus sylvestris* і *Calamagrostis epigeios*. Поруч відвалу формують новий, який з’єднує відвал ЦЗФ та відвал шахти “Візейська”.

Відвал шахти “Візейська” розміщений поруч із шахтою і відвалом ЦЗФ. Висота відвалу 30 м, площа основи понад 10 га. У 1960 р. почалося його відсипання як конусного, але зараз це агломерація перегорілої та неперегорілої породи досить умовної форми. Із східного боку внаслідок насипання породи з’єднано відвали шахти “Візейська” і ЦЗФ. Пологі схили змінюються стрімкими. Верхня частина, схили і підніжжя мають ділянки самозаростання *Betula pendula*, *Populus tremula*, рідше *Pinus sylvestris* із домінуванням у трав’яному ярусі *Calamagrostis epigeios*. Південний схил відвалу зазнає впливу лінійної ерозії (глибина жолобів сягає 1,5 м).

Відвал шахти “Надія” розміщений біля м. Соснівка. Відвал складений перегорілими та неперегорілими породами, на деяких ділянках спостерігається самозаймання субстрату відвалу (див. вкладку, рис. 2.12). З двох боків відвал оточений сосновими насадженнями, з інших – дачними ділянками. Відвал відсипаний поруч із промисловими спорудами

шахти. Експлуатується із 1962 р. Висота 42 м, площа основи – 12 га (Башуцька, 2006б).

На спечених шматках породи спостерігаються прошарки сірки та вицвіті солей. На сьогодні проводиться рекультивація відвалу нанесенням шару піску та ґрунтосуміші. Верхня частина відвалу поділена насипами та заглибинами, у яких є ділянки самозаростання. Бічні поверхні відвалу зазнають впливу лінійної ерозії; особливо порушений південний схил. Північно–східний схил в нижній, і частково, у середній частинах має дві нечітко виражених тераси. На рекультивованих схилах, терасах і вершині сформувались трав'яні фітоценози із домінуванням у трав'яному ярусі *Calamagrostis epigeios*.

Бориславське нафтогазоконденсатне родовище належить до Бориславсько–Покутського нафтогазоносного району Передкарпатської області Західного регіону України. Розташоване на території Дрогобицького району Львівської області на відстані 10 км від м. Дрогобич, в основному, в межах м. Борислав і його околиць (див. вкладку, рис. 2.13). Основними геотектонічними елементами, до яких приурочені поклади родовища, є Орівська і Берегова скиби Скибової зони Карпат. Під час викопування сотень земляних збірників (1909–1915 рр.), у яких зберігали нафту, на території Борислава й околиць зруйновано родючий шар ґрунту на загальній площі 32 га. Верхній родючий шар під час розкривання ґрунтових горизонтів потрапляв у глибші шари або перемішувався з відвальним субстратом. На родовищі за більш як 130-літній період його експлуатації було пробурено більш як 2200 свердловин і біля 20 тисяч колодязів (Кучманич, 2014). Загальна площа території навколо усіх 2000 свердловин, біля яких у певний час відбувалося знищення ґрунтового покриву, становить загалом не менше 240 га, не враховуючи значних площ під трубопроводами, під'їзними дорогами, електричними лініями, які прокладали до кожної свердловини. Нафта Бориславського родовища високосмолиста, високопарафініста з незначною кількістю сірки й асфальтенів, густиною від 0,76 до 0,9 г/см³, метаново-нафтового типу. Газовміст – 75-250 см³/см³, вміст конденсату 61-400 см³/см³.

Клімат у районі досліджень – помірно-континентальний. Середньорічні опади для Борислава не виходять за межі 759-820 мм. Найбільша кількість – наприкінці весни і влітку (особливо, червень і липень), а найменша – узимку. Для Борислава характерна висока вологість повітря (узимку 71-81%, улітку 83-85%). Значна кількість опадів і висока вологість сприяють активізації процесів міграції забруднювальних речовин. Ґрунти міста – це переважно кислі буроземи з високою глинистістю і низькою проникною здатністю. Вони утворилися внаслідок

багатовікового водопромивного режиму. Ці ґрунти мають низьку родючість (Геохімічні дослідження, 2001). Інтенсивне видобування вуглеводнів спричинило катастрофічні зміни довкілля. Зокрема, у ґрунтах м. Борислав зафіксовано перевищення тимчасово допустимої концентрації нафтопродуктів (ТДК 4000 мг/кг) у 2-8 разів. Концентрація деяких важких металів (Cu, Zn, Co, Cd) перевищує фонові показники у 2-4 рази. На багатьох ділянках території досліджень фіксуються природні виходи нафти на поверхню. Важливим чинником екологічної небезпеки є загазованість ґрунтів та четвертинних відкладів вуглеводневими газами (Дригулич, Пукіш, 2011, 2013).

Дослідження мохоподібних проводили на забруднених нафтою територіях навколо діючих нафтовидобувних свердловин м. Борислав (див. вкладку, рис. 2.14). Зразки мохів збирали біля шістьох свердловин (214, 217, 476, 477, 478, 499) безпосередньо на їх платформі, біля фундаменту і на відстані 1–6 м від них.

Стебницьке державне гірничо-хімічне підприємство (ДГХП) “Полімінерал” належить до екологічно небезпечних об’єктів Львівської області, яке було перетворене з Державного ГХП “Полімінерал” у публічне акціонерне товариство Стебницьке гірничо-хімічне підприємство “Полімінерал”. Підприємство сформовано на базі однойменного калійного родовища в 1946 році. Площа гірничого відводу становить 1290 га. Родовище розроблялося двома рудниками – №1 та № 2, яке у 1986 році налічувало запаси калійних руд з обсягом 1,1 млрд тон, підраховані в геологічному балансі до глибини 1000 метрів. Стебницьке родовище калійних солей розташоване у Львівській області України поблизу міста Стебник, на території геологічного району Бориславо–Покутський покрив. За хімічним складом поклади належать до солей сульфатного типу. Для них характерний дуже складний і своєрідний комплекс соляних мінералів і винятково великий вміст глинистого матеріалу. Серед калійно-магнієвих солей найбільше поширені каїніт і лангбейніт, підпорядковане значення мають сильвін і карналіт. Невід’ємною складовою частиною всіх калійних соляних порід є галіт (Гірничий енциклопедичний словник, 2004).

Місцевість, де розташоване родовище, характеризується пагорбкуватим рельєфом з абсолютними відмітками +290-460 м. Територія гірничого відводу являє собою поле з урізами невеликих річкових долин та яружно–балкової мережі, до якого з північного сходу примикає м. Стебник, а з південного заходу – Трускавецький ліс (див. вкладку, рис 2.15). У геологічному відношенні родовище розташоване у внутрішній зоні Передкарпатського прогину (Шишак, Ляска, 2011).

Запаси калійних руд родовища становлять 1.1 млрд т, його загальна площа – 30 км². На базі Стебницького родовища калійних солей у 1946

році сформовано Стебницький калійний комбінат, який до 1966 р. випускав лише сиромелений каїніт (без збагачення) з вмістом K_2O близько 10% та кухонну сіль. У 1966-1967 рр. побудовано хімічну збагачувальну фабрику, яка випускала калійно-магнієве мінеральне добриво (калімагнезію) з вмістом K_2O до 17-18%. Розроблення родовища спричинило прогин поверхні, утворення підземних і поверхневих карстових форм, кількість й інтенсивність яких, незважаючи на припинення гірничих робіт через складні гідрогеологічні умови, зростає у часі. Родовище після екологічної катастрофи 1983 року не експлуатується.

На основі результатів екологічного моніторингу території Стебницького ДГХП “Полімінерал” встановлено, що основною причиною його згубного впливу на довкілля є неефективна технологія перероблення полімінеральних руд, що супроводжується утворенням величезної кількості відходів, які й стали причиною екологічної катастрофи. Відходи хімічної збагачувальної фабрики транспортували по трубопроводу у хвостосховище, розміщене на північно-східній околиці м. Стебник поблизу р. Солониці, правої притоки р. Тисмениці. Хвостосховище являє собою обваловані дамбами техногенні водойми, у які скидали рідкі відходи флотаційного збагачення руд (див. вкладку, рис. 2.16). Рідкі відходи представляли пульпу з глинистого матеріалу, недорозвинені полігаліт і галіт, ропу з високим вмістом $NaCl$ та калійно-магнієвих солей. У хвостосховищі відбувалось, з одного боку, осадження твердої фази – глини і недорозчинених соляних мінералів, а з іншого – кристалізація й осадження галіту в нижній, високомінералізованій частині водної товщі (Білоніжка, Дяків, 2009). У хвостосховищі нагромаджено 11,2 млн m^3 відходів. Відходи спричиняють засолонення підземних вод, водоймищ на ділянках розміщення ставків накопичувачів та шламосховищ, що відбувається завдяки інфільтрації розсолів через їх днища, борти й основи дамб. Окрім ропи, у хвостосховищі міститься близько 20 млн т твердої фази – соляно-глинистих відходів флотаційного збагачення. Хвостосховища сприяють підвищенню мінералізації поверхневих і підземних вод. Засолонення підземних вод, водоймищ на ділянках розміщення ставків накопичувачів та шлакосховищ відбувається інфільтрацією розсолів через їх днища, борти й основи дамб. Вміст солей у ропі хвостосховищ з глибиною зростає від 151,26 г/л на поверхні соляного басейну до 437 г/л у його донній частині (Ятчишин, 2007). Ропи Стебницького хвостосховища має високий вміст калійно-магнієвих солей та хлористого натрію і є своєрідним вторинним родовищем солей, з відходів якого нині немає змоги одержувати цінну сировину. На сьогодні засолений мул і ропи становлять величезну екологічну небезпеку.

2.2. ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктами досліджень були бріофіти (відділи Marchantiophyta, Bryophyta) девастрованих територій Язівського родовища сірки (Львівська обл., Яворівський р-н), Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал” та Бориславського нафтового родовища (Львівська обл., Дрогобицький р-н).

Також об'єктами досліджень були домінантні види бріофітних угруповань, відібрані з різних положень на відвалах вугільних шахт ЧГПК різного ступеня рекультивації: відвал діючої шахти “Надія” – рекультивований (унаслідок нанесення прошарків глинистих ґрунтосумішей), незарослий та частково рекультивований підсипкою в окремих місцях піском відвал Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) “Червоноградська” (початок відсипки 1979 р.) та природно зарослий відвал недіючої шахти “Візейська” (відсипання терикону завершене в 70-х роках минулого сторіччя).

Забір проб мохів та технозему проводився на вершині, терасі та в основі відвалів. У межах дослідних ділянок у чотирьох місцях мохових дернин домінантних видів відбирали проби рослин та технозему під ними, з яких формували середню пробу. Контролем слугував субстрат без мохового покриву. Аналізували верхній шар технозему, товщиною 2-3 см, на який бріофіти мають найбільший вплив на субстрати.

Залежно від експозиції на відвалах було закладено 14 дослідних трансект, площею 0,3-16,0 м², координати місцезнаходження яких встановлювали за допомогою GPS-навігатора. На визначених ділянках відбирали зразки мохоподібних для встановлення видового складу й еколого-біоморфологічних особливостей бріоугруповань. Для визначення вмісту вологи, актуальної кислотності та засоленості відбирали зразки рослин і субстратів під мохом. Аналіз проводили у весняний і осінній періоди за найвищої вегетаційної та метаболічної активності мохового покриву.

Систематичне опрацювання бріофітів здійснювали за Д. Зеровим (1964), Г. Бачуриною, В. Мельничуком (1987, 1988, 1989, 2003), М. Ігнатовим, Є. Ігнатовою (Ігнатов, Ігнатова, 2003, Ігнатов, 2004); Я. Фрамом, В. Фреєм (Frahm, Frey, 2004), Б. Гофінетом та ін. (Goffinet et al., 2009). Класифікація та номенклатура видів мохів подана за М. Гіллом та ін. (Hill et al., 2006), печіночників – за Б. Крандал-Стотлер та ін. (Crandal-Stotler et al., 2009).

Для **таксономічного аналізу бріофітів** використовували систему Б. Гофінета та ін. (Goffinet et al., 2009). Зразки для визначення біомаси та проективного покриття відбирали на дослідних ділянках за методом

лінійного відрізка (Longton, 1988) (територія підземної виплавки сірки) і сітчастим методом (During, van Tooren, 1990) (відвал №1). На території підземної виплавки сірки було закладено 15 дослідних ділянок (0,5×0,5 м) вздовж п'ятнадцятиметрової трансекти, а на відвалі №1 – 120 ділянок на 6 перманентних трансектах (по три на північному і південному схилах в основі, на схилі та вершині) (табл. 2.1). Координати встановлювали у центрі трансекти за допомогою GPS-навігатора “eTrex”. В межах кожної трансекти розміром 10×10 м описано 20 дослідних ділянок розташованих на відстані 2 м. На кожній ділянці визначали видовий склад, проективне покриття, біомасу, кількість спорофітів та життєві форми мохоподібних.

Біомасу бріофітного покриву встановлювали за методикою Б. ван Торена із співавторами (Tooren van, 1989). З кожної ділянки відбирали зразки однакової площі для визначення біомаси. Бріофіти з коричневою частиною, відділяли від часток ґрунту і промивали водою. Суху масу зразка визначали після висушування протягом 48 год за 70°C.

Для **встановлення життєвих форм мохоподібних** використовували класифікацію К. Гімінгайма і Е. Робертсона (Gimingham, Robertson, 1950), модифіковану К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1982), П. Річардсом (Richards, 1984) та доповнену Д. Гляймом (Glime, 2006). Деякі із цих форм розділяють (Улична, 1980), наприклад, за щільністю на пухкі та щільні дернини, килимки чи плетива.

Частоту трапляння визначали за відношенням кількості ділянок з певним видом до загальної кількості описаних ділянок (метод Раункієра):

$$T_i = \frac{d_i}{d} \times 100,$$

де T_i – частота трапляння i -того виду,
 d_i – кількість ділянок з i -тим видом,
 d – кількість всіх ділянок.

Проективне покриття мохоподібних визначали за модифікованим методом Н. Корнєвої (цит. за Улична та ін., 1989). Для визначення відсотка проективного покриття контури дернин замальовували на плівках розміром 50х50 см. Після замальовування контурів збирали частинки дернин мохів для визначення видового складу в лабораторії. Проективне покриття кожного виду визначали у лабораторних умовах зважуванням вирізаних контурів дернин і розрахунку відношень одержаних результатів до маси однієї плівки:

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

де P_i – проективне покриття i -того виду,

m_i – маса вирізаного контуру дернини i -того виду,
 m – маса всієї плівки.

Покриття бріофітів встановлювали з точністю до 0,01%.

Постійність домінантних видів мохоподібних визначали за модифікованим методом Н. Корнєвої (Улична та ін., 1989) та модифікованою шкалою Браун-Бланке (Кузярін, 2013).

Екологічні групи за вологістю та трофістю субстрату визначали за Г. Риковським (Рыковский, 1980) та М. Бойком (1999 б).

Стратегії життєвих циклів визначали за класифікацією Г. Дюрінга (During, 1979, 1992). Основними критеріями виділення життєвих стратегій є тривалість життя, кількість та розміри спор, репродуктивне зусилля. Ця класифікація більше базується на залежності видів від комплексу абіотичних факторів, ніж на фітоценотичних відносинах.

Виділяють такі життєві стратегії:

1) біженці (*fugitives*) – види, що пристосовані до непередбачуваних короткочасних умов середовища, до порушених місцевиростань, таких як оголені ділянки ґрунту, з яких вони швидко витісняються іншими рослинами. Характеризуються високим репродуктивним зусиллям та відсутністю вегетативного розмноження (*Funaria hygrometrica*);

2) поселенці у вузькому розумінні (*colonists, sensu stricto*) – поселяються у місцевиростаннях, які виникають спонтанно, але зберігаються кілька років (*Bryum argenteum*, *B. bicolor*, *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha*);

3) поселенці ефемерні (*colonists ephemeral*) – види, залежні від порушень цілісності покриву інших видів (*Bryum erythrocarpum*);

4) поселенці – піонери (*colonists pioneers*) – поселяються у місцях, що виникають непередбачувано, але зберігаються кілька років після порушення; вони роблять такі місця придатними для заселення багаторічними стаєрами (*Grimmia* spp., *Schistidium* spp.)

5) однорічні човники (*annual shuttles*) – види, що ростуть в умовах незначних порушень, які тривають 2-3 роки; витримують суворі стресові періоди (*Physcomitrium* spp.);

6) короткочасні човники (*short-lived shuttles*) – види, які витримують суворі стреси, їхні місцевиростання зберігаються лише 2-3 роки (*Henediella* spp.);

7) багаторічні (довговічні) човники (*perennial (long-lived) shuttles*) – види, що потребують стабільних умов (субстратів), які зникають через певні відрізки часу, наприклад, епіфіти на деревах (*Orthotrichum* spp., *Marchantiales*);

8) багаторічні стаєри конкурентні (perennial stayer competitive) – види наземного покриву лісів зі значною тривалістю життя (*Brachythecium rutabulum*);

9) багаторічні стаєри стрес-толерантні (perennial stayer stress tolerant) – характерні види низинних і зеленомохових боліт, пустель (*Sphagnum* sp., *Polytrichum* sp.).

10) домінанти (dominants) – панівні види болотних екосистем (деякі *Sphagnum* spp.).

Таблиця 2.1

Розміщення дослідних ділянок

Трансекти	Координати	Висота н.р.м.	Положення	Дослідні ділянки, шт.
Території сірчаних родовищ				
Відвал №1 (окол. с. Ліс)				
1.	N 49° 55'03.3", E 023°27'47.7"	242	Основа (пд)	20
2.	N 49° 55'04.5", E 023°27'49.5"	259	Середина (пд)	20
3.	N 49° 55'04.5", E 023°27'49.5"	286	Вершина (пд)	20
4.	N 49° 55'12.0", E 023°27'24.1"	248	Основа (пн)	20
5.	N 49° 55'04.5", E 023°27'49.5"	278	Середина (пн)	20
6.	N 49° 55'16.2", E 023°27'19.9"	283	Вершина (пн)	20
Територія підземної виплавки сірки (окол. с. Старий Яр)				
7.	N 50° 00'26.8", E 023°24'08.1"	240	—	15
Територія підземної виплавки сірки (окол. смт Немирів)				
8.	N 50° 06'44.7", E 023°20'47.3"	246	—	15
Червоноградський гірничопромисловий район				
Шахта “Надія” (окол. м. Соснівка)				
9.	N 50° 17'45.27", E 024°16'16.31"	220	—	20
Центральна збагачувальна фабрика (с. Городище)				
10.	N 50° 18'40.27", E 024°13'19.43"	254	—	20
Шахта “Візейська” (с. Городище)				
11.	N 50° 17'45.27", E 024°16'16.31"	225	—	20
Територія Стебницького ГХП “Полімінерал” (м. Стебник)				
12.	N 49°18'43.97", E 23°34'12.71"	311	—	10
13.	N 49°18'43.80", E 23°34'12.58"	310	—	10
14.	N 49°18'43.63", E 23°34'12.58"	313	—	10
Територія Бориславського нафтогазоконденсатного родовища (м. Борислав)				
15.	N 49°17'16.17", E 23°25'20.23"	370	—	10
16.	N 49°17'25.08", E 23°24'49.25"	382	—	10
17.	N 49°16'59.01", E 23°24'57.97"	381	—	10

У дернинах моху із різних локалітетів визначали кількість чоловічих і жіночих пагонів, оцінювали співвідношення фертильних та стерильних рослин (Лакин, 1990; Рагуліна та ін., 2009).

З кожного місцевиростання у 10 рандомічно відібраних дернинах розміром 3х3 см визначали кількість чоловічих, жіночих та стерильних рослин, відсоток статевих пагонів, статеве співвідношення як частку від ділення кількості чоловічих рослин на загальну кількість фертильних рослин (Shaw, 1988). Аналіз стадій дозрівання гаметангіїв проводили за загальноприйнятими методиками (Greene, 1960; Лобачевська, 2004; Хоркавців, Лобачевська, 2011).

Репродуктивне зусилля визначали за методом Р. Лонгтона (Longton, 1988), як відношення маси спорофітів до маси гаметофітів, виражене у відсотках.

Визначення синузальної структури мохового покриву здійснювали в 2015-2016 рр. маршрутно-польовим методом. На північному схилі усіх породних відвалів у різних положеннях (вершина, тераса, підніжжя) було закладено дослідні трансекти 10х10 м, на яких для опису бріофітних синузій виділяли пробні ділянки площею всього досліджуваного бріоугруповання. Координати бріофітного угруповання встановлювали у центрі за допомогою GPS-навігатора "eTrex". В описі бріосинузії зазначали її площу, положення на відвалі, видовий склад мохоподібних угруповання, проективне покриття (ПП) кожного виду, визначене модифікованим методом Н. Корнєвої (Улична та ін., 1989) в межах ділянки, форму росту мохів та їх екоформи (Гапон, 2011; Ходосовцев та ін., 2015).

Стійкі мохові угруповання розглядали у ранзі бріосинузій, які можуть бути як самостійними виділами, так і невід'ємними компонентами (у ранзі синузій) асоціацій судинних рослин (Гапон, 2010, 2013). Їхні назви констатували за домінантною класифікацією та життєвими формами діагностичних видів мохоподібних (Бойко, 1978; Улична, 1980; Гапон, 2011; Ходосовцев та ін., 2015), використовуючи класифікацію К. Гімінгайма і Е. Робертсона (Gimingham, Robertson, 1950), модифіковану К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1982), П. Річардсом (Richards, 1984) та доповнену Д. Гляймом (Glime, 2006).

Визначення вмісту вологи у мохових дернинах. Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом та обчислювали у відсотках від маси абсолютно сухої речовини (Минеев, 1979).

Визначення вмісту вологи у субстраті. Вміст гігроскопічної вологи у субстраті визначали за методикою О. Аринушкіної (Аринушкіна, 1970).

Визначення інтенсивності освітлення. Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали люксометром Ю-116.

Визначення температури субстрату. Температуру верхнього шару 0-3 см субстрату ($t_{\text{суб.}}$) визначали за методикою О. Аринушкіної (Аринушкіна, 1970).

Визначення актуальної кислотності. Актуальну кислотність (pH) вимірювали потенціометрично у водній витяжці субстрат-дистилят (1:5) (Ніколайчук та ін., 2000).

Визначення засоленості субстратів здійснювали за В. Мінеєвим (Практикум..., 2001).

Отримання та ведення лабораторної культури мохів. Об'єктами експериментальних досліджень були такі види листяних мохів:

Bryum argenteum Hedw.

*Bryum caespiticiu*m Hedw.

Bryum dichotomum Hedw.

Barbula unguiculata Hedw.

У роботі використовувал як матеріал, зібраний з природи, так і стерильну культуру. Для посіву спор коробочки стерилізували розчином сулеми з масовою часткою 0,1%. Культури вирощували на твердому середовищі (бакто-агар з масовою часткою 0,75% – стандартне агаризоване середовище Кноп II) у контрольованих умовах освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температури (22–22,5 °C), вологості (90–95%) і в 16-годинному світловому режимі. У дослідних варіантах використовували поживне середовище з 2% і 4% поліетиленгліколем (ПЕГ-6), 5 мкМ і 10 мкМ абсцизовою кислотою (АБК), 5% сахарозою та 10 мкМ АБК + 5% сахарози) згідно із загальноприйнятими методиками (Awashi et al., 2010; Hellwege et al., 1994; Mallon et al., 2006; Pressel et al., 2007; Rowntree et al., 2007).

Морфометричний аналіз рослин. Вимірювання довжини пагонів, розмірів клітин, листків та їх кількості на стеблі, площі клітин і листків, діаметр спор виконували 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 (Демків, Сытник, 1985).

Тип і кількість виводкових пропагул визначали з кожного місцевиростання у 10 випадково відібраних дернинах розміром 3x3 см (Лобачевська, 2004; Хоркавців, 2011; Greene, 1960; Duckett, Ligrone, 1992).

Для дослідження впливу мохоподібних на субстрат відбирали зразки субстрату під моховим покривом (2-3 см), де мохоподібні мають найбільший вплив. Проби незадернованого субстрату (без рослинного покриву) використовували як контроль. Зразки субстрату відбирали в 3 місцях у межах експериментальної ділянки, змішували та формували середню пробу.

Окисно-відновний потенціал субстрату визначали за допомогою ОВП-метра ORP Ezodo 5041.

Визначення вмісту органічного карбону в субстраті здійснювали за методом І. Тюріна у модифікації Б. Нікітіна (Минеев, 1979), що базується на окисненні органічної речовини хромовою сумішшю у сильнокислому середовищі. Вміст органічного карбону вимірювали спектрофотометрично за довжини хвилі 590 нм та виражали у відсотках.

Визначення вмісту водорозчинних йонів у верхньому шарі субстрату хвостосховища видобутку калійних і магнієвих солей (0-3 см) здійснювали комплексонометричним методом. Для приготування водних витяжок зразки субстрату відбирали в 3 місцях у межах експериментальної ділянки, змішували та формували середню пробу. Наважку субстрату (30 г) вносили у конічну колбу і додавали 150 мл дистильованої води. Субстрат з водою перемішували протягом 3 хв на шейкері та залишали на 5 хв для відстоювання (Теппер и др., 1980).

Хімічний йонний склад фільтратів водних витяжок, приготовлених із досліджуваних зразків субстрату, визначали за стандартними комплексонометричними методами:

Йони HCO_3^- визначали за титруванням водної витяжки іонів карбонату розчином сульфатної кислоти до встановлення рН 8,3 [ГОСТ 26424–85];

Йони Cl^- визначали аргентометричним методом, що базується на титруванні йонів Cl^- розчином аргентуму нітрату. Для встановлення кінцевої точки титрування у розчин додають калію хромат, який утворює з надлишком аргентуму осад, що змінює забарвлення розчину від жовтого до червоно-бурого (ГОСТ 26425–85);

Йони SO_4^{2-} визначали турбідиметричним методом, що полягає в осадженні йонів сульфату хлоридом барію та спектрофотометричним визначенням кількості сульфату барію [ГОСТ 26426–85];

Йони Ca^{2+} і Mg^{2+} визначали методом послідовного комплексонометричного титрування в одній пробі йонів кальцію при рН 12,5–13,0 і йонів магнію при рН 10,0 з використанням металоіндикатора хрому кислотного темно-синього [ГОСТ 26428–85].

Суму катіонів (Na^+ ; K^+) визначали за різницею між сумою аніонів (HCO_3^- ; Cl^- ; SO_4^{2-}) і сумою катіонів (Ca^{2+} ; Mg^{2+}) у мг-екв на 100 г субстрату.

Для визначення **впливу мохового покриву на мікробну біомасу та чисельність найважливіших еколого-трофічних груп мікроорганізмів** у субстраті хвостосховища здійснювали забір середньої проби субстрату на глибині 2-3 см, де вплив мохового покриву є найбільше вираженим. Аналізували оголений субстрат та субстрат під дернинами мохів. Контролем були проби ґрунту, відібрані на відстані 500 м від хвостосховища в околиці м. Стебник.

Підготовку зразка, **виготовлення ґрунтової суспензії**, висів на відповідні середовища і підрахунок колоній здійснювали за загальноприйнятими методиками (Теппер и др., 1993). Сапрофіти виявляли на середовищі Лурія-Бертані, целюлозоруйнуючі бактерії – на середовищі Гетченсона із фільтрувальним папером, олігонітрофіли – на середовищі Ешбі, нітрогенфіксатори – на середовищі Федорова. Підрахунок клітин мікроорганізмів (КУО–колонієутворюючих одиниць) в 1 г сухого ґрунту на твердих середовищах на поверхні агару здійснювали на чашках, враховуючи розведення і відносну вологість субстрату. Кількість целюлозоруйнуючих мікроорганізмів визначали методом обростання часточок ґрунту (Теппер и др., 1987). Вміст біомаси мікроорганізмів визначали регідратаційним методом (Звягинцев, 1991).

Результати досліджень опрацьовували статистично (Зайцев, 1984; Лакин, 1990). Визначені такі показники: обсяг вибірки (n); середня арифметична та її похибка ($M \pm m$); коефіцієнт варіації (C_v); коефіцієнт кореляції (r); достовірність отриманих даних визначали за критерієм Стюдента. Отримані дані опрацьовано з допомогою пакетів прикладних програм *Excel 2003* та *Statistica 6*.

РОЗДІЛ 3.

СТРУКТУРА І ДИНАМІКА БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ СІРЧАНИХ РОДОВИЩ

Надмірна антропогенна діяльність призводить до дисбалансу в екологічних системах від найменшої – консорційної до біосфери в цілому, трансформації структурних компонентів екосистем: порушення їх трофічних зв'язків, функціональної здатності та речовинно-енергетичного обміну (Голубець, 2000).

У низці наукових публікацій екологічного спрямування за останні роки переважають глобальні та національні прогнози, спрямовані на оцінку майбутнього стану біосфери і значно менше програм досліджень територій регіонального і, особливо, локального значення, які приурочені до конкретних антропогенно змінених територій, до яких належать і породні відвали вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПР). Оскільки рослинний покрив виконує визначальну роль у функціональній здатності трансформованого середовища до відновлення, вагомим аспектом є запровадження методів, які передбачають біологічну рекультивацію порушених територій (Кучерявий, 2003; Глухов и др., 2010). Однак досить мало уваги приділяється участі самовідновлюваних, адаптованих до антропогенно трансформованого середовища компонентів нових екосистем, які здатні якісно та кількісно змінити властивості техногенних субстратів.

У дослідженнях, присвячених рекультивації трансформованих території, а саме біологічній рекультивації, основна увага спрямована на вищі судинні рослини як домінанту фітомеліорації. Дослідженню бріофітів, як піонерній компоненті ревіталізації, присутній майже в усіх едафотоплах, приділено значно менше уваги. Окремі дослідження приурочені вивченню видового складу мохоподібних на шахтних відвалах (Машталер, 2007; Лобачевська, 2012б; Кузярін, 2013), динаміку заростання кар'єрних відслонень (Рагуліна, 2015), антропогенно змінених територій видобутку сірки (Рабик, 2010, Рабик та ін., 2012), однак участь мохоподібних у сукцесії рослинного покриву, зокрема на породних відвалах вугільних шахт, та їх роль у трансформації девастрованих територій досі залишається мало вивченою. Незважаючи на значне поширення мохоподібних на техногенних територіях, їх роль у природному відновленні вивчена недостатньо. У зв'язку з цим існує нагальна потреба у поглибленому вивченні відновного потенціалу мохових угруповань в антропогенно змінених екосистемах для прогнозу динаміки та інтенсивності процесів їх ревіталізації.

Видобування сірки на родовищах Львівщини, зокрема на території Яворівського державного гірничо-хімічного підприємства „Сірка”, призвело до істотних змін біотичних й фізико-хімічних властивостей ґрунтів, зниження життєздатності і продуктивності рослин (Марискевич та ін., 2005). Особливості формування біогеоценозів в умовах техногенних ландшафтів сірчаних родовищ на сьогодні є недостатньо вивченими. В Україні вагомими дослідженнями такого спрямування є роботи В. Білоноги, А. Малиновського (Білонога, 1989; Малиновський, 2001), В. Кучерявого, Г. Мануїлової (Кучерявий, Мануїлова, 2000) Л. Копій (Копій, 2006). Закономірно, що оптимізація відновних процесів у девастрованих ландшафтах можлива лише за умови детального дослідження впливу екологічних факторів та особливостей формування рослинного покриву.

3.1. ТАКСОНОМІЧНИЙ АНАЛІЗ МОХОПОДІБНИХ НА ТЕРИТОРІЇ ВИДОБУТКУ СІРКИ

На території відвалу №1, гідровідвалу та хвостосховища флотації виявлено 49 видів мохоподібних, які належать до 2 відділів, 3 класів, 8 порядків, 17 родин, 32 родів. Родини за кількістю видів розміщуються так: Brachytheciaceae – 12 видів; Amblystegiaceae, Pottiaceae – по 6; Bryaceae, Ditrichaceae – по 4; Polytrichaceae – 3; Dicranaceae, Hypnaceae, Fissidentaceae – по 2; Climaciaceae, Funariaceae, Grimmiaceae, Meesiaceae, Mniaceae, Orthotrichaceae, Pelliaceae, Thuidiaceae – по 1 виду (табл. 3.1). Найчисельнішими є роди *Brachythecium* – 6 видів, *Bryum* – 4 та *Sciurohypnum* – 3, решта родів представлені 1–2 видами.

У таксономічному спектрі домінує родина Brachytheciaceae (24,5%), що свідчить про наявність на досліджуваній території значного різноманіття придатних для заселення екоотопів. Значний відсоток (12,3%) представників родини Amblystegiaceae, особливо з родів *Drepanocladus*, *Cratoneuron* та *Leptodictium* свідчить про наявність вологих місцевиростань. Родина Pottiaceae (12,3%) представлена низькодернинними ксеромезофітними мохами з життєвими стратегіями піонерних поселенців, що активно заселяють порушені субстрати, а мохи, що належать до родини Ditrichaceae (8,2%), поширені на мезофітних місцевиростаннях. Представники родини Bryaceae є типовими поселенцями і становлять 8,2% від усієї кількості видів. Майже половина родин та родів є моновидовими, а інша половина – оліговидовими.

На гідровідвалі половина з виявлених видів мохів належить до родини Pottiaceae, решта – до родин Mniaceae, Ditrichaceae, Funariaceae. На території хвостосховища флотації найпоширенішими є мохи *Barbula*

ungiuculata (родина Pottiaceae), *Ditrichum flexicaule* (Ditrichaceae) та *Brachythecium glareosum* (Brachytheciaceae), а на вологих ділянках зібрані *Leptobryum pyriforme* (Meesiaceae), *Leptodictyum riparium* та *Drepanocladus aduncus* (Amblystegiaceae), *Brachythecium rutabulum* (Brachytheciaceae).

Таблиця 3.1

**Таксономічна структура мохоподібних на території відвалу №1,
гідровідвалу та хвостосховища флотації**

Родини	Роди		Види	
	кількість	%	кількість	%
1. Brachytheciaceae	5	15,6	12	24,5
2. Amblystegiaceae	5	15,6	6	12,3
3. Pottiaceae	4	12,6	6	12,3
4. Ditrichaceae	2	3,1	4	8,2
5. Bryaceae	1	6,3	4	8,2
6. Polytrichaceae	2	6,3	3	6,2
7. Dicranaceae	2	6,3	2	4,1
8. Hypnaceae	2	6,3	2	4,1
9. Fissidentaceae	1	3,1	2	4,1
10. Climaciaceae	1	3,1	1	2
11. Funariaceae	1	3,1	1	2
12. Grimmiaceae	1	3,1	1	2
13. Meesiaceae	1	3,1	1	2
14. Mniaceae	1	3,1	1	2
15. Pelliaceae	1	3,1	1	2
16. Orthotrichaceae	1	3,1	1	2
17. Thuidiaceae	1	3,1	1	2
Всього	32	100	49	100

За приуроченістю до зволоженості місцевиростань (рис. 3.1) види розподіляються так: мезофіти – 49%; ксеромезофіти (до них належать усі доміантні види) – 20,4%; гігрофіти – 12,2%; гігромезофіти – 6,2%, мезоксерофіти і гігрогідрофіти – по 4,1%, ксерофіти та мезогігрофіти – по 2%.

За трофністю субстрату виділено такі групи видів: мезотрофи (переважно мезофіти – 13 видів та ксеромезофіти *Syntrichia ruralis*, *Hypnum cupressiforme*, *Orthotrichum anomalum*) – 30,6%; евтрофи – 28,6% (гігрофіти – 5 видів, мезофіти – 4, гігромезофіти – 2, гігрогідрофіти – 2 та мезогігрофіт *Ditrichum flexicaule*), мезоевтрофи (мезофіти – 6 видів, ксеромезофіти – 3, мезоксерофіт *Tortula muralis* та гігрофіт *Brachythecium mildeanum*) – 24,5%; олігомезотрофи – 14,3% (ксеромезофіти – 4 види, мезофіти *Dicranella heteromalla*, *Pohlia nutans* та мезоксерофіт *Polytrichum juniperinum*), оліготрофний ксерофіт *Grimmia pulvinata* (2%). Мезооліготрофних видів не виявлено.

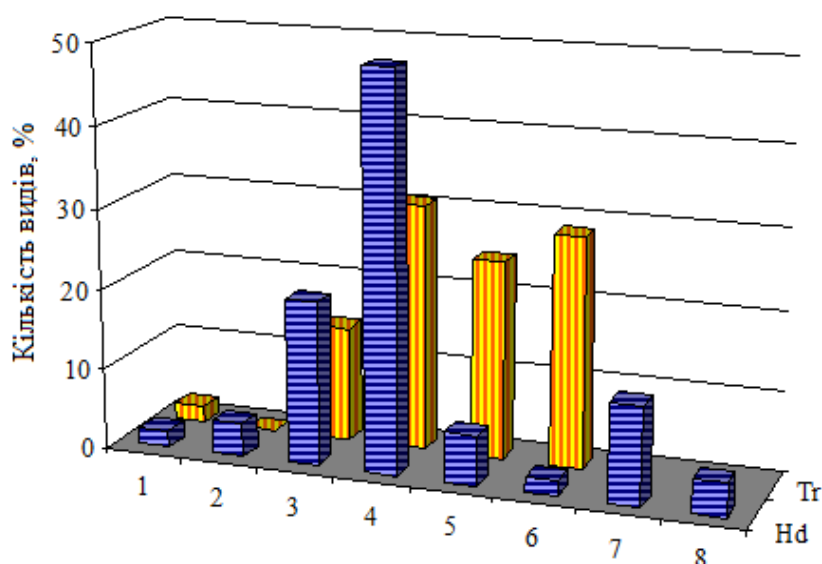


Рис. 3.1. Екологічні групи мохоподібних відвалу №1, гідровідвалу та хвостосховища флотації за вологістю (Hd) (1 – ксерофіти, 2 – мезоксерофіти, 3 – ксеромезофіти, 4 – мезофіти, 5 – гігромезофіти, 6 – мезогігрофіти, 7 – гігрофіти, 8 – гігрогідрофіти) та трофністю (Tr) (1 – оліготрофи, 2 – мезооліготрофи, 3 – олігомезотрофи, 4 – мезотрофи, 5 – мезоевтрофи, 6 – евтрофи) субстрату.

На територіях підземної виплавки сірки Язівського та Немирівського родовищ виявлено 16 видів мохів і 4 печіночники, які належать до двох відділів (Marchantiophyta, Bryophyta), 12 родин та 15 родів (табл. 3.2). На дві родини припадає по 15% видів, на 4 – по 10. Кількість видів у родах не перевищує 3.

Таблиця 3.2

Таксономічна структура мохоподібних на територіях підземної виплавки сірки Язівського та Немирівського родовищ

Родини	Роди		Види	
	кількість	%	кількість	%
1. Polytrichaceae	2	13,2	3	15
2. Bryaceae	1	6,7	3	15
3. Pottiaceae	2	13,2	2	10
4. Mniaceae	1	6,7	2	10
5. Dicranaceae	1	6,7	2	10
6. Ditrichaceae	2	13,2	2	10
7. Amblystegiaceae	1	6,7	1	5
8. Cephaloziaceae	1	6,7	1	5
9. Funariaceae	1	6,7	1	5
10. Scapaniaceae	1	6,7	1	5
11. Marchantiaceae	1	6,7	1	5
12. Jungermanniaceae	1	6,7	1	5
Всього	15	100	20	100

Родина Polytrichaceae (15%) представлена *Polytrichum juniperinum* та *P. formosum* – лісові види, виявлені на території підземної виплавки сірки в окол. с. Старий Яр, де проводилася рекультивация, і лише *Polytrichum piliferum* – космополіт, поселенець. Родина Bryaceae на цих територіях займає перше місце разом з Polytrichaceae (теж 15%). На другому місці знаходяться родини Pottiaceae, Mniaceae, Dicranaceae та Pottiaceae, Ditrichaceae (по 10%). Залежно від норми реакції видів бріофітів на дію таких екологічних факторів як вологість і трофність субстрату на цій території виділено по 6 груп видів (рис. 3.2).

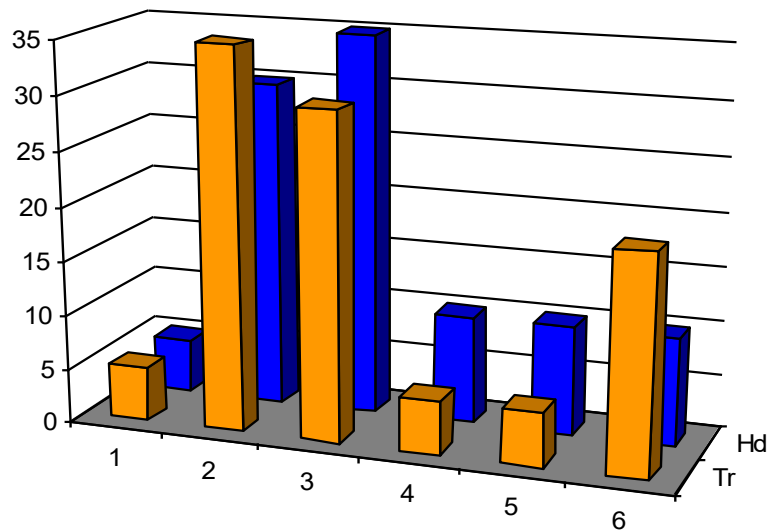


Рис. 3.2. Розподіл мохоподібних територій підземної виплавки сірки за трофністю субстрату (Tr) (1 – оліготрофи, 2 – олігомезотрофи, 3 – мезотрофи, 4 – мезоевтрофи; 5 – евмезотрофи, 6 – евтрофи) та вологістю (Hd) (1 – мезоксерофіти, 2 – ксеромезофіти, 3 – мезофіти, 4 – гігромезофіти; 5 – мезогігрофіти, 6 – гігрофіти).

За вологістю переважають мезофіти (35%) та ксеромезофіти (30%), за трофністю – оліго– (35%) та мезотрофи (30%). Видів, які приурочені до мезоксерофітних та оліготрофних умов, лише по 5%. Такий розподіл видів за вологістю та трофністю (і, особливо, великий відсоток евтрофів (20%)), свідчить про значну неоднорідність мікроумов території.

Видовий склад мохоподібних на територіях підземної виплавки сірки є значно біднішим, ніж на відвалі, що зумовлено різними властивостями субстратів та гетерогенним мезо– та мікрорельєфом. Цим також можна пояснити домінування на відвалі представників родини Brachytheciaceae, а на територіях підземної виплавки сірки – Polytrichaceae і Bryaceae. Закономірно, що таксономічний спектр мохоподібних територій видобутку сірки є гетерогенним, оскільки постійно відбувається підбір видів краще адаптованих до умов наявних екоотопів. Розподіл мохоподібних за

вологістю та трофністю також свідчить про неоднорідність мікроумов території.

**Анотований список видів мохоподібних територій видобутку
сірки**

Marchantiopyta Stotler @ Crand. – Stotl.

Jungermanniopsida Stotler @ Crand. – Stotl.

Pelliaceae H. Klinggr.

Pellia Raddi: *P. endiviifolia* (Dicks.) Dumort., евтрофний гігрофіт, дводомний, життєва форма – сланевий килимок на вологому субстраті серед *Phragmites australis*.

Bryophyta Schimp.

Polytrichopsida Doweld

Polytrichaceae Schwägr.

Atrichum P.Beauv.: *A. tenellum* (Röhl.) Bruch et Schimp., мезотрофний мезофіт, дводомний, утворює низькі дернини на субстраті;
A. undulatum (Hedw.) P.Beauv., евтрофний мезофіт, дводомний, формує низькі дернини на мергелі серед *Calamagrostis epigeios*.

Polytrichum Hedw.: *P. juniperinum* Hedw., олігомезотрофний мезоксерофіт, дводомний, життєва форма – низька дернина, трапляється на сухих місцевиростаннях.

Bryopsida Rothm.

Funariaceae Schwägr.

Funaria Hedw.: *F. hygrometrica* Hedw., евтрофний гігромезофіт, однодомний, рідко формує окремі дернини на вологому субстраті у відкритих місцях з північного боку відвалу.

Grimmiaceae Arn.

Grimmia Hedw.: *G. pulvinata* (Hedw.) Sm., оліготрофний ксерофіт, однодомний, утворює подушки на освітлених вапнякових каменях.

Fissidentaceae Schimp.

Fissidens Hedw.: *F. bryoides* Hedw., евтрофний мезофіт, однодомний, життєва форма – низька дернина, спорадично трапляється на оголених ділянках з північного боку відвалу;
F. taxifolius Hedw., евтрофний мезофіт, однодомний, життєва форма – низька дернина, відносно часто трапляється на північному схилі відвалу.

Ditrichaceae Limpr.

Ceratodon Brid.: *C. purpureus* (Hedw.) Brid., олігомезотрофний ксеромезофіт дводомний, рідко формує низькі дернини у сухих освітлених місцевиростаннях.

Ditrichum Hampe: *D. flexicaule* (Schwägr.) Hampe, евтрофний мезогігрофіт, дводомний, формує низькі дернини на субстраті;
D. heteromallum (Hedw.) E.Britton., мезотрофний мезофіт, дводомний, низькі дернини на оголеному ґрунті;
D. pusillum (Hedw.) Hampe, мезотрофний мезофіт, дводомний, життєва форма – низька дернина. Трапляється на мергелі, рідко.

Dicranaceae Schimp.

Dicranella (Müll.Hal.) Schimp.: *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp., мезотрофний мезофіт, дводомний, утворює низькі дернини на оголеному ґрунті.

D. varia (Hedw.) Schimp., мезотрофний мезофіт, дводомний, життєва форма – низька дернина, на оголеному субстраті в затінених місцях.

Pottiaceae Schimp.

Barbula Hedw.: *B. unguiculata* Hedw., мезоевтрофний ксеромезофіт, дводомний, життєва форма – низька пухка дернина. Один з домінантів бріофітного покриву відвалу.

Didymodon Hedw.: *D. acutus* (Brid.) K. Saito, мезоевтрофний ксеромезофіт, дводомний, утворює низькі дернини на вологому субстраті, часто серед *Barbula unguiculata*;

D. fallax (Hedw.) Zander, евтрофний мезофіт, дводомний, життєва форма – низька дернина.

Syntrichia Brid.: *S. ruralis* (Hedw.) F.Weber et D.Mohr, мезотрофний ксеромезофіт, дводомний, життєва форма – низька дернина.

Tortula Hedw.: *T. caucasica* Lindb. et Broth., мезоевтрофний мезофіт, одnodомний, життєва форма – низька дернина;

T. muralis Hedw., мезоевтрофний мезоксерофіт, одnodомний, утворює багато маленьких подушок на вапнякових каменях.

Meesiaceae Schimp.

Leptobryum (Bruch & Schimp.) Wilson: *L. pyriforme* (Hedw.) Wilson, мезотрофний мезофіт, одnodомний, низькі дернини на березі потічка в основі південного схилу відвалу.

Bryaceae Schwägr.

Bryum Hedw.: *B. argenteum* Hedw., олігомезотрофний ксеромезофіт, дводомний, життєва форма – низька дернина, один з домінантів на відвалі;

*B. caespiticiu*m Hedw., мезоевтрофний ксеромезофіт, дводомний, життєва форма – низька щільна дернина, один з домінантів на відвалі;

B. dichotomum Hedw., мезотрофний мезофіт, дводомний, формує низькі щільні дернини на мергелі;

Ptychostomum Hornsch. *P. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn., евтрофний гігрофіт, дводомний, життєва форма – низька щільна дернина, трапляється часто, на вологому субстраті.

Mniaceae Schwägr.

Pohlia Hedw. *P. nutans* (Hedw.) Lindb., олігомезотрофний мезофіт, однодомний, життєва форма – низькі дернини в затінених місцевиростаннях, рідко.

Orthotrichaceae Arn.

Orthotrichum Hedw.: *O. anomalum* Hedw., мезотрофний ксеромезофіт, однодомний, подушки на вапнякових каменях.

Climaciaceae Kindb.

Climacium F.Weber et D.Mohr: *C. dendroides* (Hedw.) F.Weber et D.Mohr, дводомний, життєва форма – деревце. Трапляється спорадично у вологих місцях.

Amblystegiaceae G.Roth

Amblystegium Schimp.: *A. serpens* (Hedw.) Schimp., однодомний, життєва форма – плетиво, трапляється у мікропониженнях рельєфу, часто разом з *Pellia endiviifolia*.

Cratoneuron (Sull.) Spruce: *C. filicinum* (Hedw.) Spruce, евтрофний гігрофіт, дводомний, плетива серед *Phragmites australis*.

Drepanocladus (Müll. Hal.) G.Roth: *D. aduncus* (Müll. Hal.) G.Roth, евтрофний гігрогідрофіт, дводомний, життєва форма – плетиво, росте на березі потічка біля води з південного боку відвалу;

D. polygamus (Schimp.) Hedenäs, евтрофний гігрофіт, однодомний, формує плетива на вологому субстраті.

Hygroamblystegium Loeske.: *H. varium* (Hedw.) Mönk., мезоевтрофний мезофіт, однодомний, життєва форма – плетиво. На вологому субстраті серед *Phragmites australis*.

Leptodictyum (Schimp.) Warnst.: *L. riparium* (Hedw.) Warnst., евтрофний гігрогідрофіт, однодомний, життєва форма – плетиво, трапляється у вологих місцях на берегах потічків.

Thuidiaceae Schimp.

Abietinella Müll. Hal.: *A. abietina* (Hedw.) M. Fleisch., олігомезотрофний ксеромезофіт, дводомний, життєва форма – плетиво, рідко у затінених місцевиростаннях.

Brachytheciaceae Schimp.

Brachythecium Schimp.: *B. albicans* (Hedw.) Schimp., олігомезотрофний ксеромезофіт, дводомний, плетива у сухих місцевиростаннях;

B. campestre (Müll.Hal.) Schimp., мезотрофний мезофіт, однодомний, життєва форма – плетиво, часто серед *Calamagrostis epigeios*;

B. glareosum (Bruch ex Spruce) Schimp., мезоевтрофний мезофіт, дводомний, плетива серед *Calamagrostis epigeios*;

B. mildeanum (Schimp.) Schimp., мезоевтрофний гігрофіт, однокладний, життєва форма – плетиво, рідко на вологих ділянках;

B. rutabulum (Hedw.) Schimp., мезоевтрофний мезофіт, однокладний, формує плетива серед *Calamagrostis epigeios*;

B. salebrosum (Hoffm. ex F. Weber @ D. Mohr) Schimp., мезотрофний мезофіт, однокладний, плетива на субстраті серед *Calamagrostis epigeios*.

Brachytheciastrum Ignatov et Huttunen: *B. velutinum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen, мезотрофний мезофіт, однокладний, плетива на субстраті.

Cirriphyllum Grout.: *C. piliferum* (Hedw.) Grout., мезоевтрофний мезофіт, однокладний, плетива серед *Calamagrostis epigeios*.

Oxyrrhynchium (Schimp.) Warnst.: *O. hians* (Hedw.) Loeske, мезоевтрофний гігромезофіт, дводомний, життєва форма – плетиво, трапляється на вологому субстраті.

Sciuro-hypnum Hampe: *S. flotovianum* (Sendtn.) Ignatov et Huttunen., мезотрофний мезофіт, однокладний, плетива на ґрунті;

S. plumosum (Hedw.) Ignatov et Huttunen., мезотрофний мезофіт, однокладний, утворює плетива серед *Calamagrostis epigeios*;

S. reflexum (Starke) Ignatov @ Huttunen., мезотрофний мезофіт, однокладний, життєва форма – плетиво, трапляється на вологих ділянках.

Нурпнеасеас Schimp.

Calliergonella Loeske: *C. cuspidata* (Hedw.) Loeske, евтрофний гігрофіт, дводомний, плетиво у вологих місцях.

Hypnum Hedw.: *H. cupressiforme* Hedw., мезотрофний ксеромезофіт, дводомний, формує плетиво серед *Calamagrostis epigeios*.

3.2. ДОСЛІДЖЕННЯ ЖИТТЄВИХ ФОРМ МОХІВ (ЯЗІВСЬКЕ ТА НЕМИРІВСЬКЕ СІРЧАНИ РОДОВИЩА)

Відвал №1 Язівського сірчаного родовища характеризується неоднорідними мікрокліматичними умовами, зокрема температурним та водним режимом локальних місцевиростань, що зумовлює мозаїчність біоморфологічної структури бріофітів. Установлено інтенсивність освітлення, температуру і вологість поверхневих шарів субстрату з південного та північного боку відвалу, а також залежно від положення на схилі у липні (табл. 3.3).

Таблиця 3.3

**Показники температури та вологості поверхневих шарів субстратів
залежно від експозиції та висоти схилу відвалу №1 Язівського
сірчаного родовища**

Експозиція	Освітленість, тис. лк.	Температура, °С	Вологість, %
Північний схил			
Основа	45,0 – 75,0	22,7 – 32,2	21,4 – 34,7
Середина	60,0 – 90,0	38,2 – 40,5	23,5 – 30,1
Вершина	75,0 – 95,0	38,4 – 44,0	14,5 – 26,5
Південний схил			
Основа	70,0 – 80,0	25,1 – 35,5	16,6 – 24,2
Середина	70,0 – 95,0	38,5 – 42,4	6,8 – 27,2
Вершина	85,0 – 100,0	39,1 – 45,0	3,5 – 5,5

Освітленість на північному схилі, залежно від нахилу поверхні та висоти, змінювалася у межах від 45 до 95 тис. лк, а на південному досягала 100 тис. лк. Відповідно, показники температури на північному та південному схилах відрізнялися: субстрат на південному схилі нагрівався у середньому на 2°C більше. Найбільшу амплітуду температур спостерігали в основі північного (10,4°C) та південного схилів (9,5°C). Вологість на північному схилі змінювалася від 14,5% до 34,7%, середнє значення становило 25,4%, а на південному – від 3,5% до 24,2%, середнє значення – 14,7%.

Всього на території досліджень було виявлено 49 видів мохоподібних. У результаті біоморфологічного аналізу видового складу встановлено, що низьку дернину утворюють 47% (23 види, з них 6 формують щільну дернину, 1 – подушкоподібну, решта – пухку), плетиво – 43% (21 вид), маленькі подушки – 6% (3 види), а деревця і сланеві килимки становлять по 2% (1 вид) від усіх життєвих форм.

Види мохоподібних з однаковою життєвою формою проявляють різну приуроченість до вологи. Наприклад, серед мохів, які утворюють низькі дернини та плетива, виділено по 6 екологічних груп за вологістю (рис. 2.3). Спільними для них є 5 груп: ксеромезофіти, мезофіти, гігромезофіти, мезогігрофіти та гігрофіти. Однак, серед видів, які формують низькі дернини, не виявлено мохів-гігрогідрофітів, що трапляються у місцевиростаннях з надлишковим зволоженням, тоді як серед мохів, які утворюють плетива, немає мезоксерофітів (рис. 3.3). Найчисельнішою групою серед низьких дернин та плетив є мезофіти (56,6% та 47,6%). Але серед мохів з життєвою формою низької дернини значний відсоток становлять ксеромезофіти (26,12%), а серед видів мохів, які утворюють плетива – гігрофіти (19,2%) та гігрогідофіти (9,2%). Тобто, мохи з життєвою формою низької дернини є менше вимогливими до

вологи, ніж із життєвою формою плетива. На каменях подушки утворюють ксерофітні (*Gimmia pulvinata*) та мезоксерофітні мохи (*Tortula muralis*, *Orthotrichum anomalum*). Печіночник *Pellia endiviifolia*, який утворює сланевий килимок, належить до гігрофітів. Мезогігрофіт *Climacium dendroides*, для якого характерна дендроїдна життєва форма, спорадично трапляється у вологих місцевиростаннях.

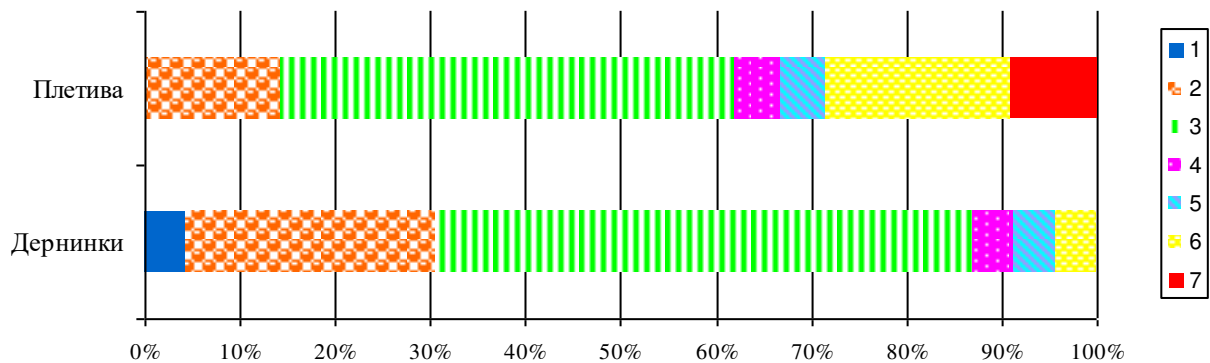


Рис. 3.3. Екологічні групи за вологістю основних життєвих форм бріофітів: 1 – мезоксерофіти, 2 – ксеромезофіти, 3 – мезофіти, 4 – гігромезофіти, 5 – мезогігрофіти, 6 – гігрофіти, 7 – гігрогідрофіти.

Аналізуючи біоморфологічний склад мохоподібних на відвалі №1, встановлено, що за проективним покриттям переважають життєві форми низької пухкої (*Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *Didymodon acutus* та щільної дернини (*Bryum caespitium*, *B. dichotomum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, пухкого плетива (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium campestre*, *B. glareosum*, *Calliergonella cuspidata*) і сланевого килимка (*Pellia endiviifolia*). Найбільші середні показники проективного покриття визначені для бріофітів, які утворюють життєву форму низької пухкої дернини. Закономірно, що покриття всіх виділених життєвих форм є вищим на північному схилі, оскільки тут виявлено більшу кількість видів, порівняно з південним схилом (Рабик та ін., 2010).

На підставі результатів дисперсійного аналізу встановлено достовірну залежність поширення життєвих форм низької та щільної дернини від умов вологості на південному схилі, тоді як на північному схилі умови місцевиростань істотно не впливають на їх розселення (табл. 3.4). Для життєвої форми плетиво встановлено значення $P = 0,06$; $F_{\phi} = 2,86$ ($F_{st} = 3,15$), тому вплив експозиції схилу на поширення цієї життєвої форми є неістотним. Така залежність пояснюється тим, що на південному схилі відвалу мохоподібні ростуть у несприятливих екологічних умовах: сильна інсоляція, нестабільний режим зволоження, зумовлений складним мікрорельєфом та специфікою субстрату, постійні дрібномасштабні

порушення (зсуви, засипання та ін.), тому вони є більше залежними від положення на схилі. Отже, заселення бріофітами різних життєвих форм території відвалу видобутку сірки істотніше залежить від експозиції, ніж від висоти схилу, що чіткіше проявляється в менше сприятливих умовах південного схилу.

Таблиця 3.4

Вплив експозиції та вологості схилу відвалу №1 Язівського сірчаного родовища на проективне покриття бріофітів різних життєвих форм

Життєва форма	Північний схил	Південний схил
Щільна дернина	0	++
Пухка дернина	0	++
Плетиво	0	+

Примітка: ++ – вплив достовірний; + – вплив неістотний; 0 – впливу немає.

У результаті аналізу біоморфологічної структури мохоподібних територій підземної виплавки сірки (в окол. с. Старий Яр та смт. Немирів) виявлено, що 70% (14 видів) мохоподібних утворюють низькі дернини, 15% (3 види) – килимки, 10% (2 види) – високі дернини, 5% (1 вид) – плетиво (рис. 3.4). Перевага дернинних життєвих форм пояснюється їхньою більшою адаптованістю до умов нестабільного зволоження, зокрема, її утворюють усі домінантні види.

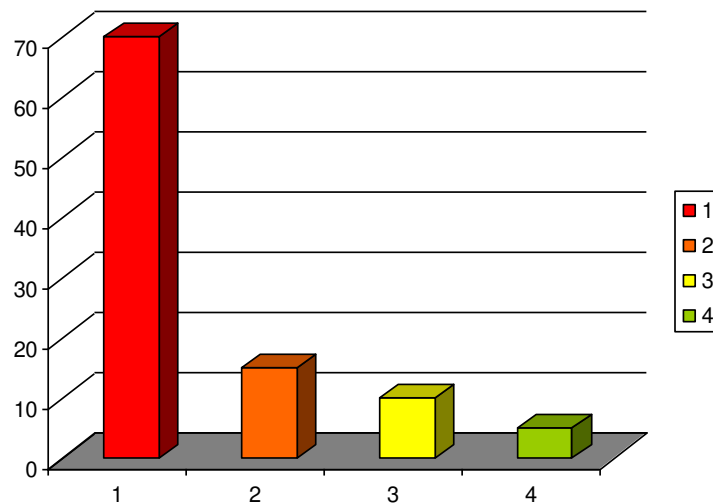


Рис. 3.4. Біоморфологічна структура мохоподібних територій підземної виплавки сірки (окол. с. Старий Яр та смт. Немирів): 1 – низька дернина, 2 – висока дернина, 3 – килимок, 4 – плетиво.

Отже, на території досліджень переважають низькодернинні життєві форми, що характерно для порушених територій.

3.3. СЕЗОННА ДИНАМІКА БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ НА ВІДВАЛІ ВИДОБУТКУ СІРКИ

У бріофітному покриві на території відвалу №1 найчастіше трапляється 21 вид бріофітів. Залежно від експозиції та положення на схилі, мохоподібні формують угруповання з 5–17 видів. Чотири види мохів (*Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*) трапляються на всіх дослідних трансектах і є домінантами у бріофітних угрупованнях, тоді як частка інших, як правило, незначна.

На північному схилі відвалу виявлено 17 видів, тоді як на південному 12. Найбільше видів ростуть в основі відвалу (17), з них 16 видів – з північного боку, і лише 9 – з південного. Встановлено, що 6 мохів (*Amblystegium varium*, *Dicranella varia*, *Dicranella heteromalla*, *Didymodon fallax*, *Drepanocladus aduncus*, *Leptodictyum riparium*) і 1 печіночник (*Pellia endiviifolia*) трапляються виключно в основі північного схилу, і лише 1 мох (*Ditrichum pusillum*) – в основі південного. Посередині північного схилу відвалу виявлено 7 видів мохів, південного – 8. З них 5 видів трапляються незалежно від експозиції, 2 (*Brachythecium glareosum*, *Didymodon acutus*) – тільки з північного боку, 3 (*Bryum dichotomum*, *Fissidens bryoides*, *Tortula modica*) – тільки з південного. На вершині відвалу виявлено 13 мохоподібних, із них з північного боку бріофітні угруповання формують 11 видів, з південного – 6. Для цих угруповань 4 види мохів є спільними, 7 трапляються лише з північного (*Brachythecium glareosum*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella heteromalla*, *Didymodon acutus*, *Didymodon fallax*, *Funaria hygrometrica*, *Pellia endiviifolia*), а 2 (*Fissidens bryoides*, *Tortula caucasica*) – лише з південного боку.

На плато відвалу за період досліджень виявлено 6 видів, хоча кількість видів кожного сезону постійна – 5. Тут виявлено зникнення одного малоактивного виду (*Didymodon acutus*) та появу іншого (*Ceratodon purpureus*), теж з низькими показниками активності.

На відміну від плато, кількість видів в угрупованнях на схилах відвалу змінювалася залежно від сезону. Зокрема, в основі північного схилу, влітку було 10 видів, восени – 9, а навесні – 11. З осені 2011 року у зв'язку з посушливими умовами кількість видів зменшилась до 6 видів, навесні 2012 року – зросла до 7 (рис. 3.5).

Залежно від сезону, на дослідних ділянках північного схилу з'являються різні види мохоподібних, наприклад, восени частіше трапляються *Dicranella heteromalla*, *Didymodon fallax*, *Pellia endiviifolia*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*, навесні – *Didymodon acutus*.

Мохів-ефемерів із коротким життєвим циклом, поява яких була б приурочена до певного сезону, не виявлено.

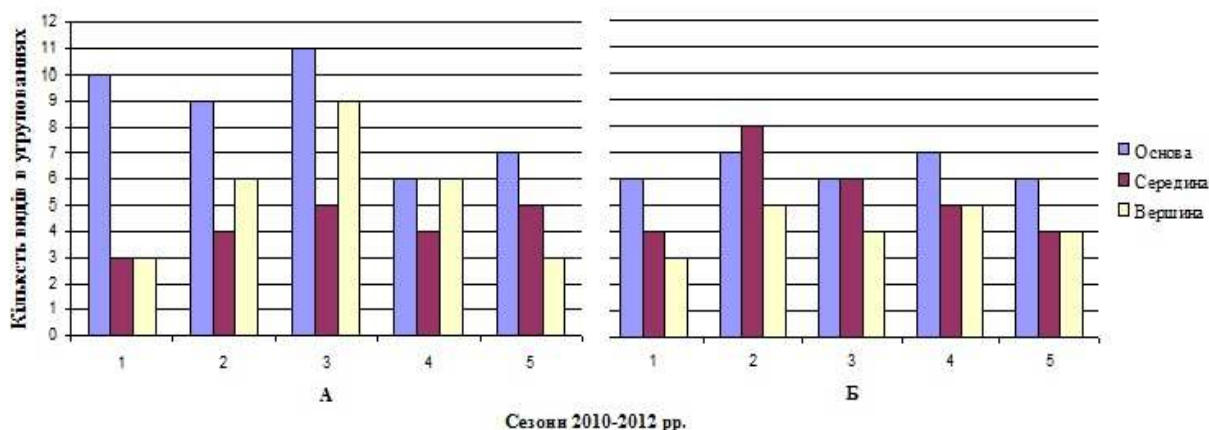


Рис. 3.5. Сезонна динаміка кількості видів у бріофітних угрупованнях на північному (А) та південному (Б) схилах відвалу №1. Умовні позначення: 1 – літо, 2 – осінь, 3 – весна, 4 – осінь, 5 – весна.

У результаті аналізу видової структури угруповань мохоподібних виділено 4 групи видів: 1 – мохи, виявлені на території досліджень тільки один раз (*Hygroamblystegium varium*, *Funaria hygrometrica*); 2 – мохи та печіночники з невисокою частотою трапляння та проективним покриттям, які періодично з'являються на дослідних трансектах, імовірно, коли створюються сприятливі для них умови росту, наприклад, залежно від сезону – восени (*Didymodon fallax*) чи навесні (*Didymodon acutus*), або залежно від експозиції та положення на схилі відвалу; 3 – мохи і печіночники, частота трапляння та проективне покриття яких були невисокі і в подальшому зростали (*Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Pellia endiviifolia*, *Brachythecium glareosum*); 4 – мохи з високими показниками частоти трапляння та проективного покриття. У деяких мохоподібних виявлено чітку приуроченість до експозиції на відвалі, наприклад, п'ять видів (*Amblystegium varium*, *Dicranella varia*, *Bryum dichotomum*, *Fissidens taxifolius*, *Pellia endiviifolia*) ростуть тільки з північного боку, а один мох (*Fissidens bryoides*) – лише з південного.

Важливою ознакою структури бріофітних угруповань є активність видів, які входили до їх складу (Бойко, 1999а; Машталер, 2007). Рівень активності виду характеризує успішність заселення нових місцевиростань, його ріст у певних умовах, а також те, наскільки ці умови відповідають його еколого-біологічним особливостям (Бойко, 1999а). Для оцінки активності видів застосовують такі показники як частота трапляння, проективне покриття, біомаса та ін. На основі аналізу цих даних визначено активність видів мохоподібних та виділено групи активності

видів: надактивні (70–30%), високоактивні (30–15%), середньоактивні (15–5%), малоактивні (5–1%), неактивні (менше 1%). Найвищі показники активності, як і слід було очікувати, встановлені для домінантних видів, однак на окремих трансектах виявлені мохи, в яких показник активності суттєво зріс за період спостережень (*Ptychostomum pseudotriquetrum*).

В основі північного схилу переважають надактивні, високоактивні та середньоактивні у цих умовах види: *Barbula unguiculata*, *Bryum caespitium*, *Dicranella heteromalla*, *Pellia endiviifolia*. Посередині схилу бріофітні угруповання формуються переважно з 4 видів, тут надактивними видами є *Barbula unguiculata* та *Ptychostomum pseudotriquetrum*, високоактивним – *Bryum argenteum*, середньоактивним – *Bryum caespitium*, а малоактивний мох *Didymodon acutus* повторно не виявлений. Видове різноманіття угруповань у несприятливі сезони зменшується внаслідок елімінації малоактивних та неактивних видів. На вершині кількість видів залишилася сталою (6), однак 2 зниклі малоактивні види замінили мохи *Ceratodon purpureus* (малоактивний) та *Funaria hygrometrica* (неактивний). Види мохів з низькою активністю за сприятливих умов місцевиростань оселяються на субстратах відвалів і є дуже чутливими до змін умов, тому, ймовірно, що більшість таких бріофітів зникла у зв'язку з настанням посушливого літа. Наше припущення підтверджується також появою на північному схилі ксеромезофітного моху *Ceratodon purpureus*.

На південному схилі відвалу 2 види є надактивними (*Barbula unguiculata* та *Ptychostomum pseudotriquetrum*), 2 – середньоактивними (*Bryum argenteum*, *B. caespitium*), 2 – малоактивними (*Ceratodon purpureus*, *Brachythecium glareosum*), 1 – неактивним (*Amblystegium serpens*). На вершині серед мохів переважають надактивні (*Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*) та високоактивні (*Ptychostomum pseudotriquetrum*) види, до категорії неактивних належить *Tortula caucasica*. Мох *Bryum caespitium*, який ще восени 2010 р. був високоактивним, у наступні сезони став малоактивним, тоді як активність іншого виду, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, за період досліджень зросла до 25,8-26,5%. Посередині південного схилу мох *Bryum argenteum* належить до надактивних (на відміну від південної вершини), а *Barbula unguiculata* є високоактивним видом. Активність *Ptychostomum pseudotriquetrum* поступово зростала з осені 2010 р., вид надалі залишається у категорії високоактивних, тоді як *Bryum caespitium* із середньоактивного став спочатку малоактивним (весна 2011 р.), а потім – неактивним (осінь 2011 р. та весна 2012 р.). До малоактивних належить один мох – *Ceratodon purpureus*.

Отже, за період досліджень встановлено зростання розмаїття бріофітних угруповань на відвалі №1 та поширення окремих видів мохів на нові місцевиростання, і, водночас, зникнення деяких видів, які потрапляють із прилеглих непорушених екотопів. Видове розмаїття та динаміка бріофітних угруповань залежить від положення на схилі відвалу та сезону. Відбуваються постійні зміни кількості та активності видів мохів і заміна одних видів іншими, краще пристосованими до умов місцевиростань. Закономірно, що бріофітний покрив на відвалі формують надактивні, високоактивні та середньоактивні види, однак динаміка малоактивних та неактивних мохоподібних є індикатором змін умов місцевиростань. Сезонна й, у подальшому, багаторічна динаміка видового складу та активності видів, що ростуть на моніторингових пробних площах, є передумовою до розкриття суті динамічних процесів у структурі бріофітних угруповань на девастрованих територіях та впливу цих процесів на формування рослинності відвальних комплексів.

Домінантами бріофітного покриву за проективним покриттям (п.п.) та частотою трапляння (ч.т.) на відвалі №1 є мохи-поселенці *Barbula unguiculata* і *Bryum caespiticiu*m, в останній рік досліджень – *Ptychostomum pseudotriquetrum*. До субдомінантів, які мають високу частоту трапляння, але невелике проективне покриття, належать *Bryum argenteu*m, *Dicranella heteromalla* та *Didymodon acutus*. Решта видів трапляються у бріофітних угрупованнях окремими дернинами або як домішки серед інших видів.

Влітку найбільші показники проективного покриття та частоти трапляння для *Barbula unguiculata* встановлено посередині південного схилу (п.п. – $32,1 \pm 6,3\%$; ч.т. – 100%), а для *Bryum caespiticiu*m, навпаки, – на північному ($47,0 \pm 6,4\%$ і 100% відповідно), які зростали від основи до вершини відвалу. Найменші показники для *Barbula unguiculata* виявлено на схилі з північного боку відвалу ($11,5 \pm 3,4\%$ і 100% відповідно), а для *Bryum caespiticiu*m – на вершині південного схилу ($2,0 \pm 0,8\%$ і 40% відповідно). Відносно високі показники проективного покриття та частоти трапляння має *Dicranella heteromalla* в основі північного схилу (п.п. – $6,2 \pm 1,9\%$; ч.т. – 50%), а *Bryum argenteu*m – на південному схилі (п.п. – $13,7 \pm 4,6\%$; ч.т. – 100%) (рис. 3.6. А).

На основі результатів порівняння даних, одержаних влітку і восени, виявлено, що на північному схилі загальне проективне покриття мохоподібних суттєво не змінилось, тоді як співвідношення проективного покриття домінантних видів мохів варіювало у широких межах. Зокрема, проективне покриття домінанта *Barbula unguiculata* на північному схилі зросло у середньому в 3,7 рази, тоді як *Bryum caespiticiu*m зменшилось в 2,4 рази, що, можливо, пояснюється появою *Ptychostomum pseudotriquetrum*, який приурочений до схожих екологічних умов.

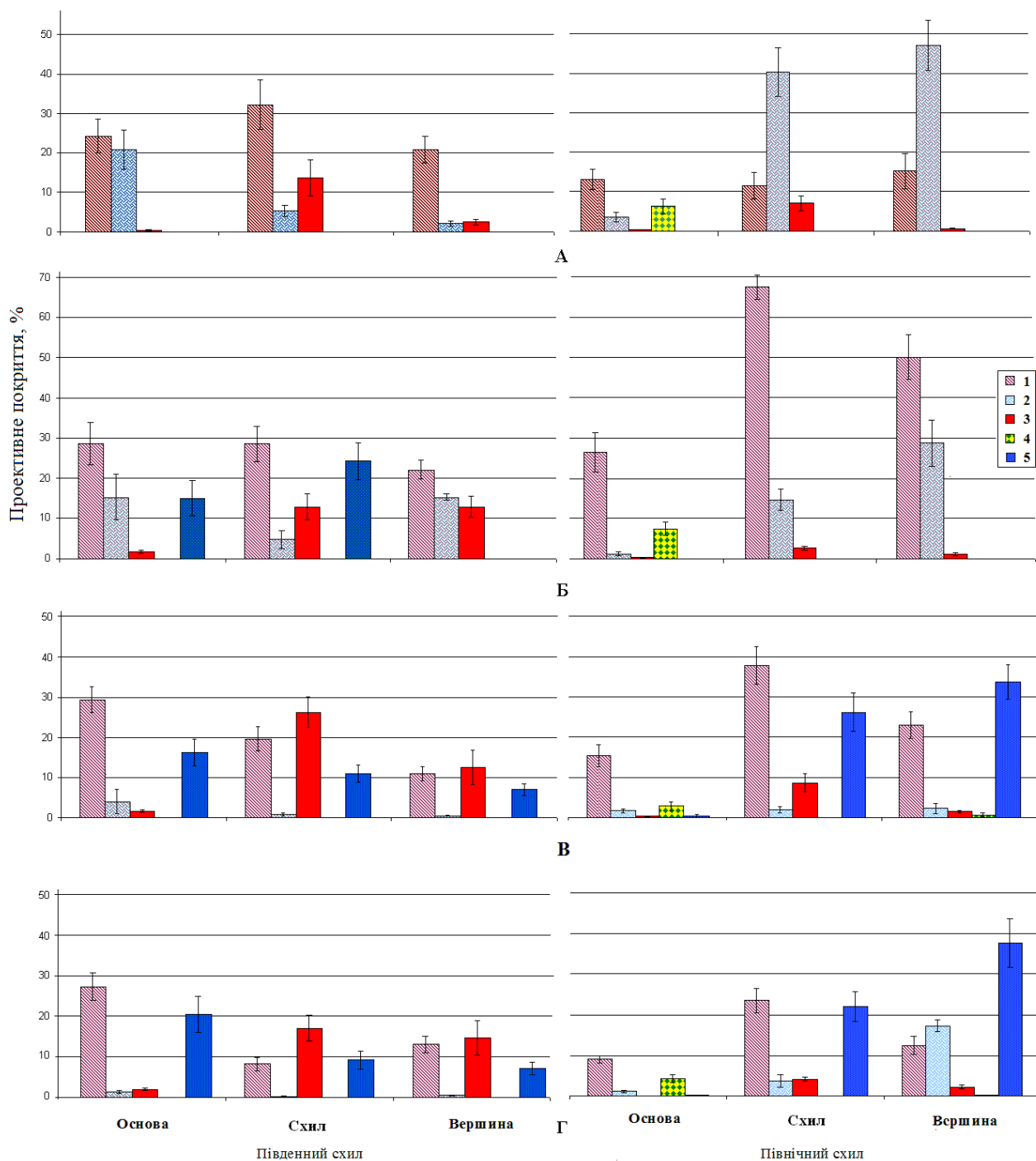


Рис. 3.6. Сезонна динаміка проективного покриття домінантних видів мохів на південному та північному схилах відвалу №1 Язівського сірчаного родовища протягом двох років досліджень (2011–2012 рр.). Умовні позначення: А – літо, Б – осінь, В – весна, Г – осінь, 1 – *Barbula unguiculata*, 2 – *Bryum caespitium*, 3 – *Bryum argenteum*, 4 – *Dicranella heteromalla*, 5 – *Ptychostomum pseudotriquetrum*.

На відміну від північного схилу, загальне проективне покриття мохоподібних на південному схилі зросло восени на 20%, незалежно від положення на схилі. Проективне покриття і частота трапляння домінанта

Barbula unguiculata змінилися неістотно, а *Bryum caespiticium* зросли лише на південній вершині відвалу, тоді як в основі та на схилі навпаки, зменшилися. Тут виявлено зростання покриття та частоти трапляння субдомінантного виду *Ptychostomum pseudotriquetrum* (до $15,0 \pm 4,3\%$ і 70% та до $24,2 \pm 4,7\%$ і 90% відповідно) (рис. 3.6. Б).

Загальна біомаса мохів на відвалі була значно більшою восени на всій території відвалу, за винятком південного схилу, де біомаса зросла неістотно (рис. 3.7).

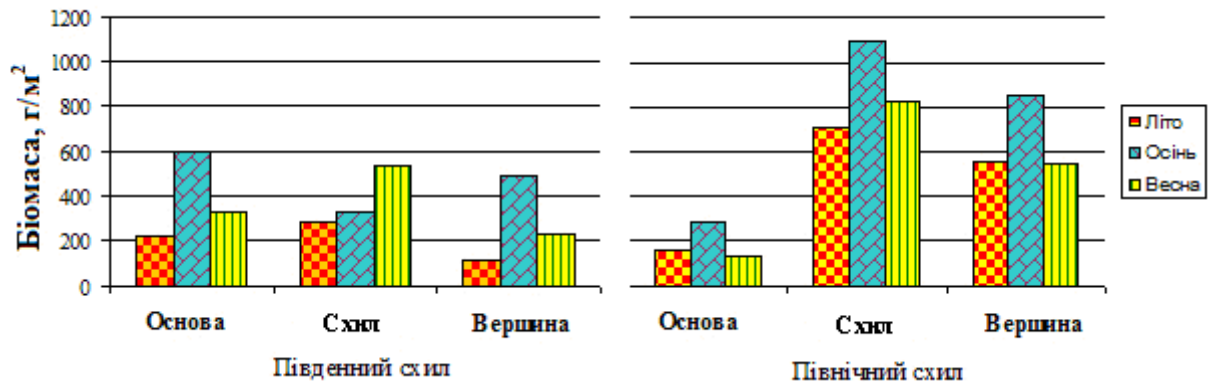


Рис. 3.7. Сезонна динаміка біомаси мохоподібних на північному та південному схилах відвалу №1 Язівського сірчаного родовища

Влітку біомаса бріофітів збільшувалась на північному схилі відвалу (середнє значення $478,5 \text{ г/м}^2$), порівняно з південним ($206,2 \text{ г/м}^2$), однак показники біомаси підвищувалися восени на північному схилі в середньому у 1,5 рази, тоді як на південному – у 2,8 рази. Навесні біомаса мохоподібних зменшилася на всій території відвалу, за винятком середини південного схилу. Ймовірно, режим зволоження на відвалі був значно стабільнішим восени 2010 р., ніж улітку 2010 р. та навесні 2011 р., що й сприяло утворенню більшої біомаси мохів. Однак, восени 2011 р. загальна біомаса бріофітів зменшилась майже на всіх дослідних трансектах, що зумовлено посушливими умовами сезону і, відповідно, частими зсувами на схилах. Винятком були основа з південного боку відвалу, де біомаса незначно зросла унаслідок збільшення кількості видів мохів та їхнього проективного покриття, та північна вершина, де відзначено найвищі показники проективного покриття для щільнодернинного виду *Ptychostomum pseudotriquetrum*.

Отже, на відвалі відбуваються постійні сезонні зміни проективного покриття та біомаси мохоподібних, тоді як частота трапляння залишається незмінною або зростає, що сприяє відновленню мохового покриву за сприятливих умов. Найстабільнішими є проективне покриття та біомаса мохів, що утворюють життєву форму щільної дернини.

3.4. УЧАСТЬ МОХОПОДІБНИХ У РЕВІТАЛІЗАЦІЇ ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ ВИДОБУТКУ СІРКИ

3.4.1. ВПЛИВ МОХІВ НА КИСЛОТНІСТЬ ТА ВМІСТ ВОЛОГИ У ВЕРХНЬОМУ ШАРІ ТЕХНОГЕННОГО СУБСТРАТУ ПОРОДНОГО ВІДВАЛУ

Вміст води у клітинах пойкилогідричних мохоподібних є непостійним і великою мірою залежить від ступеня зволоженості середовища. Унаслідок відсутності у мохів механізмів регуляції транспірації, продихів і лігнінової кутикули вони легко та швидко поглинають і втрачають воду всією поверхнею. Проявляючи високу стійкість до посухи та різноманітні ознаки ксероморфності (зменшення висоти рослин, розміру листків), мохи навіть у сухі літні періоди швидко відновлюють водний баланс. Здатність регулювати водний режим та середній 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 (During, Toogen van, 1990), 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 характеризується певною структурою та густотою.

Визначено показники відносного вмісту вологи (в.в.в.), водоутримуючої здатності та водного дефіциту для 12 піонерних видів бріофітів на породному відвалі №1 Язівського сірчаного родовища (табл. 3.5, 3.6). Встановлено, що в.в.в. у моховому покриві змінювався від 5,3% до 72,8% залежно від виду моху, форми росту та експозиції місце виростання (табл. 3.5). Рослини моху здатні поглинати вологу роси, туману та опадів, а потім перерозподіляти її між надземною (пагонами) та підземною (ризоїдами) частинами гаметофіту. Як свідчать отримані результати, під моховим покривом вологість субстрату майже завжди була вищою, порівняно з оголеними, без рослин ділянками. В.в.в. у верхньому шарі субстрату зростав у 1,1-5,2 рази залежно від форми росту моху, співвідношення його фотосинтезуючої та ризоїдної частин гаметофіту. Мохи, які утворювали щільні дернини, містили значно більше води (50-60%) у рослинах та субстраті, ніж пухкі дернини чи пухкі килимки мохів (35-45%). Істотнішу мінливість показників в.в.в., водоутримуючої здатності та водного дефіциту встановлено в основі та на схилах відвалу. Значну мінливість показників в.в.в. (20-25%) виявлено в основі схилів відвалу. Визначено, що на північному схилі і в рослинах моху, і в

субстраті під моховим покривом акумулюється більше вологи: в.в.в. був вищим у 1,1-6,4 рази у дернинах та 1,4-5,3 рази у ґрунті під мохом, порівняно з субстратом без рослин.

Коли у дернинах *Bryum caespiticium* вміст вологи був удвічі вищим на північному схилі, ніж на південному, в.в.в. у субстраті під дернинами зростав у 3,2 рази, а на південному схилі – лише в 1,7 рази, проте найістотніше підвищувався на вершині відвалу у дуже щільних дернинах моху в 4,3 рази та 3,3 рази відповідно.

Експериментально встановлено, що видовжені пагони *Bryum caespiticium* з основи південного схилу під час експозиції на повітрі інтенсивніше віддають воду та проявляють меншу водоутримуючу здатність (67,4%), порівняно з брунькоподібними пагонами моху з вершини (76,6%), для яких визначено значно вищий показник водного дефіциту 76,7% (в основі 30,4%) та в 1,6 рази нижчий в.в.в. (42,6%), що свідчить про істотну незбалансованість водного режиму в умовах низької вологості внаслідок порушень балансу між надходженням і витратами води рослинами моху (табл. 3.6).

Таким чином, здатність мохів формувати щільні, невисокі дернини з добре розвинутими підземними ризоїдами на вершині відвалу є проявом адаптації мохів до водного дефіциту.

Визначено, що найбільшу кількість вологи на відвалі утримували сланеві печіночники, зокрема *Pellia endiviifolia*, сприяючи заболоченню окремих місцевиростань. Проте у перезволожених місцях основи відвалу, а саме під печіночником *Pellia endiviifolia* та мохом *Dicranella heteromalla*, відзначено неістотне зниження вмісту води у ґрунті, порівняно з оголеним субстратом, що очевидно пов'язане з посиленням транспіраційних процесів у бріофітів в умовах надлишку вологи, а саме втратою значної кількості слабозв'язаної води цими мохами та невеликими кількостями міцнозв'язаної води у клітинах.

Експериментально встановлено, що кількість поглинутої дернинами окремих видів бріофітів вологи (після 2 год. їх занурення у воду) в 1,5–3,5 рази перевищувала їх абсолютно суху масу. Серед проаналізованих видів мохоподібних найбільшу кількість води вбирали: *Dicranella heteromalla* (3,5 разів), *Pellia endiviifolia* (2,5), *Brachythecium glareosum* (2,5), *Bryum caespiticium* (2,7), *Amblystegium serpens* (1,7) та *Barbula unguiculata* (1,5).

Виявлено, що особливості анатомо–морфологічної будови мохів (наявність волосоподібної верхівки, кілюватість листків, черепитчасте листкорозміщення, слизисті клітини у печіночників) мають важливе значення для процесів вбирання і транспірації вологи. Так, брунькоподібні стебла *Bryum caespiticium* з вершини відвалу поглинали вдвічі більше води, ніж видовжені пагони моху, зібрані в основі відвалу (табл. 3.6).

Таблиця 3.5

**Вплив мохового покриву на вміст вологи у верхньому шарі
техногенного субстрату відвалу №1 Язівського сірчаного родовища**

Місце виросання	Назва виду	Відносний вміст води, %		
		Оголеного субстрату	Мохових дернин	Субстрату під дерниною мохів
Північний схил				
Основа	<i>Bryum caespitium</i>	9,2	22,5	32,6
	<i>Barbula unguiculata</i>	7,1	18,8	12,8
	<i>Bryum argenteum</i>	6,3	15,9	10,7
	<i>Dicranella varia</i>	13,9	29,0	21,0
	<i>Brachythecium salebrosum</i>	14,8	30,9	20,3
	<i>Brachythecium glareosum</i>	14,9	31,2	21,1
	<i>Pellia endiviifolia</i>	10,7	56,3	36
	<i>Dicranella heteromalla</i>	10,7	57,6	36,2
	<i>Ceratodon purpureus</i>	56,5	57,7	68,4
	<i>Amblystegium serpens</i>	15,9	38,7	21,7
Північний схил				
Середина	<i>Bryum caespitium</i>	53,8	72,8	52,4
	<i>Barbula unguiculata</i>	19,2	35,7	22,1
	<i>Bryum argenteum</i>	35,0	43,0	29,2
	<i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i>	34,0	57,8	38,8
	<i>Funaria hygrometrica</i>	39,2	45,5	42,5
	<i>Dicranella varia</i>	23,0	38,9	31,3
	<i>Brachythecium salebrosum</i>	19,8	39,1	25,8
	<i>Brachythecium glareosum</i>	21,0	37,5	26,7
	<i>Pellia endiviifolia</i>	53,8	67,2	47,0
	<i>Amblystegium serpens</i>	38,3	56,8	42,3
Північний схил				
Вершина	<i>Bryum caespitium</i>	4,5	16,3	8,5
	<i>Barbula unguiculata</i>	10,6	21,3	12,8
	<i>Bryum argenteum</i>	4,5	7,3	4,7
Південний схил				
Основа	<i>Bryum caespitium</i>	27,6	42,4	31,1
	<i>Barbula unguiculata</i>	5,9	11,2	6,5
	<i>Pellia endiviifolia</i>	41,8	57,2	47,0
	<i>Amblystegium serpens</i>	18,2	29,2	26,5
Південний схил				
Середина	<i>Bryum caespitium</i>	25,1	39,7	30,9
	<i>Barbula unguiculata</i>	23,4	38,7	27,5
	<i>Bryum argenteum</i>	4,5	16,3	8,5
	<i>Bryum dichotomum</i>	27,4	42,3	33,7
Південний схил				
Вершина	<i>Bryum caespitium</i>	3,7	21,6	18,5
	<i>Barbula unguiculata</i>	4,7	17,3	4,5
	<i>Bryum argenteum</i>	4,5	16,3	8,5

Визначено, що бокоплідний мох *Brachythecium glareosum* швидко поглинав і випаровував вологу, можливо, завдяки волосоподібній верхівці листових пластинок, яка збільшує поверхню транспірації. Значно

повільніше випаровували поглинуту вологу бокоплідний мох *Brachythecium salebrosum* та сланевий печіночник *Pellia endiviifolia*. Так, дернина *Brachythecium glareosum* після 4 год випаровування утримувала до 36% вологи, тоді як *Brachythecium salebrosum* і *Pellia endiviifolia* 50% та 47% відповідно. Найбільше вологи утримували рослини *Barbula unguiculata* (68%), зібрані із заболочених місцевиростань основи відвалу. Висока водоутримуюча здатність була визначена для щільних дернин верхоплідних мохів, зокрема брунькоподібних стебел *Bryum caespiticiu*m, з вершини відвалу зі значно розвинутішим ризоїдним шаром, який сприяв формуванню капілярного транспорту та збереженню води (табл. 3.6).

Таблиця 3.6

Водоутримуюча здатність мохів з різних місцевиростань відвалу №1 Язівського сірчаного родовища за динамікою втрати води під час експозиції зразків на повітрі

Назва виду / Місце збору	Початкова маса сухих пагонів, мг	Маса пагонів після 2 год. у H ₂ O, мг	Дефіцит вологи,%	Маса пагонів (мг) через					Абсолютно суха маса пагонів, мг	Відносний вміст вологи, %
				Віддача води (%)						
				30 хв.	1 год.	2 год.	3 год.	4 год.		
<i>Bryum caespiticiu</i> / Вершина південного схилу	100,3	269,8	76,7	206,8	170,0	116,0	65,0	57,0	48,8	42,6
				76,6	63,0	43,0	24,1	21,1		
<i>Bryum argenteum</i> / Середина північного схилу	100,4	188,8	60,5	121,8	89,0	54,0	51,0	50,0	42,6	39,3
				64,5	47,1	28,6	27,0	26,5		
<i>Bryum caespiticiu</i> / Основа південного схилу	100,7	132,0	30,4	89,0	62,0	48,0	47,0	47,0	29,0	69,6
				67,4	46,9	36,4	35,6	35,6		
<i>Barbula unguiculata</i> / Середина північного схилу	100,1	142,0	41,2	124,0	93,0	53,0	47,0	47,0	40,0	58,9
				87,3	65,4	37,3	33,1	33,1		
<i>Amblystegium serpens</i> / Основа південного схилу	100,5	168,0	58,7	135,0	95,0	61,0	60,0	60,0	53,0	40,5
				80,3	56,5	36,3	35,7	35,7		

На підставі отриманих результатів зроблено висновок, що бокоплідні мохи поширені переважно у вогких затінених місцевиростаннях, поглинають значно більше вологи, ніж верхоплідні, характерні для відкритих місць переважно з нижчою вологістю повітря та

субстрату. Отже, здатність бокоплідних і сланевих бріофітів швидко вбирати та утримувати вологу є пристосуванням, яке дає їм можливість використовувати нерегулярні й короточасні підвищення вологості.

На відміну від пухких дернин, що добре провітрюються, щільні дернини мохів, завдяки великій кількості живих і мертвих листків, ризоїдних столонів на відкритій місцевості з різкою зміною вологи і температури середовища знижують випаровування зі своєї поверхні капілярно затриманої води, попри те нівелюють зміни водного і температурного режимів, роблять їх більш вирівняними і незалежними від мінливості мікроумов місцевиростань.

Породи відвалу видобутку сірки є глинистими, рН яких нейтральне 6,9-7,3. Оскільки бріофіти є піонерами заселення девастрованих територій, вони першими починають впливати і змінювати субстрат під час росту та формування угруповань. Встановлено, що на відвалі переважають еврифільні види мохоподібних, поширення яких не залежить від рН субстрату. Стенотопні ацидофільні види мохоподібних трапляються на відвалі лише у надмірно зволжених місцевиростаннях (*Pellia endiviifolia*, *Dicranella heteromalla*), де завдяки швидкому нагромадженню великої кількості відмерлої мохової маси створюються високі концентрації водневих йонів. На вершині північного схилу під дернинами *Pellia endiviifolia* лужне середовище з рН 7,1 змінювалось на кисло-лужне з рН 6,2 (табл. 3.7).

Бокоплідним видам мохоподібних, які на момент дослідження утворювали слабо розвинуті плетива, властива невелика амплітуда рН місцевиростань, тоді як більшість видів верхоплідних бріофітів поширені на субстратах з реакцією від кислої до основної, тобто в місцевиростаннях із мінливим рН.

Виявлено, що під пухкими моховими дернинами атмосферна волога разом з асимілятами моху проникає у глибші шари субстрату, змінюючи рН субстрату (на 0,2-0,3 од.) на глибині 2-3 см. Щільні дернини мохів, для яких характерне формування ризоїдного шару, сприяють значній зміні рН і вологості верхнього шару субстрату. Істотні зміни рН (0,3-0,4 од.) встановлено у місцевиростаннях з найбільш розвинутим ризоїдним шаром на вершині відвалу внаслідок інтенсивного розкладу відмерлих частин дернин. У моховій підстилці встановлено високі показники кислотності – рН 5,1-5,7.

Установлено, що моховий покрив підвищує кислотність водного ґрунтового розчину переважно нейтрального верхнього шару субстрату породного відвалу видобутку сірки на 0,2–0,4 одиниці, таким чином сприяючи підвищенню активності обмінних процесів та життєдіяльності піонерних видів. Відзначено найбільшу мінливість значень рН (6,56-6,98)

водного ґрунтового розчину на схилах відвалу, здебільшого північного, що, можливо, пов'язано зі значними змінами мікрокліматичних умов, насамперед водного режиму. Порівняно з оголеним субстратом найістотніше підвищення кислотності встановлено під моховими дернинами на вершині, зокрема на південному схилі, де найкраще розвинутий ризоїдний шар, до рН 6,65-6,70 і дещо менше в основі – рН 6,8-7,0. Отже, зі збільшенням мохового покриву та шару мохової підстилки підвищується циркуляція водних розчинів з високим вмістом аміачного нітрогену, фосфору, калію, кальцію і магнію, а також кислих водорозчинних органічних речовин (Трофимец, Іпатов, 1990), що внаслідок високої поглинальної та іонообмінної здатності клітин моху підкислює середовище не лише у дернинах, а й у верхньому шарі субстрату.

Таблиця 3.7

Мінливість показників кислотності верхнього шару техногенного субстрату на відвалі №1 Язівського сірчаного родовища

Місцевиростання	Назва виду	Значення рН верхнього шару субстрату	
		Оголоного	Під моховою дерниною
Північний схил			
основа	<i>Ceratodon purpureus</i>	5,69	5,49
	<i>Bryum caespitium</i>	6,96	6,65
	<i>Barbula unguiculata</i>	6,95	6,87
середина	<i>Barbula unguiculata</i>	6,94	6,85
	<i>Bryum argenteum</i>	6,96	6,65
	<i>Bryum caespitium</i>	6,93	6,46
вершина	<i>Bryum caespitium</i>	7,10	6,92
	<i>Barbula unguiculata</i>	6,91	6,87
Південний схил			
основа	<i>Bryum caespitium</i>	6,73	6,68
	<i>Barbula unguiculata</i>	6,87	6,80
	<i>Pellia endiviifolia</i>	7,13	6,24
середина	<i>Bryum caespitium</i>	6,98	6,69
	<i>Barbula unguiculata</i>	7,05	7,09
вершина	<i>Bryum caespitium</i>	6,94	6,72
	<i>Barbula unguiculata</i>	7,15	6,98

У період посухи внаслідок значної втрати вологи рослинами моху і субстратом кислотність у верхньому шарі змінювалася неістотно. Найвища мінливість вмісту води у рослинах та субстраті, а також показників кислотності водного ґрунтового розчину відзначена для

місцевиростань у середній частині обох схилів. Показники кислотно-лужного балансу субстрату під моховими дернинами і без рослин змінювалися залежно від положення на схилі відвалу: найнижча мінливість значень рН на вершині – 0,04 од., більша в основі південного схилу – 0,14-0,18 од. і північного – 0,23-0,52 од. Під *Pellia endiviifolia* показник рН водного розчину змінився на 0,96 од. (табл. 3.7).

Установлено, що моховий покрив підвищує кислотність водного розчину верхнього шару технозему таким чином сприяючи підвищенню активності обмінних процесів та життєдіяльності піонерних видів. Відзначено найбільшу мінливість значень рН водного ґрунтового розчину на схилах відвалу, здебільшого на північному, що, можливо, пов'язано зі значними змінами їх мікрокліматичних умов, насамперед, водного режиму.

Отже, на відвалі за участю мохового покриву відбулося незначне підвищення кислотності верхнього шару субстрату. Очевидно, у такий спосіб встановлюються оптимальні слаболужні умови, які сприятливі для окисно-відновних процесів перетворення ґрунтових мінералів, іонізації слабих кислот (напр., ростових речовин), поглинання та транспорту речовин.

3.4.2. СЕЗОННІ ЗМІНИ ТЕМПЕРАТУРНОГО ТА ВОДНОГО РЕЖИМІВ ПОВЕРХНЕВИХ ШАРІВ ТЕХНОГЕННОГО СУБСТРАТУ ПІД ВПЛИВОМ БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ

Вплив бріофітного покриву на температурний режим поверхневих шарів техногенних субстратів досліджували влітку та восени. Установлено, що влітку показники температури на північному і південному схилах відрізнялися: ґрунт під моховим покривом та оголений субстрат на південному схилі нагрівалися в середньому на 2 °С більше. Амплітуда мінливості середніх температур для субстрату під бріофітним покривом становила 17,3-30,3 °С на північному та 20,1-33,2 °С на південному схилах, а для оголених ділянок – 17,7-34,1 °С і 21,1-36,8 °С відповідно (рис. 3.8 А, Б).

Найбільша мінливість значень температур оголеного субстрату і під моховими дернинами встановлена посередині схилів відвалу, насамперед на північному, що, очевидно, пов'язано зі значними змінами мікрокліматичних умов, а саме водного режиму. Найістотнішу різницю температур встановлено під моховими дернинами *Barbula unguiculata* і *Bryum caespiticium*, порівняно з оголеним субстратом, на північному схилі, де мохи сформували потужний ризоїдний шар. Мінливість температур субстрату під бріофітами була приблизно в 1,3 рази меншою, ніж

мінливість температур оголеного субстрату, тому влітку температура ділянок субстрату під бріофітами була стабільнішою, ніж ділянок без рослинного покриву.

Восени амплітуда мінливості середніх температур становила для субстрату під моховим покривом – 15,8-21,4°C на північному та 19,9-32,2°C на південному схилах, а оголеного субстрату – 14,7-20,0°C і 18,7-31,3°C відповідно (рис. 3.8. А, Б).

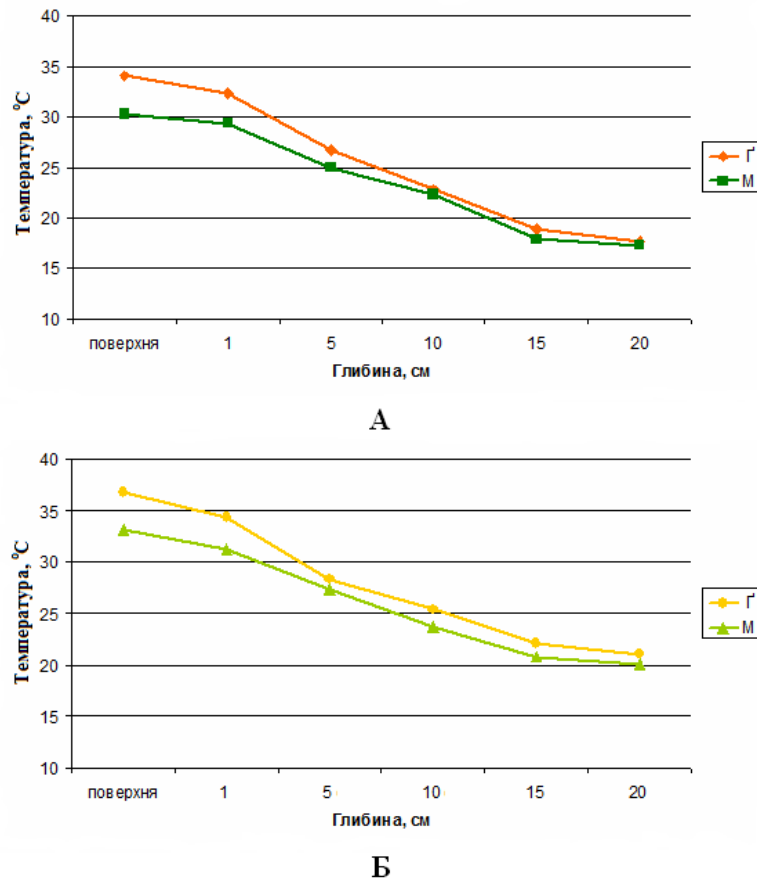


Рис. 3.8. Температурний режим поверхневих шарів субстратів на північному та південному схилах відвалу №1 Язівського сірчаного родовища улітку 2011 р. Умовні позначення: А – північний схил, Б – південний схил, Г – субстрат без рослин, М – субстрат під моховою дерниною.

Температура субстрату під моховими дернинами була навіть дещо більшою, ніж оголеного субстрату, оскільки бріофітний покрив нівелював мінливість температур під час різких змін погодних умов. Максимальна різниця температури (2°C) визначена під щільною моховою дерниною *Bryum caespiticium* та оголеним субстратом посередині північного схилу. Подібна тенденція виявлена на плато – влітку температура оголеного субстрату була вищою, ніж під бріофітним покривом, а восени – навпаки, нижчою (рис. 3.9, 3.10).

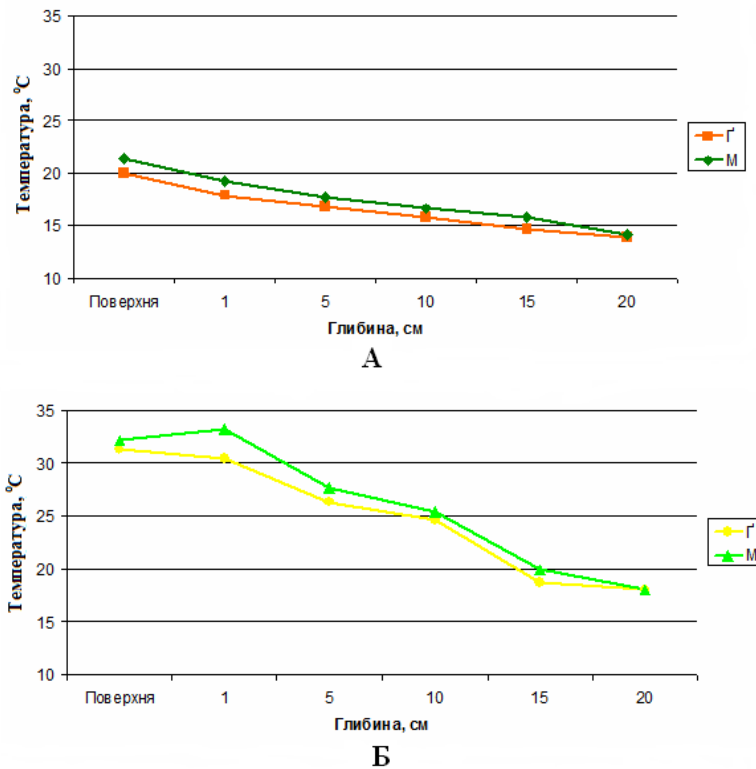


Рис. 3.9. Температурний режим поверхневих шарів субстратів на північному та південному схилах відвалу №1 Язівського сірчаного родовища восени 2011 р. Умовні позначення: А – північний схил, Б – південний схил, Г – субстрат без рослин, М – субстрат під моховою дерниною.

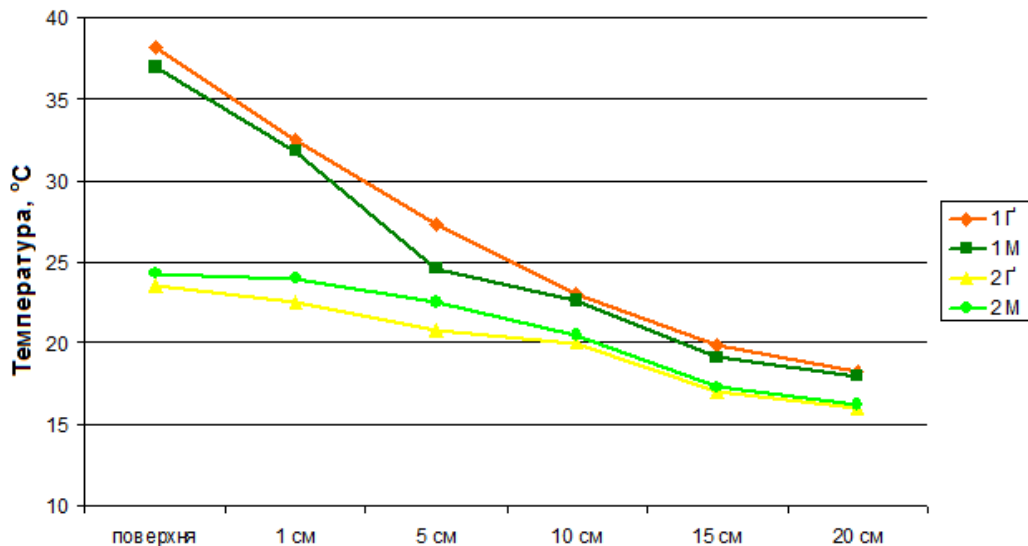
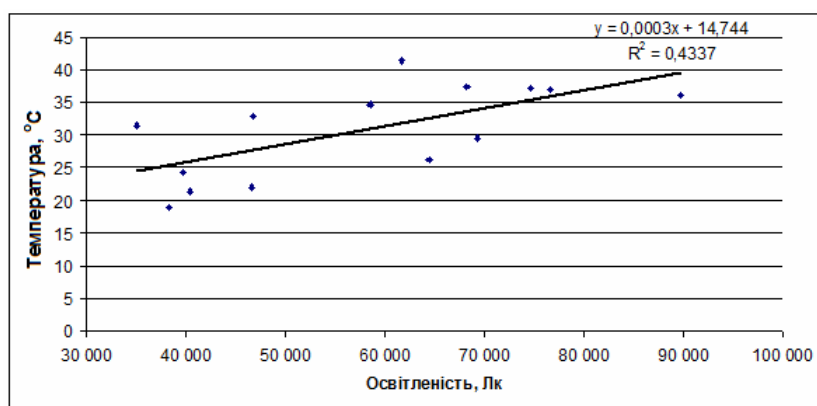


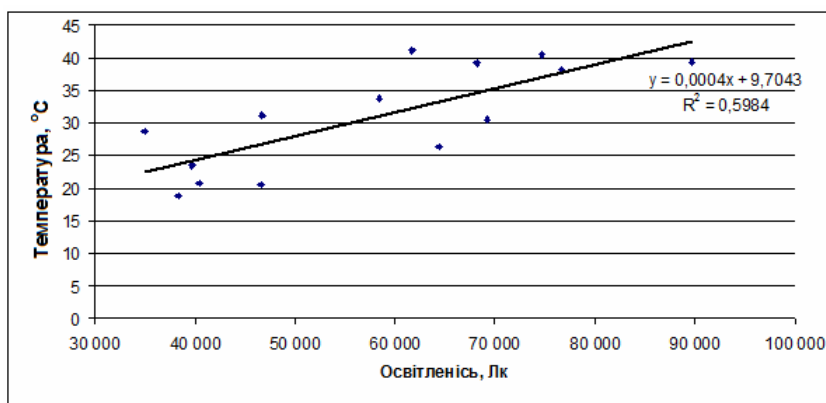
Рис. 3.10. Температурний режим поверхневих шарів субстратів на вирівняних ділянках поверхні відвалу №1 Язівського сірчаного родовища (плато) влітку та восени 2011 р. Умовні позначення: 1 – літо, 2 – осінь, Г – субстрат без рослин, М – субстрат під моховою дерниною.

Закономірно, що існує залежність між інтенсивністю освітлення та температурою субстрату. Кореляційно-регресійний аналіз зв'язку температури поверхневих шарів оголеного субстрату та під моховими дернинами з інтенсивністю освітлення показав, що отримані залежності описуються лінійними рівняннями і мають різні коефіцієнти кореляції.

Рівень апроксимації (R^2) становив 0,4 та 0,6 відповідно, тобто, у першому випадку зміна температури на 40% зумовлена зміною інтенсивності освітлення, а у другому, відповідно, на 60% (рис. 3.11, А, Б). Коефіцієнт кореляції у першому випадку становив 0,65; у другому – 0,77. Таким чином, виявлено меншу залежність температури поверхневих шарів субстрату під моховим покривом від інтенсивності освітлення, ніж субстрату без рослин.



А



Б

Рис. 3.11. Залежність температури поверхневих шарів субстратів під моховим покривом (А) та без рослин (Б) від інтенсивності освітлення

Установлено, що температура субстрату під моховим покривом була стабільнішою, ніж оголеного субстрату, що може сприяти оптимізації обмінних процесів та заселенню іншими вищими рослинами відвалів видобутку сірки. Отже, сформовані мохові дернини здатні істотно оптимізувати температурний режим субстрату – охолоджувати поверхневі шари влітку та довше утримувати тепло восени.

Вплив бріофітного покриву на зволоженість поверхневих шарів субстрату був найістотнішим улітку, в умовах високої інсоляції та температури. Аналізували вологість мохових дернин, субстрату під мохами та оголеного субстрату (табл. 3.8).

Встановлено, що вологість мохових дернин була найвищою на вершині та посередині північного схилу, для яких відзначено найвищі показники біомаси та загального проективного покриття бріофітів. Це свідчить про те, що мікроумови цих місцевиростань є оптимальнішими для росту і розвитку більшості видів мохоподібних. Значний вплив бріофітів на вологість поверхневих шарів субстрату спостерігали в основі та на вершині північного схилу (вологість під моховою дерниною на 12,1% та 16,4% вища, ніж оголеного ґрунту).

Таблиця 3.8

**Вплив бріофітного покриву на вологість субстратів відвалу №1
Язівського сірчаного родовища**

Експозиція		Вологість, %			Біомаса, г	Проективне покриття, %
		мохова дернина	субстрат під мохами	оголений субстрат		
Пн. схил	Основа	41,3±2,5	41,5±1,8	29,4±2,8	3,63±0,38	26,88±2,52
	Схил	49,5±4,5	28,9±1,3	26,1±1,4	5,37±0,74	78,88±4,10
	Вершина	49,2±2,1	37,2±1,6	20,8±2,2	5,28±0,52	62,85±4,49
Пд. схил	Основа	39,4±4,8	28,9±2,3	19,5±3,5	2,77±0,30	46,77±4,55
	Схил	33,9±2,2	26,3±0,9	20,5±1,4	3,36±0,26	51,21±6,56
	Вершина	15,9±3,1	7,97±1,0	4,18±0,4	2,61±0,37	25,26±4,02

Таким чином, вплив мохів на вологість субстрату був істотніший на південному схилі, хоча вологість мохових дернин загалом була меншою (різниця між показниками вологості субстрату під мохами та без рослинності становила від 5,0% до 7,9%). Виявлено, що вологість субстрату під моховою дерниною була вищою, ніж оголеного, незалежно від експозиції та положення на схилі відвалу.

3.4.3. УЧАСТЬ МОХІВ У НАГРОМАДЖЕННІ ОРГАНІЧНОГО КАРБОНУ, НІТРОГЕНУ, ФОСФОРУ ТА КАЛІЮ

У світовій практиці реабілітації техногенних геосистем сформувався новий підхід, пов'язаний з максимальним використанням регенераційних можливостей природних екосистем для відновлення ресурсних й екологічних функцій деастрованих 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

грунтотвірні процеси. Концепція ренатуралізації техногенних геосистем є не лише екологічно обґрунтованою, а й економічно виправданою (Лисецкий и др., 2005).

Унаслідок розробки кар'єрів видобутку самородної сірки утворилася низка різновікових відвалів, утворених як з порід, які беруть участь у зональному ґрунтоутворенні, так і з підстилаючих порід, що не є ґрунтотвірними (наприклад, третинні глини, сірковмісні вапняки тощо). Основною проблемою освоєння відвальної породи є її чужорідність для біоти, а часом і токсичність. Заселення породних субстратів мікроорганізмами та піонерною рослинністю сприяє структуруванню таких субстратів, якісним і кількісним змінам їх властивостей, які ідентифікують формування молодих техногенних ґрунтів (Мануїлова, 2004; Дідух та ін., 2008).

Мохоподібні одними з перших оселилися на субстратах відвалів, і сформували з часом багатовидові обростання (Рабик та ін., 2010). 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: гідротермічні умови в ризосфері, кислотність ґрунту, мінеральний режим, депонування і цикл карбону (O'Neill, 2000; Brisbee et al., 2001; Carter, Arocena, 2000; Ringen, 2006). Однак, питання про роль мохів у ревіталізації посттехногенних субстратів, і зокрема, на територіях видобутку сірки, залишається на сьогодні недостатньо дослідженим.

У зв'язку з тим, метою роботи було вивчення впливу бріофітного покриву на нагромадження органічного карбону у субстраті породного відвалу №1 Язівського сірчаного родовища.

Сучасний ґрунтовий покрив Передкарпатських родовищ сірки є неоднорідним за своїм механічним складом та фізико-хімічними властивостями. Зокрема, основними породами відвалу №1, який був утворений відвалоутворювачем роторного комплексу упродовж 1970-1989 рр., є третинні мергелісті глини з домішками четвертинних порід. На розвиток рослин на таких субстратах впливають нестабільний водний режим, нестача основних елементів живлення (особливо нітрогену), висока щільність глин, слабка аерація, активні ерозійні процеси та інші чинники (Мануїлова, 2004). Хоча, на підставі останніх літературних даних можна стверджувати, що загальною властивістю ембріоземів на території дослідження є формування малопотужного приповерхневого органогенного горизонту, що є свідченням значного природного потенціалу самовідновлення та ревіталізації наземних екосистем

посттехногенних ландшафтів сірковидобувних підприємств (Марискевич та ін., 2005; Дідух та ін., 2008; Козловський, 2008).

Придатність відвальних порід для формування родючого ґрунту на 25-30% залежить від наявності у них органічного карбону. З огляду на це, субстрат, який містить 0,5-1,0% органічного карбону, вважають родючим шаром ґрунту (Трофимов, 1977). На такому субстраті відбувається процес самозаростання, що забезпечує відповідний рівень стабільних ґрунтово-екологічних функцій і створює природні передумови для розвитку ґрунтового покриву на деастрованих територіях. На території породного відвалу №1 вміст органічного карбону у верхньому шарі незадернованого субстрату (без рослинного покриву) був у межах від 0,9 до 1,8% (табл. 3.9). Крім того, виявлено тенденцію до зменшення його вмісту від основи до вершини відвалу в 1,5-2,0 рази. Насамперед, це обумовлено особливостями умов на вершині відвалу, які найменше сприятливі для росту рослин унаслідок вітрових і водних ерозій субстрату, а також дефіциту вологи, що призводить до сповільнення процесів ревіталізації породних субстратів. Така різниця у кількості органічного карбону на вершині відвалу може бути спричинена й вимиванням поверхневого шару субстрату із вершини до основи відвалу. Таким чином, розкривні породи відвалу №1 Язівського родовища є потенційно родючими та придатними для заростання рослинами.

Піонерні види мохоподібних, які ми використали у дослідженнях, оселяючись на схилах відвалу, чинять як механічний, так і хімічний вплив на субстрат. Насамперед, вони механічно фіксують рухомий субстрат схилів і перешкоджають розвіюванню його легких часток. Особливу роль у цих процесах відіграють види, що формують життєву форму щільної або пухкої дернини – *Bryum caespiticium* і *Bryum argenteum*. Крім того, вид *Bryum caespiticium* утворює густу ризоїдну повсть, яка рясно пронизує субстрат, забезпечуючи рослинам додаткову фіксацію на схилах. Під час досліджень виявлено, що у деяких дернинах *Bryum caespiticium* ризоїдна повсть сягала до 2 см. Проникаючи у субстрат, ризоїди моху формують густу сітку, підвищуючи пористість і сприяючи збагаченню субстрату киснем та вологою.

На підставі аналізу субстратів, на яких розростаються мохові дернини, виявлено, що під моховими покривом, сформованим щільнодернинним видом *Bryum caespiticium* утворюється чіткий прошарок темнішого кольору – органо-акумулятивний горизонт, утворений продуктами відмирання мохової дернини (див. вкладку, рис. 3.12, а). Під пухкими дернинами *Barbula unguiculata* чи *Bryum argenteum* цей прошарок є менший, особливо на схилах, оскільки дернини цих видів

легко руйнуються внаслідок зсуву нестійкого субстрату і неефективно утримують зайняту площу, порівняно з *Bryum caespiticium*.

Відзначено, що товщина відмерлого шару у мохових дернинах значною мірою залежала як від видових особливостей, так і від умов місцевиростань на схилах відвалу з досить контрастними мікрокліматичними умовами. Наприклад, у літні місяці на плато та північному схилі відвалу, де найсприятливіші умови для росту рослин, вологість субстрату становила 26,3-27,5%, інтенсивність світла 65-85 тис. лк, температура на поверхні субстрату +18,4—+25,2 °С. Вершина та південний схил відвалу характеризувалися найменше сприятливими умовами (вологість субстрату 4,5-14,8%, інтенсивність світла 100–110 тис. лк, температура на поверхні субстрату підвищувалася до +35,2—+41,5 °С). Виявлено, що найвищий відсоток відмерлої частини у моховій дернині (69,2-74,5%) був у зразках моху *Bryum caespiticium* з північного схилу та плато відвалу й у *Bryum argenteum* з плато та південного схилу відвалу (66,3–68,9%), де ці види мали досить високі показники проективного покриття (рис. 3.13).

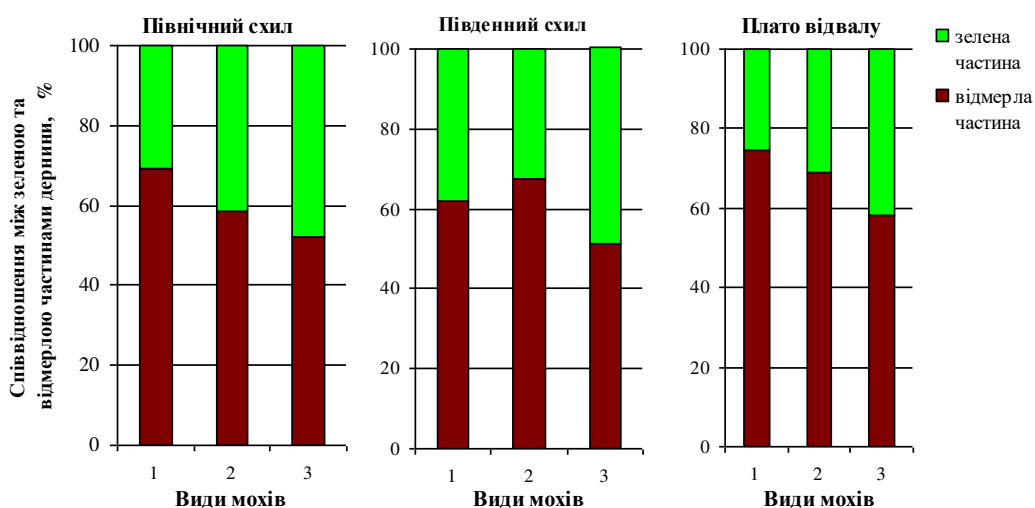


Рис. 3.13. Співвідношення між фотосинтезуючою (зеленою) та відмерлою частинами пагонів мохів з території відвалу №1 Язівського сірчаного родовища. Види мохів: 1 – *Bryum caespiticium*, 2 – *Bryum argenteum*, 3 – *Barbula unguiculata*.

Для *Barbula unguiculata* потужність відмерлого шару становила 52,2-58,4% в мохових дернинах і була найвищою також на плато та північному схилі відвалу. Необхідно відзначити, що види *Bryum argenteum* і *Barbula unguiculata*, які утворюють низькі пухкі дернини, більше приурочені до сухих, відкритих ділянок на території відвалу, тоді як щільнодернинний вид *Bryum caespiticium* мав максимальну

продуктивність у вогкіших місцевиростаннях.

Важливі закономірності отримані щодо нагромадження органічного карбону у дернинах мохів. Згідно з літературними даними, у мохів найбільше карбону локалізується у старіючих бурих частинах пагонів (Ringen, 2006). Було оцінено специфіку локалізації $C_{орг}$ у дернинах мохів *Bryum caespitium*, *Bryum argenteum* та *Barbula unguiculata* і виявлено його найвищий вміст у відмерлих частинах мохових дернин (рис. 3.14).

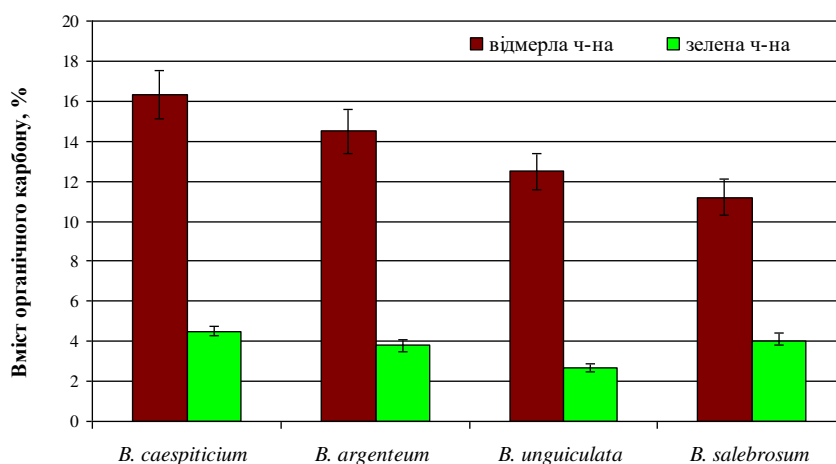


Рис. 3.14. Вміст органічного карбону у зеленій та відмерлій частині дернин мохів з території відвалу №1 Язівського сірчаного родовища

У *Bryum caespitium* у відмерлих частинах пагонів вміст $C_{орг}$ становив $16,32 \pm 1,51\%$, у *Bryum argenteum* – $14,54 \pm 1,33\%$ у *Barbula unguiculata* – $12,50 \pm 1,21\%$. У зелених частинах пагонів цих видів мохів кількість органічного карбону була у 3-4 рази меншою (табл. 3.9).

Встановлено чітку залежність між потужністю підстилки, нагромадженням органіки у дернинах мохів та її вмістом у субстраті під моховим покривом. Максимальний вміст $C_{орг}$ у субстраті під дернинами мохів визначено на плато відвалу (3,92-4,53%). На північному схилі найвищий вміст органічного карбону був у субстраті під мохами *Bryum caespitium* і *Bryum argenteum* ($2,84 \pm 0,23\%$ і $2,73 \pm 0,27\%$), що майже в 1,7 разів більше, порівняно з кількістю карбону в оголеному субстраті цієї ділянки відвалу. Під дернинами *Barbula unguiculata* кількість $C_{орг}$ була в 1,4 рази вищою, порівняно з його вмістом у незадернованому субстраті і найменшу його кількість було визначено у субстраті під *Brachythecium salebrosum*. Подібна тенденція зміни вмісту органіки в субстраті під досліджуваними видами мохів спостерігалася і в основі схилу. Найменше органічного карбону під моховими дернинами виявили на вершині, хоча порівняно з його кількістю в незадернованому субстраті на цій ділянці відвалу, вміст підвищувався майже у 2,4 рази, що свідчить про вагомий

внесок бріофітів у нагромадженні органічної речовини навіть у несприятливих екологічних умовах.

Таблиця 3.9

Вміст органічного карбону у субстраті під моховим покривом на території відвалу №1 Язівського сірчаного родовища (2010 –2012 рр.)

Місце відбору проб субстрату під дернинами мохів	Вміст органічного карбону, %			
	Північний схил		Південний схил	
	серпень 2010 р.	червень 2012 р.	серпень 2010 р.	червень 2012 р.
Незадернований субстрат (контроль)				
Плато відвалу	1,72±0,10	1,75±0,12		
Основа	1,64±0,13	1,71±0,17	1,82±0,23	1,84±0,25
Середина	1,66±0,21	1,59±0,25	1,62±0,14	1,65±0,14
Вершина	1,23±0,10	1,19±0,12	0,92±0,15	0,92±0,24
<i>Bryum caespiticium</i>				
Плато відвалу	4,53±0,21*	4,65±0,41*		
Основа	2,56±0,12*	2,60±0,25*	2,32±0,22*	2,41±0,21*
Середина	2,84±0,23*	2,95±0,13*	2,65±0,25*	2,48±0,16*
Вершина	2,36±0,22*	2,41±0,2*	2,04±0,21*	2,09±0,10*
<i>Bryum argenteum</i>				
Плато відвалу	3,92±0,22*	4,06±0,32*		
Основа	2,56±0,20*	2,62±0,15*	1,94±0,11*	1,94±0,11*
Середина	2,73±0,27*	2,84±0,32*	2,43±0,27*	2,43±0,27*
Вершина	2,21±0,24*	2,23±0,21*	2,11±0,23*	2,11±0,23*
<i>Barbula unguiculata</i>				
Плато відвалу	3,26±0,21*	3,36±0,31*		
Основа	2,15±0,13*	2,22±0,11*	2,13±0,21*	2,05±0,18*
Середина	2,23±0,21	2,31±0,22	2,10±0,15*	2,52±0,23*
Вершина	1,95±0,23*	2,01±0,20*	1,56±0,09*	2,16±0,14*
<i>Brachytecium salebrosum</i>				
Плато відвалу	–	–		
Основа	–	–	1,94±0,11	2,03±0,15
Середина	1,95±0,12	2,03±0,15	–	–
Вершина	1,68±0,13*	1,71±0,11*	1,54±0,23*	1,58±0,11*

Примітка: * – різниця порівняно до контролю (незадернований субстрат) статистично достовірна при $p < 0,05$.

Результати визначення вмісту органічного карбону в субстраті під моховим покривом на південному схилі відвалу №1 вказують на подібну закономірність: найвищим є вміст у субстраті під мохами на схилі та в основі відвалу, а найнижчим – на вершині (табл. 3.9). Причому в субстраті під *Bryum caespiticium* і *Bryum argenteum* кількість органічного карбону була найбільшою. Загалом, у підстилаючому шарі субстрату під дернинами мохів на усіх рівнях відвалу кількість органічного карбону зростала в 1,5-2,6 рази, порівняно з його вмістом в незадернованому субстраті відвалу.

На підставі отриманих результатів можна стверджувати, що за

участю бріофітів на території відвалу відбувається нагромадження органічної речовини у поверхневому шарі субстрату. Під моховим покривом формується органогенний горизонт глибиною до 3 см, який характеризується широким діапазоном вмісту органічного карбону (1,7-4,5%).

Оцінено вміст органічного карбону у субстраті під моховим покривом, сформованим видами *Brachythecium glareosum*, *Brachythecium rutabulum* та *Atrichum undulatum*, які мають досить низькі показники проективного покриття та частоти трапляння на території відвалу.

Для видів із життєвою формою плетива *Brachythecium glareosum* та *Brachythecium rutabulum* встановлено, що ступінь розкладу їх дернин був досить низьким (відсоток відмерлої частини у дернинах становив 36-39%), що, очевидно, зумовлено відносно нетривалим їх існуванням на території відвалу у зв'язку з несприятливими для цих видів екологічними умовами (рис. 3.15).

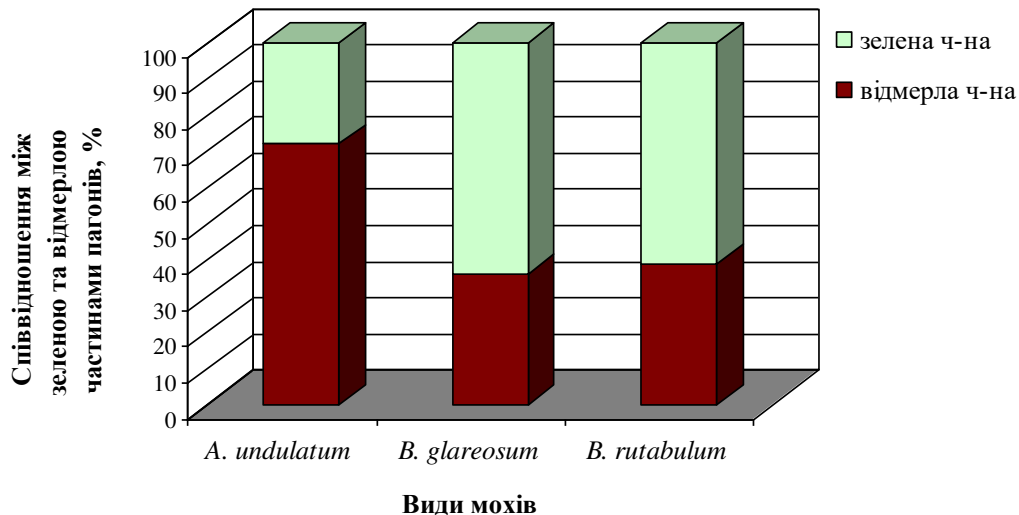


Рис. 3.15. Співвідношення між фотосинтезуючою (зеленою) та відмерлою частинами пагонів мохів *Atrichum undulatum*, *Brachythecium glareosum* та *Brachythecium rutabulum* з території відвалу №1 Язівського сірчаного родовища

Вміст органічного карбону у субстраті під цими мохами становив $1,79 \pm 0,23\%$ та $1,18 \pm 0,31\%$, відповідно, що майже в 1,5-1,8 разів менше, порівняно з показниками для видів із низькою дерниною (рис. 3.16).

У субстраті під дернинами моху *Atrichum undulatum* визначено $3,3 \pm 0,3\%$ органічного карбону. Вид має життєву форму пухкої дернини та характеризується достатньо високим ступенем розкладу мохових дернин (відсоток відмерлої частини становив 64-72%).

Отже, встановлено неоднаковий вплив різних видів бріофітів на процеси нагромадження органіки у техногенному субстраті відвалу №1. Життєва форма мохів суттєво впливає на цей процес, оскільки найвищі показники вмісту органічного карбону встановлені під дернинами мохів, які утворюють низьку щільну (або пухку) дернину.

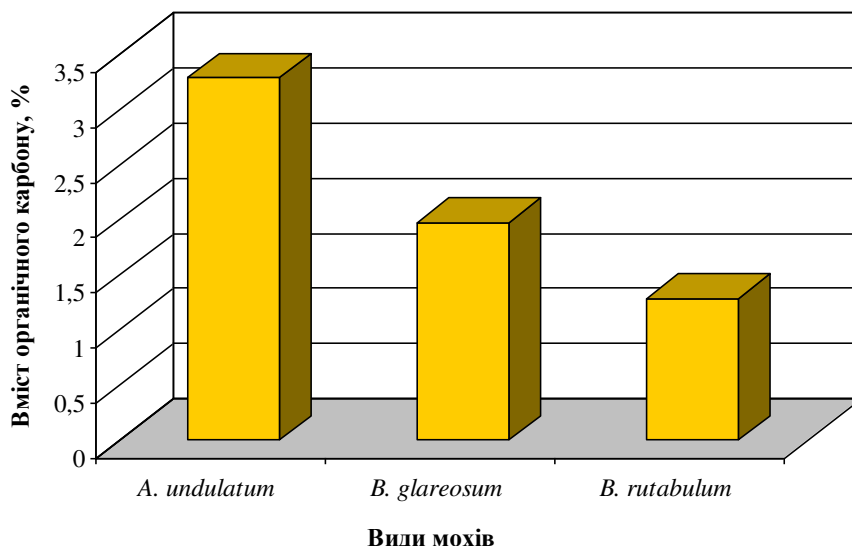


Рис. 3.16. Вміст органічного карбону у субстраті під дернинами мохів *Atrichum undulatum*, *Brachythecium glareosum* та *Brachythecium rutabulum* з території відвалу №1 Язівського сірчаного родовища.

Відомо, що збільшення вмісту органічного карбону у техногенних ґрунтах відбувається до того часу, поки його втрати унаслідок процесів мінералізації і вимивання не зрівняються з надходженням органічної речовини до ґрунтового блоку екосистем у вигляді відмерлих органічних решток. Цей процес, за даними багатьох дослідників, може тривати від 20 до 50 років. Потім він продовжується, переважно, за рахунок якісних перетворень органічної речовини. Тобто, загальна закономірність процесів накопичення органічної речовини є такою: відносно швидке нагромадження органічного карбону в ініціальний період онтогенезу молодих ґрунтів і подальше сповільнення темпів акумуляції гумусу із зміною співвідношення компонентів органічної речовини (Гришина, 1986). Результати 2-річного аналізу вмісту органічного карбону в незадернованому субстраті та субстраті під дернинами досліджуваних мохів демонструють позитивну динаміку його збільшення на усіх дослідних трансектах, однак, швидкість нагромадження органіки під моховим покривом є різною і залежить від рельєфу території відвалу, мікрокліматичних умов та видових особливостей мохів. На підставі лабораторно-польових досліджень, проведених у червні 2012 р. встановлено, що у підстилаючому шарі під

дернинами мохів кількість карбону збільшилася, в середньому, на 0,04-0,12% , порівняно з 2010 р. (табл. 3.9). Майже відсутні зміни вмісту органічного карбону за цей період в незадернованому субстраті. Найвищі показники вмісту $C_{орг.}$ визначені у підстилаючому шарі під моховим покривом на плато та в основі відвалу, особливо під щільнодернинним видом *Bryum caespiticium*, який інтенсивно акумулює органіку. Крім цього, як і раніше, спостерігалася тенденція зменшення вмісту органічного карбону у субстраті під моховими дернинами від основи до вершини відвалу північної та південної експозиції, що, очевидно, зумовлено періодичним перенесенням верхніх горизонтів субстрату ґрунтоутворення вниз по схилу унаслідок морфодинамічних процесів, властивих для техногенних ландшафтів. Отже, бріофітний покрив забезпечує формування органогенного горизонту у верхньому шарі техногенного субстрату, що пов'язано з характером заселення відвалу мохами, які утворюють суцільний щільний покрив на поверхні субстрату. Особливо чітко це візуалізується на дослідних трансектах на плато та середині північного схилу відвалу, де поверхня субстрату цілком вкрита дернинами мохів (див. вкладку, рис. 3.17).

Таким чином, колонізуючи техногенні відслонення, бріофіти чинять комплексну дію на субстрат відвалу:

- ініціюють процеси структурування верхніх горизонтів (під моховим покривом техноґрунт розпушується, набуває грудкуватої структури, зростає його пористість, що сприяє збагаченню субстрату киснем та вологою;
- на схилах мохи механічно фіксують рухомий субстрат і перешкоджають розвіюванню його легких часток;
- нагромаджують органічну речовину.

Враховуючи те, що дернини мохів розростаються і зосереджені на поверхні техногенного субстрату, тому, закономірно, що майже уся органіка, яка надходить з відмерлими рештками цих рослин, концентрується у верхньому шарі ґрунту, глибиною до 3 см, де відбуваються подальші процеси її мінералізації та гуміфікації.

Бріофіти сприяють нагромадженню органічної речовини у субстраті відвалу. Встановлена нами висока варіабельність вмісту органіки детермінована як видовими особливостями мохів, так і мікрокліматичними умовами на території відвалу. Найбільший вміст органічного карбону встановлено у субстраті під дернинами мохів, які мають життєву форму низької щільної (або пухкої) дернини – *Bryum caespiticium* та *B. argenteum*. Найнижчі показники вмісту $C_{орг.}$ визначені на вершині відвалу, що може бути зумовлене як напруженістю екологічних факторів на цій ділянці (високий рівень інсоляції, дефіцит вологи), так і

періодичним перенесенням верхніх горизонтів субстрату ґрунтоутворення вниз по схилу, що властиве для техногенних ландшафтів.

Швидкість нагромадження органіки під моховим покривом на території відвалу є різною, вона залежить від мікрорельєфу, мікрокліматичних умов, проективного покриття бріофітами та їх видового складу. На підставі аналізу вмісту органічного карбону упродовж 2010–2012 рр., встановлено, що його кількість збільшилася, в середньому, на 0,04-0,12% за цей період. Несуттєвими за цей період були зміни вмісту органічного карбону у незадернованому субстраті. Найвищі показники вмісту $C_{орг.}$ у підстилаючому шарі під моховим покривом визначені на плато та в основі відвалу, особливо під щільнодернинним видом *Bryum caespitium*, який інтенсивно акумулює органіку.

Імовірно, що мінливість темпів накопичення органічного карбону може бути зумовлена і тим, що значна частина органічної речовини на території відвалу представлена не гумусовими сполуками, а нерозкладеними органічними рештками (переважно, продуктами відмирання мохових дернин та привнесеним опадом судинних рослин). Це може бути свідченням сповільненої мінералізації рослинних решток унаслідок специфічних гідрологічних умов і незрілості угруповань мікроорганізмів, які є основними деструкторами органічних решток (Панас, 1989; Марискевич та ін., 2005).

Таким чином, на ранніх етапах становлення ґрунтів відвалу №1 видобутку сірки бріофіти, як піонерні рослини, відіграють суттєву роль у цьому процесі, сприяючи нагромадженню органічної речовини і тим самим, створюючи умови для розвитку інших вищих рослин та ґрунтової біоти.

Однією з основних властивостей ґрунтів, що визначає їх родючість і придатність для заселення рослинами, є забезпеченість поживними елементами. Техногенний субстрат відвалу видобутку сірки майже неструктурований, характеризується недостатніми вбірними та водоутримуючими властивостями і слабо забезпечений основними елементами живлення (нітрогеном, фосфором, калієм), що в комплексі визначає його низьку потенційну родючість та придатність для життєдіяльності рослин. Відомо, що бріофіти відіграють важливу роль у колообігу поживних речовин в екосистемі, незважаючи на відносно малу частку їх біомаси, порівняно з судинними рослинами (Skré, Oechel, 1981; Brown, 1982; Bowden et al., 1999; Bryophyte Biology, 2000). Мохи здатні поглинати поживні речовини з атмосферного повітря, опадів, пилу і зберігати їх упродовж тривалого часу у нерозкладеній відмерлій частині пагонів (Thomas et al., 1988). Основними причинами цього є умови існування бріофітів (низькі температури, вологість, підвищена

кислотність), а також деякі їх фізико-хімічні властивості (висока катіонообмінна ємність, наявність значного вмісту лігніноподібних сполук, ліпідів і високе співвідношення C:N) (Brown, 1982).

У багатьох публікаціях оцінюється участь бріофітів у нагромадженні нітрогену в ґрунті (Oechel, Van Cleve, 1986; Bowden, 1991; Bowden et al., 1999; Brisbee et al., 2001; Brown, Bates, 1990). Встановлено, що відмерла частина мохового покриву має досить високу гідролітичну кислотність, завдяки чому мохова підстилка характеризується значною поглинальною здатністю і може у великих кількостях містити не лише іони водню, а й інші елементи, необхідні для рослини (Трофимец, Ипатов, 1990). Наприклад, у первинній сукцесії на пісках швидкість нагромадження нітрогену у моховому покриві, сформованому *Polytrichum juniperinum* і *P. piliferum* становила 10,1 кг/га/рік, притому 58% від сумарного акумульованого нітрогену нагромаджувалося у моховій підстилці. Це свідчить, що бріофітний компонент позитивно впливає на умови едафотопу. Для підтвердження такого припущення моховий покрив видалили повністю на значній площі досліджуваної території і виявилось, що втрати нітрогену в екосистемі значно перевищили його надходження (Bowden et al., 1999). В арктичних екосистемах встановлено, що деякі види роду *Sphagnum*, а також *Hylocomnium splendens* та *Pleurozium shreberi* нагромаджують утричі більше нітрогену та фосфору, ніж *Picea marina* (O'Neill, 2000).

Установлено, що на території відвалу видобутку сірки мохи теж впливають на нагромадження нітрогену та фосфору у субстраті. Найвищі показники їх вмісту визначено у субстраті під мохами *Bryum caespiticium* і *B. argenteum*. У субстраті під моховим покривом, сформованим щільнодернинним видом *Bryum caespiticium* валовий вміст нітрогену зростав у 2,0-3,5 рази, фосфору – в 1,2-1,4 рази, порівняно з їх кількістю в незадернованому субстраті (табл. 2.10). Під моховими дернинами *Bryum argenteum* кількість нітрогену підвищувалася в 1,4-2,4 рази, фосфору – в 1,2 рази (на південному схилі відвалу). Під рослинами *Barbula unguiculata* вміст нітрогену у субстраті зростав у 1,2–1,3 рази, а щодо фосфору різниця з контролем була недостовірною.

Мікрокліматичні умови на території відвалу теж впливали на нагромадження нітрогену та фосфору в субстраті, оскільки найвищий валовий вміст цих елементів було визначено у субстраті на плато відвалу, а найменше – на південному схилі відвалу, тобто, простежувалася залежність від умов місцевиростання рослин. Можливо, високий рівень інсоляції на південному схилі відвалу впливав на ці показники, оскільки для багатьох видів мохів встановлена негативна кореляція між

нагромадженням нітрогену та фосфору й інтенсивністю світла (Thomas et al., 1988).

Важливим показником самовідновлення ґрунтово-екологічних функцій у техногенному ландшафті є відношення вмісту карбону до валового вмісту нітрогену, яке показує ступінь окисленості та мінералізації органічної речовини в породах та їх насиченість нітрогеном. Виявлено, що матеріал відвалу характеризується широким діапазоном співвідношення карбону до нітрогену (C:N), яке було у межах 11,5-28,0 (табл. 3.10).

Таблиця 3.10

Валовий вміст нітрогену, фосфору та калію у субстраті під моховим покривом на території відвалу №1 Язівського сірчаного родовища

Місце відбору проб субстрату	Вміст нітрогену, %	Вміст фосфору, %	Вміст калію, %	C:N
Незадернований субстрат (контроль)				
Плато відвалу	0,10±0,01	0,09±0,01	1,76±0,01	17,5
Північний схил	0,09±0,01	0,09±0,01	1,76±0,02	17,7
Південний схил	0,09±0,01	0,08±0,01	1,74±0,03	18,3
<i>Bryum caespitium</i>				
Плато відвалу	0,35±0,02*	0,13±0,01*	1,85±0,02*	13,6
Північний схил	0,22±0,01*	0,12±0,01*	1,81±0,01*	14,8
Південний схил	0,16±0,02*	0,10±0,01	1,74±0,02	17,5
<i>Bryum argenteum</i>				
Плато відвалу	0,20±0,02*	0,11±0,01	1,78±0,01	20,3
Північний схил	0,13±0,01*	0,10±0,01	1,78±0,01	22,4
Південний схил	0,22±0,03*	0,11±0,01*	1,74±0,01	17,5
<i>Barbula unguiculata</i>				
Плато відвалу	0,12±0,01*	0,11±0,01	1,85±0,02*	28,0
Північний схил	0,12±0,01*	0,11±0,01	1,81±0,01*	19,3
Південний схил	0,10±0,01	0,08±0,01	1,74±0,02	21,0

Примітка: * – різниця порівняно до контролю статистично достовірна при $p < 0,05$.

У природних ґрунтах це співвідношення регулюється процесами гуміфікації та мінералізації і не перевищує 13. Аналіз співвідношення C:N на дослідних трансектах відвалу показав, що найоптимальнішим цей показник був у субстраті під моховим покривом, сформованим *Bryum caespitium* (плато відвалу – 13,6, північний схил – 14,8). Натомість, співвідношення C:N в незадернованому субстраті на дослідних трансектах становило 17,5-18,3.

У ряді публікацій показано роль мохів у накопиченні калію у верхньому мінеральному горизонті ґрунту (Трофимец, Ипатов, 1990;

Longton, 1992). Ці дослідження, здебільшого, стосуються видів мохів, які приурочені до лісових ценозів (види роду *Sphagnum*, *Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*). Аналіз валового вмісту калію у субстраті відвалу не показав суттєвих відмінностей між його кількістю в незадернованому субстраті та в субстраті під бріофітним покривом. Можливо, причиною цього є видові особливості або ж специфіка локалізації іонів в пагонах мохів, оскільки встановлено, що одновалентні катіони, насамперед, K^+ , найбільше концентруються в апексі пагона, а дивалентні – в базальній старіючій частині (Brown, 1982). У наших дослідах лише під дернинами мохів *Bryum caespitium* та *Barbula unguiculata* на плато та північному схилі відвалу зафіксоване достовірне збільшення вмісту калію у субстраті.

Таким чином, на території породного відвалу №1 видобутку сірки на поверхні техногенного субстрату за участю бріофітного покриву формується орґано–акумулятивний горизонт, утворений продуктами відмирання мохових дернин. Встановлено, що мохоподібні сприяють збагаченню субстрату відвалу біогенними елементами. Важливе значення має життєва форма видів, оскільки найвищі показники вмісту нітрогену та фосфору встановлені під моховим покривом, сформованим щільнодернинним видом *Bryum caespitium*.

Іншими дослідниками показано (Трофимец, Ипатов, 1990; Bowden et al., 1999; Рабик та ін., 2010), що на деастрованих територіях у субстраті під моховим покривом створюється сприятливий гідротермічний режим, оскільки висока поглинальна здатність бріофітів сприяє акумуляції вологи, а відтак встановленню оптимальних умов температурного режиму не лише у дернинах, а й у верхньому шарі субстрату, що свідчить про важливий вплив мохів на фізико-хімічні властивості техногенних субстратів.

Результати наших досліджень вказують на те, що за участю мохів у субстраті відвалу відбуваються процеси самовідновлення ґрунтово-екологічних функцій. Вони відбуваються практично на усіх дослідних трансектах, однак інтенсивність цих перетворень у кожному випадку індивідуальна і залежить від едафічних властивостей конкретного місцевиростання та ступеня розвинутості біогенних процесів, мікрокліматичних умов та супутнього комплексу мікроорганізмів, які здатні трансформувати органічну речовину відмерлих рослин у фрагменти гумусу.

Таким чином, роль бріофітного покриву на відвалі видобутку сірки полягає у покращенні умов едафотопу, що у кінцевому результаті сприяє підвищенню загального екологічного потенціалу посттехногенних територій та їх природному відновленню.

3.4.4. ВПЛИВ ДОМІНАНТНОГО МОХУ *DICRANELLA CERVICULATA* НА ВІДНОВЛЕННЯ ПОВЕРХНЕВИХ ШАРІВ СУБСТРАТУ ПОРУШЕНИХ ТЕРИТОРІЙ ПІДЗЕМНОЇ ВИПЛАВКИ СІРКИ

Діяльність гірничодобувних підприємств істотно погіршує екологічну ситуацію на значних за площею територіях, що призводить до їх порушення та деградації. Передкарпатський сірконосний басейн є одним із промислових регіонів, який зазнав інтенсивної експлуатації. Видобування сірки Яворівським державним гірничо-хімічним підприємством (ДГХП) “Сірка” на Львівщині, що проводилося методом кар’єрного відпрацювання покладів Язівського родовища та підземної виплавки сірки (ПВС) на Немирівському родовищі, призвело до забруднення ґрунтів, підземних і поверхневих вод сполуками сірки, втрат біотичного та ландшафтного різноманіття, порушень гідрологічного та біогеохімічного режимів, появи техногенних відвалів і кар’єрів (Марискевич та ін., 2005).

Відновлення деградованих територій, які утворилися внаслідок діяльності гірничодобувних підприємств, є важливою екологічною проблемою. Заселення породних субстратів мікроорганізмами та піонерною рослинністю сприяє формуванню молодих техногенних ґрунтів (Мануїлова, 2004; Дідух та ін., 2008). Закономірно, що оптимізація відновних процесів у деградованих ландшафтах можлива лише за умови детального дослідження впливу екологічних факторів на особливості формування рослинного покриву. Мохоподібні здатні заселяти найрізноманітніші субстрати, в тому числі й техногенні, які не придатні для інших вищих рослин, і тому вони є одними з піонерів заростання деградованих територій. Відмерлі залишки бріофітів збагачують субстрат, що слугує важливою ланкою первинного ґрунтоформувального процесу та створюють сприятливі мікрокліматичні умови для експансії судинних рослин (During, 1992; Longton, 1992; O’Neill, 2000; Баталов, Шаврина, 2004; Ringen, 2006). У зв’язку з необхідністю відновлення значних площ деградованих земель, актуальними є дослідження особливостей розвитку природних бріофітних сукцесій як прояву адаптогенезу до умов техногенно трансформованого середовища.

Проаналізовано участь мохоподібних у ревіталізації техногенних субстратів підземної виплавки сірки Немирівського родовища для подальшої розробки методів діагностики екологічного стану деградованих територій сірчаного виробництва. На території підземної виплавки сірки Немирівського родовища внаслідок експлуатації свердловин і забруднення порошкоподібною сіркою практично відсутня рослинність.

Натомість у зниженнях рельєфу трапляються ділянки, які до 70% вкриті мохом *Dicranella cerviculata* (див. вкладку, рис. 3.18), а в периферійній частині – фрагменти зональної рослинності з різним ступенем порушень. На полях виплавки інколи відбуваються викиди ґрунтових вод, які, піднімаючи на поверхню сірковмісні породи, збільшують концентрацію токсичних сполук сірки у ґрунті та повітрі. Окрім того, окиснення порошкоподібної сірки на поверхні техноземів зумовлює високу актуальну кислотність субстрату.

Встановлено, що домінантом серед мохоподібних за проективним покриттям (п.п.) та частотою трапляння (ч.т.) є *Dicranella cerviculata* (п.п. – 67,2%; ч.т. – 100%), інші види мають невеликі значення п.п. і ч.т.: *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp. (п.п. – 0,13%; ч.т. – 4,44%), *Pohlia nutans* (п.п. – 2,6%; ч.т. – 8,9%), *Bryum caespitium* Hedw. (п.п. – 0,05%; ч.т. – 2,22%), *Cephalozia catenulata* (Huebener) Lindb. (п.п. – 0,99%; ч.т. – 13,30%), *Orthotrichum obtusifolium* (п.п. – 0,18%; ч.т. – 11,11%), *Funaria hygrometrica* (п.п. – 0,03%; ч.т. – 2,22 %). Усі виявлені мохи є епігейними видами, крім епіфіта *Orthotrichum obtusifolium*. Розселення цього виду на нетиповому субстраті відбувається із залишків деревини численними виводковими тільцями. На дослідних ділянках загальне проективне покриття бріюфітів сягало $71,19 \pm 3,51\%$, коефіцієнт варіації (Cv) – 33,1%, що вказує на значну фрагментованість покриву. Середня біомаса дернини становила $0,27 \text{ г/см}^2$ (табл. 3.11).

Таблиця 3.11

Мінливість показників рН субстрату та вологості дернин мохоподібних залежно від їхньої біомаси на території підземної виплавки сірки Язівського сірчаного родовища

Вид	Біомаса, г/см ²	Вологість дернин, %	рН
<i>Bryum caespitium</i>	0,31	$62,1 \pm 1,2$	5,4-5,6
<i>Cephalozia catenulata</i>	0,16	$53,2 \pm 0,1$	4,4-4,5
<i>Dicranella cerviculata</i>	0,36	$58,7 \pm 1,0$	2,6-3,9
<i>D. heteromalla</i>	0,33	$43,5 \pm 1,2$	3,5-4,2
<i>Funaria hygrometrica</i>	0,19	$63,0 \pm 1,4$	5,5-6,0
<i>Pohlia nutans</i>	0,41	$60,6 \pm 1,9$	5,0-5,8
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	0,15	$31,7 \pm 1,7$	3,7-4,3

Виявлений позитивний кореляційний зв'язок між проективним покриттям та біомасою домінанта *D. cerviculata* ($r=0,53$) свідчить про успішне розселення моху на території підземної виплавки сірки та його значну продуктивність.

Мохи здатні поглинати вологу роси, туману й опадів, а потім перерозподіляти її між наземною (пагонами) та підземною (ризодний

шар) частинами гаметофіту. Як свідчать отримані результати, вологість мохових дернин ($53,2 \pm 5,7\%$) виявилася в 2,1 раза більшою порівняно з субстратом під ними ($24,8 \pm 1,7\%$). Вологість оголеного субстрату становила $18,5 \pm 2,9\%$, тобто в 2,9 раза менша, ніж субстрату під мохами. Коефіцієнт варіації вологості для рослин був у 1,6 і 2 рази більшим для субстрату під ними і для оголеного субстрату відповідно.

Окрім того, змінювалися середні значення рН субстрату: під моховими дернинами (на глибині 0,5–1,0 см) – рН 3,50–3,55, на глибині 2–3 см – рН 3,97–4,05, тоді як для оголеного субстрату (незалежно від глибини) рН становив 2,40–3,90. З'ясовано кореляційні зв'язки: між підвищенням значень рН поверхневих шарів субстрату і збільшенням біомаси мохів ($r=0,32$), між підвищенням рН субстрату на глибині 2 см і зростанням його вологості ($r=0,38$).

На території підземної виплавки сірки гіперацидофільний вид моху *Dicranella cerviculata* спочатку поширювався протоневою, яка утворилася зі спор численних коробочок мохових дернин із ділянок непорушеного ґрунту. Спершу багаторічна протонева інтенсивно розросталася на оголеному субстраті, частково занурюючись у його верхній шар, а потім утворювала густе плетиво повітряної протонеми. Стадія протонеми тривала 2–3 роки, а появу поодиноких гаметофорів спостерігали на другому році розвитку (Рабик та ін., 2011). На ділянках, заселення яких триває понад п'ять років, *D. cerviculata* розповсюджується так: біля межі непорушеного ґрунту (до 1 м) ростуть гаметофори з коробочками, далі смугою 1,0–1,5 м – протонева з бруньками та молоді гаметофори; смугою до 2 м – протонева.

Встановлено, що показники кислотності під дернинами *D. cerviculata* були в 1,5 раза меншими, ніж оголеного субстрату на глибині 2 см. Середнє значення рН міжкапілярної вологи мохової дернини *D. cerviculata* становило 3,8, тоді як під дернинами – рН 4,26. Вологість оголеного субстрату була в 1,6 і 2,8 раза меншою порівняно з субстратом під мохом і в моховій дернині (табл. 3.12).

Таблиця 3.12

Залежність між вологістю й актуальною кислотністю мохових дернин *Dicranella cerviculata* на території підземної виплавки сірки Язівського сірчаного родовища

Зразок дослідження	Вологість, %	рН (H ₂ O)
Контроль (оголений субстрат)	$24,70 \pm 5,93$	2,65
мохова дернина	$69,61 \pm 4,03$	3,80
субстрат під дерниною	$40,02 \pm 3,88$	4,26

З'ясовано, що кислотність субстрату під дернинами моху залежить насамперед від його вологості. Отже, *D. cerviculata* сприяє зменшенню кислотності субстрату на території підземної виплавки сірки внаслідок інтенсивного розкладу відмерлих частин дернин і переміщення асимілятів моху у глибші шари субстрату.

Виявлено, що під моховим покривом *D. cerviculata*, де відбуваються мінералізація та гуміфікація відмерлих частин рослин, утворюється прошарок темнішого кольору – органо-аккумулятивний горизонт (див. вкладку, рис. 3.12, Б).

Визначено, що співвідношення між фотосинтезувальною (зеленою) та відмерлою (бурою) частинами в дернинах моху становило від 1:2,8 до 1:3,2. Найвищий ступінь розкладу дернин виявлено в зразках моху в зниженнях рельєфу (вологість – 28,4%, інтенсивність освітлення – 70,5 тис. лк, температура субстрату +27 °С) порівняно з підвищеними ділянками (вологість – 19,7%, інтенсивність освітлення – 80,0 тис. лк, температура субстрату +29 °С), де вміст відмерлої частини моху був найнижчим. Таким чином, встановлено, що товщина бурої частини дернин моху значною мірою залежала від мікрокліматичних умов місцевиростань, передусім від ступеня зволоження субстрату.

Оцінено специфіку локалізації $C_{\text{орг}}$ у дернинах *D. cerviculata* і виявлено його найвищий вміст у відмерлих частинах мохових дернин. Вміст органічного карбону під дернинами *D. cerviculata* становив $1,2 \pm 0,2\%$, тоді як в оголеному субстраті – $0,6 \pm 0,1\%$. Концентрація $C_{\text{орг}}$ у верхньому шарі оголеного субстрату змінювалася від 0,3% до 0,9%, а в субстраті під моховим покривом – від 0,6% до 1,7%, причому найвищий рівень накопичення $C_{\text{орг}}$ (1,7%) під дернинами моху був на ділянках із найвищою вологістю субстрату (65,5%), коли частка бурої частини моху сягала 70%.

За результатами кореляційно-регресійного аналізу зв'язку між масою відмерлої частини дернин моху та вмістом органічного карбону в субстраті визначено коефіцієнт кореляції, який становить 0,7 (рис. 3.20). Рівень апроксимації (R_2) становив 0,46, тобто підвищення вмісту органічного карбону в субстраті на 46% зумовлено потужністю мохової підстилки. Отже, можна стверджувати, що з участю бріофітів на території підземної виплавки сірки в поверхневому шарі субстрату нагромаджується органічна речовина та ініціюються ґрунтотвірні процеси.

Таким чином, виявлено функціональний зв'язок фотосинтезувальної (зеленої) та бурої фітомаси і продуктів розпаду мохових дернин, що свідчить про позитивну роль *D. cerviculata* у поліпшенні умов едафотопу на території підземної виплавки сірки.

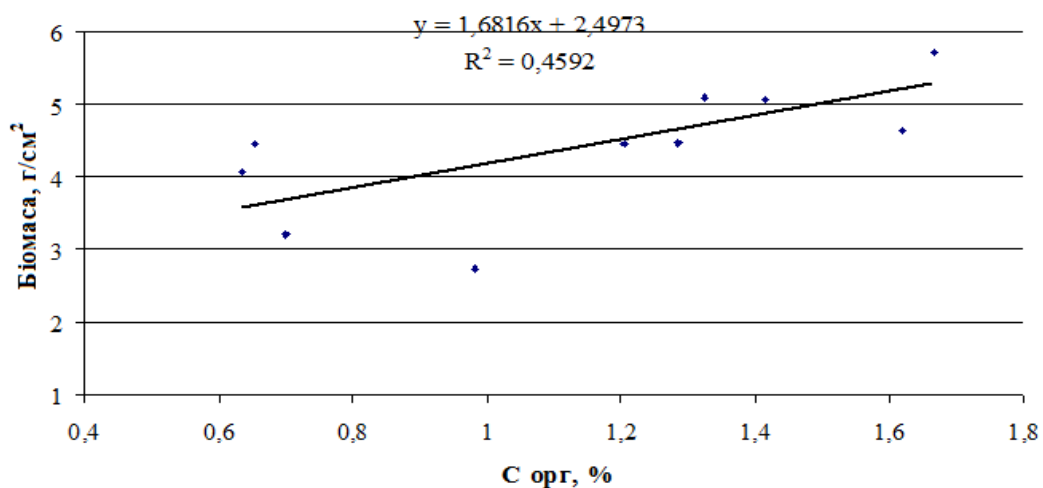


Рис. 3.20. Залежність вмісту органічного карбону від біомаси *Dicranella cerviculata* на території підземної виплавки сірки Язівського родовища

Отже, з'ясовано вплив піонерних видів мохоподібних із різними показниками біомаси на вологість і рН техногенних субстратів на території Немирівського родовища, де здійснювалася підземна виплавка сірки (Львівська обл.). Відзначено особливості розселення домінантного моху *D. cerviculata* на деастрованих територіях і визначено його участь у їхній ренатуралізації. Встановлено, що *D. cerviculata* істотно впливає на вологість й актуальну кислотність техносубстратів, ініціює ґрунотвірні процеси внаслідок нагромадження органічного карбону в моховій підстилці.

3.5. СТАН БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ РЕВІТАЛІЗАЦІЇ ПОСТТЕХНОГЕННИХ ТЕРИТОРІЙ

На нерекультивованому відвалі ДГХП “Подорожненський рудник” виявлено 45 видів мохоподібних, які належать до 2 відділів, 3 класів, 8 порядків, 17 родин, 31 роду. За чисельністю переважають представники відділу Bryophyta (42 види), лише 3 належать до відділу Marchantiophyta. Залежно від кількості видів родини розміщуються так: *Brachytheciaceae* – 12 видів, *Hypnaceae* – 5 видів, *Amblystegiaceae* – 4 види, *Lophocoleaceae*, *Mniaceae*, *Pottiaceae* – по 3 види, *Fissidentaceae*, *Bryaceae*, *Thuidiaceae*, *Hylocomiaceae* – по 2 види, *Polytrichaceae*, *Grimmiaceae*, *Ditrichaceae*, *Dicranaceae*, *Climaciaceae*, *Leskeaceae* – по 1 виду, разом кількість моновидових родин становить 15,4% (рис. 3.21, А).

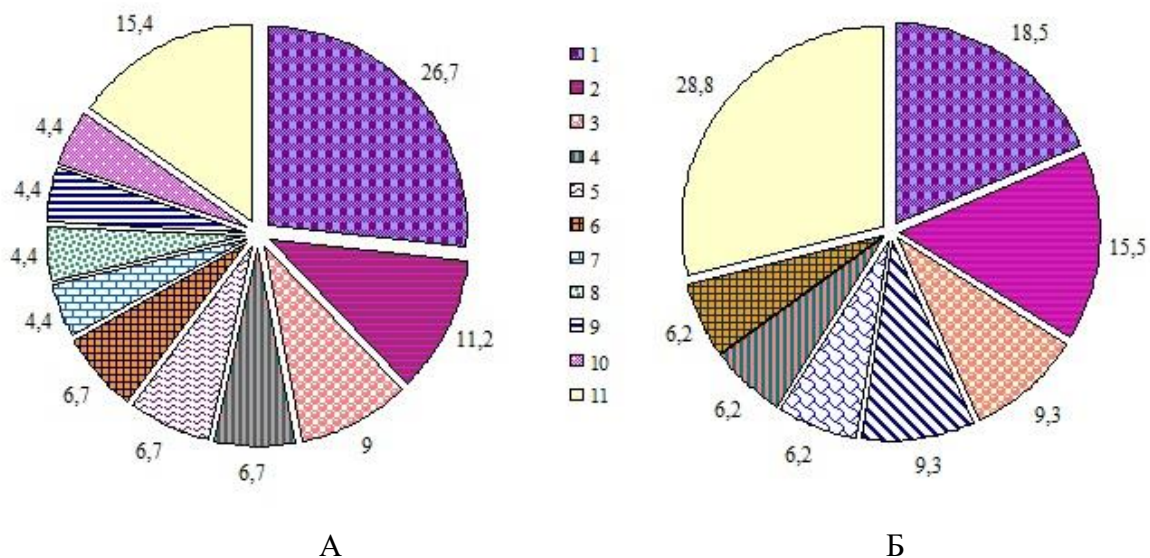


Рис. 3.21. Таксономічна структура родин мохоподібних на нерекультивованому (А) та рекультивованому відвалах (Б) ДГХП “Подорожненський рудник”. Умовні позначення: 1 – Brachytheciaceae; 2 – Nurnaceae; 3 – Amblystegiaceae; 4 – Hylocomiaceae; 5 – Lophocoleaceae; 6 – Mniaceae; 7 – Pottiaceae; 8 – Fissidentaceae; 9 – Bryaceae; 10 – Thuidiaceae; 11 – моновидові родини (для А: Climaciaceae, Ditrichaceae, Dicranaceae, Grimmiaceae, Leskeaceae, Funariaceae, Polytrichaceae; для Б: Climaciaceae, Conocephalaceae, Dicranaceae, Fissidentaceae, Funariaceae, Grimmiaceae, Meesiaceae, Mniaceae, Orthotrichaceae, Thuidiaceae)

Найчисельнішим є рід *Brachythecium* – 8 видів, *Plagiomnium* представлений 3 видами, *Bryum*, *Drepanocladus* і *Thuidium* – 2, решта родів – лише 1 видом. Види родин Brachytheciaceae, Nurnaceae, Amblystegiaceae, Mniaceae, які переважають в досліджуваних екотопах, трапляються на більшості техногенних територій видобутку сірки та вугілля (Рабик, 2010; Лобачевська, 2012в; Кузярін, 2013), що зумовлено їх широкою екологічною валентністю та здатністю заселяти різноманітні субстрати. Зокрема, серед видів роду *Brachythecium* є епігеї, епіфіти, епіліти та епівіксили, які заселяють два і більше субстратів. До представників родини Nurnaceae належать 5 видів з 5 родів, які трапляються на всіх основних місцевиростаннях відвалу: на перезволожених ділянках у пониженнях – *Calliergonella cuspidata**, на каменях і гнилій деревині – *Campylophyllum sommerfeltii*, на ґрунті – *Nurnum cupressiforme*, в основах та на стовбурах дерев – *Pylaisia polyantha*, *Platygyrium repens*.

На території рекультивованого відвалу виявлено 1 сланевий печіночник та 31 види листкостеблових мохів, які належать до 2 відділів, 3 класів, 9 порядків, 16 родин, 26 родів (табл. 3.13)*. Таксономічну структуру

* Автори назв видів подані у таблиці.

мохоподібних на рекультивованому відвалі представлено на рис. 3.21, Б. Встановлено, що тут, як і на нерекультивованому відвалі, переважають представники Brachytheciaceae – 6 видів, Нурпсее – 5 та Amblystegiaceae і Bryaceae – по 3 види, натомість не виявлено представників родин Lophocoleaceae, Hylocomiaceae, Polytrichaceae та Leskeaceae.

Таблиця 3.13

Список видів мохоподібних ДГХП “Подорожненський рудник”

Вид	Відвал	
	нерекультивований	рекультивований
1	2	3
Marchantiophyta Stotler @ Crand. – Stotl.		
Marchantiopsida Gonquist, Takht. @ W. Zimm.		
Marchantiales Limpr.		
Conocephalaceae Mull.Frib. ex Grolle		
<i>Conocephalum conicum</i> (L.) Underw.	–	+
Jungermanniopsida Stotler @ Crand. – Stotl.		
Jungermanniales H. Klinggr.		
Lophocoleaceae Vanden Berchen		
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh. ex Hoffm) Dumort.	+	–
<i>Lophocolea bidentata</i> (Schrader.) Dumort.	+	–
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrader.) Dumort.	+	–
Bryophyta Schimp.		
Polytrichopsida Doweld		
Polytrichales M. Fleischer.		
Polytrichaceae Schwägr.		
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	+	–
Bryopsida Rothm.		
Funariales M.Fleisch.		
Funariaceae Schwägr.		
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	+	+
Grimmiales M. Fleisch.		
Grimmiaceae Arn.		
<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	+	+
Dicranales H. Philib. ex M. Fleisch.		
Fissidentaceae Schimp.		
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	+	–
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	+	+
Ditrichaceae Limpr.		
<i>Ditrichum pusillum</i>	–	+
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	+	+
Dicranaceae Schimp.		
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	+	
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	–	+

1	2	3
Pottiales M. Fleisch.		
Pottiaceae Schimp.		
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.	+	+
<i>Didymodon rigidulus</i> Hedw.	+	+
<i>Tortula caucasica</i> Lindb. ex Broth.	+	–
Splachnales Ochyra		
Meesiaceae Schimp.		
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson.	–	+
Bryales Limpr.		
Bryaceae Schwägr.		
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	–	+
<i>Bryum caespitium</i> Hedw.	+	+
<i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Gaertn.	+	+
Mniaceae Schwägr.		
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	+	+
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schr.) T.J. Kop.	+	–
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	+	–
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	–	+
Orthotrichales Dixon		
Orthotrichaceae Arn.		
<i>Ulota crispa</i> (Hedw.) Brid.	–	+
Hypnales (M.Fleisch.) W.R.Buck@ Vitt.		
Climaciaceae Kindb.		
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber et	+	+
Amblystegiaceae G.Roth		
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.,	+	+
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.)	+	–
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	+	+
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schimp.) Hedenäs	+	+
Leskeaceae Schimp.		
<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	+	–
Thuidiaceae Schimp.		
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A. Jaeger.	+	+
<i>Thuidium recognitum</i> subsp. <i>philibertii</i> (Limpr.)	+	–
Brachytheciaceae G.Roth		
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout.,	+	–
<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Schimp.	+	–
<i>Brachythecium campestre</i> (Müll.Hal.) Schimp.	+	–
<i>Brachythecium cirrosum</i> (Schwägr.) Schimp.	+	–
<i>Brachythecium glareosum</i> (Bruch ex Spruce)	+	+
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	+	–
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	+	+
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F.Weber @	+	+
<i>Brachythecium tomassinii</i> (Sendtn ex Boulay)	+	–
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et	–	+
<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J.Kop.	+	–
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	+	+

1	2	3
<i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.)	+	+
Hypnaceae Schimp.		
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	+	+
<i>Campylophyllum sommerfeltii</i> (Myrin) Hedenäs	+	–
<i>Homomallium incurvatum</i> (Schr. ex Brid.)	–	+
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	+	+
<i>Hypnum recurvatum</i> (Lindb. @ Arnell.) Kindb.	–	+
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	+	+
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp.	+	–
Hylocomiaceae M.Fleisch.		
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp	+	–
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	+	–
Всього	45	32

Бріофітний покрив нерекультивованого відвалу формують 9 домінантних видів мохоподібних, які за частотою трапляння та проективним покриттям розподіляються так: *Brachythecium campestre* – ч.т. – 90%, п.п. – 16,13%; *Hygroamblystegium varium* – ч.т. – 90%; п.п. – 9,99%; *Barbula unguiculata* – ч.т. – 60%, п.п. – 3,32%; *Oxyrrynchium hians* – ч.т. – 40%, п.п. – 0,99%; *Calliergonella cuspidata* – ч.т. – 30%; п.п. – 6,28%; *Fissidens taxifolius* – ч.т. – 30%; п.п. – 1,45%; *Brachythecium salebrosum* – 10%; п.п. – 2,53%; *Drepanocladus aduncus* – ч.т. – 20%; п.п. – 1,64%; *D. polygamus* – ч.т. – 10%; п.п. – 1,66%. Середнє проективне покриття бріофітів на відвалі становило 47,01%, біомаса змінювалася від 234,2 до 615,1 г/м².

Під моховим покривом на відкритих сухих ділянках відвалу, на яких переважали *Barbula unguiculata*, *Bryum caespitium*, *Ceratodon purpureus*, вологість ґрунту становила 9,54-18,63% (pH 5,9-6,2), на відкритих вологих ділянках, де росли *Barbula unguiculata*, *Dicranella heteromalla*, *Atrichum undulatum*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum caespitium*, *Calliergonella cuspidata*, *Hygroamblystegium varium* – 24,31-41,04% (pH 5,5-6,2); під покривом дерев та кущів виявлено *Amblystegium serpens*, *Brachythecium campestre*, *B. mildeanum*, *B. rutabulum*, *B. salebrosum*, *Campylium sommerfeltii*, *Drepanocladus aduncus*, *D. polygamus*, *Oxyrrynchium hians*, *Fissidens taxifolius*, *Lophocolea heterophylla* – 28,05-34,31% (pH 5,5-5,8).

Встановлено, що на рекультивованому відвалі кількість домінантних видів була меншою (7), це переважно лісові види, що трапляються на ґрунті у затінених місцях.

Порівняно з нерекультивованим відвалом менше поширений *Hygroamblystegium varium* (ч.т.–40%; п.п.–3,84%). Загальне проективне покриття бріофітів на рекультивованому відвалі не перевищувало 42,6%. Біомаса мохів змінювалася у межах 214,8–572,7 г/м².

Освітленість дослідних ділянок у літні місяці не перевищувала 73 тис. лк, а температура 28 °С. Відповідно, показники вологості ґрунту у пониженнях мікрорельєфу становили 49,14-68,91% та 25,87-36,42% на підвищеннях та схилах.

У результаті біоморфологічного аналізу видового складу мохоподібних нерекультивованого відвалу встановлено (рис. 3.22, А), що плетиво формують 48,9% бріофітів, з них 42,2% утворюють пухке і 6,7% щільне плетиво; дернину – 33,4%: 17,8% – пухку і 6,7% – щільну дернину, 2,2% – подушкоподібну; 6,7°% – високу дернину з повзучими галузками (види роду *Plagiomnium*); 15,5% – килимки, з них 6,7% – гладкі та по 4,4% – шерехаті і нитчасті килимки; 2,2% – дендроїдну форму.

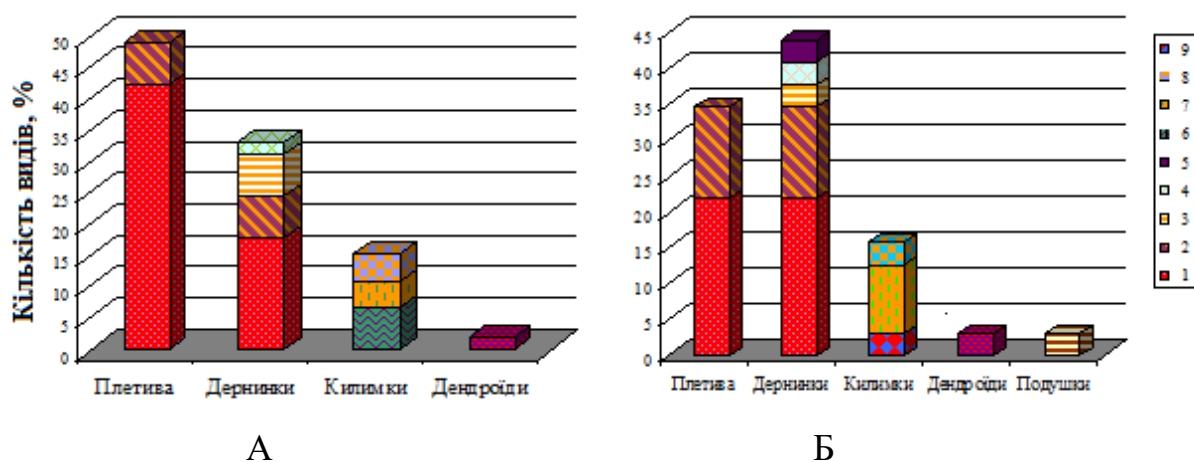


Рис. 3.22. Життєві форми мохоподібних нерекультивованого (А) та рекультивованого відвалу (Б) ДГХП “Подорожненський рудник”. Умовні позначення: Плетива: 1 – пухкі, 2 – щільні. Дернини: 1 – пухкі, 2 – щільні, 3 – з повзучими галузками, 4 – подушкоподібні, 5 – високі. Килимки: 6 – гладкі, 7 – шерехаті, 8 – нитчасті, 9 – сланеві

За приуроченістю до зволоженості місцевиростань мохоподібні розподіляються так: мезофіти – 46,7%; ксеромезофіти – 24,4%, мезогігрофіти – 17,7%, гігрофіти – 9,0% та гігрогідрофіти – 2,2% (рис. 3.23). За трофністю субстрату виділено 5 груп видів: мезотрофи – 32,1%; мезоевтрофи та евтрофи – 30,8% та 30,4%; оліготрофи – 4,5%. До олігомезотрофів належить 1 вид (2,2%) – ксеромезофіт *Brachythecium albicans*. За приуроченістю до субстратів виділено 28 епігеїв, 4 епіліти, 4 епіфіти та 9 епіксилів.

На території рекультивованої ділянки відвалу виявлено такі життєві форми мохоподібних: плетиво 34,4%, серед них пухке становило 21,9%, щільне – 12,5%; дернина – 43,7% (пухка – 21,9%, щільна – 12,5%, подушкоподібна – 3,1%, дернина з повзучими галузками – 3,1%, висока –

3,1%); килимок – 15,6% (шерехатий – 9,5%; сланевий – 3,1%; нитчастий – 3,1%); дендроїд та маленька подушка – по 3,1% (рис. 3.22, Б).

Встановлено, що серед екологічних груп за вологістю на цій території переважають ксеромезофіти та мезофіти – по 34,4% (рис. 2.23). Відзначено значну частину видів мохів, що залежать від вологості субстрату, зокрема мезогігрофіти становлять 18,7%, гігрофіти – 9,7%, гігромезофіти – 9,4% та гігрогідрофіти – 3,1%. Аналізуючи екологічну структуру мохоподібних за трофністю субстрату виявлено, що до мезотрофів належать 31,3% видів, евтрофів – 28,1%, мезоевтрофів – 28,1%, олігомезотрофів – 9,4%, а до оліготрофів – 3,1%. Залежно від типу субстрату встановлено 25 епігейних, 4 епілітних та 3 епіфітних види мохоподібних.

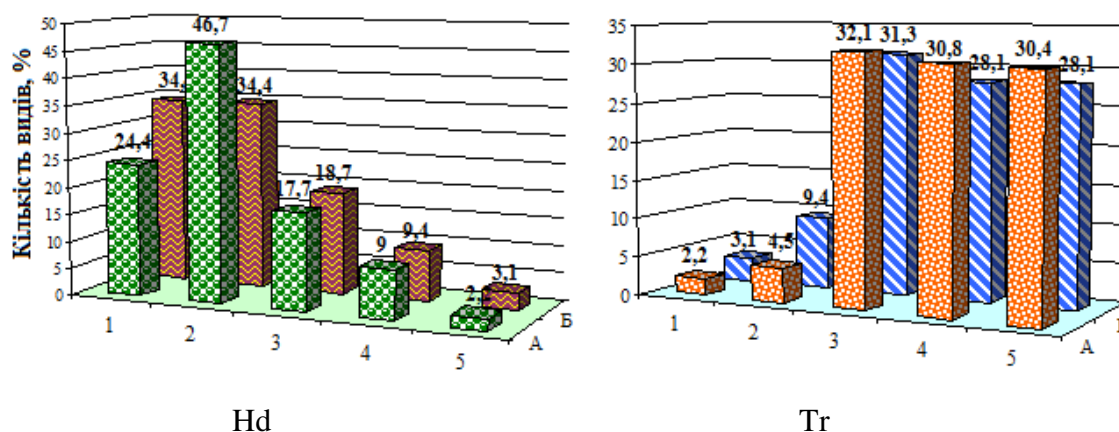


Рис. 3.23. Екологічна структура мохоподібних за зволоженістю (Nd) та трофністю (Tr) субстрату на нерекультивованому (А) та рекультивованому відвалах (Б) ДГХП “Подорожненський рудник”. Умовні позначення: 1 – ксеромезофіти, 2 – мезофіти, 3 – мезогігрофіти, 4 – гігрофіти, 5 – гігрогідрофіти; 1 – оліготрофи, 2 – олігомезотрофи, 3 – мезотрофи, 4 – мезоевтрофи; 5 – евтрофи.

Отже, переважання представників родин *Brachytheciaceae*, *Hypnaceae*, *Amblystegiaceae* та *Mniaceae* у видовому складі мохоподібних посттехногенних територій видобутку сірки вказує на широку екологічну амплітуду умов місцевиростань на досліджуваній території. Результати комплексного обстеження мохового покриву свідчать, що на рекультивованій території видове різноманіття є дещо меншим, ніж на нерекультивованому відвалі, однак біоморфологічна та екологічна структура різноманітніша. Очевидно, проведена рекультивація дещо сповільнила відновлення бріофітного покриву внаслідок зменшення різноманіття екотопів та збільшення кількості ділянок з тривалим перезволоженням, які заселяють бріофіти з потребою стабільних вологих

умов. На нерекультивованому відвалі ступінь зволоження змінюється у широких межах, тому частіше трапляються види з різною чутливістю до зволоження субстрату. Наявність на цій території різних видів деревних порід сприяла збільшенню різноманіття епіфітів на таких екотопах як основа та стовбури дерев та появу епіксилів. Встановлено, що більша частина родин та родів є моновидовими, а інша частина – оліговидовими, що свідчить про постійну міграцію на цю територію бріофітів з суміжних територій.

На освітлених і вологих ділянках у підніжжі відвалу найвищі показники біомаси (482,4-615,1 г/м²) відзначено для верхоплідних мохів (*Barbula unguiculata*, *Dicranella heteromalla*). У затінених місцевиростаннях, де переважали бокоплоди, біомаса дернин не перевищувала 531,1 г/м². Визначено, що у верхоплідних мохів, вологість дернин є у 1,7 разів більшою, порівняно з ґрунтом під ними, а у бокоплодів, що утворюють пухкі плетива, навпаки, у 1,2-1,4 рази нижчою. Це пояснюється тим, що верхоплідні мохи відкритих місцевиростань мають значно більше пристосувань для зберігання та утримання вологи (життєва форма, будова пагонів, розміщення листків), натомість бокоплідні мохи завжди ростуть у стабільніших умовах вологості, освітленості та температури нижнього ярусу трав'яної рослинності.

На нерекультивованому відвалі виділено такі групи активності видів: високоактивні (15-40%) – *Brachythecium campestre*, *Hygroamblystegium varium*, *Barbula unguiculata*; середньоактивні (5-15%) – *Calliergonella cuspidata*, *Fissidens taxifolius*, *Oxyrrhynchium hians*, *Brachythecium salebrosum*; малоактивні (1-5%) – *Atrichum undulatum*, *Bryum caespiticium*, *Drepanocladus aduncus* та ін.; неактивні (менше 1%) – *Brachythecium mildeanum* і *Brachythecium rutabulum*. Надактивних (понад 40%) видів мохоподібних не виявлено. Динаміка малоактивних та неактивних мохоподібних є індикатором екстремальних змін умов місцевиростань. Встановлено, що в умовах рекультивованого відвалу, порівняно з нерекультивованим, показники активності видів змінюються: у *Fissidens taxifolius* у вологих затінених умовах активність зростає від 6,6 до 27,3%, у *Brachythecium salebrosum* на відкритих освітлених місцях – від 5,0 до 17,6% та *Atrichum undulatum* (від 2,0 до 10,6%); а зменшується у *Hygroamblystegium varium* (від 30,0 до 12,4%) і *Brachythecium campestre* (від 38,1 до 1,1%).

Установлено, що фітомаса і морфологічна структура дернин домінантних видів мохів змінювалася залежно від положення місцевиростань на відвалі. На нерекультивованому відвалі для домінантного моху-поселенця *Barbula unguiculata*, який зазвичай утворює пухку низьку дернину, встановлено, що у підніжжі в умовах достатнього

зволоження, оскільки ділянку часто заливають води водосховища, швидше відмирала нижня частина пагонів – маса мохової підстилки була у 9,5 разів більшою, ніж зелена, фотосинтезуюча. У щільних дернинах *Dicranella heteromalla* на сухішому субстраті утворювалось в 1,3 рази більше зеленої фітомаси, ніж бурої, тоді як у пухкіших дернинах переважала в 1,7 разів маса мохової підстилки.

У верхній, відкритій частині підніжжя зафіксовано значно більше різноманіття видів мохів-поселенців, які формували бріофітні угруповання за участю *Barbula unguiculata*, *Atrichum undulatum*, *Brachythecium campestre* з домінуванням *Dicranella heteromalla*, у яких мохової підстилки не виявлено. Така структура мохових дернин, очевидно, зумовлена ініціальними стадіями заростання мохами-поселенцями відвалу в умовах підвищення вологості субстрату. У вологіших місцевиростаннях нижньої частини схилу для мохових дернин зафіксовано найбільшу (в 5,8 разів) масу мохової підстилки за найнижчих показників щільності та облиственості пагонів *Barbula unguiculata* і *Bryum caespitium*. У значно сухіших умовах схилу маса мохової підстилки від 1,4 до 2,4 рази перевищувала фотосинтезуючу масу гаметофіту. На заболоченій вершині схилу у трав'яному ярусі нерекультивованого відвалу мохи утворювали багатовидові угруповання з *Barbula unguiculata*, *Bryum caespitium*, *Ceratodon purpureus* з домінуванням *Funaria hygrometrica*. Маса мохової підстилки була у 9,3 рази більшою, порівняно з масою зеленої фотосинтезуючої частини пагонів мохових дернин.

На рекультивованому відвалі під деревними породами у затінених вологих місцевиростаннях переважають лісові види мохів із значною тривалістю життя та життєвою стратегією багаторічні стаєри конкурентні, утворюють угруповання з *Plagiomnium cuspidatum*, *Fissidens taxifolius*, *Atrichum undulatum*, *Climacium dendroides*. У *Fissidens taxifolius* у вологих, затінених умовах на підніжжі відвалу встановлено найбільшу масу мохової підстилки, яка у 6,4 рази була більшою, ніж маса зелених фотосинтезуючих пагонів. На схилі відвалу щільність дернин мохів істотно зменшувалася, притому висота мохового покриву збільшувалася. Основну масу мохової підстилки утворювали переважно *Climacium dendroides*, *Atrichum undulatum* і *Thuidium philiberti*. Так, у *Climacium dendroides* співвідношення маси зеленої частини пагонів до мохової підстилки становило 1:17, а в угрупованнях з *Thuidium philiberti* – 1:3,4. У дернинах *Plagiomnium cuspidatum* маса мохової підстилки була лише у 2,3 рази більшою, ніж зеленої.

Оскільки мохоподібні здебільшого формують просторово відокремлений компонент фітоценозу зі своєю структурою, складом життєвих форм і взаємозв'язками між видами, аналіз життєвих стратегій

мохоподібних, встановлення видового багатства, груп видів з різною активністю і способами розмноження є визначальними для оцінки екологічних умов природного середовища, тривалості існування та ступеня фрагментованості місцевиростань на досліджуваних територіях, зокрема для виявлення змін екологічного режиму (особливо вологості і освітлення).

На нерекультивованому відвалі спорогони з коробочками утворювали 22 види мохів (11 верхоплідних і 11 бокоплідних). У 3 дводомних видів мохів-поселенців *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* виявлено спеціалізовані репродуктивні органи – підземні ризоїдні бульбочки та в 1 виду моху з життєвою стратегією багаторічний човник *Didymodon rigidulus* – виводкові тільця в пазухах листків.

Активність статевого і безстатевого розмноження мохів на відвалах змінювалася залежно від умов місцевиростань. Так, в умовах достатнього зволоження в дернинах моху *Barbula unguiculata* встановлено активне утворення вегетативних репродуктивних органів – ризоїдних бульбочок. У дернинах моху переважали жіночі рослини здебільшого з двома спорогонами, незважаючи на те, що кількість стерильних рослин була у 4 рази більшою, ніж фертильних ($\text{♀}:\text{♂}:\text{стер.} = 54:1:245$). У сухіших умовах активність безстатевого розмноження у мохів-поселенців була нижчою, проте істотно змінювалася їх статева структура: вдвічі збільшувалася кількість фертильних особин, зокрема чоловічих (у *Barbula unguiculata* $\text{♀}:\text{♂}:\text{стер.} = 25:28:115$). Однодомні види мохів рясно утворювали коробочки здебільшого в умовах достатнього зволоження та інтенсивності освітлення.

На рекультивованому відвалі спорогони з коробочками утворювали 20 видів мохів (9 верхоплідних і 11 бокоплідних), проте для більшої кількості видів встановлено різні типи вегетативного розмноження. Для переважно стерильного моху на схилі відвалу в умовах вищої інтенсивності освітлення вершини відвалу виявлено поодинокі спорогони у фертильних дернинах моху *Plagiomnium cuspidatum* (співвідношення стерильних і фертильних рослин було 70:64). Спеціалізовані органи безстатевого розмноження виявлено у 8 видів мохів: у дводомних видів мохів-поселенців *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* підземні ризоїдні бульбочки, у *Bryum argenteum* – виводкові бруньки у пазухах листків на верхівці пагонів, тоді як для однодомного моху *Leptobryum pyriforme* характерними були численні виводкові бульбочки у пазухах листків пагонів та підземні ризоїдні бульбочки. У пазухах листків *Didymodon rigidulus* (життєва стратегія багаторічний човник) утворювалися виводкові тільця. Окрім того, в

умовах достатнього зволоження мохові дернини активно вегетативно розмножувалися, зокрема *Climacium dendroides* – підземними ризомами, а *Plagiomnium cuspidatum* завдяки “крокуючій” формі пагонів.

Результати аналізу морфологічної та статеві структур мохових дернин у перезволожених умовах відвалів свідчать, що істотне збільшення їх щільності у мохів з формою росту пухка дернина чи пухке плетиво, негативно впливало на продуктивність зеленої маси, посилювало вегетативне розмноження, деструкцію пагонів і формування потужної мохової підстилки. Збільшення кількості пагонів у мохів зі щільною формою дернин сприяло їх розвитку та статевій репродуктивній активності, зростанню маси асиміляційних органів. Найвищу життєздатність мохів виявлено у багатовидових бріофітних угрупованнях з різними формами росту, які істотно впливали на оптимізацію водного режиму субстрату незалежно від положення на відвалах.

Значна частка (50%) однодомних видів на рекультивованому відвалі свідчить про уніфіковані екологічні умови та малу специфічність бріофлори на цій території. Переважання дводомних видів мохів на нереккультивованому відвалі зумовлює більшу різноманітність статевої структури мохових дернин, таким чином підтримуючи високий рівень генетичної мінливості мохів-поселенців. На рекультивованій території моховий покрив переважно представлений епігейними мохами зі стратегією поселенці (41%, тоді як на нереккультивованому відвалі лише 22%). Мохи-поселенці завдяки зменшенню тривалості онтогенезу та віку першої репродукції утворюють максимальну кількість нащадків за мінімально короткі терміни, таким чином сприяючи стабілізації умов на заселених територіях.

Співвідношення видів мохоподібних зі спорогонами і стерильних, без коробочок, що використовується для оцінки стабільності екологічних умов, дає можливість визначити тривалість непорушеного існування місцевиростань. На рекультивованому відвалі цей показник більший, що вказує на низький рівень природних змін місцевиростань мохів. Окрім співвідношення одно- і дводомних видів бріофітів, важливим індикаційним показником є кількість видів з різними способами розмноження. Розселення спорами, яке переважає на нереккультивованому відвалі, життєво необхідне для заселення нових, нещодавно виниклих місцевиростань, у відновлювальних сукцесіях, інвазії в нові рослинні угруповання та виникнення нових популяцій. Вегетативне розмноження, яке частіше виявляли на рекультивованому відвалі, часто відіграє ключову роль для виживання і розростання популяції, оскільки значно ефективніше в стабільних умовах завдяки клонуванню набору генів тих рослин, які виявилися добре пристосованими до конкретних умов існування.

Отже, результати аналізу видового складу свідчать, що обидва відвали ДГХП “Подорожненський рудник” дуже близькі за таксономічним складом мохоподібних, очевидно, унаслідок спонтанного заселення бріофітів з однієї фонової території.

На підставі дослідження структурно-функціональної організації мохового покриву (видове різноманіття, активність видів, динаміка біомаси, репродуктивна стратегія, потужність мохової підстилки) як едифікатора потсттехногенних змін елементів ландшафту гірничо-хімічного сірковидобувного підприємства встановлено, що рекультивація девастрованих територій сприяла пришвидшенню процесів стабілізації екологічних умов завдяки добору стійких видів мохів з різними життєвими стратегіями, статевими типами та способами репродукції.

Отримані результати дають можливість стверджувати, що проведена рекультивація сприяла значній стабілізації мікрокліматичних та едафічних умов, а на нерекультивованій території досі залишається велике різноманіття умов місцевиростань, а переважання серед видів різних субстратних груп епігейних мохів вказує на низьку зімкнутість трав’яного ярусу.

РОЗДІЛ 4.
ВИДОВИЙ СКЛАД ТА ЕКОЛОГО-БІОМОРФОЛОГІЧНА
СТРУКТУРА БРІОФІТІВ ЗАЛЕЖНО ВІД ЕКОЛОГІЧНИХ
УМОВ НА АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЯХ
ПОРОДНИХ ВІДВАЛІВ ВУГІЛЬНИХ ШАХТ
ЧЕРВОНОГРАДСЬКОГО ГІРНИЧОПРОМИСЛОВОГО РАЙОНУ
(ЧГПР)

4.1. ВИДОВИЙ СКЛАД І ТАКСОНОМІЧНИЙ АНАЛІЗ БРІОФІТІВ
ПОРОДНИХ ВІДВАЛІВ ЧГПР

У результаті проведених досліджень на шахтних відвалах встановлено 38 видів мохоподібних, які належать до двох відділів Marchantiophyta* (3 родини, 3 роди, 3 види) та Bryophyta (15 родин, 24 роди, 35 видів). Показники середньої кількості видів у родині – 2,11, середньої кількості родів у родині – 1,50 та середньої кількості видів у роді – 2,11 свідчать, що у досліджуваній бріофлорі переважають одно– та маловидові роди. Найбільше родове та видове різноманіття визначено у родинях Brachytheciaceae, Pottiaceae, Polytrichaceae, Bryaceae, Mniaceae та Dicranaceae, до яких належить 68,4% видів (табл. 4.1). Решта родин представлені одним видом.

Таблиця 4.1

Спектр провідних родин бріофлори шахтних відвалів
Червоноградського гірничопромислового району

Родина	Кількість видів	%	Кількість родів	%
Brachytheciaceae	8	21,0	5	18,5
Pottiaceae	5	13,2	5	18,5
Polytrichaceae	4	10,5	2	7,4
Bryaceae	4	10,5	1	3,7
Mniaceae	3	7,9	1	3,7
Dicranaceae	2	5,3	2	7,4
Всього:	26	68,4	16	59,2

Отже, результати систематичного аналізу вказують на гетерогенність та міграційний характер досліджуваної бріофлори. Домінування в родинному спектрі Brachytheciaceae, Pottiaceae, Polytrichaceae та Bryaceae є характерним для голарктичних флор. Поширення видів Polytrichaceae на шахтних відвалах, очевидно, значною мірою пов'язане з рекультиваційними заходами – засипання шахтних

* Назви і автори таксонів мохоподібних подано в анотованому списку.

порід піщаними ґрунтами. Висока видова насиченість родини Pottiaceae пояснюється теплоємким субстратом породних відвалів, що наближує флору до південної.

Для дослідженої території визначено 6 рідкісних видів мохів: *Campylopus introflexus*, *Pohlia elongata*, *Weissia controversa*, *Bryum torquescens*, *Rhynchostegium confertum* та *R. megapolitanum*. Уперше для бріофлори України на відвалах шахти “Надія” виявлено нойй адвентивний вид *Campylopus introflexus* (Лобачевська, Соханьчак, 2010). Дернини *Pohlia elongata* з коробочками знайдено у вогкій впадині на вершині шахти “Надія” серед дернин *Sphagnum girgensohnii*, *Aulacomnium palustre* та *Campylopus introflexus*.

Pohlia elongata, *Weissia controversa*, *Bryum torquescens*, *Rhynchostegium confertum* та *R. megapolitanum*, згідно з прийнятими категоріями рідкісності мохоподібних (Бойко, 2010а), є рідкісними видами другої категорії, які трапляються в невеликій кількості на обмеженій території по всій Україні. Так, *Weissia controversa* та *Pohlia elongata*, хоч раніше подавали як звичайні види (Лазаренко, 1955), на сьогодні вважають рідкісними, поширення яких потребує подальшого вивчення (Рыковский, Масловский, 2004, 2009). Рідкісний аридний вид *Bryum torquescens*, який в Україні поширений переважно у Донецькому Лісостепу та Криму (Машталер, 2007), знайдено на вершині відвалу шахти “Надія” поряд з *Weissia controversa*, *Leptobryum pyriforme* та *Ceratodon purpureus* на породі, що горить з виділенням тепла та кислотних випарів. Рідкісні бокоплідні види *Rhynchostegium confertum* та *R. megapolitanum*, раніше подані для Українського Розточчя (Рабик, Данилків, 2005), виявлено на самозарослих ділянках шахтних відвалів. Серед рідкісних видів, які траплялися на породних відвалах переважно в одному або двох місцевиростаннях, лише *Campylopus introflexus* легко заселяє відкриті порушені ділянки, особливо піщані субстрати, росте на перегорілій і неперегорілій породі, ґрунті та каменях, утворюючи великі щільні дернини зі значним домінуванням. Мох розповсюджується завдяки опадаючим виводковим верхівкам пагонів та заселенню новоутворених ніш фрагментами пагонів і листків, оскільки в коробочках моху встановлено переважно абортивні спори. Можна стверджувати, що 100% покриття на окремих великих ділянках відвалу мох досягає завдяки ефективному вегетативному розмноженню.

Видовий склад мохоподібних та їх поширення залежать від ярусності відвалу, експозиції схилу та мікрорельєфу його поверхні. Ярусність відвалу впливає на стан і формування мохового покриву через розподіл атмосферних опадів, зміну швидкості вітру, водну і вітрову ерозії. Від експозиції залежить кількість сонячної радіації та вплив переважаючих вітрів.

Установлено, що угруповання бокопорогонних мохоподібних найчастіше траплялися на вершині, пологих схилах і підніжжі відвалу закритої шахти “Візейська”, які мають великі ділянки самозаростання *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., рідше *Pinus sylvestris* L., та найкращі мікрокліматичні умови для формування рослинності (табл. 4.2).

Таблиця 4.2

Поширення мохоподібних на породних відвалах Червоноградського вугільного басейну

№ п/п	Вид	Відвали		
		шахти “Візейська”	ЦЗФ “Червоноградська”	шахти “Надія”
1	2	3	4	5
1.	<i>Marchantia polymorpha</i>	+	+	+
2.	<i>Cephaloziella rubella</i>	+	–	+
3.	<i>Cephalozia leucantha</i>	+	–	+
4.	<i>Sphagnum girgensohnii</i>	–	–	+
5.	<i>Atrichum undulatum</i>	+	–	+
6.	<i>Polytrichum commune</i>	+	+	+
7.	<i>P. juniperinum</i>	+	+	+
8.	<i>P. piliferum</i>	+	+	+
9.	<i>Funaria hygrometrica</i>	+	+	+
10.	<i>Racomitrium canescens</i>	–	+	+
11.	<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+
12.	<i>Dicranella varia</i>	+	+	+
13.	<i>D. heteromalla</i>	+	+	+
14.	<i>Campylopus introflexus</i>	–	–	+
15.	<i>Aloina rigida</i>	–	+	–
16.	<i>Barbula unguiculata</i>	+	+	+
17.	<i>Didymodon acutus</i>	+	+	+
18.	<i>Tortula muralis</i>	+	+	+
19.	<i>Weissia controversa</i>	–	–	+
20.	<i>Leptobryum pyriforme</i>	+	+	+
21.	<i>Bryum argenteum</i>	+	+	+
22.	<i>B. caespiticium</i>	+	+	+
23.	<i>B. torquescens</i>	–	–	+
24.	<i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i>	+	+	+
25.	<i>Pohlia elongata</i>	–	–	+
26.	<i>P. nutans</i>	+	–	+
27.	<i>Aulacomnium palustre</i>	–	–	+
28.	<i>Amblystegium serpens</i>	+	–	+
29.	<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	+	–	+
30.	<i>Brachythecium albicans</i>	+	+	+
31.	<i>B. campestre</i>	+	–	+
32.	<i>B. mildeanum</i>	+	–	+
33.	<i>Cirriphyllum crassinervium</i>	+	–	+
34.	<i>Oxyrrhynchium hians</i>	+	–	+
35.	<i>Rhynchostegium confertum</i>	+	–	+
36.	<i>R. megapolitanum</i>	+	–	+
37.	<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	+	+
	Всього:	29	19	37

На південному схилі відвалу, який найбільше зазнає впливу лінійної ерозії (глибина жолобів в окремих місцях досягає 1,3 м), переважно поширені вологолюбні види верхо- та бокоспорогонних бріофітів.

На відвалі шахти “Надія” значну кількість бокоспорогонних видів мохоподібних визначено в нижній частині, яка починає інтенсивно заростати. Можливість занесення діаспор рослин є досить високою, оскільки шахта оточена лісом та дачними ділянками, окрім того, з північно-східного боку відвалу було висаджено дерева *Robinia pseudoacacia* L. і *Betula pendula* Roth. Верхня частина відвалу цієї шахти розділена почергово насипами і заглибинами, у яких є ділянки самозаростання, сформовані трав’яні фітоценози. Складний рельєф поверхні вершини, значна висота над рівнем навколишньої місцевості, висока теплоємність породного субстрату спричиняють контрасти у надходженні сонячної радіації, змінюють вітровий режим, зумовлюють специфічний перерозподіл вологи, тобто створюють особливий мікроклімат, який відрізняється від загальних кліматичних умов місцевості та по-особливому впливає на процеси росту і розвитку мохоподібних, зокрема сприяє поселенню рідкісних видів бріофітів.

На породному відвалі ЦЗФ „Червоноградська” визначено найменшу кількість (20) видів мохоподібних. Висока фрагментарність рослинного покриву пов’язана з підвищеною активністю ерозійно-денудаційних процесів (осипанням, зсувами, лінійною ерозією і площинним зливом) на крутих, обривчастих схилах терикону з горбистими сильно розчленованими поверхнями та низькою водопроникністю ущільнених і перекристалізованих під дією високих температур і тиску порід – продуктів вуглезбагачення, переважно уламково-зернистих утворень, гравію та брил. Тому найсприятливішими місцевиростаннями для заселення мохоподібними є лише тераси відвалу та ерозійні жолоби.

Установлено, що на породних відвалах домінують верхоспорогонні (65,8%) дводомні (63,1%) види мохоподібних, для яких характерний підвищений генетичний поліморфізм фертильних рослин та висока пластичність розвитку унаслідок здатності як до вегетативного, так і статевого розмноження.

4.2. ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ ТА ТИПИ ЖИТТЄВИХ СТРАТЕГІЙ МОХОПОДІБНИХ

На підставі екологічного аналізу мохоподібних породних відвалів виділено 5 груп гігморф: мезоксерофіти (1), ксеромезофіти (13), мезофіти (14), гігромезофіти (5), мезогігрофіти (2) та гігрофіти (3). Найчисельнішими є ксеромезофітна та мезофітна групи видів –

перехідних від сухолюбних та середньовибагливих до вологи (73,7%), представники яких домінують на різних типах шахтних відвалів. Наявність гігрофільної групи (7,9%) зумовлена появою фрагментарних, малопоширених заболочень, які утворюються внаслідок нагромадження атмосферних опадів на мікропониженнях рельєфу відвалів. Характерними представниками є *Sphagnum girgensohnii*, *Aulacomnium palustre* та *Pohlia nutans*. Залежно від трофності субстратів мохоподібні розподіляються на такі екоморфи: оліготрофи (2), олігомезотрофи (13), мезотрофи (11), мезоевтрофи (8) та евтрофи (4). Найбагатша група олігомезотрофів представлена на породних відвалах домінантними видами (*Ceratodon purpureus*, *Dicranella heteromalla*, *Bryum argenteum*), які заселяють субстрати досить бідні на доступні елементи живлення, тоді як група мезотрофів (*Dicranella varia*, *Leptobryum pyriforme*, *Brachytheciastrum velutinum*) – помірно вибагливими видами до вмісту в субстраті поживних речовин.

Результати біоморфологічного аналізу свідчать, що на відвалах домінують види мохів з життєвою формою низька пухка дернина (12) та пухке плетиво (10). Низьку щільну дернину формують 10 видів, щільне плетиво – 2 види, сланевий килимок, високу пучкувато-гілчасту дернину, високу пухку та високу щільну дернини утворюють по 1 виду мохоподібних.

Відомо, що за відсутності у пойкилогідричних мохоподібних механізмів регуляції транспірації, вони легко та швидко поглинають і втрачають воду всією поверхнею. На оголеному субстраті шахтних відвалів, як і відвалів видобутку сірки (Рабик, 2010; Лобачевська, 2011), переважно в сухих, відкритих місцевиростаннях, коли рослини моху отримують надлишок світлової енергії, домінують низькі пухкі дернини та пухкі плетива (на шахтних породах становлять 57,9% від усіх представлених життєвих форм). Очевидно, в таких місцевиростаннях виживання моху залежить від механізмів, що забезпечують розсіювання поглинутого світла, а поглинання CO₂ стає лімітаційною стадією швидкості фотосинтезу. Пухке розташування низьких стебел сприяє кращому провітрюванню, доступу CO₂ та поглинанню вологи, однак більше схильне до висихання та фотоінгібування, тому домінантні мохи-піонери мають значно коротший період активного фотосинтезу, але високі темпи розвитку в період зволоження.

На підставі результатів аналізу типів життєвих стратегій мохоподібних встановлено, що активну участь у заселенні техногенно порушених територій беруть види-поселенці (тип життєвої стратегії поселенці-піонери та справжні поселенці). На відвалах найчисельнішим типом стратегії є поселенці-піонери (24 види, 63,1%). Піонерні

угруповання мохоподібних утворюють *Barbula unguiculata*, *Didymodon acutus*, *Dicranella heteromalla*, *D. varia*, *Leptobryum pyriforme*, *Campylopus introflexus*, що швидко захоплюють нові порушені субстрати завдяки високому репродуктивному зусиллю. До справжніх видів-поселенців належать: *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespitium*, *B. argenteum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Amblystegium serpens*, *Atrichum undulatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Tortula muralis*, їх поширення пов'язане не з конкурентноспроможністю, а відносно високою швидкістю росту внаслідок ефективного використання ресурсів середовища. Більшість видів зі стратегією поселенців використовує різні способи розмноження: високу регенеративну здатність усіх клітин гаметофіту, самоклонування завдяки фрагментації, спеціалізованим органам безстатевого розмноження, які доповнюють або повністю замінюють статеве розмноження.

Єдиний представник типу стратегії види-біженці – *Funaria hygrometrica* приурочена до нових місцевиростань з непередбачуваними флуктуаціями, часто є піонерним поселенцем у вторинних сукцесіях. Цей мох з коротким життєвим циклом не утворює органів вегетативного розмноження, проте його малі за розміром спори досить довго зберігають життєздатність. На відвалах в усіх, без винятку, дернинах моху спостерігається великий відсоток гаметофорів зі спорогонами.

До типу стратегії короткочасні види-човники належать види, які поширені на недовготривалих субстратах (до 2-3 років), які часто відновлюються в межах одного і того ж угруповання або по сусідству. На відвалах такий тип стратегії представляють *Aloina rigida* та *Weissia controversa*. Такі види мохів виживають завдяки високій активності статевого розмноження та утворення великих спор, які зберігають життєздатність протягом декількох років. Великий розмір спор обмежує їх можливість поширення вітром, тому більшість з них випадає біля батьківських рослин. Спеціалізованих виводкових тілець не утворюють.

Racomitrium canescens – це представник типу стратегії багаторічні види-човники. На відміну від попереднього типу стратегії, це види з досить тривалим життєвим циклом, але низькою активністю як статевого, так і вегетативного розмноження. Особливістю багаторічних видів-човників є утворення великих за розмірами виводкових пропагул та спор з низькою життєздатністю.

На відвалах досить чисельним є тип стратегії багаторічні стаєри конкурентні (10 видів, 26,3%), які трапляються невеликими дернинами, або, частіше, як домішка серед інших видів. Для мохів такого типу стратегії характерними є: довга тривалість життя, низька активність статевого і вегетативного розмноження. Серед багаторічних стаєрів стрес-

толерантні стаєри відсутні, тому виділено лише стаєри-конкуренти: *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium albicans*, *B. campestre*, *Hypnum cupressiforme*, *Oxyrrhynchium hians*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Rhynchostegium confertum*, *R. megapolitanum*, *Sphagnum girgensohnii*.

Анотований список видів на породних відвалах ЧГПР

MARCHANTIOPHYTA Stotler & Crand.–Stotl.

MARCHANTIACEAE Lindl.

Marchantia polymorpha L., дводомний, багаторічний, життєва форма – сланевий килимок. Евтрофний мезогігрофіт. На вологому субстраті.

CEPHALOZIACEAE Douin

Cephaloziella rubella (Nees) Warnst., однодомний (автеція, часом пареція), багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Олігомезотрофний мезофіт. На вологому субстраті ерозійних жолобів.

CEPHALOZIACEAE Mig.

Cephalozia leucantha Spruce, дводомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Олігомезотрофний мезофіт. Трапляється серед інших видів на породі.

BRYOPHYTA Schimp.

SPHAGNACEAE Dumort.

Sphagnum girgensohnii Russow, дводомний, багаторічний, життєва форма – висока пучкувато–гілчаста дернина. Мезотрофний мезогігрофіт. У вологих місцях на субстраті.

POLYTRICHACEAE Schwägr.

Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv., дводомний, зрідка багатодомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Мезотрофний мезофіт. На оголеному вологому піщаному ґрунті.

Polytrichum commune Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Олігомезотрофний гігромезофіт. На покритих землею перегорілих породах, ґрунті.

Polytrichum juniperinum Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Олігомезотрофний ксеромезофіт. На відкритих сухих місцях, піскуватому ґрунті, спеченій породі.

Polytrichum piliferum Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Оліготрофний ксеромезофіт. На піщаному ґрунті, камінні у відкритих, сухих місцях.

FUNARIACEAE M. Fleisch.

Funaria hygrometrica Hedw., однодомний, одно– дворічний, життєва форма – низька пухка дернина. Евтрофний гігромезофіт. На відслоненнях вологого субстрату.

GRIMMIACEAE Arn.

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Олігомезотрофний ксеромезофіт. На камінні.

DITRICHACEAE Limpr.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Олігомезотрофний ксеромезофіт. На різноманітних субстратах, найчастіше на відслоненнях породи.

DICRANACEAE Schimp.

Dicranella varia (Hedw.) Schimp., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Мезотрофний мезофіт. На покритих ґрунтом породах.

Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Олігомезотрофний мезофіт. На оголеному піщаному субстраті.

LEUCOBRYACEAE Schimp.

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Олігомезотрофний ксеромезофіт. На спечених аргілітових породах червоного кольору та піщаних осипах, у відкритих сухих та затінених вологих місцях.

POTTIACEAE Schimp.

Aloina rigida (Hedw.) Limpr., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Евтрофний ксеромезофіт. На субстраті серед каміння.

Barbula unguiculata Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Мезоевтрофний ксеромезофіт. На оголених схилах, вологому ґрунті.

Didymodon acutus (Brid.) K.Saito, дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Мезоевтрофний ксеромезофіт. На піскуватому ґрунті.

Tortula muralis Hedw., однодомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Мезоевтрофний ксеромезофіт. На освітлених каменях.

Weissia controversa Hedw., однодомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Мезоевтрофний мезофіт. На вологому піщаному ґрунті, на спеченій породі.

MEESIACEAE Schimp.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson, однодомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Мезотрофний мезофіт. У вологих місцях на субстраті та серед спечених шматків породи.

BRYACEAE Schwägr.

Bryum argenteum Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Олігомезотрофний ксеромезофіт. На сухих субстратах: перегорілій породі, камінні.

Bryum caespiticium Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Мезоевтрофний ксеромезофіт. На субстраті та камінні в сухих та вологих місцях.

Bryum torquescens Bruch & Schimp., однодомний, багаторічний, життєва форма – низька пухка дернина. Оліготрофний мезоксерофіт. На вологому піщаному ґрунті, на спеченій породі.

Ptychostomum pseudotriquetrum (Hedw.) P.Gaertn. et al., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Евтрофний гігрофіт. В мокрих мікропониженнях на субстраті.

MNIACEAE Schwägr.

Pohlia elongata Hedw. Однодомний, багаторічний, життєва форма – висока пухка дернина. Олігомезотрофний гігрomezофіт. У заболоченому місці серед *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *Campylopus introflexus* та *Pohlia sphagnicola* на верхній терасі відвалу.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb., однодомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Олігомезотрофний мезофіт. На вологому та сухому ґрунті, на вкритих ґрунтом каменях.

AULACOMNIACEAE Schimp.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr., дводомний, багаторічний, життєва форма – низька щільна дернина. Мезотрофний гігрофіт. У затінених місцях на вологому субстраті.

AMBLYSTEGIACAE G.Roth

Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp., однодомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезоевтрофний мезофіт. У вологих затінених місцях, на субстраті, камінні, у підніжжі дерев.

BRACHYTHECIACEAE Schimp.

Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov et Huttunen, однодомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезотрофний мезофіт. На затінених субстратах (каменях, ґрунті).

Brachythecium albicans (Hedw.) Schimp., дводомний, багаторічний, життєва форма – щільне плетиво. Олігомезотрофний ксеромезофіт. На піщаному субстраті по освітлених схилах.

Brachythecium campestre (Müll. Hal.) Schimp., однодомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезотрофний мезофіт. У сухих та вологих місцях на субстраті.

Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp., одно— або дводомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезоевтрофний гігрофіт. На вологому субстраті.

Cirriphyllum crassinervium (Taylor) Loeske & M.Fleisch., дводомний, багаторічний, життєва форма – щільне плетиво. Мезотрофний мезофіт. У затінених вогких місцях на субстраті.

Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske, дводомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезоевтрофний гігромезофіт. У затінених місцях, на субстраті.

Rhynchostegium confertum (Dicks.) Schimp., однодомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезотрофний мезофіт. На вологому субстраті.

Rhynchostegium megapolitanum (Blandow ex F.Weber & D.Mohr), однодомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезотрофний мезофіт. У відкритих освітлених місцях на субстраті.

HYPNACEAE Schimp.

Hypnum cupressiforme Hedw., дводомний, багаторічний, життєва форма – пухке плетиво. Мезотрофний ксеромезофіт. У затінених місцях на субстраті, в основі дерев.

Отже, встановлено, що спектр провідних родин бріофлори породних відвалів Червоноградського вугільного басейну зберігає риси природної бріофлори Голарктики: в родинному спектрі домінують Brachytheciaceae, Pottiaceae, Polytrichaceae та Bryaceae. Унаслідок своєрідного поєднання умов: складного рельєфу поверхні, субстратів, які швидко окислюються з виділенням тепла і токсичних кислих випарів, значної швидкості вітру, постійних змін вологи та температури, відвали вугільних шахт масово заселяють екологічно пластичні види мохів – піонери і рудерали, та спорадично види-стаєри, а в специфічних мікроумовах – рідкісні мохоподібні.

Провідну роль у розвитку флори девастрованих ландшафтів відіграють верхоспорогонні дводомні види мохоподібних з життєвою стратегією поселенець-піонер, для яких характерний статевий диморфізм та висока репродуктивна пластичність. Результати екологічного аналізу бріофітів свідчать, що у спектрі гідроморф переважають ксеромезофіти, серед екоморф за трофністю – олігомезотрофи, спектру життєвих форм притаманне домінування видів з низькою пухкою дерниною.

4.3. ВИДОВИЙ СКЛАД, БІОМОРФНА ТА ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ЕПІГЕЙНИХ БРІОСИНУЗІЙ, СПЕКТР ЇХ ГЕОГРАФІЧНИХ ЕЛЕМЕНТІВ

Специфічні хімічні і фізичні властивості едафотопів та нетиповий мікроклімат породних відвалів ЧГПР є важливими диференціальними факторами, які визначають таксономічну структуру бріофлори та особливості формування мохових угруповань.

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 екологічних умов. Дослідження екологічної та географічної структур мохоподібних дають можливість оцінити специфіку впливу мінливих екологічних умов трансформованого середовища та встановити походження й етапи розвитку мохового покриву (Гапон, 2012).

У зв’язку з тим, було встановлено флористичний склад угруповань, проаналізовано синузіальну структуру мохоподібних залежно від проєктивного покриття видів в угрупованні, розподіл за еволюційно-географічними елементами, співвідношенням біоморф та екоморф на території породних відвалів ЧГПР.

На початкових стадіях заселення на породних відвалах домінував піонерний епігейний вид моху – *Ceratodon purpureus*. Пізніше техногенні субстрати заселяли й інші види-поселенці з подібними екологічними потребами: переважно епігейні мохи – *Polytrichum juniperinum*, *Bryum argenteum*, *Dicranella varia*, *Pohlia nutans* та факультативний епіліт – *Polytrichum piliferum* (Кузярін, 2013). На відвалах вони сформували моно- та маловидові угруповання.

В умовах розвиненого деревного ярусу з’являлися епігейні види бріофітів, які здебільшого є багаторічними стаєрами: *Brachythecium salebrosum*, *B. albicans*, *Brachytheciastrum velutinum* тощо. Їх присутність в угрупованнях характерна для тераси рекультивованого відвалу шахти "Надія" та тераси і підніжжя самозарослого відвалу шахти "Візейська" з майже сформованим рослинним покривом та відносно стабільним водно-термічним режимом. Оскільки досліджувані відвали відрізняються між собою як за віком, так і ступенем рекультивації й заростання.

Для наймолодшого відвалу ЦЗФ характерними є відкритість експозицій, значна висота та надмірна сонячна радіація. Переважання темної щербистої 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) (Карпінєць та ін., 2014). Такі екотопи заселили види-інцертотрофи, які представляють мезотрофну (*Pohlia nutans*) та ксеромезотрофну (*Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*) групи. На збіднених на поживні речовини субстратах переважають представники оліготрофної (*Polytrichum piliferum*) та олігомезотрофної груп (*Ceratodon purpureus* та *Pohlia nutans*).

На відвалі шахти "Надія" відзначено найбільше різноманіття екологічних груп мохоподібних, що пов'язано з різним у часі відсипанням породи і, відповідно, досить гетерогенними умовами місцевиростань – від ксероморфних та освітлених (тераса) до перезволожених і значно затінених (вершини). Імовірно, на поширення мохоподібних впливала проведена на відвалі рекультивация (технічна та біологічна), фрагментованість деревного та трав'яного ярусів, а також активне самозаростання у підніжжі відвалу. В досліджуваних угрупованнях відвалу домінують ксеромезотрофи – *Brachythecium albicans*, *Bryum caespitium*, *B. argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *Campylopus introflexus*, мезотрофи – *Sciurohypnum starkei*, *Polytrichum formosum*, *Brachythecium glareosum*, *Rhynchostegium murale*, гігтрофи – *Aulacomnium palustre*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* та мезогігтроф – *Sphagnum girgensohnii*. За відношенням до хімізму субстрату домінуючу позицію займають інцертотрофи – *Polytrichum piliferum*, *Aulacomnium palustre*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Sciurohypnum starkei*, *Rhynchostegium murale*. Групу ацидотрофів репрезентують 3 види мохоподібних – *Sphagnum girgensohnii*, *Campylopus introflexus*, *Polytrichum formosum*. Досліджувані угруповання представляють кальцефили (*Brachythecium glareosum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*), галофіл (*Brachythecium albicans*) та індіферентний вид – *Bryum caespitium*.

За трофністю в угрупованнях переважають мезотрофи (*Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *Rhynchostegium murale*, *Polytrichum formosum*) та олігомезотрофи (*Campylopus introflexus*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium albicans*, *Bryum argenteum*). Меншу частку становлять мезоевтрофи – *Bryum caespitium*, *Brachythecium glareosum*, *Sciurohypnum starkei*, евтроф – *Ptychostomum pseudotriquetrum* та оліготроф – *Polytrichum piliferum*.

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. Серед видового різноманіття досліджуваних угруповань найбільша

кількість мохів представляє групу мезофітів з помірною потребою у зволоженні (*Brachythecium glareosum*, *Brachythecium salebrosum*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Amblystegium serpens*, *Pohlia nutans*) і лише 2 види мохів належать до ксеромезофітів – *Ceratodon purpureus* та *Polytrichum juniperinum*. У бріоугрупованнях відвалу встановлено лише один мезогігрофіт – *Cephalozia bicuspidata*. За відношенням до хімізму субстрату найбільшу групу становлять інцертофіли – *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Amblystegium serpens*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Cephalozia bicuspidata*. І лише *Brachythecium glareosum* представляє групу кальцефілів. За трофністю виявлено однакові за чисельністю групи мезотрофів (*Brachythecium salebrosum*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachytheciastrum velutinum*), олігомезотрофів (*Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*) та мезоевтрофів (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium glareosum*, *Cephalozia bicuspidata*).

На вершинах відвалів ЦЗФ та шахти "Візейська" присутність поодиноких екземплярів деревних рослин та розміщення угруповання на дещо затіненому краю ерозійного жолоба сприяли зменшенню інтенсивності сонячного світла, відповідно, і меншій втраті вологи у техноземі. Бріосинузії на визначених трансектах представлені здебільшого такими видами, як *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum* та *P. juniperinum*.

Значна мінливість екологічних умов на самозарослій вершині відвалу шахти "Надія" 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 *Sphagnum girgensohnii* та *Aulacomnium palustre*, які за потребами водного режиму суттєво відрізняються від більшості мохоподібних, приурочених до ксероморфних умов досліджуваного відвалу. На відкритих сонячних ділянках вершини переважає адвентивний вид *Campylopus introflexus* і *Ceratodon purpureus*.

На досліджуваних трансектах вершин породних відвалів визначено такі домінантні мохові синузії:

Щільнодернинна синузія *Ceratodon purpureus* – syn.

Діагностичний вид: *Ceratodon purpureus*

Синморфологія. Флористичний склад синузії – *Ceratodon purpureus* (ПП – 27%) та *Pohlia nutans* (ПП – 5%). Загальне проективне покриття (ЗПП) мохів – 32%. Площа ділянки – 0,3 м², координати місцезнаходження – N 50°18'99"; E 024°13'55".

Місцезнаходження. Інцертотрофічне, ксеромезотрофічне та мезотрофічне (вологість субстрату – 2,3%) геліотрофічне угруповання (інсоляція – 65,0-78,0, тис. лк), яке розміщене на похилій формі рельєфу під *Betula pendula* Roth. та *Pinus sylvestris* L.

Місцезнаходження. Угруповання розміщене на вершині відвалу ЦЗФ (Львівська обл., Червоноградський р-н, смт Сілець).

Пухкодєрнинна моновидова синузія *Polytrichum piliferum* – syn.

Діагностичний вид: *Polytrichum piliferum*

Синморфологія. Флористичний склад синузії репрезентує *Polytrichum piliferum* з проєктивним покриттям – 83,0%. Площа ділянки – 3,75 м², координати місцезнаходження – N 50°18'94''; E 024°13'55''.

Синєкологія. Інцертотрофічне, ксеромезотрофічне, геліотрофічне угруповання, що сформувалось вздовж краю жолоба, утвореного внаслідок лінійних ерозійних процесів. Інтєнсивність освітлення ділянки – 83,5-90,5 тис. лк, вологість субстрату 1,0%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу ЦЗФ (Львівська обл., Червоноградський р-н, смт Сілець).

Щільнодернинна синузія *Campylopus introflexus*–*Ceratodon purpureus* – syn.

Діагностичні види: *Campylopus introflexus*, *Ceratodon purpureus*

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Campylopus introflexus* (ПП – 70%) та *Ceratodon purpureus* (ПП – 30%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 4,5 м², координати місцезнаходження – N 50°17'79''; E 024°16'27''.

Синєкологія. Ксеромезотрофічне, геліотрофічне угруповання, що виявлене на галявині біля поодиноких дерев: *Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*, представлене ацидофілом (*Campylopus introflexus*) та інцертотрофілом (*Ceratodon purpureus*). Інтєнсивність освітлення місцевиростання угруповання – 86,0-91,0 тис. лк, вологість субстрату – 3,0%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Пухкодєрнинна синузія *Polytrichum piliferum*–*Campylopus introflexus* – syn.

Діагностичні види: *Polytrichum piliferum*, *Campylopus introflexus*

Синморфологія. Флористичний склад синузії репрезентований *Polytrichum piliferum* (ПП – 67%) та *Campylopus introflexus* (ПП – 33%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 2,0 м², координати місцезнаходження – N 50°17'79''; E 024°16'27''.

Синєкологія. Ксеромезотрофічне, геліотрофічне угруповання, сформоване за участю ацидофіла (*Campylopus introflexus*) та інцертотрофіла (*Polytrichum*

piliferum) в оточенні окремих екземплярів судинних рослин: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* та *Populus tremula* L. Ступінь освітлення ділянки – 81,0-90,0 тис. лк, вологість субстрату – 3,4%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichum formosum*–*Campylopus introflexus* – syn.

Діагностичні види: *Polytrichum formosum*, *Campylopus introflexus*

Синморфологія. Флористичний склад синузії: *Polytrichum formosum* (ПП – 30%) , *Campylopus infroflexus* (ПП – 30%), *Aulacomnium palustre* (ПП – 10%), *Sphagnum girgensohnii* (ПП – 21%), *Rhynchostegium murale* (ПП – 9%). Площа ділянки – 4,5 м², координати її місцезнаходження – N 49°50'19''; E 024°01'56''. ЗПП мохів – 100%.

Синекологія. Угрупування репрезентують здебільшого ацидофільні види (*Sphagnum girgensohnii*, *Campylopus introflexus*, *Polytrichum formosum*). В умовах значного зволоження субстрату – 37,8% та інтенсивності освітлення – 25,0-36,0 тис. лк досліджувану ділянку заселяє, окрім видів з помірною потребою у зволоженні (*Polytrichum formosum*, *Rhynchostegium murale*), мезогігрофіт (*Sphagnum girgensohnii*), гігрофіт (*Aulacomnium palustre*), здебільшого сціофітні та геліосціофітні види під наметом *Robinia pseudoacacia*, *Pinus sylvestris* та *Betula pendula*. Угрупування сформувалось у мікропониженні рельєфу біля моноліту запеченої породи.

Місцезнаходження. Угрупування розміщене на вершині відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Плетивна моновидова синузія *Sciurohypnum starkei* – syn.

Діагностичний вид: *Sciurohypnum starkei*

Синморфологія. Флористичний склад синузії – *Sciurohypnum starkei* із проєктивним покриттям – 100%. Площа ділянки – 3,0 м², координати місцезнаходження – N 50°17'78''; E 024°16'28''.

Синекологія. Інцертофільне, мезофітне, геліосціофітне угруповання, місцевиростання якого приурочене до затінених (інтенсивність освітлення – 30,5–40,5 тис. лк) умов під наметом *Robinia pseudoacacia*, *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*. Вологість субстрату – 3,6%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Надія" на насипі покривної породи (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichum juniperinum* – syn.

Діагностичні види: *Polytrichum juniperinum*

Синморфологія. Флористичний склад синузії – *Polytrichum juniperinum* (ПП – 80%), *Ceratodon purpureus* (ПП – 11%), *Pohlia nutans*

(ПП – 9%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 9 м², координати місцезнаходження – N 50°18'70''; E 024°13'29''.

Синекологія. В угрупованні види мохів представляють групи інцертофілів та олігомезотрофів, які переважають в освітлених екотопах. Окрім мезофіта (*Pohlia nutans*), *Polytrichum juniperinum* та *Ceratodon purpureus* представляють ксеромезофітну групу в оточенні поодиноких судинних рослин – *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*. Інтенсивність освітлення угруповання – 89,0-96,0 тис. лк, вологість субстрату – 2,5%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Візейська" (Львівська обл., Червоноградський р-н, смт Сілець).

На терасах відвалів ЦЗФ та шахти "Надія", для яких характерним є відкритість експозицій та значна сонячна радіація, в екстремальних ксероморфних умовах епігейні синузії здебільшого представлені видами мохів – *Ceratodon purpureus* та *Bryum argenteum*. Серед трав'яного ярусу тераси відвалу шахти "Надія" в умовах оптимального водного режиму з'являються угруповання, які формують *Brachythecium glareosum* та *Brachythecium albicans*. Перший вид моху є діагностичним в бріосинузії, встановлений на терасі відвалу шахти "Візейська", пухке плетиво якого під наметом дерев утворило майже суцільний покрив.

На терасах відвалів вугільних шахт встановлено такі домінантні мохові синузії:

Щільнодернинна моновидова синузія *Ceratodon purpureus* – syn.

Діагностичний вид: *Ceratodon purpureus*

Синморфологія. Флористичний склад синузії – *Ceratodon purpureus*, проективне покриття якого – 65%. Площа ділянки – 1,5 м², координати місцезнаходження – N 50°17'86''; E 024°16'12''.

Синекологія. Інцертофільне, ксеромезофітне (вологість субстрату – 0,6%), геліофітне угруповання, яке сформувалось на добре освітленій (95,0-100,0 тис. лк) плоскій формі рельєфу. Воно межує з поодинокими екземплярами самосіву дерев: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* L., кущів: *Rubus caesius* L. та трав: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Poa angustifolia* L., *Juncus effusus* L.

Місцезнаходження. Угруповання розміщене на терасі відвалу ЦЗФ (Львівська обл., Червоноградський р-н, смт Сілець).

Щільнодернинна синузія *Ceratodon purpureus*–*Bryum argenteum* – syn.

Діагностичні види: *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*.

Синморфологія. Флористичний склад синузії репрезентує *Ceratodon purpureus* (ПП – 60%), *Bryum argenteum* (ПП – 40%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 1,0 м², координати місцезнаходження – N 50°17'86''; E 024°16'12''.

Синекологія. Інцертофільне, ксеромезофітне, геліофітне угруповання на відкритій, добре освітленій (95,0-100,0 тис. лк) ділянці екотопу. Місцевиростання мохів приурочене до екстремальних гідротермічних умов (t субстрату – 42,0°C, вміст вологи – 0,4%) унаслідок окиснювальних процесів у породі, що супроводжуються її горінням.

Місцезнаходження. Тераса відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Плетивна синузія *Brachythecium glareosum*–*Brachythecium albicans* – syn.

Діагностичні види: *Brachythecium glareosum*, *Brachythecium albicans*

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Brachythecium glareosum* (ПП – 46%), *Brachythecium albicans* (ПП – 40%), *Ceratodon purpureus* (ПП – 13%). ЗПП мохів – 99,0%. Площа ділянки – 1,0 м², координати місцезнаходження – N 50°17'86''; E 024°16'12''.

Синекологія. Серед здебільшого ксеромезофітних геліофітів (*Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*) в угрупованні домінуючу позицію займає мезофіт (*Brachythecium glareosum*), який найчастіше трапляється у затінених умовах місцевиростання. За хімізмом субстрату бріофіти належать до різних груп: *Brachythecium albicans* – галофілів, *Brachythecium glareosum* – кальцефілів та *Ceratodon purpureus* – інцертофілів, які ростуть на ділянці горбистого мікрорельєфу внаслідок насипаної ґрунтосуміші серед *Calamagrostis epigeios* та *Centaurea rhena* Boreau. Інтенсивність освітлення сягала 80,0-90,0 тис. лк, вологість субстрату – 4,5%.

Місцезнаходження. Тераса відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Плетивна синузія *Brachythecium glareosum* – syn.

Діагностичні види: *Brachythecium glareosum*

Синморфологія. Флористичний склад синузії – *Brachythecium glareosum* (80%), *Polytrichum juniperinum* (8%), *Cirriphyllum crassinervium* (7%), *Amblystegium serpens* (4%), ЗПП мохів – 99,0%. Площа ділянки – 4,0 м², координати місцезнаходження – N 50°18'74''; E 024°13'24''.

Синекологія. Угруповання здебільшого репрезентоване інцертофільними (*Amblystegium serpens*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Polytrichum juniperinum*), мезофітними (*Brachythecium glareosum*, *Amblystegium serpens*, *Cirriphyllum crassinervium*) та сціофітними видами (*Brachythecium glareosum*, *Cirriphyllum crassinervium*) за наявності в оточенні *Calamagrostis epigeios* та *Cladonia ochrochlora* Florke у дещо затінених умовах (72,0-84,0 тис. лк) деревною рослинністю: *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Populus tremula*. Вологість субстрату – 10,1%.

Місцезнаходження. Тераса відвалу шахти "Візейська" (Львівська обл., Червоноградський р-н, смт Сілець).

Унаслідок проведення технічної рекультивації (формування стрімких схилів, насипання суглинкового чи супіщаного шару) та ерозійних процесів на відвалі ЦЗФ відбувається зсув породи та ґрунтосуміші з верхніх ярусів до його підніжжя, що створює перешкоду для заселення піонерних видів та формування рослинного покриву в цілому.

Підніжжя відвалу шахти "Надія" починає інтенсивно самозаростати. Можливість занесення діаспор рослин є досить високою, оскільки шахта оточена лісом та дачними ділянками, окрім того, з північно-східного боку відвалу було висаджено дерева *Robinia pseudoacacia* і *Betula pendula* (Лобачевська, 2012б). На вогких субстратах підніжжя шахти часто трапляється майже суцільний покрив мохів-поселенців *Bryum caespiticism*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* та *Ceratodon purpureus*.

В умовах розвиненого деревного ярусу підніжжя відвалу шахти "Візейська" в досліджуваній синузії частка видів з біоморфою пухкого чи щільного плетива у бріофлорі є більшою, ніж на інших досліджуваних відвалах. Така форма росту у мохоподібних характерна для бокоплідних видів: *Brachythecium glareosum*, *B. salebrosum*, *Brachythecrastrum velutinum*, *Cirriphyllum crassinervium*.

У підніжжях породних відвалів встановлено такі домінантні мохові синузії:

Щільнодернинна синузія *Bryum caespiticism* – syn.

Діагностичні види: *Bryum caespiticism*

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляє *Bryum caespiticism* (ПП – 90%) та *Ceratodon purpureus* (ПП – 10%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 4,5 м², координати місцезнаходження – N 50°17'80''; E 024°16'18''.

Синекологія. Індиферентне, ксеромезофітне, геліофітне угруповання, сформоване на червоній перегорілій породі плоского мікрорельєфу. Інтенсивність освітлення досліджуваної ділянки – 76,0-88,0 тис. лк, вологість верхнього шару субстрату – 4,8%.

Місцезнаходження. Угруповання розміщене у підніжжі відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н, м. Соснівка).

Щільнодернинна синузія *Ceratodon purpureus*–*Ptychostomum pseudotriquetrum* – syn.

Діагностичні види: *Ceratodon purpureus*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляє *Ceratodon purpureus* (65%), *Ptychostomum pseudotriquetrum* (30%) та *Bryum*

caespiticius (5%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 16,0 м², координати місцезнаходження – N 50°17'82''; E 024°16'11''.

Синекологія. На дещо затінений (інтенсивність освітлення – 74,0-80,0 тис. лк) та зволожений ділянці (5,9%), окрім ксеромезофітних геліофітних видів (*Ceratodon purpureus* та *Bryum caespiticius*), угруповання репрезентує гігрофіт (*Ptychostomum pseudotriquetrum*) в асоціації з судинними рослинами: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Acer negundo* L. та лишайника – *Cladonia ochrochlora*.

Місцезнаходження. Підніжжя відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Червоноградський р-н., м. Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichum juniperinum* – syn.

Діагностичні види: *Polytrichum juniperinum*

Синморфологія. Флористичний склад синузії: *Polytrichum juniperinum* (ПП – 55%), *Brachythecium glareosum* (ПП – 10%), *Brachythecium salebrosum* (ПП – 10%), *Brachytheciastrum velutinum* (ПП – 6%), *Ceratodon purpureus* (ПП – 5%), *Cirriphyllum crassinervium* (ПП – 5%), *Cephalozia bicuspidata* (ПП – 5%), *Pohlia nutans* (ПП – 4%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки – 1,5 м², координати місцезнаходження – N 50°18'75''; E 024°13'24''.

Синекологія. Угруповання формують, окрім кальцефіла (*Brachythecium glareosum*), інцертофільні види мохів, здебільшого мезофітні (*Pohlia nutans*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium salebrosum*), сціофітні та геліосціофітні види бріофітів (*Cirriphyllum crassinervium*, *Brachythecium glareosum*, *B. salebrosum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Brachytheciastrum velutinum*) в умовах низької інтенсивності освітлення (25,0-36,0 тис. лк) під наметом дерев (*Quercus robur*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia* L.) та значної вологості поверхневого шару субстрату (11,6%) з незначним покриттям лишайника *Cladonia ochrochlora*.

Місцезнаходження. Підніжжя відвалу шахти "Візейська" (Львівська обл., Червоноградський р-н, смт Сілець).

Результати аналізу бріоугруповань свідчать, що на досліджуваних ділянках породних відвалів переважають щільнодернинні синузії (6) 46,2%, дещо меншу частку становлять пухкодернинні синузії (4) – 30,8% та плетивні синузії (3) – 23,1% в основному в підніжжі самозарослого відвалу шахти "Візейська". Здебільшого діагностичним видом щільнодернинних синузій на відвалах шахт "Надія" та ЦЗФ є *Ceratodon purpureus*, проективне покриття якого становить 27–60%, а пухкодернинних (відвал шахти "Надія" та ЦЗФ) – *Polytrichum piliferum* з проективним покриттям – 67–83% та *Polytrichum juniperinum* (ПП 55–80%)

переважно відвал шахти "Візейська". Плетивні синузії з діагностичним видом – *Brachythecium glareosum* (ПП – від 46% до 80%) характерні для відвалів шахт "Надія" та "Візейська".

У бріофлорі досліджуваних угруповань виділено 6 географічних елементів: бореальний, космополітний, неморальний, бореально-неморальний, бореально-монтанний та середземноморсько-неморальний. Найбільшу частку (65% від загальної кількості досліджуваних мохоподібних в угрупованнях) становлять види бріофітів, які представляють бореальний елемент (13 видів бріофітів) – *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Sciurohypnum starkei*, *Brachythecium glareosum*, *B. albicans*, *B. salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Bryum caespiticium*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cirriphyllum crassinervium*. На досліджуваних відвалах бореальні види мохів здебільшого приурочені до зволжених та затінених місцевиростань: в умовах мікропонижень рельєфу та підніжжя відвалів із самозаростанням деревних та трав'яних рослин.

Меншу частку видового різноманіття представляють космополіти – *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum* та *Campylopus introflexus* (3 види – 15%). Слід зазначити, що *Ceratodon purpureus* за частотою трапляння на дослідженій території займає провідне місце серед інших бріофітів (Карпінєць та ін., 2014). Він є одним із синантропних видів, які часто утворюють піонерні заростання на різних типах субстратів, завдяки стійкості до несприятливого впливу абіотичних чинників трансформованого середовища (Барсуков, 2015; Бондаренко, 2015). Виявлено, що в рівнинно-степовому Криму мох трапляється майже виключно на територіях, які зазнали змін внаслідок людської діяльності (Загороднюк, 2015). Окрім того, встановлено, що значна присутність *Ceratodon purpureus* на техногенних субстратах вказує на ксерофітизацію середовища, яке суттєво відрізняється від природних екотопів регіону (Рагуліна, 2015).

У спектрі географічних елементів однакову частку (по 5%) в угрупованнях займають: неморальний (*Polytrichum formosum*), поширення якого пов'язане з широколистяними лісами Голарктики (Гапон, 2012), бореально-неморальний – *Amblystegium serpens*, бореально-монтанний (*Sphagnum girgensohnii*), який, окрім поширення у зоні тайги Голарктики, приурочений до місцевиростань у гірських масивах та термофільний середземноморсько-неморальний – *Rhynchostegium murale*.

Отже, особливості поширення мохоподібних та специфіка формування бріоугруповань значною мірою залежить від умов на відвалах, їхнього віку і стадії сукцесійних процесів. На наймолодшому відвалі ЦЗФ стійкі бріоугруповання здебільшого є моновидовими з

переважанням ксеромезофітних, інцертофільних та олігомезотрофних видів. Ущільнення деревного ярусу на відвалі шахти "Візейська" оптимізувало середовище, що стало передумовою для заселення представників бріофлори мезофітної та мезогігрофітної груп. Гетерогенність мікрокліматичних та едафічних умов на відвалі шахти "Надія" сприяла поширенню мохоподібних досить різних екологічних груп.

На досліджуваних ділянках породних відвалів найчисельнішою є група мохоподібних бореального типу, яка приурочена до зволжених та затінених місцевиростань. 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. Досліджувані угруповання здебільшого є маловидовими синузіями з переважанням щільно- та пухкодернинних життєвих форм.

На відвалах вугільних шахт ЧГПР угруповання відрізняються між собою за чисельністю видового складу бріофлори залежно від експозиції, мікрорельєфу та типу місцевиростань. Різноманіття мохового покриву у них формується під впливом неоднорідності мікрокліматичних та едафічних умов порушених територій, а також залежить від віку терикону та стадії сукцесії. Багатство видового складу в угрупованнях відвалу шахти "Візейська" представлене 3-8 видами мохів, на териконі шахти "Надія" угруповання сформовані з 1-5 видів мохоподібних. На проаналізованих трансектах відвалу ЦЗФ угруповання були переважно монотипними або з незначним видовим різноманіттям, утворених 1-2 видами, що, очевидно, пов'язано із відносно молодим віком терикону (табл. 4.3, 4.4).

В основі відвалу шахти "Візейська" найтипівішим виявилось угруповання з 8 видів бріофітів, серед яких переважали бокоплідні види мохоподібних, зокрема *Cirriphyllum crassinervium*, *Cephalozia bicuspidata*, *Brachythecium salebrosum*. На териконі відзначено збільшення видового складу мохів у напрямку від вершини до основи (табл. 3.3). Дещо меншу видову різноманітність бріофітного угруповання встановлено на вершині відвалу шахти "Надія", яке сформоване з 5 видів мохоподібних. Здебільшого це верхоплідні види – *Polytrichum formosum*, *Campylopus introflexus*, *Sphagnum girgensohnii*.

На підставі аналізу проективного покриття та частототи трапляння встановлено домінантні види бріофітів та визначено постійність кожного виду в угрупованні. Значне проективне покриття утворює бокоплід *Sciurohypnum starkei*, який на 100% заселяє 2 дослідну ділянку відвалу шахти "Надія" і належить до п'ятого класу постійності. Для 1 угруповання вершини

терикону характерною ознакою є наявність 2 домігантних видів бріофлори – *Polytrichum formosum* та *Campylopus introflexus*, які займають площу на трансекті по 30% і належать до другого класу постійності. На відвалі шахти "Візейська" найвищі значення проективного покриття (по 80%) визначено для *Polytrichum juniperinum* (вершина) та *Brachythecium glareosum* (тераса), які становлять четвертий клас постійності. На вершині терикону ЦЗФ покрив *Polytrichum piliferum* становив 85% (5 клас постійності). Найбільшу частоту трапляння на дослідженій території встановлено для *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – 64,3%, на відвалі шахти "Візейська" – *Polytrichum juniperinum* – 100%. Виявлено, що видам мохів, які трапляються найчастіше, характерний і найвищий показник проективного покриття, а саме *Ceratodon purpureus* – на відвалах шахт "Надія" і ЦЗФ, *Polytrichum juniperinum* – "Візейська", *Campylopus introflexus*, зокрема, – на вершині відвалу шахти "Надія".

Завдяки специфічній анатомо-морфологічній будові бріофітів та екологічним особливостям місцевиростань, мохи утворюють характерні лише для них біоморфні структури. У ксероморфних умовах шахтних відвалів у досліджених угрупованнях мохоподібних переважають види із життєвою формою: низька щільна дернина (*Campylopus introflexus*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticiu*m) та пухке плетиво (*Sciurohypnum starkei*, *Brachythecium albicans*). На вершині терикону шахти "Надія" у перезволожених умовах мікропонижень рельєфу лише *Polytrichum formosum* та *Sphagnum girgensohnii* в угрупованні формують високі дернини.

Переважаання мохів із біоморфою пухке чи щільне плетиво було властиве для відвалу недіючої шахти "Візейська", який є найдавнішим серед териконів і відзначається в основному уже сформованим рослинним покривом. Мохоподібні із такою життєвою формою є багаторічними стаєрами, які поселяються на субстратах після видів поселенців і характеризуються значною тривалістю життя. Це найпоширеніший тип життєвої стратегії в угрупованнях останньої стадії сукцесії в більш-менш стабільних умовах (Баишева, 2007). Для видів мохів з життєвою стратегією поселенці характерною є форма росту низька щільна дернина. Вони здатні утворювати густу ризоїдну повсть, яка сприяє підвищенню пористості техноґрунту і збагаченню його киснем та вологою.

На основі екологічного аналізу досліджуваних бріофітів встановлено, що за трофністю переважають мезотрофні види (7), які потребують помірного вмісту поживних речовин у субстратах: *Polytrichum formosum*, *Brachythecium salebrosum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *Rhynchostegium murale*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachytheciastrum velutinum* та олігомезотрофні види (6), які не проявляють чіткої залежності від наявності елементів живлення:

Campylopus introflexus, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Brachythecium albicans*., *Bryum argenteum*, *Pohlia nutans*.

Група мезоевтрофів (5) здатна поселятися на дещо збіднених субстратах: *Amblystegium serpens*, *Bryum caespiticiu*m, *Brachythecium glareosum*, *Sciurohypnum starkei*, *Cephalozia bicuspidata*. У флорі досліджуваних угруповань було виявлено лише один евтроф – *Ptychostomum pseudotriquetrum*, який надає перевагу місцевиростанням, багатим органічними і мінеральними сполуками, і оліготроф – *Polytrichum piliferum*, що заселяє субстрати дуже бідні на поживні речовини.

Таблиця 4.3

Форма інтегрального опису мохового покриву на відвалі шахти "Надія"

№ угруповання	Види мохів	Параметри угруповань		Типи місцевиростань
		Координати	Площа, м ²	
Вершина				
1	<i>Polytrichum formosum</i> <i>Campylopus introflexus</i> <i>Aulacomnium palustre</i> <i>Sphagnum girgensohnii</i> <i>Rhynchostegium murale</i>	N 49°50.195' E 024°01.558'	4,5	Вологе затінене
2	<i>Sciurohypnum starkei</i>	N 50°17.782' E 024°16.28'	3,0	Сухе затінене
3	<i>Campylopus introflexus</i> <i>Ceratodon purpureus</i>	N 50°17.785' E 024°16.271'	4,5	Сухе затінене
4	<i>Polytrichum piliferum</i> <i>Campylopus introflexus</i>	N 50°17.792' E 024°16.271'	2,0	Сухе освітлене
Тераса				
1	<i>Ceratodon purpureus</i> <i>Bryum argenteum</i>	N 50°17.856' E 024°16.116'	1,0	Сухе освітлене
2	<i>Brachythecium albicans</i> <i>Brachythecium glareosum</i> <i>Ceratodon purpureus</i>	N 50°17.860' E 024°16.120'	1,0	Сухе освітлене
Підніжжя				
1	<i>Bryum caespiticiu</i> <i>Ceratodon purpureus</i>	N 50°17.803' E 024°16.179'	4,5	Сухе затінене
2	<i>Ceratodon purpureus</i> <i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i> <i>Bryum caespiticiu</i>	N 50°17.823' E 024°16.112'	16,0	Сухе освітлене

Примітка: жирним шрифтом виокремлено домінантні види мохоподібних в угрупованнях

За відношенням до вологості субстрату домінують види, які приурочені до місцевиростань із помірним зволоженням. Це група мезофітів (9), представниками якої є *Polytrichum formosum*, *Sciuro-hypnum starkei*, *Brachythecium glareosum*, *B. salebrosum*, *Brachythecrastrum velutinum*, *Pohlia nutans*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Amblystegium serpens*, *Rhynchostegium murale*.

Таблиця 4.4

Форма інтегрального опису мохового покриву на відвалах ЦЗФ та "Візейська"

№ угру- повання	Види мохів	Параметри угруповань		Типи місцевиростань
		Координати	Площа, м ²	
ЦЗФ – вершина				
1	<i>Ceratodon purpureus</i> <i>Pohlia nutans</i>	N 50°18.997’ E 024°13.553’	0,30	Сухе затінене
2	<i>Polytrichum piliferum</i>	N 50°18.942’ E 024°13.554’	3,75	Сухе освітлене
Тераса				
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	N 50°17.856’ E 024°16.116’	1,50	Сухе освітлене
"Візейська" – вершина				
1	<i>Polytrichum juniperinum</i> <i>Pohlia nutans</i> <i>Ceratodon purpureus</i>	N 50°18.700’ E 024°13.268’	9,0	Сухе освітлене
Тераса				
1	<i>Brachythecium glareosum</i> <i>Polytrichum juniperinum</i> <i>Cirriphyllum crassinervium</i> <i>Amblystegium serpens</i>	N 50°18.740’ E 024°13.243’	4,0	Сухе затінене
Підніжжя				
1	<i>Polytrichum juniperinum</i> <i>Pohlia nutans</i> <i>Ceratodon purpureus</i> <i>Brachythecium glareosum</i> <i>Cirriphyllum crassinervium</i> <i>Brachythecium salebrosum</i> <i>Brachytheciastrum velutinum</i> <i>Cephalozia bicuspidata</i>	N 50°18.745’ E 024°13.238’	1,0	Вологе затінене

Примітка: жирним шрифтом виокремлено домінантні види мохоподібних в угрупованнях

Дещо меншу за кількістю видів групу утворюють ксеромезофіти (7), для яких характерна ширша екологічна амплітуда. Такі види здатні заселяти і значно сухіші території – *Ceratodon purpureus*, *Campylopus*

introflexus, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Bryum argenteum*, *B. caespiticium*, *Brachythecium albicans*. Незначний відсоток припадає на вологолюбні види – гігрофіти (2), зокрема *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Aulacomnium palustre*, та мезогігрофіти (2) – *Cephalozia bicuspidata*, *Sphagnum girgensohnii*.

Поширення мохоподібних залежить і від хімізму субстратів на відвалах. Найбільшу частку в угрупованнях займають інцертофіли (13). Ці види не проявляють чіткої залежності від характеру хімічного складу субстрату і віддають перевагу екотопам без переважання однієї з хімічних складових субстрату (Бойко, 2010a) – *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Aulacomnium palustre*, *Pohlia nutans*, *Amblystegium serpens*, *Rhynchostegium murale*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Sciurohypnum starkei*, *Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Bryum argenteum*, *Cephalozia bicuspidata*.

Інші екологічні групи представлені меншою кількістю видів – це 3 ацидофіли (*Polytrichum formosum*, *Sphagnum girgensohnii*, *Campylopus introflexus*), 2 кальцефіли – *Brachythecium glareosum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, 1 індіферентний, який здатний поселятися на будь-яких типах ґрунтів – *Bryum caespiticium*, та 1 галофіл – *Brachythecium albicans*.

Усі досліджувані мохоподібні є багаторічними видами, в репродуктивній стратегії яких домінує статеве розмноження – *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum formosum*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*. Насамперед це види з життєвою стратегією – поселенці, які здебільшого проявляють високу активність як статевого, так і безстатевого розмноження. Безстатеве розмноження, а саме утворення підземних ризоїдних бульбочок, найчастіше трапляється у видів *Bryum caespiticium* і *Ptychostomum pseudotriquetrum*. *Bryum argenteum* утворює численні виводкові бруньки в пазухах листків на верхівці пагонів. Для *Campylopus introflexus* притаманним є як генеративне, так і безстатеве розмноження. В окремих місцевиростаннях вершини і тераси відвалу шахти "Надія" мох формує гаметангії з численними архегоніями й антеридіями та утворює коробочки з життєздатними спорами. Проте на териконі *C. introflexus* здебільшого розмножується виводковими органами – ламкими верхівками стебел (Лобачевська, Соханьчак, 2010; Соханьчак, Лобачевська, 2012). Слід зазначити, що цей вид моху ми знайшли вперше і на терасі відвалу шахти "Візейська" тоді, як раніше його подавали лише для відвалу шахти "Надія" (Лобачевська, Соханьчак, 2010; Кузярін, 2013). У зразках моху не виявлено спорогонів із коробочками, але він активно розмножується ламкими верхівками стебел.

Одним із важливих чинників, який впливає на ріст та розвиток рослинного покриву, є вологість едафотопу. Мінливість показників вологи

вказує на гетерогенність місцевиростань мохоподібних – від сухих освітлених ділянок до значно зволоженіших і затінених (табл. 4.3–4.5). Показано, що мохоподібні здатні утримувати вологу в дернині та у верхньому шарі техносубстрату, що позитивно впливає на повноцінне функціонування ґрунтової біоти (Ross et al., 1984; Turetsky et al., 2010; Лобачевська, 2012г), і таким чином створювати сприятливе середовище для розвитку трав'яно-чагарникового ярусу (Ипатов, Трофимец, 1988).

Таблиця 4.5

Вплив мохового покриву на вміст води (%) у верхньому шарі техногенного субстрату в весняний та осінній періоди на відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району

№ ділянок	Назва домінуючих бріофітних угруповань	Мохова дернина		Під моховою дерниною		Оголений субстрат	
		квітень	жовтень	квітень	жовтень	квітень	жовтень
Відвал шахти "Надія" – вершина							
1	<i>Polytrichastrum Formosum</i>	93,3±2,7	94,1±0,8	48,3±6,7	56,3±1,9	8,0±1,2	11,3±0,7
2	<i>Sciurohypnum starkei</i>	38,3±5,2	46,0±1,3	13,7±0,3	16,6±0,4	8,3±0,3	9,2±0,3
3	<i>Campylopus introflexus</i>	11,7±0,3	28,2±0,2	8,7±0,3	13,8±0,2	5,1±0,1	13,1± 0,4
4	<i>Polytrichum piliferum</i>	15,0±0,1	32,6±0,5	9,0±0,3	14,0±0,3	4,7±0,3	12,6±0,2
тераса							
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	8,7±0,9	11,9±1,0	2,7±0,3	5,5±0,2	1,1±0,2	1,3±0,1
підніжжя							
2	<i>Ceratodon purpureus</i>	16,7 ±1,9	24,0±0,3	4,2 ± 0,1	12,0±0,3	3,0 ±0,2	5,6±0,2
Відвал шахти "ЦЗФ" – вершина							
2	<i>Polytrichum piliferum</i>	2,7± 0,3	11,4±0,4	1,5±0,3	4,1±0,1	0,4±0,2	2,6±0,2
тераса							
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	2,2±0,2	10,0±0,1	1,2± 0,2	4,8±0,2	0,7± 0,1	2,8±0,1
Відвал шахти "Візейська" – вершина							
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	8,2±0,3	11,2±0,2	3,8± 0,4	5,7±0,5	2,5± 0,2	3,8±0,2
тераса							
1	<i>Brachythecium glareosum</i>	28,8±0,5	57,6±2,0	14,8± 0,1	20,9±1,0	9,4± 0,1	10,3±0,2
підніжжя							
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	87,6±1,0	89,1± 2,0	21,8 ±1,1	26,8±0,2	18,9± 1,8	20,8±1,0

Результати досліджень свідчать, що під покривом бріофітів вологість субстратів у весняний та осінній періоди завжди була вищою, порівняно з оголеним техноземом (табл. 4.5). У квітні відзначено найбільшу мінливість відносного вмісту води в дернині і під нею на вершині відвалу шахти "Надія" від 11,7 до 93,3% та від 8,7 до 48,3% відповідно.

Найбільший дефіцит води в квітні виявлено в зразках оголеного субстрату на вершині відвалу ЦЗФ – 0,4%, тоді як вологість технозему під дерниною моху була приблизно у 4 рази вищою. У жовтні відсоток зволоження субстрату без рослин становив 2,6 %, а під моховим покривом збільшувався до 4,1%. Низький вміст води весною на відвалі, мабуть, спричиняли відкритість експозиції та значна висота його схилів (до 70-80 м). У таких умовах і швидкість вітру була вищою, ніж у навколишній місцевості. Лімітуючим чинником була і температура повітря. Встановлено, що у спекотні літні дні на поверхні териконів вона сягала 60-65 °С, тому порода відвалів могла втрачати всю доступну воду на глибину 20-30 см (Башуцька, 2006а). Восени із збільшенням опадів вміст води в субстратах териконів підвищувався (табл. 4.5).

Багатьма дослідниками встановлено, що, завдяки специфічним властивостям метаболізму, мохові дернини здатні змінювати хімічну реакцію субстрату, внаслідок чого мінеральні сполуки переходять у ґрунтові розчини, що, в свою чергу, підвищує доступність поживних речовин для рослин (Трофимец, Ипатов, 1990; Рагуліна та ін., 2009; Лобачевська, 2012а).

Проведено порівняльний аналіз показників актуальної кислотності під бріофітним покривом та у субстраті без нього у весняний і осінній періоди (табл. 4.6). Встановлено, що в жовтні, порівняно із квітнем, рівень рН як в оголоному субстраті, так і під дернинами мохів на досліджуваних ділянках териконів загалом підвищувався. На вершині і терасі відвалу шахти "Надія" моховий покрив здебільшого підкислював технозем. Порівняно з субстратом без рослин найістотніше підвищення кислотності під моховими дернинами відзначено на 4-ій ділянці вершини терикону – на 0,4 та 0,3 од. у квітні і жовтні відповідно. Як в оголоному техноземі, так і під бріофітами основи значення рН було найвищим: у межах рН 7,3-7,4 – у квітні і 7,1-7,2 – жовтні. Такий не властивий для техногенного субстрату рівень рН зумовлений, мабуть, проведенням рекультивації, тобто нанесенням шару глинистих ґрунтосумішей. У квітні на вершині та терасі відвалу шахти "Візейська" показник кислотності під дернинами бріофітів змінювався від 4,7 до 6,7, в субстраті без покриву рослин – від 4,6 до 6,6. Така мінливість значення рН субстрату, можливо, зумовлена різними термінами насипання породи, завезеною з різних місць видобування

вугілля, більшим часом вилуговування на терасі відвалу та пізнішою підсипкою кислішої породи на вершині. Найвищі показники кислотності в субстраті без рослин визначено в квітні на терасі відвалу ЦЗФ – рН 3,6, одночасно під покривом мохоподібних рівень рН підвищувався до значення 4,7. Мабуть, висока кислотність на териконі утворювалася унаслідок хімічного окислення сірковмісних мінералів – піриту, марказиту та піротину в присутності тіонових бактерій із виділенням сірчаної кислоти (Башуцька, 2006б).

Для росту рослин важливим є показник ступеня засолення субстратів – вміст мінерального залишку, а саме його катіонно-аніонний склад. Загальний вміст водорозчинних солей ґрунту – це сума катіонів натрію, кальцію, магнію і хлорид-іонів, гідрокарбонат-іонів та сульфат-іонів. Літературні дані щодо хімічного складу техноземів досліджуваних териконів (Баранов, 2008, Баранов та ін., 2011) вказують на те, що водорозчинні солі у техносубстратах представлені в основному аніонами сульфатів, які є менше токсичними, порівняно із хлоридними (Кошкин, 2010) чи карбонатними (Гудзь та ін., 2007). Відповідно до класифікації Б. Строганова (1973) субстрати відвалів є середньозасоленими, а за В. Мінеєвим (Практикум..., 2001) едафотопи териконів належать здебільшого до слабозасолених.

У квітні на досліджуваних ділянках ступінь засоленості під бріофітним покривом змінювався в межах: від 0,1% (1-ша ділянка вершини відвалу шахти "Надія") до 0,9% (тераса терикону шахти "Візейська"), в оголеному субстраті: від 0,2% (здебільшого в техноземах відвалів шахт ЦЗФ та "Надія") до 1,0% (2-га її ділянка вершини та ця ж експозиція шахти "Візейська"). У жовтні вміст солей під моховими дернинами, порівняно з субстратом без рослин, здебільшого знижувався на 0,1% (табл. 4.6).

На відвалі ЦЗФ (вершині та терасі) в оголеному субстраті значення мінерального залишку в квітні становило 0,2%, в субстраті під мохоподібними підвищувалось до 0,3%. В жовтні показник засолення в техноземі без рослинності збільшувався на 0,2-0,3%, на терасі під покривом бріофітів – на 0,1%, на вершині відсоток засолення не змінювався. У квітні вміст мінерального залишку під дернинами мохів здебільшого підвищувався, порівняно з оголеним субстратом. У жовтні спостерігалось вирівнювання показників засолення в досліджуваних ділянках техноземів та часткове їхнє зниження в субстратах під бріофітами внаслідок накопичення солей, зокрема катіонів кальцію, натрію, магнію, в моховій дернині впродовж активного розвитку бріофітного покриву.

Таблиця 4.6

Мінливість показників кислотності та вмісту мінерального залишку у верхньому шарі техногенних субстратів на відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району

№ ділянки	Назва домішних видів бріофітних угруповань	Значення рН субстрату				Мінеральний залишок, %			
		Під мохом		Оголений субстрат		Під мохом		Оголений субстрат	
		к	ж	к	ж	к	ж	к	ж
Відвал шахти "Надія" – вершина									
1	<i>Polytrichum formosum</i>	5,7	5,7	5,9	5,9	0,1	0,2	0,2	0,2
2	<i>Sciurohypnum starkei</i>	6,0	6,0	5,9	5,9	0,6	0,4	1,0	0,9
4	<i>Polytrichum piliferum</i>	5,7	5,7	6,1	6,0	0,4	0,3	0,2	0,3
Тераса									
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	5,8	5,9	6,1	6,1	0,4	0,3	0,2	0,3
2	<i>Brachythecium albicans</i>	5,7	5,8	6,0	6,0	0,3	0,2	0,3	0,2
Підніжжя									
2	<i>Ceratodon purpureus</i>	7,4	7,2	7,3	7,1	0,4	0,3	0,3	0,3
Відвал шахти "ЦЗФ" – вершина									
2	<i>Polytrichum piliferum</i>	4,6	4,6	4,3	4,3	0,3	0,3	0,2	0,4
Тераса									
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	4,7	5,0	3,6	3,6	0,3	0,4	0,2	0,5
Відвал шахти "Візейська" – вершина									
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	4,7	4,8	4,6	4,7	0,7	0,6	1,0	0,9
Тераса									
1	<i>Brachythecium glareosum</i>	6,7	6,6	6,6	6,6	0,9	0,8	0,8	0,8
Підніжжя									
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	6,0	6,0	6,0	6,0	0,5	0,6	0,6	0,5

Примітка: к – квітень, ж – жовтень

Найнижчий вміст солей на 1-ій ділянці вершини відвалу шахти "Надія", можливо, зумовлений значним зволоженням субстрату, тому в таких умовах мінеральні сполуки стають мобільнішими. Підвищена концентрація солей на 2-ій ділянці, очевидно, залежала від високого вмісту мінералів безпосередньо в породі. Значний відсоток мінерального залишку на всіх досліджуваних ділянках відвалу шахти "Візейська", мабуть, зумовлений наявністю значної кількості судинних рослин, окремі з яких можуть "підкачувати" розчини солей із глибших шарів субстратів завдяки їхній біологічній акумуляції та наступній мінералізації фітомаси (Назаренко та ін., 2004; Гудзь та ін., 2007).

Таким чином, видовий склад в угрупованнях мохоподібних формується під впливом неоднорідності місцевиростань на териконах та їхнього віку і тому для нього характерні певні екологічні та біоморфні особливості. Для бріофлори на досліджуваних ділянках найхарактернішими є такі життєві форми: низька щільна дернина та пухке чи щільне плетиво. Щодо екологічної структури, то за трофністю переважають мезотрофи та олігомезотрофи, за відношенням до вологості субстрату домінують види-мезофіти, а стосовно хімізму субстрату, то найбільшу частку становлять інцертофіли. Мохоподібні породних відвалів ЦЗФ є багаторічними видами із життєвими стратегіями – багаторічні стаєри та поселенці.

Результати досліджень підтверджують, що бріофітний покрив на відвалах вугільних шахт позитивно впливає на умови едафотопу – стабілізує водний мікрорежим верхнього шару техногенних субстратів, оптимізує значення рН до слабо-кислої реакції, що сприяє процесам руйнування мінералів, а також поглинанню і транспорту поживних речовин. Нагромадження моховою дерниною мінеральних елементів може створювати депо для збагачення субстратів обмінними основами (Ca^{2+} , Mg^{2+}), які можуть надалі використовувати судинні рослини.

4.4. УЧАСТЬ БРІОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ У ВІДНОВНИХ ПРОЦЕСАХ ТЕХНОЗЕМІВ НА ПОРОДНИХ ВІДВАЛАХ ЧГПР

4.4.1. ВПЛИВ МОХІВ НА МІКРОКЛІМАТИЧНІ УМОВИ ЕДАФОТОПІВ ТА ЇХ АДАПТИВНІ РЕАКЦІЇ

Унаслідок активного видобування вугілля в Червоноградському гірничопромисловому районі (ЧГПР) виникають численні трансформовані природні ландшафти із зміненим гідротермічним режимом, деградований ґрунтовий покрив, забруднений невластивими для природних циклів хімічними елементами та сполуками. На таких територіях формування рослинного покриву починається із заселення субстратів толерантними рослинами, зокрема мохоподібними.

Температура та вологість субстрату на відвалах ЧГПР є одними із визначальних чинників, які впливають на ріст і розвиток рослинних організмів. Показано, що у липні за значної сонячної радіації темна шахтна порода швидко нагрівається, що спричиняє дефіцит вологи у субстраті (Башуцька, 2006б). На техногенних територіях ЧГПР реакцій бріофітів на дію негативних чинників середовища та їхній вплив на поверхневий шар субстрату залишаються маловивченими. Тому мета нашої роботи полягала в оцінці функціональної ролі мохового покриву у

встановленні оптимальних мікрокліматичних умов едафотопу та їхні механізми адаптації.

Установлено, що мохоподібні, які приурочені до місцевиростань з різними кліматичними умовами, здатні оптимізувати температурний мікрорежим як в дернині, так і у верхньому шарі ґрунту (Щербаченко та ін. 2012; Glime, 2006). Слугуючи своєрідним буфером між навколишнім середовищем та ґрунтом, бріофітний покрив нівелює добові та сезонні температурні флуктуації і в такий спосіб захищає від впливу екстремальних температур як насіння, так і проростки вищих судинних рослин (Рагуліна та ін., 2009; Tooren van, 1989; Delah, Kimmerer, 2002).

Відзначено, що на досліджуваних ділянках відвалів температурний показник під дернинами мохоподібних був здебільшого нижчим, порівняно з оголеним субстратом (табл. 3.3). Різниця мінливості температур в техноземах під моховими дернинами і без них становила 0,1–2,7 °С. На вершині відвалу шахти "Надія" температурний показник у субстраті без бріофітного покриву максимально підвищувався до 37,1 °С, водночас під дерниною моху *Polytrichum formosum* знижувався на 2,2 °С.

Під покривом *Campylopus introflexus* та *Ceratodon purpureus* температура знижувалась на 0,9°С та 1,9°С відповідно, порівняно з температурою у субстраті без мохів. Причому під *Ceratodon purpureus* було холодніше, ніж під *Campylopus introflexus* (на 1,0 °С), що пов'язано, ймовірно, із біоморфологією мохових дернин (табл. 4.7).

У *C. introflexus* пагони міцно з'єднані між собою ризоїдною повстю у щільні, іноді високі дернини, тоді як у низьких дернинах *Ceratodon purpureus* завдяки невеликим розмірам рослин створюється кращі умови для вільного проникнення повітря у поверхневий шар субстрату.

На відкритій терасі відвалу процеси окиснення породи, які супроводжуються горінням, та висока інсоляція (95-100 тис. лк) значно підвищили температуру техногенних субстратів, яка як під *Ceratodon purpureus*, так і в оголеному техноземі становила 46,0°С та 44,1°С відповідно. На вершині відвалу ЦЗФ за відносної вологості повітря – 31,0% та інтенсивності освітлення в діапазоні 83,5–90,5 тис. лк температурний показник під дерниною *Polytrichum piliferum* Hedw., порівняно з оголеним субстратом, максимально був нижчим на 0,8 °С. Слід зазначити, що відкритість експозиції та висота відвалу ЦЗФ (вище 70 м) значною мірою впливали на вологість атмосферного повітря: його відсоток змінювався в межах 38,3%-42,7% і був найнижчим серед показників на інших досліджуваних териконах, окрім тераси відвалу шахти "Надія".

Таблиця 4.7

**Вплив бріофітів на температурний режим субстратів на відвалах
вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району
(липень 2015 р.)**

№ ділянки	Назва видів у бріофітних угрупованнях	Діапазон мінливості інсоляції, тис. лк	Відносна вологість повітря, %	Температура, °С		
				повітря	під мохом	в огололеному субстраті
Відвал шахти "Надія" – вершина						
1	<i>Polytrichum formosum</i>	25,0–36,0	49,0±14,1	28,6±2,2	32,0±2,9	33,9±3,2
2	<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	30,5–40,5	37,0±8,7	29,4±2,5	23,5±3,0	23,5±3,1
3	<i>Campylopus introflexus</i>				22,5±2,8	23,0±3,2
	<i>Ceratodon purpureus</i>	86,0–91,0	39,0±10,4	28,8±1,5	22,2±2,1	
4	<i>Polytrichum piliferum</i>	81,0–90,0	38,0±11,3	28,8±1,3	23,0±1,5	23,0±2,5
Тераса						
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	95,0–100,0	30,0±9,8	30,5±1,4	42,0±4,0	42,0±2,1
2	<i>Brachythecium glareosum</i>	80,0–90,0	38,0±13,2	31,0±1,2	31,0±2,3	33,0±2,6
Підніжжя						
2	<i>Ceratodon purpureus</i>	74,0–80,0	33,0±12,2	32,3±2,9	26,5±1,7	27,4±2,5
Відвал "ЦЗФ" – вершина						
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	65,0–78,0	29,0±9,3	32,1±2,9	24,0±1,7	24,0±2,4
2	<i>Polytrichum piliferum</i>	83,5–90,5	31,0±11,7	30,6±1,9	25,0±2,3	26,1±2,0
Тераса						
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	95,0–100,0	30,0±9,5	29,5±2,2	33,0±1,5	34,0±3,2
Відвал шахти "Візейська" – вершина						
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>				25,0±3,4	25,0±2,3
	<i>Ceratodon purpureus</i>	89,0–96,0	32,0±14,3	29,1±2,1	25,0±2,1	
Тераса						
1	<i>Brachythecium glareosum</i>				23,0±1,2	24,0±2,2
	<i>Ceratodon purpureus</i>	72,0–84,0	33,0±10,0	29,9±2,6	22,1±2,0	
Підніжжя						
1	<i>Polytrichum juniperinum</i> <i>Ceratodon purpureus</i>	25,0–36,0	55,0±13,8	29,9±2,3	18,0±1,5 18,0±1,2	18,0±2,5

На відвалі ЦЗФ, зокрема його терасі, за інтенсивності сонячної радіації – 95-100 тис. лк встановлено температурний максимум в огололеному субстраті – 37,2°С, водночас під дернинами моху *Ceratodon purpureus* температура була нижчою на 2,7°С.

На відвалі шахти "Візейська" відзначено тенденцію до зниження температурного режиму субстрату (як під бріофітами, так і без них) від

вершини до його підніжжя. Це пов'язано із поступовим збільшенням щільності рослинного покриву, унаслідок чого зменшується інтенсивність освітлення поверхні технозему (з 89-96 тис. лк до 25-36 тис. лк) та підвищується вологість атмосферного повітря (від 32,0 до 55,0%). На терасі відвалу температурний показник в оголеному субстраті зростав до 26,2 °С, водночас під дернинами мохів *Brachythecium glareosum* та *Ceratodon purpureus* температура була нижчою на 2,0 °С та 2,1 °С відповідно.

Мохоподібні є пойкилогідричними вищими рослинами, які здатні як до втрати води з тканин, так і до швидкої регідратації (Turetsky, 2003). Тобто, водозабезпечення бріофітів значною мірою залежить від водного режиму навколишнього середовища.

Рослинкам моху притаманна висока поглинальна здатність, що сприяє акумуляції вологи, яку бріофіти можуть отримувати не лише з опадів, а й туману та роси (Лобачевська, 2012а). Утворюючи густу ризоїдну повсть, мохоподібні утримують вологу у приповерхневому шарі субстрату, таким чином сприяють оптимальному водно-температурному режиму (Ипатов, Трофимец, 1988).

Установлено, що у літній період вміст вологи під бріофітним покривом був вищим, порівняно з оголеним техноземом (табл. 4.8). На визначених ділянках відвалів показники водного режиму під дернинами мохоподібних змінювалися від 0,43 до 39,5%, тоді як у субстраті без мохів – від 0,27 до 8,4%.

Значну мінливість показників акумульованої вологи в задернованому техноземі виявлено на відвалі шахти "Надія", де місцевиростання мохів є досить гетерогенними – ксероморфні умови на терасі відвалу (відносний вміст вологи – 0,43%) змінюються значно вологішими на вершині (39,5%). Слід зазначити, що в таких умовах мікропонижень рельєфу гаметофіт верхоплідного виду моху *Polytrichum formosum* утримував 95,3% води. Під дерниною моху було значно вологіше, ніж в оголеному субстраті (показник зволоження незаселеного мохом технозему був меншим у 4,8 рази).

У підніжжі відвалу різниця відносного вмісту вологи між субстратом, покритим мохом та без нього, становила 4,1%. На вершині відвалу ЦЗФ за найменшого вмісту вологи в оголеному субстраті (0,23%) її відсоток під покривом *Polytrichum piliferum* та в гаметофіті підвищувався в 4,6 та 13,5 рази відповідно. Під *Ceratodon purpureus* відносний вміст вологи підвищувався до 2,63%, що в 1,5 рази більше, ніж у техноземі без мохових дернин. У ксероморфних умовах тераси відвалу показник водного режиму у субстраті без бріофітного покриву становив 0,5%, під *C. purpureus* збільшувався до 0,63%, у пагонах моху – до 2,1%.

На відвалі шахти "Візейська" мінливість показників відносного вмісту води в оголеному субстраті становила – 1,17%-8,4%, під мохоподібними – 2,2%-12,4%. Найбільшу кількість води (33,5%) утримував *C. purpureus* у підніжжі відвалу в асоціації з деревними рослинами, найменшу (2,4%) – на вершині, де місцевиростання моху є більш відкритим для впливу сонячної радіації та підвищеного вітрового режиму.

Таблиця 4.8

Вплив мохового покриву на вміст води (%) у верхньому шарі техногенного субстрату породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району (липень 2015 р.)

№ ділянки	Назва видів мохів	Вміст вологи, %		
		Мохова дернина	Під моховою дерниною	Оголений субстрат
Відвал шахти "Надія" – вершина				
1	<i>Polytrichum formosum</i>	93,0±2,3	37,8±1,7	7,9±0,3
2	<i>Sciurohypnum starkei</i>	9,5±0,6	3,6±0,4	3,0±0,5
3	<i>Campylopus introflexus</i>	9,9±0,5	3,0±0,12	2,4±0,2
	<i>Ceratodon purpureus</i>	10,1±0,7	3,3±0,25	
4	<i>Polytrichum piliferum</i>	11,6±0,4	3,4±0,1	2,5±0,2
тераса				
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	2,0 ±0,1	0,4±0,03	0,2±0,07
2	<i>Brachythecium glareosum</i>	6,2±0,6	4,5±0,3	0,9±0,03
підніжжя				
2	<i>Ceratodon purpureus</i>	8,6±0,9	5,9±0,2	1,8±0,2
Відвал "ЦЗФ" – вершина				
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	3,4±0,09	2,3±0,33	1,6±0,15
2	<i>Polytrichum piliferum</i>	2,9±0,2	1,0±0,07	0,2±0,03
тераса				
1	<i>Ceratodon purpureus</i>	1,9±0,2	0,6±0,03	0,4±0,1
Відвал шахти "Візейська" – вершина				
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	3,1±0,4	2,5±0,2	1,1±0,07
	<i>Ceratodon purpureus</i>	2,3±0,1	1,9±0,3	
тераса				
1	<i>Brachythecium glareosum</i>	13,6±0,7	10,1±0,7	2,7±0,3
	<i>Ceratodon purpureus</i>	14,9±0,6	11,2±0,8	
підніжжя				
1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	30,7±0,6	11,6±0,8	7,6±0,8
	<i>Ceratodon purpureus</i>	31,4±2,1	10,2±1,2	

Рослини впродовж життєвого циклу зазнають впливу стресових чинників різної природи, на які вони реагують низкою адаптаційних перебудов (фізіологічні, біохімічні та молекулярні). Такі механізми захисту у рослин спрямовані на збереження життєздатності організму в екстремальних умовах середовища існування і реалізуються завдяки

активації біосинтезу у клітинах вуглеводів, вільного проліну (Лобачевська, 2008; Колупаєв и др., 2014; Špoljarević et al., 2011; Arabzadeh, 2012) та фенольних сполук (Запрометов, 1993а, 1993б).

Із літературних джерел відомо, що акумуляція фенольних сполук у клітинах рослин простежувалась за дії таких екзогенних чинників, як низькі та високі температури (Rivero et al., 2001), важкі метали (Чечуй, 2011). Встановлено участь фенолів як ендогенних регуляторів фізіологічних процесів, які впливають на активність антиоксидантної системи (Shetty, 2004; Gill, Tuteja, 2010).

Встановлено, що на дослідних ділянках вміст фенолів у пагонах *Ceratodon purpureus* змінювався від 0,908 мг/г сухої маси (с. м.) у підніжжі відвалу шахти "Візейська" до 1,589 мг/г с. м. на терасі відвалу ЦЗФ (табл. 3.9). Відзначено, що кількість фенольних сполук у мохоподібних значною мірою залежала від інтенсивності освітлення відвалів та наявності вмісту вологи у субстратах. Синтез цих метаболітів певною мірою індукувала і температура технозему. Тобто на окремих положеннях відвалів активний біосинтез фенолів може відбуватись за впливу абіотичного стресу, який має багатофакторний характер. В умовах найвищої температури субстрату (44,1°C – тераса відвалу шахти "Надія") вміст фенолів у гаметофіті моху підвищувався до 1,48 мг/г с. м. На вершині та в підніжжі відвалу кількість фенольних сполук суттєво не відрізнялася – 1,02 та 1,06 мг/г с. м відповідно та перевищувала контроль у 1,2 рази.

На вершині відвалу ЦЗФ вміст вторинних метаболітів перевищував контроль у 1,2 рази, водночас на терасі їх вміст зростав в 1,8 рази, порівняно з контролем. Ймовірно, акумуляція фенолів у клітинах моху відбувалась внаслідок безпосередньої дії сонячного світла значної інтенсивності.

Встановлено, що в підніжжі відвалу шахти "Візейська" вміст фенольних сполук у гаметофіті моху (0,908 мг/г с. м.) суттєво не відрізнявся від їхнього вмісту в контролі (0,880 мг/г с. м.), що можна пояснити подібними умовами місцевиростання бріофітів до умов фонові території (ліс).

За дії стресових чинників зміна водного потенціалу у клітинах рослин відбувається завдяки нагромадженню осмотично активних речовин, зокрема розчинних цукрів та вільного проліну. Накопичення у рослинах цих метаболітів сприяє підтримці осмотичного балансу клітин, запобігає дезінтеграції мембран, інактивації ферментів та денатурації білків, знижує водний потенціал клітини, перешкоджаючи її інтенсивній дегідратації, а також активує захисну антиоксидантну систему (Колупаєв, Карпець, 2010; Николаєва и др., 2015; Hessini et al., 2009; Sinay, Karuwal, 2014).

Досліджено, що в умовах осмотичного стресу, наприклад внаслідок нафтового забруднення середовища, адаптаційні реакції *Bryum argenteum* Hedw. реалізувались завдяки збільшенню вмісту у тканинах осмопротекторів – розчинних цукрів та вільного проліну (Кияк, Буньо, 2012).

Результати аналізу свідчать, що на терасі відвалу шахти "Надія" кількість розчинних цукрів у пагонах *Ceratodon purpureus* була максимальною – 36,0 мг/г с. м., тоді як у зразках моху, відібраного в лісі (контроль), цей показник становив 23,62 мг/г с. м. (табл. 4.9). На вершині відвалу вміст вуглеводів підвищувався у 1,3 рази, порівняно з контролем, у підніжжі, в умовах більшого зволоження субстрату, вміст первинного метаболіту перевищував контроль у 1,2 рази.

Таблиця 4.9

Вміст фенолів, вільного проліну та розчинних цукрів в гаметофіті *Ceratodon purpureus* з різних місцевиростань вугільних відвалів Червоноградського гірничопромислового району (липень 2015 р.)

Місцевиростання моху	Вміст фенольних сполук, мг/г сухої маси	Вміст розчинних цукрів, мг/г сухої маси	Вміст вільного проліну, мг/г сухої маси
Контроль: сосновий ліс	0,88±0,02	23,62±1,31	0,039±0,003
Відвал шахти "Надія" – вершина	1,02±0,06	31,75±2,0	0,125±0,015*
Тераса	1,48±0,10*	36,0±2,47*	0,244±0,013*
Підніжжя	1,06±0,05*	29,17±2,8	0,167±0,013*
Відвал ЦЗФ – вершина	1,089±0,11	32,33±2,09*	0,118±0,01*
Тераса	1,59±0,08*	35,58±2,76*	0,192±0,016*
Відвал шахти "Візейська" – вершина	1,13±0,04*	33,08±2,06*	0,149±0,01*
Тераса	1,09±0,06*	27,68±1,56	0,259±0,029*
Підніжжя	0,908±0,05	24,42±1,13	0,048±0,004

Примітка. * – різниця порівняно з контролем статистично достовірна при $p < 0,05$.

На вершині відвалу ЦЗФ кількість розчинних цукрів у гаметофіті моху становила 32,33 мг/г с. м. На терасі вміст метаболітів зростав до 35,58 мг/г с. м. і перевищував контроль у 1,5 рази. Із збільшенням вологи у субстраті відвалу шахти "Візейська" від вершини до підніжжя кількість вуглеводів у пагонах моху знижувалась майже до показника контролю – від 33,08 до 24,42 мг/г с. м.

Досліджено, що влітку на вершині відвалу шахти "Надія" вміст вільного проліну в пагонах *C. purpureus* підвищувався в 3,2 рази, порівняно з контролем, на терасі – в 6,3 рази, що є проявом адаптативної реакції моху до впливу стресових гідротермічних умов та екстремальної

сонячної радіації. У дещо вологіших умовах підніжжя відвалу та меншій інтенсивності освітлення вміст імінокислоти в гаметофіті моху знижувався в 1,5 рази, порівняно із її вмістом на терасі.

На проаналізованих ділянках відвалу ЦЗФ (вершина та тераса) встановлено обернену кореляцію між вмістом осмолітика у клітинах моху та відносною вологістю техногенного субстрату: із збільшенням показника вмісту вологи кількість вільного проліну зменшувалась.

На вершині відвалу шахти "Візейська" вміст імінокислоти перевищував контроль у 3,8 рази. На його терасі в оптимальніших мікрокліматичних умовах місцевиростання моху кількість вільного проліну в гаметофіті *C. purpureus* збільшувалась до 0,259 мг/г с. р. і була найвищою, порівняно із зразками моху, відібраних на інших положеннях відвалів. Ймовірно, в цьому випадку активацію синтезу імінокислоти індукували фактори, не пов'язані з осмотичними ефектами. Адже відомо, що підвищення біосинтезу вільного проліну відбувається за впливу таких абіотичних чинників, як засоленість, важкі метали (Лобачевська, 2008; Farkhondeh et al., 2012). Окрім того, на нагромадження у гаметофіті імінокислоти могли впливати іони екзогенного Ca^{2+} (Карпінець та ін., 2014а), виконуючи роль сигнальних посередників у клітинах рослин при стресовому впливі середовища (Yang et al., 2013).

У підніжжі відвалу вміст вільного проліну в гаметофіті моху відносно контролю підвищувався з незначною різницею.

Отже, отримані результати свідчать, що у відповідь на дію таких стресових чинників породних відвалів, як нестача вологи, висока інсоляція та високі температурні показники, мохоподібні реагували низкою адаптаційних перебудов – активацією синтезу розчинних цукрів, вільного проліну та фенолів. У модифікованих умовах існування мохів механізми захисту реалізувались, насамперед, завдяки активному синтезу вільного проліну та фенольних сполук. Оптимізуючи екстремальні мікрокліматичні умови едафотопів, бріофіти в такий спосіб сприяють підвищенню життєздатності насіння та проростків судинних рослин. В ксероморфних умовах породних відвалів збільшення відсотка вологи у субстраті під моховим покривом, особливо влітку, пришвидшує деструкцію органічної речовини та процеси мінералізації продуктів розпаду, що, в свою чергу, призводить до збагачення технозему біогенними елементами (фосфор, калій) та органічним карбоном (Карпінець та ін., 2014а).

4.4.2. НАГРОМАДЖЕННЯ МАКРОЕЛЕМЕНТІВ У МОХОВИХ ДЕРНИНАХ ТА ПОВЕРХНЕВОМУ ШАРІ ТЕХНОСУБСТРАТУ

Бріофітам як невід’ємній складовій багатьох екосистем властива важлива роль в активному збагаченні субстратів поживними речовинами, зокрема внаслідок фіксації атмосферного карбону та нітрогену, що має ключове значення як для локальних, так і глобальних біогеохімічних циклів (Turetsky, 2003; Lindo, Gonzeles, 2010; Gundale et al., 2011; Porada et al., 2013). Так, в умовах сухих сосняків встановлено специфіку едифікаторно–ценотичного впливу мохового покриву, а саме на нагромадження біогенних елементів у підстилці та верхньому мінеральному горизонті ґрунту (Трофимец, Ипатов, 1990).

На підставі результатів досліджень, проведених на території породного відвалу №1 Язівського сірчаного родовища, встановлено, що моховий покрив позитивно впливав на мінеральний режим та органічний склад техногенного субстрату (Кияк, Баїк, 2012). Участь мохоподібних у відновлювальних процесах техноземів породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району недостатньо вивчена і тому метою нашої роботи було дослідити вплив бріофітного покриву на нагромадження макроелементів та органічного карбону в антропогенно трансформованому едафотопі шахтних відвалів.

Калій є необхідним біогенним елементом живлення рослин, який бере активну участь у різноманітних біохімічних процесах: осморегуляції, вуглеводному і білковому обміні, у роботі ферментних систем та забезпеченні фотосинтезу (Johnston, 2010). Результати попередніх досліджень вказують на те, що в породах шахтних відвалів вміст калію є незначним (Башуцька, 2006б).

На відвалі шахти “Візейська”, який є найстарішим серед досліджуваних териконів, рослинний покрив на техноземах почав формуватися значно раніше. Відповідно проективне покриття досліджуваних бріофітних угруповань на ділянках цього відвалу було найбільшим і становило 98%, тоді як на відвалі шахти “Надія” і ЦЗФ в середньому 60%. Визначено, що вміст калію в субстратах під дернинами мохів і в рослинах на відвалі шахти “Візейська” був більшим, ніж на інших відвалах (табл. 4.10). Кількість іонів K^+ під моховим покривом була вищою в усіх зразках, що свідчить про вплив бріофітів на обмінні процеси техногенних субстратів.

На терасі терикону встановлено найбільший вміст елемента в субстраті як під покривом моху *Brachythecium glareosum*, так і без нього. За результатами весняних досліджень (Карпинець та ін., 2014а) на терасі терикону відсоток вологи в середньому під дерниною моху становив

14,8%, в незадернованому техноземі – 9,4%. В основі відвалу показник зволоження субстрату під моховим покривом підвищувався до 21,8%, а без рослин – до 18,9%.

На відвалі шахти “Надія” вміст калію у субстратах під моховими дернинами перевищував його вміст в оголених техноземах в 1,3-1,5 рази. У незадернованому субстраті відвалу ЦЗФ (на вершині та терасі) кількість іонів K^+ була найменшою, порівняно з усіма іншими проаналізованими зразками. У субстраті під дернинами мохів вміст елемента збільшувався в середньому в 2 рази. Рослини швидко і ефективно поглинають іони K^+ і здатні нагромаджувати їх у клітині в кількості, що значно перевищує їхній вміст у навколишньому середовищі (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Нами встановлено, що на вершині відвалу ЦЗФ вміст калію в рослинах моху *Polytrichum piliferum* був у 34 рази більшим, ніж в оголеному техноземі (табл. 4.10).

Натрій є менш важливим і необхідним елементом для проходження біохімічних процесів в клітинах рослин, але, в умовах нестачі калію, може частково замінити його. Натрій є обов’язковим компонентом клітинного соку рослин, відіграє важливу роль у підтримці кислотнo-лужної рівноваги клітин, регулює осмотичний тиск і впливає на вміст води в тканинах (Taiz, Zeiger, 1998).

Результати проведених досліджень свідчать, що вміст іонів Na^+ в субстратах під мохами перевищував їхній вміст в оголеному техноземі на усіх досліджуваних ділянках, за винятком основи відвалу шахти “Візейська”. Найбільшу кількість іонів натрію виявлено на терасі даного відвалу, де їхній вміст під покривом мохів, порівняно із субстратом без дернин, збільшувався у 1,2 рази. Кількість елемента в оголених техноземах відвалів шахти “Надія” та ЦЗФ істотно не відрізнялась, а в субстратах під мохами підвищувалась в 1,3-1,7 рази.

Умови реакції середовища відіграють суттєву роль в осадженні та міграції компонентів ґрунту. Так у кислому середовищі зростає рухомість багатьох елементів, утворюються їхні більш розчинні форми, які при накопиченні стають токсичними для рослин (Ковда, 1985). Кальцій є одним з компонентів біогеохімічної міграції, впливає на кислотність ґрунту, а також його структуру та процеси ґрунтоутворення (Карнаухов, Безнис, 1992), що, в свою чергу, впливає на поглинання інших елементів живлення рослинами та тим самим на їх ріст і розвиток. Він гальмує надходження H^+ , тому за підвищеної його кількості рослини здатні виживати за значно вищої кислотності субстрату, ніж без кальцію. Обмежуючи надходження інших іонів у рослину, Ca^{2+} сприяє усуненню токсичності їхніх надлишкових концентрацій (Медведев, 2010), що

особливо важливо для рослин, які заселяють техногенні едафотопи з підвищеним вмістом токсичних сполук.

Важлива роль кальцію для рослин в тому, що він є універсальним вторинним месенджером, що бере участь в передачі специфічних сигналів біореакцій (Bates, 1990; Клеточные механизмы адаптации..., 2003; Терек, 2004; Колупаев, Карпец, 2010) і тим самим позитивно впливає на різні процеси метаболізму та функціональні особливості рослин.

Таблиця 4.10

**Вміст мінеральних елементів у рослинах мохів та субстратах
породних відвалів вугільних шахт Червоноградського
гірничопромислового комплексу**

Досліджувані зразки	Вміст мінеральних елементів, мг/кг повітряно-сухої маси			
	P	K	Na	Ca
Відвал шахти "Надія"				
Вершина – (з домінуванням <i>Polytrichum piliferum</i>)				
Рослини	810,3±57,6*	1886,6±110,1*	1165,5±106,2*	10359,4±609,4*
Субстрат з–під дернини	99,0±3,4*	166,6±9,6*	231,3±7,3*	2333,4±84,4*
Оголений субстрат	60,1±3,2	108,7±6,2	181,3±9,6	2000,0±52,5
Тераса – (з домінуванням <i>Ceratodon purpureus</i>)				
Рослини	502,4±39,6*	1381,6±99,9*	1695,7±163,2*	7583,3±541,7*
Субстрат з–під дернини	47,3±2,7*	117,0±3,0*	177,3±7,4*	1681,7±70,0*
Оголений субстрат	30,3±3,7	87,4±6,3	120,8±7,5	1197,0±80,2
Підніжжя – (з домінуванням <i>Ceratodon purpureus</i>)				
Рослини	790,4±44,8*	1170,8±91,2*	1721,0±86,1*	8906,3±857,0*
Субстрат з–під дернини	33,8±2,4*	115,9±9,6*	160,4±5,5*	1575,3±60,6
Оголений субстрат	15,1±2,9	76,4±6,6	118,8±9,5	1439,4±30,3
ЦЗФ – вершина – (з домінуванням <i>Polytrichum piliferum</i>)				
Рослини	572,1±42,1*	1836,8±106,4*	2581,5±206,5*	9500,0±593,0*
Субстрат з–під дернини	29,4±1,7*	108,7±12,5*	206,3 ±13,0*	1348,5±84,4*
Оголений субстрат	19,7±1,4	54,3±6,3	122,9 ±7,5	1030,3±54,7
Тераса – (з домінуванням <i>Ceratodon purpureus</i>)				
Рослини	681,5±37,7*	1315,2±95,1*	1972,8 ±89,7*	9796,9±515,0*
Субстрат з–під дернини	41,2 ±2,1*	108,9±6,4*	168,8±7,2*	1393,9±54,7*
Оголений субстрат	29,2±1,3	57,9 ±3,6	127,1±11,0	1181,8±26,6
Візейська – вершина – (з домінуванням <i>Polytrichum juniperinum</i>)				
Рослини	713,5±46,8*	1957,8±120,2*	2687,5±116,8*	11421,9±671,9*
Субстрат з–під дернини	87,7±4,1*	228,0±11,0*	395,8±15,0*	3888,9±320,0
Оголений субстрат	57,8 ±3,7	134,2±9,5	320,8±12,7	2963,0±185,2
Тераса – (з домінуванням <i>Brachythecium glareosum</i>)				
Рослини	919,5±53,2*	2701,7±141,1*	3258,2±171,0*	15317,7±983,4*
Субстрат з–під дернини	147,1±5,3*	460,1±19,2*	585,4±16,3*	6111,1±320,8*
Оголений субстрат	98,9±6,2	300,7±15,8	502,1 ±12,7	4814,8±185,2
Підніжжя – (з домінуванням <i>Polytrichum juniperinum</i>)				
Рослини	1064,2±54,5*	2503,4±130,7*	3293,5±158,5*	15781,3±911,2*
Субстрат з–під дернини	226,0±7,2*	304,3±12,6	312,5±18,0*	6296,3±370,4
Оголений субстрат	191,3±5,3	260,9±12,6	385,6±9,1	5555,6±320,7

Примітка. * – різниця порівняно з контролем (оголений субстрат) статистично достовірна при $p < 0,05$.

Показано, що під впливом Ca^{2+} підвищувалася стійкість гаметофорів моху *Funaria hygrometrica* до впливу важких металів (Мельник, Лобачевська, 2009). Взаємодіючи із негативно зарядженими групами фосфоліпідів, кальцій стабілізує клітинну мембрану та знижує її пасивну проникність. Доведено, що адвентивний мох *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., який виявлений на відвалі шахти “Надія”, акумулював значну кількість іонів Ca^{2+} , що, очевидно, є адаптивною реакцією в умовах підвищеного рівня кислотності субстрату і забруднення важкими металами (Соханьчак, Лобачевська, 2012).

Результати досліджень засвідчують, що вміст Ca^{2+} як в субстратах відвалів, так і в рослинах мохоподібних, був значно вищим, ніж вміст калію, фосфору та натрію. Відзначено збільшення даного елемента в техноземах під моховими дернинами в усіх досліджуваних зразках, порівняно із субстратом без рослин моху. Максимальний вміст кальцію встановлено в техноземі під покривом моху *Polytrichum juniperinum* в основі відвалу шахти “Візейська”, в оголеному субстраті вміст елемента знижувався у 1,1 рази. Найменшу кількість іонів кальцію виявлено в незадернованому субстраті відвалу ЦЗФ, тоді як його вміст у субстраті під мохоподібними збільшувався в 1,2 рази (на терасі) та 1,3 рази (на вершині). На відвалі шахти “Надія” вміст кальцію в техноземі під моховими дернинами підвищувався від основи до вершини, а в оголеному субстраті досліджуваних ділянок цього терикону був меншим (табл. 3.10).

Фосфор є облігатним біофільним елементом, який створює енергетичний резерв рослинних клітин: входить до складу нуклеїнових кислот, ферментів і продуктів дихального циклу та фотосинтезу, без яких неможлива життєдіяльність організмів в екосистемах та біосфері загалом (Ковда, 1985). Згідно з даними У. Башуцької (Башуцька, 2006б) породи шахтних відвалів є малозабезпеченими доступними формами сполук фосфору.

Найнижчий вміст Р в субстраті без рослинного покриву встановлено в основі відвалу шахти “Надія”, проте його кількість під дерниною моху *Ceratodon purpureus* збільшувалася у 2,2 рази. Дещо вищий вміст елемента в оголеному техноземі відзначено на вершині відвалу ЦЗФ, а під покривом бріофітів його кількість підвищувалась в 1,5 рази. Значний вміст іонів фосфору виявлено в техноземі під мохоподібними в основі відвалу шахти “Візейська”, тоді як в субстраті без рослин мохів їхня кількість знижувалась в 1,2 рази. Відзначено тенденцію до збільшення вмісту фосфору у всіх досліджуваних зразках терикону від вершини до основи. Нами досліджено, що при незначному вмісті в техноземі біогенного елемента, бріофіти можуть нагромаджувати його у 52 рази

більше, порівняно з субстратом без мохових дернин (основа відвалу шахти “Надія”).

Отже, мохи, акумулюючи біогенні мінеральні елементи в рослинних тканинах унаслідок активного метаболізму, сприяють їхньому нагромадженню в субстратах під бріофітним покривом. Різниця в накопиченні макроелементів різними мохами залежала від місцевиростань на відвалі, які відрізнялись окремими показниками мікрокліматичних та едафічних умов, зокрема вологи і кислотності. Завдяки деструкції мохових дернин технозем збагачується органічною речовиною, що значною мірою впливає на активність первинного ґрунтоутворення у верхньому горизонті техногенних субстратів. Такий безпосередній вплив бріофітів на склад едафотопу сприяє його регенерації та створює сприятливі умови для подальшого заселення і функціонування угруповань багатьох судинних рослин.

4.4.3. ВПЛИВ МОХОВОГО ПОКРИВУ НА ВМІСТ ЗАГАЛЬНОГО НІТРОГЕНУ І ВАЖКИХ МЕТАЛІВ У ГАМЕТОФІТІ МОХІВ ТА ПОВЕРХНЕВОМУ ШАРІ ТЕХНОГЕННОГО СУБСТРАТУ ШАХТНИХ ВІДВАЛІВ ЧГПР

Унаслідок видобутку вугілля у ЧГПР винесена на поверхню літосфери материнська порода, при відносній бідності біологічно важливими мінеральними макроелементами (N, P і K) (Башуцька, 2006б), містить значну кількість мікроелементів (Башуцька, 2002; Бешлей та ін., 2011), окремі з яких є вагомими компонентами біохімічних процесів у клітині, зокрема: є складниками ферментних систем як кофактори (мідь, манган, залізо, цинк, нікель), невід’ємними компонентами у комплексі цитохромів *b6/f* Z-схеми переносу електронів у фотохімічних реакціях (залізо), активують окремі реакції циклу Кребса, беруть участь у фотолізі води та належать до кисеньвиділяючого комплексу фотосистеми II (манган) (Медведев, 2004; Sengar et al., 2008). Досить суттєвим є концентрація мікроелементів, оскільки навіть необхідні для метаболізму елементи при їх кількісному збільшенні у клітинах діють як важкі метали та стають токсичними для рослин.

Мохоподібні, проявляючи значну пластичність до впливу екологічного пресингу трансформованого середовища шахтних відвалів (екстремальний воднотермічний режим, значна сонячна радіація, високий вміст важких металів тощо), утворюють піонерні заростання та істотно впливають на подальше формування рослинного покриву і його структуру. За результатами наших попередніх досліджень встановлено, що у техногенних умовах місцевиростань бріофіти, внаслідок

метаболических процесів, збагачують субстрати необхідними біогенними елементами такими, як фосфор, калій та кальцій, а також акумулюють значну їх кількість у пагонах рослин (Карпинець та ін., 2014). Здатність нагромаджувати не тільки макро-, а й мікроелементи робить мохи інформативними біоіндикаторами забруднення середовища. Виявлено, що бріофіти можуть акумулювати в 5-10 разів більше важких металів, ніж вищі судинні рослини (Govindapuri et al., 2010).

Важливим було дослідити вплив мохового покриву і на вміст нітрогену у техноземах відвалів, оскільки він є найважливішим елементом живлення рослинних організмів, а його частка, як і частка карбону є вагомим показником потенційної родючості ґрунту, та встановити функціональну роль мохоподібних у відновленні модифікованого середовища шахтних відвалів і їх участь у біогеохімічному кругообігу важких металів.

У багатьох публікаціях оцінена вага участь мохоподібних у нагромадженні нітрогену в екосистемі, фіксація якого з атмосферного повітря відбувається завдяки симбіозу з нітрогенфіксуючою мікробіотою. Такий тип взаємовідносин забезпечує доступність біогенного елемента у нітратній та аміачній формах для засвоєння рослинними організмами (Gundale et al., 2012; Lindo et al., 2013; Glime, 2006; Deane-Coe, 2016). На підставі результатів досліджень на крейдяних луках Голландії виявлено, що моховий покрив щорічно вивільняє приблизно 20% нітрогену від річної продуктивності квіткових рослин (Turetsky, 2003). Встановлено, що мохоподібні, формуючи піонерні заростання на відвалі Язівського сірчаного родовища, позитивним чином впливали на нагромадження нітрогену у техногенному субстраті (Кияк, Баїк, 2011).

Аналіз результатів досліджень показав, що на породних відвалах вугільних шахт вміст загального нітрогену під моховими дернинами був більший, ніж у техноземі без рослинного покриву. На відвалі шахти “Надія” найбільший відсоток макроелемента визначено на його вершині як у пагонах *Polytrichum piliferum*, так і під дерниною. Водночас у субстраті без покриву бріофітів він був меншим в 2,2 та 1,4 рази відповідно (табл. 4.11).

У субстраті без рослин тераси та підніжжя відвалу валовий вміст нітрогену не відрізнявся та становив 0,06%, тоді як під мохоподібними підвищувався в 1,3 та 1,5 рази відповідно.

На відвалі ЦЗФ найбільшу частку біогенного елемента встановлено на його вершині під дерниною *Polytrichum piliferum* (0,08%), у субстраті без бріофітного покриву – 0,06%. Виявлено незначний вміст нітрогену на терасі відвалу, зокрема у субстраті без мохових дернин (0,03%), тоді як під бріофітним покривом він був більшим в 1,3 рази. Відсоток акумульованого

біофільного макроелемента у гаметофіті моху становив 0,10%, на вершині – 0,12%.

Таблиця 4.11

Вміст загального нітрогену у мохах та техногенних субстратах залежно від положення на шахтних відвалах Червоноградського гірничопромислового району

Домінантні види мохів в угрупованнях	Вміст загального нітрогену, %		
	у гаметофіті моху	під дерниною моху	у субстраті без рослин
Відвал шахти “Надія” – вершина			
<i>Polytrichum piliferum</i>	0,29±0,018*	0,18±0,009*	0,13±0,012
Тераса			
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,10±0,006*	0,08±0,003*	0,06±0,003
Підніжжя			
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,11±0,008*	0,09±0,002*	0,06±0,008
Відвал ЦЗФ – вершина			
<i>Polytrichum piliferum</i>	0,12±0,01*	0,08±0,004*	0,06±0,002
Тераса			
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,10±0,009*	0,04±0,002*	0,03±0,002
Відвал шахти “Візейська” – вершина			
<i>Polytrichum juniperinum</i>	0,15±0,008*	0,05±0,002*	0,03±0,003
Тераса			
<i>Brachythecium glareosum</i>	0,39±0,018*	0,14±0,004	0,12±0,004
Підніжжя			
<i>Polytrichum juniperinum</i>	0,44±0,021*	0,31±0,01*	0,23±0,006

Примітка: * – різниця порівняно з контролем (субстрат без рослин) статистично достовірна при $p < 0,05$

Значну частку нітрогену виявлено під мохом у підніжжі відвалу шахти “Візейська” (0,31%) та меншу в 1,4 рази у незадернованому субстраті. Валовий вміст елемента в гаметофіті моху був найвищим (0,44%), порівняно з його вмістом в інших досліджуваних зразках, відібраних на різних положеннях шахтних відвалів, що, ймовірно, пов’язано із поступовим заростанням терикону та формуванням рослинного покриву від основи до його вершини.

На терасі вміст загального нітрогену під дерниною *Brachythecium glareosum* був більшим (у 1,2 рази), ніж у субстраті без мохового покриву. У техноземі без бріофітів з вершини відвалу частка макроелемента становила 0,03%, та збільшувалась в 2,5 рази під мохом. Виявлено, що мікрокліматичні умови на території відвалів впливали на нагромадження нітрогену: в умовах значної інтенсивності сонячної радіації та дефіциту

вологи вміст біогенного елемента знижувався. Такі результати підтверджені іншими дослідженнями із бокоплідними мохами *Pleurozium schreberi* та *Hylocomium splendens*, де встановлено негативну кореляцію між нагромадженням нітрогену та високим рівнем інсоляції. Водночас, проведений аналіз впливу температурного режиму на накопичення цього макроелемента у рослинах дав можливість дослідникам припустити, що у зв'язку із потеплінням на планеті, нітрогенфіксація цими видами, які зазвичай ростуть в бореальних екосистемах, пришвидшиться (вони можуть стати значним джерелом нітрогену у північних екосистемах), що може задовільнити високу потребу в біогенному елементі угруповань судинних рослин та підвищить їх продуктивність вже у теплішому кліматі (Gundale et al., 2011).

Отримані результати аналізу вмісту важких металів свідчать, що на породних відвалах мохові дернини найбільше акумулювали цинк, нікель та манган. На відвалі шахти “Надія”, зокрема його вершині, відзначено найбільше нагромадження нікелю (120,7 мг/кг повітряно-сухої маси) та мангану (822,1 мг/кг повітряно-сухої маси) у гаметофіті моху *Ceratodon purpureus*, порівняно з іншими досліджуваними зразками (табл. 3.12).

Мох *Polytrichum piliferum* акумулював лише нікель, вміст якого під дерниною був нижчим у 2,6 рази. Кількість кадмію у субстраті вершини відвалу була більшою, ніж в інших зразках техноземів (1,0 мг/кг повітряно-сухої маси), однак не перевищувала ГДК. *Ceratodon purpureus* на терасі відвалу нагромаджував нікель, а під дерниною його вміст знижувався у 2,8 рази. У підніжжі відвалу мохові рослини найбільше нагромаджували манган та менше цинк і нікель, водночас під моховим покривом вміст мікроелементів був меншим.

Порівняно із субстратом без рослин, визначено як збільшення вмісту важких металів, так і їх зниження у субстраті під мохоподібними. Кількісне зменшення мікроелементів під дернинами, порівняно із субстратом без мохового покриву, вочевидь, відбувалось внаслідок переміщення їх по ризоїдній повсті до надземної частини гаметофіту. Водночас накопичення ВМ під покривом моху, мабуть, відбувалось унаслідок транспортування їх з водою після дощу, чи туману із листових пластинок, або верхівок пагонів рослин до поверхневого шару субстрату.

Найбільше акумульованого цинку у гаметофіті моху *Ceratodon purpureus* відзначено на вершині відвалу ЦЗФ (173,6 мг/кг повітряно-сухої маси) та значно менше нікелю (15,2 мг/кг повітряно-сухої маси).

Окрім вище зазначених мікроелементів мох з тераси відвалу нагромаджував і манган (116,1 мг/кг повітряно-сухої маси) (табл. 4.12).

Таблиця 4.12

Валовий вміст важких металів у бріофітному покриві та техногенних субстратах відвалів шахти “Надія” та Центральної збагачувальної фабрики Червоноградського гірничопромислового району

Варіанти	Вміст валових форм важких металів, мг/кг повітряно-сухої маси						
Елементи	Zn	Cd	Ni	Fe	Mn	Pb	Cu
Клас небезпеки	1	1	2	–	3	1	2
ГДК для ґрунту, мг/кг	300,0	3,0	85,0	$3,7 \cdot 10^3$	$1,5 \cdot 10^3$	30,0	100,0
Відвал шахти “Надія” – вершина							
<i>Ceratodon purpureus</i>	86,3	0,5	120,7	632,4	822,1	0,9	11,9
Субстрат під дерниною	85,6	1,0	48,4	1971,4	74,4	9,3	14,9
Субстрат без рослин	59,5	1,0	49,9	653,0	76,8	9,6	15,4
<i>Polytrichum piliferum</i>	21,2	0,1	19,4	590,0	47,1	2,6	6,6
Субстрат під дерниною	38,4	0,5	7,6	3806,0	221,0	15,4	26,0
Субстрат без рослин	105,3	0,5	14,4	2249,0	717,8	20,1	29,7
Тераса							
<i>Ceratodon purpureus</i>	20,3	0,2	41,2	733	50,0	2,6	5,8
Субстрат під дерниною	29,3	0,5	14,6	5577,6	107,3	15,6	17,6
Субстрат без рослин	11,7	0,5	14,7	3924,7	9,8	20,5	8,8
Підніжжя							
<i>Ceratodon purpureus</i>	39,8	0,2	25,7	883,1	75,2	2,4	5,2
Субстрат під дерниною	29,5	0,5	4,6	3914,3	64,5	10,1	11,1
Субстрат без рослин	17,1	0,5	5,8	7225,6	9,5	10,4	12,3
відвал ЦЗФ – вершина							
<i>Ceratodon purpureus</i>	173,6	0,3	15,2	418,9	2,8	2,8	3,7
Субстрат під дерниною	23,7	0,5	4,9	1589,1	9,9	4,9	11,8
Субстрат без рослин	11,8	0,5	5,9	3030,7	19,7	15,7	14,8
Тераса							
<i>Ceratodon purpureus</i>	51,9	0,1	53,7	823,0	116,1	1,3	5,4
Субстрат під дерниною	10,7	0,5	40,9	1284,4	19,5	4,9	11,7
Субстрат без рослин	15,8	0,5	7,9	8676,8	9,9	25,6	14,8
Чорна порода, основний відвал	134,5	0,9	113,5	864,6	157,2	8,7	29,7
Червона порода, основний відвал	289,4	0,9	72,8	1586,8	74,7	14,9	37,3
Свіжонасипна порода	144,3	0,8	201,8	2778,1	263,8	12,4	35,7

Визначено, що у свіжонасипній породі містилась значна кількість нікелю та мангану, що максимально у 2,8 (Ni) та 3,5 (Mn) разів перевищувала його вміст у червоній перегорілій породі основного відвалу. Найбільше акумульованих важких металів у гаметофіті мохів виявлено на терасі (*Brachythecium glareosum*) та у підніжжі (*Polytrichum juniperinum*) найстарішого та самозарослого відвалу шахти “Візейська” (табл. 4.13).

Окрім цинку, нікелю та мангану, *Polytrichum juniperinum* акумулював і кадмій, який під моховою дерниною був нижчим у 2,8 рази. Вочевидь, рослини моху нагромаджували цей елемент із відвального пилу ЦЗФ, так як значна його висота та фрагментованість рослинного покриву

стали передумовою для формування підвищеного вітрового режиму, який сприяв міграції токсичних елементів на суміжні відвали.

Окрім цього, на відвалі ЦЗФ проводиться постійне відсіпання винесеної із надр землі материнської породи, в результаті чого відбувається розсіювання токсичних сполук, зокрема сполук важких металів, у навколишнє середовище. Виявлено, що відвальний пил, утворений унаслідок часткового подрібнення окремих частин породи під впливом вітру, опадів, тепла та мінливості температури повітря, видувається з відвалів та переноситься на значні відстані: концентрація пилу на відстані 150 м від шахтних відвалів при швидкості повітря 3-3,5 м/с та його вологості – 90% становить 10-15 мг/м³. Слід зазначити, що у шахтних породах перевищення вмісту важких металів відносно ГДК виявлено лише для нікелю (ЦЗФ та відвал шахти “Візейська”) та феруму (на усіх досліджуваних відвалах).

Таблиця 4.13

Валовий вміст важких металів у бріофітному покриві та техногенних субстратах відвалу шахти “Візейська” Червоноградського гірничопромислового району

Варіанти	Вміст валових форм важких металів, мг/кг повітряно–сухої маси						
Елементи	Zn	Cd	Ni	Fe	Mn	Pb	Cu
Клас небезпеки	1	1	2	–	3	1	2
ГДК для ґрунту, мг/кг	300,0	3,0	85,0	3,7·10 ³	1,5·10 ³	30,0	100,0
Відвал шахти “Візейська” – вершина							
<i>Ceratodon purpureus</i>	36,7	0,1	4,5	545,9	74,5	2,5	6,3
Субстрат під дерниною	20,4	0,3	7,4	1226,3	195,1	4,7	17,7
<i>Polytrichum juniperinum</i>	28,1	0,2	31,5	514,3	51,4	3,6	6,7
Субстрат під дерниною	22,4	0,5	29,0	7808,2	102,7	19,6	21,5
Субстрат без рослин	25,2	0,5	31,7	8173,6	102,5	16,8	27,0
Тераса							
<i>Ceratodon purpureus</i>	21,8	0,1	31,5	1244,3	226,8	2,4	2,8
Субстрат під дерниною	19,3	0,3	6,7	1110,0	58,9	9,3	21,0
<i>Brachythecium glareosum</i>	61,3	0,6	86,0	1781,0	489,5	6,6	10,2
Субстрат під дерниною	18,0	0,4	12,2	7795,6	57,3	17,0	15,5
Субстрат без рослин	18,6	0,4	6,7	8531,2	59,0	13,5	12,7
Підніжжя							
<i>Polytrichum juniperinum</i>	61,8	1,1	29,7	606,1	182,5	1,1	9,1
Субстрат під дерниною	17,6	0,4	6,4	2459,4	10,0	8,9	12,0
<i>Ceratodon purpureus</i>	65,1	0,4	84,1	584,8	592,9	0,8	9,6
Субстрат під дерниною	106,5	0,9	111,7	5119,0	51,5	8,6	30,9
Субстрат без рослин	16,2	0,4	6,5	6873,5	40,4	8,9	12,1

Отже, заселяючи техногенні та практично непридатні для існування багатьох рослинних організмів субстрати, бріоугруповання сприяють їх

ревіталізації: позитивним чином впливають на збагачення поверхневого шару біогенними елементами, зокрема нітрогеном, відіграють роль деструкторів токсичних елементів та впливають на перебіг суцесійних процесів на антропогенно трансформованих територіях. Мохоподібні, акумулюючи значну кількість важких металів, вилучають їх із біогеохімічного циклу, таким чином зменшують токсичність субстрату. Нагромадження мохами важких металів підтверджує їх роль як інформативних індикаторів забруднення трансформованого середовища.

4.5. МОРФО-БІОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА НОВОГО ДЛЯ БРІОФЛОРИ УКРАЇНИ АДВЕНТИВНОГО ВИДУ МОХУ *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* (HEDW.) BRID.

Campylopus introflexus – новий вид для бріофлори України, який виявили серед мохів, зібраних на відвалах шахти “Надія” м. Соснівка Львівської обл. (50°17'48" пн. ш. – 24°16'11" сх. д.). Мох знайшли на відкритій освітленій вершині одного із шахтних відвалів заввишки 22–25 м на щільних аргілітових породах червоного кольору (див. вкладку, рис. 4.1) і піщаних осипах його схилів. Поряд із *C. introflexus*, як домішка, часто траплялися мохи: *Dicranella heteromalla*, *Polytrichum piliferum* і *Ceratodon purpureus*.

Дернини моху (життєва форма – щільна дернина) на вершині відвалу 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. Схили відвалу досить густо вкриті невеликими, дещо пухкішими і блискучішими дернинами *C. introflexus* оливкового кольору, без спорогонів і лише подекуди з виводковими верхівками пагонів. Мабуть, поширення моху відбувалося з вершини відвалу до його основи зі стічними водами та внаслідок зсуву і переміщення піщаних порід. Цілком імовірно, що мох був занесений птахами (Biermann, 1999), оскільки вид трапляється на відвалах шахт м. Соснівки досить часто.

Довжина рослин *C. introflexus* – 0,5-9,5 см. Стебло прямостояче, вилчасто розгалужене, густо облиственене, 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, черепи часто-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 (див. вкладку, рис. 4.2, 1, 3). 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 (див. вкладку, рис. 4.2, 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 (див. вкладку, рис. 4.2, 2). Кутові клітини тонкостінні, широкі, шестикутні, забарвлення – від коричневих до темно-червоно-коричневих; утворюють вушка різного розміру (див. вкладку, рис. 4.2, 3).

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 (див. вкладку, рис. 4.3; 4).

На верхівці чоловічих рослин переважно 5-6 брунькоподібних андроцеїв із 6-10 антеридіями в андроцеї та великою кількістю парафіз (див. вкладку, рис. 4.3; 3). Спорогон розміщений на верхівці пагона, ніжка спорогона звивиста (див. вкладку, рис. 4.3; 1). Коробочка видовжено-еліптична, майже симетрична, суха – ребриста, коричнева. Кришечка з довгим конічним дзьобиком (див. вкладку, рис. 4.3; 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.

Великий рід *Campylopus* Brid., який раніше належав до родини Dicranaceae Schimp., в анованому списку мохів Європи (Hill et al., 2006), на підставі даних аналізу ДНК (Stech, 2004), перенесли до Leucobryaceae

Schimp. Понад 500 видів цього роду поширені переважно в Південній півкулі (Південна Америка, Південна Африка, Південна Австралія), а також на декількох островах південних океанів (Hassel, Söderström, 2005). В Європі відомо 16 видів роду *Campylopus* (Hill et al., 2006). У “Флорі мохів Української РСР” наведено чотири його види, з них два – як можливі (Бачурина, Мельничук, 1987, 2003), а в “Чеклісті мохоподібних України” – три види (Бойко, 2008). У Європі та Північній Америці *C. introflexus* є адвентивним видом, проте з якого континенту він проник на ці території, невідомо. Уперше в Європі вид виявили в 1941 р. у графстві Сассекс (Велика Британія), а в 1942 – в Ірландії біля м. Дубліна (Richards, 1963), звідки мох швидко розповсюдився по всій Європі. Нині *C. introflexus* відомий у Франції, Бельгії, Німеччині, Данії (Frahm, 1972), а також у Литві, Польщі (Lisowski, Urbanski, 1989; Żarnowiec et al., 2019), Ісландії (Söderström, 1996). У 2000 р. вид знайдено в Росії (Калінінградська обл.) на Куршській косі (Razgulyaeva et al., 2001). За межами Європи *C. introflexus* уперше виявлено у 1975 р. у південно–західній частині Північної Америки, у Каліфорнії (Frahm, 1980), а тепер вид поширився від Каліфорнії (США) до Британської Колумбії (Канада) (Hill et al., 2006).

Серед небагатьох адвентивних видів бріофітів із задокументованою історією їхнього вторгнення і розповсюдження в Європі *C. introflexus* вважається найагресивнішим (Razgulyaeva et al., 2001, Hassel, Söderström, 2005; Żarnowiec et al., 2019). 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 місцевиростаннях – 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.

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 (Glime, 2006). Крім того, частини пагонів і ризоїдів можуть розноситися вітром, птахами та іншими тваринами і залишатися живими протягом декількох років, а за сприятливих умов відновлювати розвиток (Hassel, 2007).

Завдяки ефективному вегетативному розмноженню мох повністю (на 100%) покриває значні площі. Заселення віддалених територій здійснюється за допомогою спор. Оскільки для розмноження моху

інтенсивність освітлення не є лімітаційним чинником, його місця виростання часто пов'язані з антропогенною та природною трансформацією територій, насамперед із порушенням рослинного покриву. Дослідження сукцесійних процесів за участю *C. introflexus* (Hassel, Söderström, 2005, Hasse, 2007; Żarnowiec et al., 2019) свідчать про специфічну природу колонізації виду, що лише частково узгоджується із загальними положеннями інвазивності екзотичних судинних рослин.

4.6. МОРФОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ДЕРНИН *SAMPYLOPUS INTROFLEXUS*, МІНЛИВІСТЬ ФІТОМАСИ ТА ПРОЕКТИВНОГО ПОКРИТТЯ МОХУ В РІЗНИХ ЛОКАЛІТЕТАХ ГІРНИЧОДОБУВНИХ ТЕРИТОРІЙ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Вищі рослини зрідка заселяють території, порушені діяльністю підприємств гірничодобувної галузі, однак 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 (Агурова, 2006; Кияк, Баїк, 2011; Сетт, 2002, 2004). 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 (Терехова, Ланина, 1978; Трохова, 2007). Високий ступінь гравійних частинок (3-1 мм) у субстратах відвалів вугільних шахт ЧГПР погіршує їх водний режим (Бешлей та ін., 2010), 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 (Башуцька, 2002, 2006а; Бешлей та ін., 2011). На торфокар'єрах відзначено швидке висушування поверхневих шарів ґрунту, а внаслідок весняного випалювання відбувається руйнування як трав'яного, так і мохового покриву (Кузярін, 2012). На території підземної виплавки сірки

встановлено значну мозаїчність мікрокліматичних умов техногенно зміненого довкілля (Раби́к та ін., 2010). 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*.

На підставі результатів цих досліджень (табл. 4.14) встановлено, що у місцях існування моху з найбільшою інтенсивністю освітлення, а саме на терасі відвалу ЦЗФ і терасі та вершині відвалу шахти “Візейська” густота 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.

Таблиця 4.14

Морфологічна структура дернин моху *Campylopus introflexus* 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.

Така значна густота 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.

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 (табл. 4.15).

Таблиця 4.15

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

Аналогічну тенденцію відзначали і для розмірів гіалінових клітин основи листків. Хоча довжина гіалінових волосків у рослин, зібраних на

терасі відвалу ЦЗФ, була незначною, однак вона була пропорційною до висоти пагонів та розмірів листків.

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 (During, Tooren van, 1990). 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'єрах в околицях смт Лопатин та Олесько. У таблиці 4.16 наведено показники фітомаси та проективного покриття дернин станом на початок 2016 року.

Таблиця 4.16

Фітомаса та проективне покриття дернин моху *Campylopus introflexus* у досліджуваних локалітетах гірничодобувних територій Львівської області (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*) та деревними (*Robinia pseudoacacia*, *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 °С, 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 щербистої 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. Значне (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 >1% і натеper його існування на цій території є під загрозою і потребує подальших спостережень для з'ясування причин можливого зникнення моху в цьому локалітеті.

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 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. 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.

4.7. ВПЛИВ МОХОВОГО ПОКРИВУ НА ВОДНО-ТЕМПЕРАТУРНИЙ МІКРОРЕЖИМ, КИСЛОТНІСТЬ, НАГРОМАДЖЕННЯ МАКРО- ТА МІКРОЕЛЕМЕНТІВ У ВЕРХНЬОМУ ШАРІ ТЕХНОГЕННИХ 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. 4.17).

Таблиця 4.17

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* у досліджуваних локалітетах гірничодобувних територій Львівської області (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. 4.18). 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.

Таблиця 4.18

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. у досліджуваних локалітетах гірничодобувних територій Львівської області (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.

Восени (табл. 4.19) 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* і *Bryum caespiticium*, досліджених на територіях видобутку сірки (Рабик та ін., 2011).

Отже, встановлено, що температура субстрату протягом сезону під дернинами *C. introflexus* була стабільнішою, ніж температура оголеного субстрату, що може сприяти оптимізації обмінних процесів та заселенню рослинами територій, порушених діяльністю гірничодобувних підприємств.

Мікроумови субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* у досліджуваних локалітетах гірничодобувних територій Львівської області (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
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.

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.

Установлено, що на вершині і терасі відвалу шахти “Надія” *C. introflexus* досить швидко поширюється на відкриті ділянки перегорілої і неперегорілої породи, каміння, піщані субстрати. Найпотужніші за біомасою та висотою дернини *C. introflexus* виявлено у вогкій впадині на вершині відвалу серед дернин *Sphagnum girgensohnii*, *Aulacomnium palustre*, *Pohlia nutans*, *P. elongata* та *P. sphagnicola*. У породах відвалу міститься велика 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°C (Попович, 2009). Можна стверджувати, що такі мікроумови субстрату є характерними для *C. introflexus* і не лише на шахтних відвалах.

Як відомо з літературних джерел (Hasse, 2007), мох часто виявляли на геотермальних ділянках землі в Ісландії, Італії та на Сандвічевих островах.

Під час горіння відвалів відбувається розпад йонів NO_3^- , PO_3^{3-} , Fe^{2+} , збільшення кількості солей в 1,5–5 разів за рахунок йонів Ca^{2+} і Mg^{2+} та збільшення кількості аніонів SO_4^{2-} і HCO_3^- (Башуцька, 2006б). Залежно від співвідношення між кислотними і лужними компонентами у шахтній породі, рН окисненого субстрату змінювався у межах 4,3–5,8. Нами встановлено, що показники рН субстрату як під покривом *C. introflexus*, так і в оголеному субстраті змінювалися у межах 5,3–6,1. Під дернинами моху показники рН завжди були вищими, порівняно з оголеним субстратом, що свідчило про зниження кислотності і вплив моху на властивості едафотопу (табл. 4.20).

Таблиця 4.20

Сезонна динаміка значень рН поверхневого шару субстрату на відвалі шахти “Надія” Червоноградського гірничопромислового району

Локалітети моху		Травень	Серпень	Листопад
Підніжжя	оголений субстрат	5,7	5,8	5,5
	під дернинами моху	5,9	6,1	5,6
Тераса	оголений субстрат	5,3	5,3	5,7
	під дернинами моху	6,1	6,0	5,9
Схил	оголений субстрат	5,5	5,6	5,7
	під дернинами моху	6,0	6,1	6,0
Вершина	оголений субстрат	5,3	5,4	5,5
	під дернинами моху	5,6	5,9	5,9

Очевидно, під впливом мохової дернини встановлюються оптимальні слаболужні умови, які сприяють процесам руйнування породних мінералів, іонізації слабких кислот (наприклад, ростових речовин), поглинання та транспорту речовин. Такі умови поступово стають оптимальними для поселення та росту судинних рослин. Мабуть, під впливом опадів відбуваються сезонні зміни актуальної кислотності: в осінні місяці вимивання поверхневого шару субстрату із вершини, схилів та терас призводить до його підкислення у підніжжі відвалу, навіть під дернинами моху. Відомо, що значний вміст сірки в породах відвалів та перехід сульфідів у сульфати внаслідок її горіння сприяє формуванню кислих вод у підніжжі (Башуцька, 2006б, Баранов, 2008).

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 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 (Лелик, 1990).

На підставі результатів атомно-абсорбційного аналізу проаналізовано вміст основних макро- і мікроелементів та їх розподіл між субстратом і фітомасою *C. introflexus*. 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 (Фоновий вміст..., 2003), відмічено 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. 4.21).

Таблиця 4.21

Вміст макро– та мікроелементів у субстраті та рослинах моху *Campylopus introflexus* на відвалі шахти “Надія” Червоноградського гірничопромислового району, мг/кг сухої маси

Досліджувані зразки	Валовий вміст досліджуваних елементів, мг/кг сухої маси									
	K	Na	Ca	Mg	Fe	Zn	Mn	Cd	Pb	Cu
Жива частина	1681	145	4800	1000	365	5,2	29	0,6	0,9	5,7
Відмерла частина	680	159	5700	1100	942	12,3	31	6,1	6,6	11,6
Загальний вміст	2371	279	10500	2150	1307	15,7	59	6,7	7,8	18,1
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
КБН	1,01	1,33	6,56	3,58	0,46	0,33	1,29	0,27	0,35	0,37

* – середній фоновий вміст елементів у ґрунті (Фоновий вміст..., 2003, Скальный, 2004), ** – гранично допустима концентрація валового вмісту Cd у ґрунті.

Для характеристики біогеохімічних особливостей нагромадження рослинами досліджуваних елементів часто використовують не лише показник їх абсолютного вмісту, а й коефіцієнт їх біологічного нагромадження (КБН), 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, вищих від фонових. 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* девастрованих територій та збільшення його ареалу. Після окиснення та вивітрювання породи техногенні субстрати стають придатними для заселення рослинами, у них стабілізується рівень рН, зменшується вміст важких металів.

За найсприятливіших для росту і розвитку *C. introflexus* мікроумов (зволоження, освітлення та стабільності субстрату) вершини відвалу дернини моху утворюють оптимальну за співвідношенням потужну фотосинтезуючу частину та значний підстилаючий шар, що істотно впливає на хід первинних ґрунтоутворювальних процесів.

Отже, виявлені закономірності поглинання і розподілу макро- та мікроелементів у біомасі *C. introflexus*, зміни рН і формування органічно-акумулятивного шару у субстраті під впливом мохових дернин свідчать, що цей адвентивний вид моху з життєвою формою щільної дернини, заселяючи шахтні відвали, покращує їх едафотопні властивості, сприяє ренатуралізації техногенно девастрованих територій та майбутньому розвитку судинних рослин.

РОЗДІЛ 5.
ОЦІНКА МІНЛИВОСТІ ВИДОВОГО СКЛАДУ ТА
ЕКОЛОГІЧНОЇ СТРУКТУРИ БРІОФІТІВ НА ТЕРИТОРІЇ
НАФТОВОГО РОДОВИЩА М. БОРИСЛАВ

Бориславське нафтове родовище (БНР) – один із найстаріших нафтопромислових центрів світу. Його розробка протягом останніх двохсот років спричинила інтенсивне забруднення довкілля і виснаження природних ресурсів (Голубець, Козак, 1994; Копач, 1998), що позначилося на усіх елементах екосистеми – атмосферному повітрі, ґрунтах, водних ресурсах, тваринному і рослинному світі (Цайтлер, 1999).

Фітотоксичність ґрунтів, забруднених нафтою, має як пряму, так і опосередковану дію. Рослинний організм зазнає безпосереднього впливу нафти внаслідок проникнення її компонентів через кореневу систему або продихи листків і включення їх у метаболізм. Окрім того, нафтове забруднення суттєво впливає на умови едафотопу: змінюється окисно-відновна рівновага ґрунту, порушується його водний режим та газообмін (Киреева и др., 2007). До складу нафти належать, окрім органічних компонентів, важкі метали, які є додатковим чинником негативного впливу на життєдіяльність рослин (Карпин та ін., 2009).

У результаті моніторингу рослинних угруповань на нафтозабруднених територіях, а також лабораторно-польових досліджень визначено стійкі види вищих рослин, які виробили певний адаптивний потенціал до впливу нафтопродуктів (Цайтлер, 1999). Серед піонерних видів первинних рослинних угруповань на території Бориславського нафтового родовища важливе місце займають бріофіти. Варто відзначити, що у природі мохи – обов'язковий компонент рослинних угруповань на техногенно порушених землях та гірських породах (Бойко, 1999б; Кияк, 2007; Приступа та ін., 2009). Цьому сприяють їх біологічні особливості – через відсутність коренів у мохів розвинулася здатність поглинати вологу з розчиненими в ній мінеральними речовинами усією поверхнею листків та стебел. Незважаючи на те, що більшість видів мохів є пойкилогідричними, тобто не здатними ефективно регулювати свій водний режим при суттєвих змінах вологості у навколишньому середовищі, деякі анатомічні та морфологічні особливості дають їм можливість швидко поглинати вологу, певний час її утримувати і повільно віддавати унаслідок висушування (Бессонова, 1992). Адаптація мохів до екстремальних умов існування і частого дефіциту води полягає також і в їх здатності відновлювати життєдіяльність після тривалих посушливих періодів, яка пов'язана з цитологічними та біохімічними особливостями мохів (During, 1979; Bewley, 1979). Ці властивості мохів можуть мати

важливе адаптивне значення і в умовах нафтового забруднення, оскільки одним із негативних наслідків впливу нафти є дефіцит вологи у середовищі. Відомо, що важкі фракції нафти (смоли, асфальтени) утворюють на поверхні ґрунту чи на поверхні рослин плівку, яка обмежує доступ повітря та води і тим самим утруднює надходження вологи до рослин (Демків, Сытник, 1985; Копач, 1998).

Однією зі складових проблеми стану навколишнього середовища є наслідки впливу нафтопродуктів на живі організми. Нафта і продукти її розпаду особливо загрозливі для наземних фітоценозів у зв'язку з високою чутливістю до забруднення вищих рослин (Цайтлер, 2000; Лапина и др., 2007; Водопьянов и др., 2009; Carrera–Martinez et al., 2010). Тому значний інтерес представляють дослідження рослинного покриву на забруднених нафтою ґрунтах, що можна використати й для моніторингу та розробки практичних заходів відновлення таких територій (Джура та ін., 2006).

Мохоподібні є невід'ємним компонентом екосистем і піонерними видами антропогенно порушених субстратів. У нафтопромисловому Бориславському районі, окрім фрагментарних зборів, мохи не досліджували (Лазаренко и др., 1971). Визначення видового складу в умовах нафтового забруднення важливе для оцінки екологічної варіабельності бріофітів та їх ролі у заростанні забруднених територій. Видовий склад мохоподібних на території Бориславських нафтових свердловин досить різноманітний і список видів наведено у табл. 5.1.

На підставі аналізу бріологічних зборів визначено 30 видів, які належать до двох відділів, 15 родин, 24 родів. Родини за кількістю видів розміщуються у такій послідовності: Brachytheciaceae (8); Bryaceae (4); Amblystegiaceae, Dicranaceae, Mniaceae, Pottiaceae, Thuidiaceae (по 2 види); Lophocoleaceae, Cephalloziellaceae, Grimmiaceae, Fissidentaceae, Ditrichaceae, Climaciaceae, Hypnaceae, Hylocomiaceae (по 1 виду). Найчисельнішими є роди *Brachythecium* та *Bryum* (по 4 види), решта родів представлені 1 видом.

Найбільшу кількість видів визначено на території бурових свердловин № 217 (11 видів) і № 476 (13 видів), найменше – 4 види, біля свердловин № 477 і 6 видів біля № 499. Біля свердловини № 499 зразки збирали безпосередньо на платформі, де частіші аварійні розливи нафти та вищий вміст політантів у ґрунті (Хоркавців та ін., 2012).

За приуроченістю до зволоженості місцевиростань мезофіти становлять 53,3% від усіх мохоподібних; ксеромезофіти – 20%; гігромезофіти – 13,4%, гігрофіти – 6,7%; мезогігрофіти і мезоксерофіти – по 3,3%. За трофністю субстрату виділено такі групи видів: мезоевтрофи –

33,3%, мезотрофи – 30%; евтрофи та олігомезотрофи – по 16,7%; оліготрофи – 3,3%.

Таблиця 5.1

**Видовий склад мохоподібних на нафтозабруднених територіях
м. Борислав**

№ п/п	Вид	Свердловини					
		№21	№21	№47	№47	№47	№49
	1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Lophocolea heterophylla</i>			+			
2	<i>Cephaloziella divaricata</i>			+			
3	<i>Schistidium apocarpum</i>				+		
4	<i>Fissidens taxifolius</i>	+					
5	<i>Ceratodon purpureus</i>		+	+		+	+
6	<i>Dicranella heteromalla</i>	+				+	
7	<i>Dicranum scoparium</i>			+		+	
8	<i>Barbula unguiculata</i>	+					
9	<i>Tortula muralis</i>				+		+
10	<i>Bryum argenteum</i>		+	+			+
11	<i>Bryum caespiticium</i>	+		+			
12	<i>Bryum subapiculatum</i>		+				
13	<i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i>		+				
14	<i>Plagiomnium undulatum</i>					+	
15	<i>Pohlia nutans</i>			+			
16	<i>Climacium dendroides</i>						+
17	<i>Amblystegium serpens</i>	+	+	+	+		+
18	<i>Hygroamblystegium varium</i>			+		+	
19	<i>Abietinella abietina</i>		+				
20	<i>Thuidium assimile</i>				+		
21	<i>Brachytheciastrum velutinum</i>			+			
22	<i>Brachythecium campestre</i>	+	+			+	
23	<i>Brachythecium glareosum</i>		+			+	
24	<i>Brachythecium rutabulum</i>			+			
25	<i>Brachythecium salebrosum</i>			+			
26	<i>Cirriphyllum piliferum</i>		+			+	
27	<i>Oxyrrhynchium hians</i>	+	+				
28	<i>Pseudoscleropodium purum</i>					+	
29	<i>Calliergonella cuspidata</i>		+				+
30	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>			+			
	Всього	7	11	13	4	8	6

Встановлено, що плетиво утворюють 46,8% видів, дернини – 43,2% (серед них низькі становлять 33,3%, а високі, деревоподібні та дернини з повзучими галузками – по 3,3%), килимки – 6,7%, маленькі подушки – 3,3%. З усіх виявлених видів мохоподібних 18 є дводомними, а 12 – одностовпними. Дводомні види частіше трапляються на порушених субстратах, оскільки у них переважає вегетативне розмноження і вони

здатні до швидкої вегетативної експансії та поширення на таких територіях (Бойко, 1999а; Кияк, 2013).

Отже, аналіз мохового покриву на території Бориславського нафтового родовища свідчить про перевагу мезоевтрофних і мезотрофних мезофітів. Однак майже четверту частину становлять евтрофні гігрофітні мохоподібні приурочені до вологих місцевиростань. Очевидно, через те, що нафтопродукти створюють перешкоди для стікання води, вона затримується у верхніх шарах ґрунту біля свердловин, що сприяє утворенню перезвожених ділянок. У таких місцях формуються мохові угруповання з домінуванням гігромезофітів та гігрофітів. Толерантніші до нафтового забруднення види, серед них і *Ceratodon purpureus*, знаходили безпосередньо на платформі і підмурівках копальні, де найчастіше нафта розливається.

Про значну зволоженість місцевиростань на території досліджень свідчить те, що майже половина видів мохів утворюють життєву форму плетива, оскільки у нестабільних умовах техногенних територій, як правило, переважають мохи з життєвою формою низької дернини (Рабик та ін., 2011).

Дані про вплив нафти на рослини і стійкість їх до забруднення неоднозначні, насамперед через фізико-географічні умови територій та типи рослинності. Для нафтових родовищ Прикарпаття найпоширенішими є ялицево-букові ліси та різнотравно-злакові угруповання (Цайтлер, 1999), тому, відповідно, й сформувався видовий склад бріофлори. Виявлено, що мохоподібні на ділянках дослідження приурочені значною мірою до лучних і лісових угруповань, оскільки заростання забруднених нафтою ґрунтів навколо свердловин відбувалося видами з прилеглих непорушених місцевиростань.

Заселення мохоподібними ділянок біля нафтових свердловин відбувалося по-різному (табл. 5.2).

Безпосередньо на платформах, забруднених нафтою, виявлено лише 5 видів мохів, найчастіше з яких трапляються поселенці *Amblystegium serpens*, *Bryum argenteum* та *Ceratodon purpureus*, на ґрунті біля платформ зібрано 10 видів, серед яких переважають мохи-поселенці роду *Bryum*, *Barbula unguiculata* та *Dicranella heteromalla*. На відстані 1–6 метрів від свердловин, де порушений ґрунт межує з різнотравно-злаковими та фрагментами лісової рослинності угрупованнями, виявлено 17 видів мохоподібних, переважно з життєвими стратегіями багаторічних стаєрів конкурентних, а на камінні віддалік свердловин виявлено один вид – *Tortula muralis*.

Заселення мохоподібними різних ділянок нафтових свердловин у м. Борислав

Місця збору мохоподібних		
цементна платформа	грунт біля платформи	на відстані 1–6 м від
<i>Amblystegium serpens</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Ceratodon purpureus</i> <i>Hygroamblystegium varium</i> <i>Schistidium apocarpum</i>	<i>Barbula unguiculata</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Bryum caespitium</i> <i>Ptychostomum</i> <i>pseudotriquetrum</i> <i>Bryum subapiculatum</i> <i>Brachytheciastrum</i> <i>velutinum</i> <i>Ceratodon purpureus</i> <i>Dicranella heteromalla</i> <i>Hygroamblystegium</i> <i>varium</i> <i>Fissidens taxifolius</i>	<i>Abietinella abietina</i> <i>Brachythecium campestre</i> <i>Brachythecium glareosum</i> <i>Brachythecium salebrosum</i> <i>Brachythecium rutabulum</i> <i>Calliergonella cuspidata</i> <i>Cephaloziella divaricata</i> <i>Cirriphyllum piliferum</i> <i>Climacium dendroides</i> <i>Dicranum scoparium</i> <i>Lophocolea heterophylla</i> <i>Oxyrrhynchium hians</i> <i>Plagiomnium undulatum</i> <i>Pohlia nutans</i> <i>Pseudoscleropodium purum</i> <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> <i>Thuidium assimile</i> <i>Tortula muralis</i>
5	10	18

Таким чином, структурний аналіз видового складу мохоподібних свідчить, що заселення забруднених нафтою територій навколо свердловин відбувалося толерантними видами з прилеглих непорушених місцевиростань. Серед мохоподібних переважають мезоевтрофні та мезотрофні мезофіти з життєвими стратегіями поселенців та багаторічних стаєрів конкурентних з життєвою формою плетива.

Анотований список видів

Відділ **Marchantiophyta**

Родина **Lophocoleaceae** Vanden Berghen

Lophocolea heterophylla (Shrad.) Dumort., однодомний мезотрофний мезофіт, утворює гладкий килимок або трапляється окремими рослинами серед *Pohlia nutans* на вологому ґрунті неподалік платформи № 476.

Родина **Cephaloziellaceae** Douin

Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffm., дводомний мезотрофний мезофіт, окремі рослини в дернинах *Pohlia nutans*, рідше утворює нитчасті килимки на вологому ґрунті на віддалі 6 м від платформи № 476.

Відділ **Bryophyta**

Родина **Grimmiaceae** Arn.

Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch. et Schimp., однодомний оліготрофний ксеромезофіт, формує низькі дернини на цементній платформі та на підмурівку свердловини № 477.

Родина **Fissidentaceae** Schimp.

Fissidens taxifolius Hedw., однодомний, евтрофний мезофіт, низькі дернини на вологому ґрунті біля платформи свердловини № 214.

Родина **Ditrichaceae** Limpr.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid., дводомний, олігомезотрофний ксеромезофіт, утворює низькі дернини на платформах та на ґрунті біля свердловин №№ 217, 476, 478, 499.

Родина **Dicranaceae** Schimp.

Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp., дводомний, олігомезотрофний мезофіт, низька дернина на ґрунті біля платформи свердловини № 214.

Dicranum scoparium Hedw., дводомний, мезотрофний мезофіт, висока дернина на ґрунті, затінена ділянка на відстані 6 м від платформи свердловини № 476.

Родина **Pottiaceae** Schimp.

Barbula unguiculata Hedw., дводомний, мезоевтрофний ксеромезофіт, низька дернина на ґрунті біля платформи свердловини № 214.

Tortula muralis Hedw., однодомний, мезоевтрофний мезоксерофіт, маленькі подушки на каменях біля свердловин №№ 477, 479.

Родина **Bryaceae** Schwägr.

Bryum argenteum Hedw., дводомний, олігомезотрофний ксеромезофіт, низькі дернини на платформах та ґрунті біля свердловин №№ 217, 476, 499.

Bryum caespiticium Hedw., дводомний, мезоевтрофний ксеромезофіт, низькі дернини на ґрунті біля свердловин №№ 214, 476.

Ptychostomum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn. et al., дводомний, евтрофний гігрофіт, низька дернина на вологому ґрунті біля платформи свердловин № 217.

Bryum subapiculatum Hampe, дводомний, мезотрофний мезофіт, низька дернина на вологому ґрунті біля платформи свердловин № 217.

Родина **Mniaceae** Schwägr.

Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.J. Кор., дводомний, евтрофний гігромезофіт, дернина з повзучими галузками на вологому ґрунті біля фундаменту свердловини № 478.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb., однодомний, олігомезотрофний мезофіт, низькі дернини на ґрунті на відстані від 1 до 5 м від свердловини № 476.

Родина **Climaciaceae** Kindb.

Climacium dendroides (Hedw.) F.Weber et D.Mohr, дводомний, евтрофний гігромезофіт, деревце на вологому ґрунті на віддалі 1 м від свердловини № 499.

Родина **Amblystegiaceae** G. Roth.

Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp., однодомний, мезоевтрофний мезофіт, плетиво безпосередньо на платформах та в їх основі (свердловини №№ 214, 217, 476, 477, 499).

Hygroamblystegium varium (Hedw.) Mönk., однодомний, мезоевтрофний мезофіт, плетиво на вологому місці біля платформи свердловини № 476.

Родина **Thuidiaceae** Schimp.

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch., дводомний, олігомезотрофний ксеромезофіт плетиво на ґрунті, межа непорушеного ґрунту (свердловина № 217).

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger, мезоевтрофний мезогігрофіт, дводомний, формує плетиво на межі з порушеним ґрунтом з північного боку свердловини № 477.

Родина **Brachytheciaceae** Schimp.

Brachythecium campestre (Müll.Hal.) Schimp., однодомний, мезотрофний мезофіт, плетиво на віддалі 4–6 м від свердловин №№ 214, 217, 478.

Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov et Huttunen, однодомний, мезотрофний мезофіт, формує плетиво в основі та на ґрунті біля цементної платформи свердловини № 476.

Brachythecium glareosum (Bruch ex Spruce) Schimp., дводомний, мезоевтрофний мезофіт, плетиво на ґрунті на віддалі 3–6 м від свердловин №№ 217, 478.

Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp., однодомний, мезоевтрофний мезофіт, формує плетиво на ґрунті віддалік платформи свердловини № 476.

Brachythecium salebrosum (Hoffm. ex F.Weber et D.Mohr) Schimp. однодомний, мезотрофний мезофіт, плетиво біля межі непорушеного ґрунту № 476.

Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout., однодомний, мезоевтрофний мезофіт, плетива біля межі непорушеного ґрунту (свердловини №№ 476, 478).

Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske, дводомний, мезоевтрофний гігрозоміофіт, формує плетива на вологому ґрунті біля свердловин №№ 214, 217

Pseudoscleropodium purum (Hedw.) M. Fleisch., дводомний, мезотрофний мезофіт, утворює плетиво на ґрунті з північного боку свердловини № 478.

Родина Нурпасае

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske., дводомний, евтрофний гігрофіт, плетиво на вологому ґрунті неподалік свердловин №№ 217, 499.

Родина Нилокоміасае

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst., дводомний, мезотрофний гігрозоміофіт формує плетиво на межі непорушеного ґрунту (6 м від свердловини № 476).

РОЗДІЛ 6.

ВИДОВИЙ СКЛАД ТА ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА МОХОПОДІБНИХ, ЇХ УЧАСТЬ У РЕВІТАЛІЗАЦІЇ ТЕРИТОРІЇ ХВОСТОСХОВИЩА СТЕБНИЦЬКОГО ГІРНИЧО–ХІМІЧНОГО ПІДПРИЄМСТВА “ПОЛІМІНЕРАЛ”

6.1. ЗАКОНОМІРНОСТІ ПОШИРЕННЯ МОХОПОДІБНИХ ЗАЛЕЖНО ВІД РІВНЯ ЗАСОЛЕННЯ НА ТЕРИТОРІЇ ХВОСТОСХОВИЩА

На Львівщині поблизу м. Стебник унаслідок видобутку калійних та магнієвих солей утворилися специфічні техногенні екотопи. З першої половини ХІХ ст. на цій території виробляли сиромелений каїніт (без збагачення) та кухонну сіль, а після побудови у 1967 р. хімічної збагачувальної фабрики, Стебницький калійний комбінат випускав калійно-магнієве мінеральне добриво (калімагнезію). Технологія переробки мінеральної сировини полягала в розчиненні калійних соляних порід гарячою водою, осадженні нерозчинного глинистого залишку і відокремленні від осаду висвітленої висококонцентрованої ропи та кристалізації з неї калімагнезії. Виробництво калійно-магнієвого концентрату супроводжувалось утворенням величезної кількості відходів у вигляді шламів – “хвостів”, досить стійких тонкодисперсних суспензій. У відходи потрапляли не лише глинистий матеріал, недорозчинені полігаліт і галіт, а й ропи з високим вмістом хлористого натрію та калійно-магнієвих солей. Відходи хімічної збагачувальної фабрики транспортували по трубопроводу у хвостосховище, розміщене в північно-східній околиці м. Стебник. Фактично рідка фаза Стебницького хвостосховища – це вторинне родовище калійно-магнієвих солей, що становить потенційну загрозу для довкілля. Після припинення виробництва демутація рослинного покриву на цих територіях відбувається переважно спонтанно.

Серед бріофітів не виявлено галофітів та спеціалізованих механізмів солестійкості, як у судинних рослин (Sabovljević, Sabovljević 2007). На сьогодні є досить мало інформації як щодо впливу сольового стресу на бріофіти, так і механізмів, які забезпечують їхнє поширення та виживання в умовах засолення (Garbary et al., 2008; Pouliot et al., 2012), тому важливим є з’ясування особливостей їхньої адаптивної стратегії в умовах засолення. Такі дані важливі для моделювання реакції цілої екосистеми на зміну умов середовища та сприяють з’ясуванню екологічної ролі мохоподібних у відновленні порушених екосистем.

У результаті досліджень видового складу мохоподібних на берегах хвостосховища виявлено 24 види та 3 різновидності мохоподібних (анотований список), які належать до 2 відділів (Marchantiophyta і Bryophyta), 2 класів (Bryopsida і Jungermanniopsida), 12 родин і 16 родів (табл. 6.1).

**Анотований список видів мохоподібних, виявлених на території
хвостосховища**

**Marchantiophyta Stotler et Crand.–Stotl.
Jungermanniopsida Stotler et Crand.–Stotl.**

Cephaloziaceae Migula

Cephalozia catenulata (Hübener) Lindb. Мезотрофний мезофіт.
Гладенький килимок. Дводомна.

Bryophyta Schimp.

Bryopsida Rothm.

Ditrichaceae Limpr.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. Олігомезотрофний ксеромезофіт.
Низька щільна дернина. Дводомний.

Funariaceae Schwägr.

Funaria hygrometrica Hedw. Евтрофний гігромезофіт. Низька пухка дернина. Однодомна.

Fissidentaceae Schimp.

Fissidens taxifolius Hedw. Евтрофний мезофіт. Низька пухка дернина.
Багатодомний.

Dicranaceae Schimp.

Dicranella varia (Hedw.) Schimp. Мезотрофний мезофіт. Низька пухка дернина. Дводомна.

Pottiaceae Schimp.

Aloina ambigua (Bruch et Schimp.) Limpr. Евтрофний ксеромезофіт.
Низька пухка дернина. Дводомна.

Aloina rigida (Hedw.) Limpr. Евтрофний ксеромезофіт. Низька пухка дернина. Дводомна.

Barbula unguiculata Hedw. Мезоевтрофний ксеромезофіт. Низька пухка дернина. Дводомна.

Didymodon fallax (Hedw.) Zander. Евтрофний мезофіт. Низька пухка дернина.
Дводомний.

***Didymodon rigidulus* Hedw.** Мезоевтрофний ксеромезофіт. Низька щільна дернина.

***Didymodon rigidulus* var. *gracilis* (Schleich. ex Hook. & Grev.) R.H.**

Zander. Мезоевтрофний ксеромезофіт. Низька щільна дернина.

Дводомний.

***Didymodon rigidulus* var. *giganteus* (Schleiph. ex Warnst.) Ochyra &**

Bedn.–Ochyra, comb. nov. Мезоевтрофний ксеромезофіт. Низька щільна дернина. Дводомний.

***Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa.** Мезоевтрофний мезогігрофіт. Низька щільна дернина. Дводомний. дернина. Дводомний.

Meesiaceae Schimp.

***Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson.** Мезотрофний мезофіт. Низька пухка дернина. Однодомний.

Bryaceae Schwägr.

***Bryum argenteum* Hedw.** Олігомезотрофний ксеромезофіт. Низька пухка дернина. Дводомний.

***Bryum caespiticiu*m Hedw.** Мезотрофний ксеромезофіт. Низька щільна дернина. Дводомний.

***Bryum intermedium* (Brid.) Blandow.** Мезотрофний мезофіт. Низька щільна дернина. Однодомний.

***Bryum pallescens* Schleich. ex Schwägr.** Мезотрофний мезофіт. Низька щільна дернина. Однодомний.

***Ptychostomum pseudotriquetrum* (Hedw.) J.R.Spence & H.P.Ramsay.** Евтрофний гігромезофіт. Дводомний.

***Ptychostomum pseudotriquetrum* (Hedw.) J.R.Spence & H.P.Ramsay var. *bim*um (Schreb.) Holyoak & N.Pedersen.** Евтрофний гігромезофіт. Дводомний.

Mniaceae Schwägr.

***Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J.Kop.** Мезоевтрофний мезофіт. Висока пухка дернина. Однодомний.

Amblystegiaceae G. Roth.

***Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp.** Мезоевтрофний мезофіт. Пухке плетиво. Однодомний.

Brachytheciaceae G. Roth.

***Brachythecium campestre* (Müll. Hall.) Schimp.** Мезотрофний мезофіт. Однодомний.

***Brachythecium glareosum* (Bruch. ex Spruce) Schimp.** Мезоевтрофний мезофіт. Дводомний.

Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. Мезоевтрофний мезофіт. Однодомний.

Oxyrrhynchium hians (Hedw) Loeske Мезоевтрофний гігромезофіт. Пухке плетиво. Дводомний.

Нурпачеае Schimp.

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske Евтрофний гігрофіт. Пухке плетиво. Дводомний.

Найчисельнішою є родина *Pottiaceae* – 6 видів (25%), які належать до 3 родів (19%): *Aloina*, *Barbula*, *Didymodon*. У виду *Didymodon rigidulus* визначено 2 різновидності – *D. rigidulus* var. *gracilis* та *D. rigidulus* var. *giganteus*. У родині *Bryaceae* налічується 5 видів (20,7%) з 2 родів (12,6%): *Bryum* та *Ptychostomum*, у виду *P. pseudotriquetrum* виявлено різновидність var. *bimum*. До родини *Brachytheciaceae* належать 4 види (16,5%) з 2 родів *Brachythecium* і *Oxyrrhynchium*. Решта 9 родин є моновидовими (табл. 6.1).

Таблиця 6.1

Таксономічна структура мохоподібних на території хвостосховища ПАТ Стебницького ГХП “Полімінерал”

Родина	Роди		Види	
	Кількість	%	Кількість	%
Pottiaceae	3	19,0	6	25
Bryaceae	2	12,6	5	20,7
Brachytheciaceae	2	12,6	4	16,5
Amblystegiaceae	1	6,2	1	4,2
Cephaloziaceae	1	6,2	1	4,2
Dicranaceae	1	6,2	1	4,2
Ditrichaceae	1	6,2	1	4,2
Нурпачеае	1	6,2	1	4,2
Mniaceae	1	6,2	1	4,2
Meesiaceae	1	6,2	1	4,2
Fissidentaceae	1	6,2	1	4,2
Funariaceae	1	6,2	1	4,2
Всього:	16	100	24	100

Встановлено, що на території з найбільшою концентрацією солей у субстраті (дослідна ділянка №1) унаслідок частого затоплення водами хвостосховища (pH = 7,0-7,2) у піонерних мохових угрупованнях переважають такі види мохів: *Bryum argenteum*, *Didymodon rigidulus*, *Funaria hygrometrica*, *Barbula unguiculata*, *Didymodon tophaceus*, *Bryum intermedium*, *Leptobryum pyriforme*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* (табл. 6.2). Провідна роль у формуванні мохового покриву на початковій стадії

заростання субстратів хвостосховища найчастіше належить *Didymodon rigidulus* та *Bryum argenteum*. Дернини цих видів заселяють найбільш засолені ділянки хвостосховища поряд із еугалофітом *Salicornia europaea* L.

Таблиця 6.2

Заселення мохоподібними ділянок території хвостосховища з різним рівнем засолення

Місця збору мохоподібних		
№1	№2	№3
<i>Barbula unguiculata</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Bryum intermedium</i> <i>Didymodon rigidulus</i> <i>Didymodon tophaceus</i> <i>Funaria hygrometrica</i> <i>Leptobryum pyriforme</i> <i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i>	<i>Barbula unguiculata</i> <i>Brachythecium campestre</i> <i>Brachythecium glareosum</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Bryum intermedium</i> <i>Bryum pallescens</i> <i>Cephalozia catenulata</i> <i>Ceratodon purpureus</i> <i>Dicranella varia</i> <i>Didymodon rigidulus</i> <i>Didymodon fallax</i> <i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i> <i>P. pseudotriquetrum</i> var. <i>bimum</i> <i>Aloina ambigua</i> <i>Aloina rigida</i> <i>Fissidens taxifolius</i>	<i>Amblystegium serpens</i> <i>Barbula unguiculata</i> <i>Brachythecium campestre</i> <i>Brachythecium glareosum</i> <i>Brachythecium rutabulum</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Bryum caespiticium</i> <i>Bryum intermedium</i> , <i>Calliergonella cuspidata</i> <i>Ceratodon purpureus</i> <i>Didymodon fallax</i> <i>Didymodon rigidulus</i> <i>Fissidens taxifolius</i> <i>Plagiomnium cuspidatum</i> <i>Plagiomnium cuspidatum</i> <i>Oxyrrhynchium hians</i>
8	16	16

Примітка: №1 – засолені ділянки, які постійно підтоплюються (піонерні угруповання); №2 – вологі ділянки (солестійкі угруповання); №3 – сухі ділянки (б.-м. постійні угруповання)

На значно сухіших ділянках (дослідна ділянка № 2) серед галофітів та солестійких судинних рослин (*Tripolium vulgare* Nees, *Sagina nodosa* Fenzl., *Puccinella distans* Parl., *Artemisia vulgaris* L.) в умовах меншого засолення субстрату (рН=7,2) трапляються переважно *Ceratodon purpureus*, *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *Didymodon rigidulus*, *Bryum intermedium*, *B. pallescens*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *P. pseudotriquetrum* var. *bimum*, *Dicranella varia*, *Didymodon rigidus* var. *validus*, *D. fallax*, *Aloina ambigua*, *A. rigida*, *Fissidens taxifolius* та зрідка *Brachythecium campestre*, *B. glareosum*, *Cephalozia catenulata*.

Серед стійких трав'янистих угруповань (дослідна ділянка № 3, рН=7,4) поширені як верхоспорогонні види мохів-поселенців *Barbula unguiculata*, *Didymodon fallax*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticium*, *B. intermedium*, так і бокоспорогонні мохи зі стратегією багаторічні стаєри *Brachythecium campestre*, *B. glareosum*, *B. rutabulum*, *Plagiomnium*

cuspidatum, *Calliergonella cuspidata*, *Oxyrrhynchium hians*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*.

За екологічними особливостями місцевиростань (умовами зволоження та трофністю субстрату) мохоподібні належать до різних екологічних груп. Одними з важливих екологічних факторів, які впливають на розселення мохоподібних, є умови зволоження. За приуроченістю мохів до місцезростань з різним рівнем зволоження виділено 5 основних гігморф (рис. 6.1).

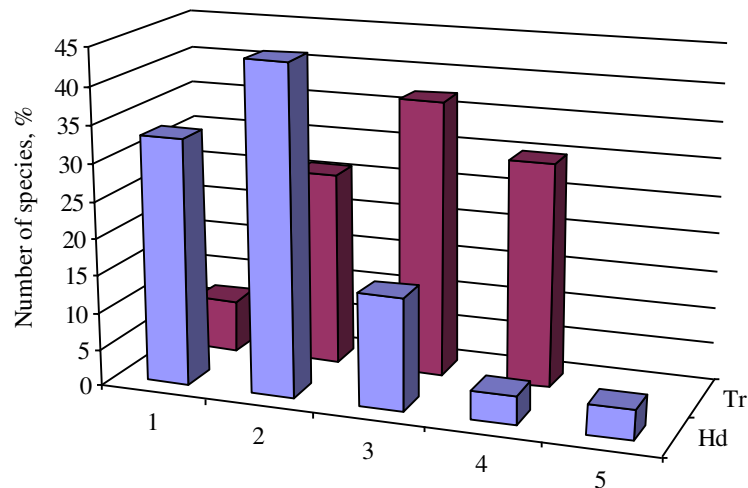


Рис. 6.1. Екологічна структура мохоподібних за особливостями зволоження та трофності: **(Hd)** 1 – ксеромезофіти, 2 – мезофіти, 3 – гідромезофіти, 4 – мезогідрофіти, 5 – гігрофіти; **(Tr)** 1 – олігомезотрофи, 3 – мезотрофи, 4 – мезоевтрофи, 5 – евтрофи

Найчисельнішими виявилась мезофітна група мохоподібних, які поширені у місцевиростаннях з помірним рівнем зволоження (мезофіти – 44%, ксеромезофіти – 33%, гідромезофіти – 15%; разом 93%). Переважання мезофітних умов і зумовило домінування саме таких гігморф мохоподібних. Лише по одному виду мохів представлені групи гігрофітів – *Calliergonella cuspidata* (заселяє постійно зволожені місцевиростання) та мезогігрофітів – *Didymodon tophaceus* (трапляється в умовах непостійного зволоження).

За трофністю субстрату, як одним із важливих чинників поширення мохів, виділено 4 групи бріофітів: мезоевтрофи (10), евтрофи (8), мезотрофи (7), олігомезотрофи (2). Домінантними групами є мезоевтрофи (37%) й евтрофи (30%) – це мохи характерні для вологих місцезростань, багатих мінеральними солями і гумусом (рис. 6.1).

Результати біоморфологічного складу мохоподібних свідчать, що за проєктивним покриттям переважають життєві форми низької щільної

дернини (10 видів, 37%) у місцевиростаннях дослідної ділянки №1 зі стабільним режимом зволоження і низької пухкої дернини (9 видів, 33%) в умовах більшої інтенсивності освітлення, але меншого рівня зволоженості дослідної ділянки № 2 та пухкого плетива (6 видів, 22%) в умовах помірного освітлення та достатнього зволоження дослідної ділянки № 3.

Виявлені мохоподібні належать до трьох основних статевих типів: 18 видів (66%) дводомних (одностатевих), 8 видів (29%) одностатевих (двостатевих) та 1 вид (4%) багатостатевих (дво- й одностатеві гаметангії).

З усіх мохоподібних 67% видів верхоспорогонних мохів утворювали спорогони з коробочками. На берегах хвостосховища (дослідна ділянка №1), на яку недавно припинився вплив сольової ропи, домінував *Bryum argenteum*. У мохових дернинах не було виявлено ні гаметангіїв, ні спорогонів, розмноження відбувалося завдяки активному утворенню виводкових бруньок на верхівках пагонів. Це єдиний вид бріофітів, у якого визначали вегетативне розмноження за допомогою безстатевих спеціалізованих тілець. Поліморфний мох *Ceratodon purpureus* також траплявся по берегах хвостосховища (дослідна ділянка №1 і 2) здебільшого у стерильному стані, оскільки він надає перевагу кислим субстратам, в умовах високих показників рН=7,0-7,2 утворення гаметангіїв не виявлено. На дослідних ділянках №1 і 2 найвищу активність статевого розмноження (90% рослин у дернині зі спорогонами) відзначено для одностатевих мохів *Funaria hygrometrica* (життєва стратегія біженець) і *Leptobryum pyriforme* (життєва стратегія поселенець). Серед більшості стерильних дернин *Barbula unguiculata* та *Didymodon rigidulus* зрідка знаходили окремі пагони зі спорогонами. На підставі результатів аналізу статевої структури та продуктивності встановлено, що на території хвостосховища (дослідна ділянка 2) у *Barbula unguiculata* переважали жіночі рослини (80-84%) здебільшого з одним перихецієм (до 40%), рідше з трьома (16–20%). У перихеціях виявлено значну мінливість кількості архегоніїв від 4 до 36. У дернинах *Barbula unguiculata* зі спорогонами переважали стерильні рослини (67-69%), чоловічих особин не було виявлено. Усі жіночі рослини були зі спорофітом, для їх гаметангіїв відзначено досить низьку продуктивність (від 1 до 4 архегоніїв). У фертильних дернинах *Barbula unguiculata* було виявлено багато стерильних рослин (71-76%), а серед статевих – жіночі особини становили 20-23%, з 1 до 6 архегоніями, чоловічих визначено дуже мало (6-8%).

Процеси формування бріофітних угруповань відбуваються за градієнтом зменшення концентрації солей. Серед бріофітів немає галофітів, не виявлено спеціалізованих механізмів солестійкості, як у судинних рослин, однак ці рослини також є піонерами заростання

засолених субстратів хвостосховища, формуючи бріофітні угруповання поряд із галофітами. Провідна роль у формуванні мохового покриву на початковій стадії заростання субстратів хвостосховища найчастіше належить *Didymodon rigidulus* та *Bryum argenteum*. Дернини цих видів заселяють найбільш засолені ділянки хвостосховища поряд із еугалофітом *Salicornia europaea* L.

Перше місце у бріофлористичному спектрі займає родина Pottiaceae, представники якої відображають еколого-ценотичні умови піщаних відслонень на берегах хвостосховища. Родина Bryaceae, що на другому місці, має у своєму складі переважно представників роду *Bryum* – добре пристосованих до різноманітних умов середовища, евритопних видів, які завдяки різним життєвим стратегіям беруть активну участь у формуванні мохового покриву на порушених територіях. Третє місце у бріофлорі займає родина Brachytheciaceae. Її представники відображають різноманітність еколого-ценотичних умов досліджуваної території. Наявність значної кількості моновидових родин та моновидових родів свідчить про те, що береги хвостосховища зазнають значного впливу техногенних чинників, тому постійно з прилеглих територій мігрують види мохів з широкою екологічною амплітудою: евритопні й індіферентні до різних екологічних факторів.

Оскільки пойкилогідричні бріофіти для росту та розвитку використовують воду не із ґрунту, як судинні рослини, а з поверхні слані, верхівок пагонів і листків після дощу, туману або роси, тому вологість субстрату має для них другорядне значення. Проте сольова ропа хвостосховища часто затоплює прибережний рослинний покрив, спричиняючи сольовий стрес та зневоднення рослин.

За екологічними особливостями місцевиростань на території хвостосховища (за умовами зволоження та трофністю субстрату) серед мохоподібних переважають: дводомні види мохів (мезофіти, ксеромезофіти, гігромезомезофіти та мезоевтрофи, евтрофи, мезотрофи) з життєвою формою низька щільна і пухка дернина. Результати аналізу еколого-біологічної структури мохоподібних свідчить про нерівномірність умов місцевиростань та їх значну екологічну пластичність. Фертильні дернини дводомних верхоспорогонних мохів *Barbula unguiculata*, *Didymodon rigidulus*, *D. fallax*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticium*, *B. intermedium* істотно відрізнялися кількістю статевих пагонів, їх співвідношенням, продуктивністю, що є проявом стратегії збереження енергетичних ресурсів: завдяки переважанню жіночих особин та підвищенню генетичної мінливості утворених діаспор, порівняно з чоловічими, формування яких потребує більших енергетичних затрат.

6.2. РОЛЬ БРІОФІТНОГО ПОКРИВУ У РЕВІТАЛІЗАЦІЇ СУБСТРАТУ НА ПОСТТЕХНОГЕННИХ ЗАСОЛЕНИХ ТЕРИТОРІЯХ

Здебільшого прийнято вважати, що мохоподібні відсутні в солоному середовищі, хоча деякі види можуть витримувати високий вміст солей у субстраті (Navarro et al., 2006; Lim et al., 2012). Наприклад, *Enthostodon hungaricus* (Boros) Loeske росте на солончаках, *Hennediella heimii* (Hedw.) R.H. Zander – на ділянках з мулистими засоленими ґрунтами (Ćosić et al., 2019). У Канаді в регіоні нафтоносних пісків на природних солоних болотах із підвищеною концентрацією солей натрію сформувалися солестійкі угруповання рослин, до складу яких належать і бріофіти *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*, *Campylium stellatum* і *Drepanocladus aduncus* (Trites, Bayley, 2009).

Тому важливо досліджувати роль мохоподібних в екосистемах з високим рівнем засолення. Техногенний субстрат хвостосховища Стебницького ГХП “Полімінерал” є відносно бідним на поживні елементи, характеризується високим ступенем зволоження та засолення, низьким окисно-відновним потенціалом, що в комплексі визначає його низьку потенційну родючість та придатність для життєдіяльності рослин. (Кияк, Буньо, 2017; Фецюх та ін., 2018). Мохоподібні є одними з піонерів заростання засолених субстратів хвостосховища, колонізуючи ділянки із дуже сильним і сильним ступенем засолення, які є малоприсадними для інших рослин (Кууак, Кууак, 2019). Провідна роль на початковій стадії заростання найбільш засолених ділянок хвостосховища найчастіше належить *Didymodon rigidulus*, *Funaria hygrometrica* і *Barbula unguiculata*.

Особливістю заростання територій хвостосховища є формування піонерних стадій із рослин галофітних і солестійких екологічних груп (Фецюх та ін., 2018). Представників автохтонної флори на цих стадіях немає, що свідчить про невідповідність цієї території умовам природних ґрунтів. Мохоподібні є піонерами заростання засолених субстратів хвостосховища, оскільки їхнє поширення пов’язане з піонерними угрупованнями початкових стадій рослинних сукцесій на цих територіях (Lobachevska et al., 2019).

Об’єктом дослідження були бріофіти з території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал” (Львівська область, Дрогобицький район). Для досліджень було обрано 4 види моху: *Didymodon rigidulus*, *Funaria hygrometrica*, *Barbula unguiculata* та *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*.

Для дослідів було відібрано три ділянки, які суттєво відрізнялися як за ступенем засолення субстрату (табл. 5.3), так і, відповідно, за видовим

складом рослин.

Ділянка №1 – дуже сильно засоленна, заселена переважно галофітом *Salicornia europaea* L. Тут відбирали зразки моху *Didymodon rigidulus*.

Ділянка № 2 – сильно засоленна волога ділянка, росли переважно солестійкі види судинних рослин *Tripolium vulgare* Nees, *Sagina nodosa* Fenzl., *Puccinella distans* Parl., *Artemisia vulgaris* L. Тут відбирали зразки мохів *Barbula unguiculata*, *Funaria hygrometrica*.

Ділянка № 3 – сильно засоленна суха ділянка, знаходилася на окраїні хвостосховища, де серед різнотрав'я відбирали зразки моху *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*.

Хімічний аналіз проб субстрату на обидвох ділянках показав найбільший уміст сульфатів (табл. 6.3), що, згідно з класифікацією ґрунтів Н. Базилевич і Є. Панкової за ступенем засолення (Базилевич, Панкова, 1970), вказує на сульфатний тип засолення.

Таблиця 6.3

**Вміст водорозчинних йонів у субстраті хвостосховища
Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”
(мг–екв/100 г повітряно сухого субстрату, $\bar{x} \pm SE$, n = 5)**

Місце відбору зразків субстрату	Na ⁺ +K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Сума катіонів	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Сума аніонів
Незадернований субстрат (контроль)	28,6±3,1	42,6±3,8	39,8±4,3	111,0	8,4±1,2	36,1±4,2	68,2±7,5	112,7
Дуже сильно засоленна ділянка (1)	13,4±1,7 **	27,4±3,3 **	23,16±2,7 *	63,9	4,8±0,5	24,1±2,3	32,7±4,1 **	61,6
Сильно засоленна волога ділянка (2)	5,9±0,3* **	19,1±1,1 ***	17,2±1,4 ***	42,2	3,9±0,2 ***	14,6±1,1 ***	25,8±1,9 ***	44,3
Сильно засоленна суха ділянка (3)	3,1±0,3* **	12,4±1,3 ***	6,9±0,5* **	22,4	2,8±0,2 ***	8,4±0,7* **	12,6±1,3 ***	23,8

Високий вміст іонів SO₄²⁻ та Cl⁻ на ділянці №1 свідчив про дуже сильну ступінь засолення субстрату. На ділянці № 2 вміст іонів SO₄²⁻ та Cl⁻ був майже удвічі меншим, що вказувало на сильну ступінь засолення. Серед катіонів водних витяжок на обидвох ділянках істотно переважали іони Ca²⁺ та Mg²⁺. Сумарний уміст катіонів й аніонів був майже удвічі більшим у субстраті ділянки №1, що й зумовило поселення тут переважно галофітів і солестійких видів судинних рослин, а також мохів із життєвою формою низької дернини, які є характерними для порушених територій.

Досліджували роль піонерних видів мохів у відновленні субстрату хвостосховища. Враховуючи те, що дернини мохів розростаються і

зосереджені у верхньому 0-3 см шарі субстрату, тому, закономірно, що майже уся органіка, яка є потенційним джерелом гумусових речовин концентрується на поверхні або у шарі субстрату, глибиною до 3 см.

Вміст органічного карбону у верхньому шарі оголеного субстрату найбільш засолених ділянок хвостосховища у локалітетах досліджуваних видів мохів був низьким (табл. 5.3). У підстиляючому шарі субстрату під дернинами моху *Barbula unguiculata* та *Funaria hygrometrica* кількість органічного карбону збільшувалася в 2,2-3,0 рази, а під дернинами *Didymodon rigidulus* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* – у 4,5-5,0 разів, порівняно з його вмістом у незадернованому субстраті. Висока варіабельність вмісту органічної речовини, очевидно, детермінована видовими особливостями мохів, насамперед їх життєвою формою. Виявлено, що щільнодернинні види *Didymodon rigidulus* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* найбільше акумулювали органіку, товщина підстилки під моховими дернинами цих видів значно потужніша, ніж у *Barbula unguiculata* та *Funaria hygrometrica*, які формують пухку дернину. Показано, що найвищий відсоток відмерлої частини (до 75% у моховій дернині) був у зразках *Didymodon rigidulus* (рис. 6.2).

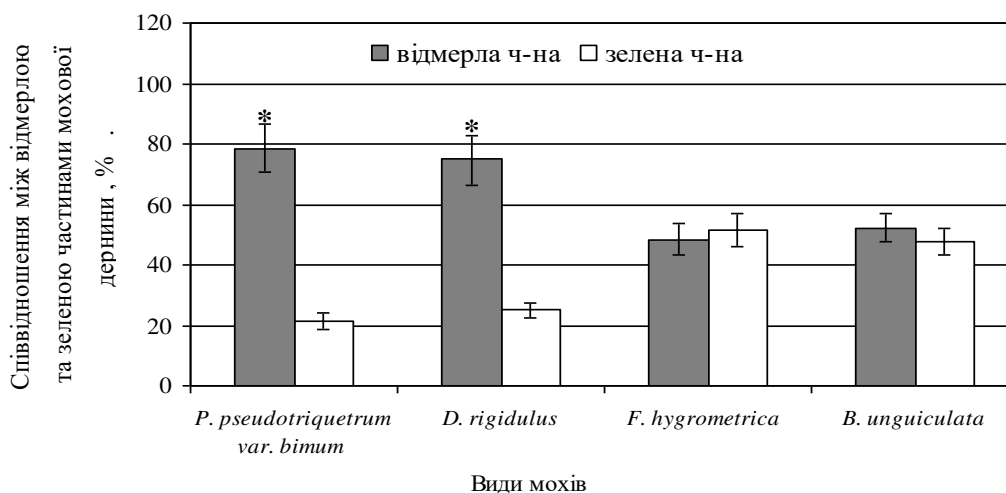


Рис. 6.2. Співвідношення між фотосинтезуючою (зеленою) та відмерлою частинами у дернинах мохів з території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал” ($\bar{x} \pm SE$, $n = 5$): * – різниця між зеленою та відмерлою частиною мохової дернини статистично достовірна при $p < 0,05$

Для *Funaria hygrometrica* та *Barbula unguiculata* товщина відмерлого шару в мохових дернинах була суттєво меншою.

Рівень засолення субстрату суттєво впливав на накопичення органічного карбону в субстраті під моховим покривом. Для домінантного

виду на території хвостосховища *Barbula unguiculata* було встановлено достовірну залежність між кількістю аніонів (як показник ступеня засолення) та вмістом органічного карбону в субстраті під моховим покривом (рис. 6.3).

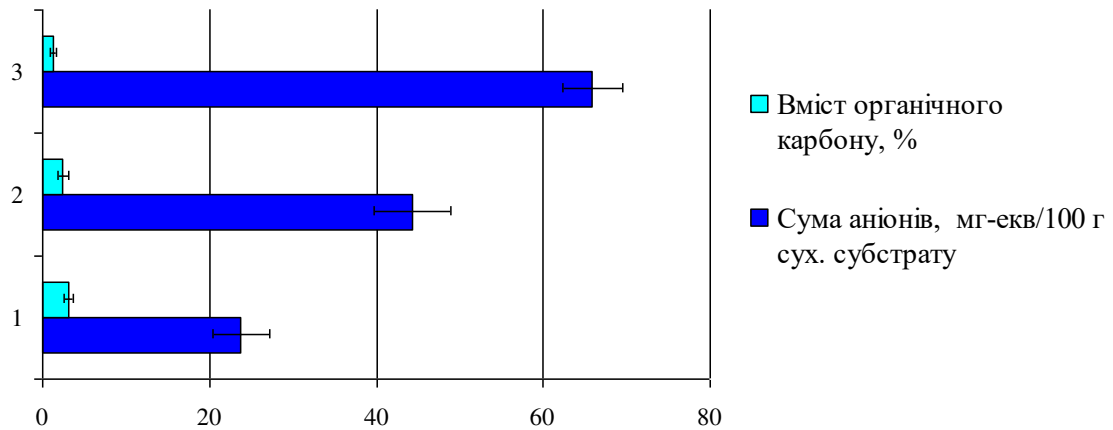


Рис. 6.3. Вміст органічного карбону під моховими дернинами *Barbula unguiculata* залежно від суми аніонів у субстраті хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”: 1 – сильно засолена суха ділянка ; 2 – сильно засолена волога ділянка; 3 – дуже сильно засолена ділянка; $\bar{X} \pm SE$; $n = 5$; різниця між зразками статистично достовірна при $p < 0,05$ (One-Way ANOVA)

Відповідно до літературних даних, у мохів найбільше карбону локалізується у старіючих бурих частинах пагонів (Ringen, 2006), тому було оцінено специфіку нагромадження органічного карбону у дернинах досліджуваних мохів і виявлено, що найбільше $C_{орг.}$ акумулювалося у відмерлих частинах мохових дернин. У зелених частинах пагонів цих видів мохів кількість органічного карбону була у 3-4 рази меншою (рис. 6.4). Ці результати вказують на залежність між потужністю підстилки та вмістом органічного карбону у субстраті під рослинним покривом.

Кореляційно-регресійний аналіз зв’язку між потужністю підстилки та вмістом органічного карбону у субстраті під моховим покривом показав, що отримана залежність описується лінійним рівнянням і має високий коефіцієнт кореляції (0,91), а рівень апроксимації (R^2) становив 0,89, тобто накопичення органіки у субстраті під моховим покривом чітко корелює з потужністю відмерлого шару у дернинах мохів (рис. 6.5).

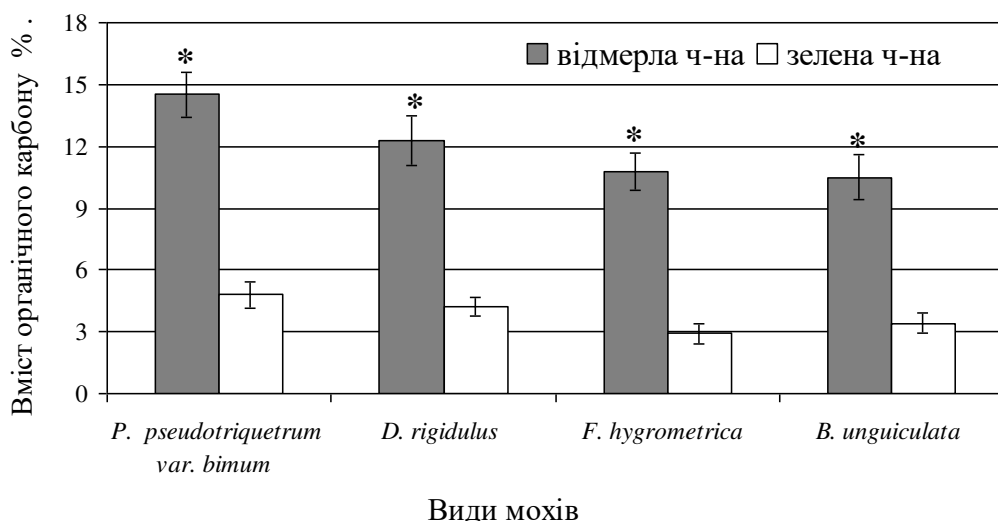


Рис. 6.4. Вміст органічного карбону у зеленій та відмерлій частині пагонів мохів з території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал” ($\bar{x} \pm SE$, $n = 5$): * – різниця між вмістом органічного карбону у зеленій та відмерлій частині мохової дернини статистично достовірна при $p < 0,05$

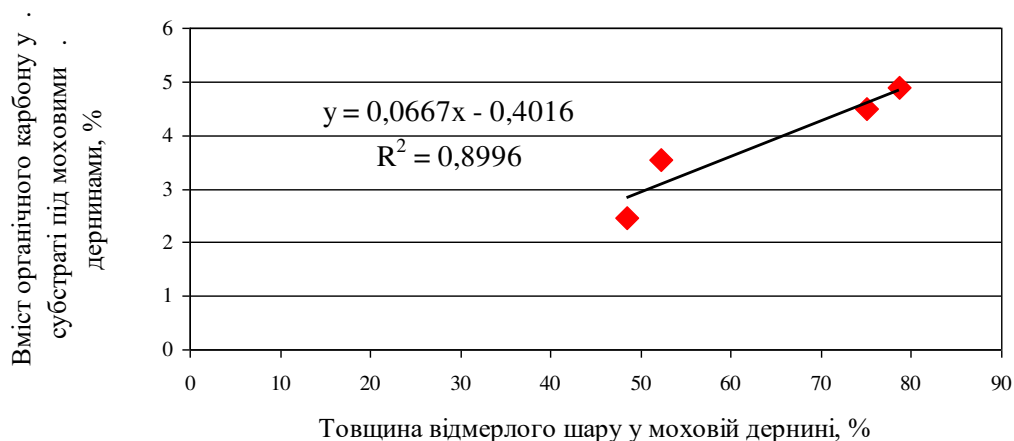


Рис. 6.5. Кореляційно-регресійний аналіз зв'язку між товщиною відмерлого шару у моховій дернині та вмістом органічного карбону в субстраті під моховим покривом на території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”.

На підставі отриманих результатів можна стверджувати, що піонерні види мохів сприяють нагромадженню органіки у засолених субстратах хвостосховища. Імовірно, що значна частина органічної речовини під моховим покривом представлена не гумусовими сполуками, а нерозкладеними органічними рештками (переважно, продуктами відмирання мохових дернин), що може бути зумовлене сповільненими

темпами мінералізації рослинних решток унаслідок специфічних гідрологічних умов, відновного режиму субстрату та незрілості угруповань мікроорганізмів, які є основними деструкторами органічних решток.

Досліджено вплив бріюфітного покриву на актуальну кислотність субстрату хвостосховища (табл. 6.4). Для незадернованого субстрату сильно засолених ділянок визначено нейтральне значення рН (7,1-7,3). Мохові дернини усіх досліджуваних видів сприяли підвищенню кислотності водного ґрунтового розчину верхнього шару субстрату хвостосховища на 0,2-0,5 одиниць, таким чином забезпечуючи підвищення активності обмінних процесів у субстраті. Порівняно з оголеним субстратом найістотніше підвищення кислотності до 6,69-6,71 встановлено під моховими дернинами *Barbula unguiculata* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*, під *Funaria hygrometrica* та *Didymodon rigidulus* рН становило 6,8-6,9. Тобто, у моховому покриві створюється кисле середовище унаслідок циркуляції розчинів з високою концентрацією водорозчинних органічних кислот, аміачного нітрогену, фосфору, калію та магнію, що сприяє підкисленню середовища не лише у дернинах, а й у верхньому шарі субстрату. Отже, чим більша товщина мохової підстилки, тим суттєвіший вплив мохового покриву на актуальну кислотність субстрату.

Таблиця 6.4

Вплив мохового покриву на біохімічні показники субстрату хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал” ($x \pm SE$, $n = 5$)

Місце відбору проб субстрату	рН субстрату	Вміст органічного карбону, %	Окисно-відновний потенціал, мВ
Субстрат без рослинного покриву	7,23±0,81	0,96±0,08	253,0±21,3
Під дернинами <i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i> var. <i>bimum</i>	6,71±0,59	4,88±0,42***	344,0±28,5*
Під дернинами <i>Didymodon rigidulus</i>	6,90±0,78	4,50±0,21***	359,0±33,4**
Під дернинами <i>Barbula unguiculata</i>	6,69±0,75	2,45±0,18***	337,0±45,2*
Під дернинами <i>Funaria hygrometrica</i>	6,84±0,81	3,53±0,38***	312,0±25,6

Примітка: * – різниця порівняно з субстратом без рослинного покриву статистично достовірна при $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Варто відзначити, що у лужному середовищі субстрату хвостосховища обмінні процеси відбуваються за низьких значень окисно-

відновного потенціалу (ОВП). Створення відновних умов у поглинальному комплексі субстрату обумовлено, в основному, нагромадженням відновних мінеральних сполук і призводить до пригнічення процесів нітрифікації та погіршення фосфатного режиму, зумовленого трансформацією розчинних сполук фосфору. В оголеному субстраті хвостосховища показник ОВП був низьким, що свідчило про значний анаеробіоз та відновний режим субстрату хвостосховища. Під моховим покривом окисно-відновний потенціал субстрату підвищувався в 1,2-1,4 рази.

Величина ОВП суттєво залежала від видових особливостей мохів. Найвищі показники визначено для щільнодернинних видів *Didymodon rigidulus* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*, які формують досить потужну підстилку (2-3 см), порівняно з іншими досліджуваними видами мохів. Під моховим покривом, сформованим рослинами цих видів субстрат розрихлюється і набуває крупногрудкуватої структури, зростає його пористість, що сприяє збагаченню субстрату киснем і тим самим нівелюється ефект анаеробіозу субстрату, що є одним із причин відновного режиму техногенного субстрату хвостосховища (Куяк et al., 2020).

6.3. ВПЛИВ МОХОВОГО ПОКРИВУ НА МІКРОБНУ БІОМАСУ ТА ЧИСЕЛЬНІСТЬ ОСНОВНИХ ЕКОЛОГО- ТРОФІЧНИХ ГРУП МІКРООРГАНІЗМІВ У СУБСТРАТАХ ХВОСТОСХОВИЩА

Кількісний та функціональний склад мікробоценозів є індикатором екологічних змін в антропогенно трансформованому середовищі. На сьогодні активно досліджуються угруповання мікроорганізмів, асоційованих з моховими дернинами (Abed et al., 2010; Lindo, Gonzalez, 2010; Steven et al., 2014; Blay et al., 2017; Maier et al., 2018; Cao et al., 2020). Показано, що асоціації мохів з мікроорганізмами відіграють важливе значення у колообігу нітрогену та карбону у лісових і тайгових екосистемах, де мохи мають велике проективне покриття і можуть утворювати до 50% чистої первинної продукції в екосистемі (Turetsky et al., 2012). Асоційовані з мохами нітрогенфіксуючі бактерії часто є основним джерелом надходження нітрогену у бореальних лісах та аридних екосистемах (De Luca et al., 2002; Yeager et al., 2007; Gavazov et al., 2010; Sorensen, Michelsen, 2011; Stewart et al., 2011; Zhang et al., 2011; Lett, Michelsen, 2014). Відомо, що розвиток угруповань мохоподібних на посттехногенних субстратах сприяє накопиченню органіки та поживних

речовин, що позитивно впливає на розвиток ґрунтової мікробіоти (De Luca, 2002).

Досліджено вплив мохового покриву на мікробну біомасу та чисельність деяких еколого-трофічних груп мікроорганізмів у субстратах хвостосховища Стебницького ГХП “Полімінерал”. На підставі проведених досліджень виявлено, що величина біомаси мікроорганізмів у зразках субстрату із дослідних ділянок на території хвостосховища була в діапазоні 3,19-11,27 мкг С/г ґрунту (табл. 6.5).

Таблиця 6.5

Вплив мохового покриву на мікробну біомасу та чисельність найважливіших еколого-трофічних груп мікроорганізмів у субстраті хвостосховища ГХП “Полімінерал”

Місце відбору проб субстрату	Біомаса мікроорганізмів, мкг С/г ґрунту	Чисельність сапрофітів, КУО/г с. г.	Кількість целюлозо-руйнуючих бактерій, % обростання	Чисельність олігонітрофілів, КУО/г с. г.	Чисельність нітрогенфіксаторів, КУО/г с. г.
Субстрат хвостосховища без рослин (контроль)	3,19±0,35	1,9·10 ³ ±0,09·10 ³	—	2,2·10 ³ ±0,19·10 ³	1,2·10 ³ ±0,09·10 ³
Під дернинами <i>Didymodon rigidulus</i>	5,09±0,48**	2,3·10 ⁴ ±0,18·10 ⁴ ***	—	3,1·10 ⁴ ±0,24·10 ⁴ ***	1,8·10 ⁴ ±0,21·10 ⁴ ***
Під дернинами <i>Funaria hygrometrica</i>	6,10±0,72**	4,5·10 ⁴ ±0,35·10 ⁴ ***	24,5±2,2	4,7·10 ⁴ ±0,53·10 ⁴ ***	3,2·10 ⁴ ±0,38·10 ⁴ ***
Під дернинами <i>Barbula unguiculata</i>	7,13±0,82***	5,8·10 ⁴ ±0,61·10 ⁴ ***	32,2±3,0	4,1·10 ⁴ ±0,32·10 ⁴ ***	6,1·10 ⁴ ±0,44·10 ⁴ ***
Під дернинами <i>Ptychostomum pseudotriquetrum</i> var. <i>bimum</i>	11,27±1,92***	8,8·10 ⁴ ±0,81·10 ⁴ ***	56,4±3,1	6,4·10 ⁴ ±0,52·10 ⁴ ***	7,3·10 ⁴ ±0,65·10 ⁴ ***
Фонова територія (околиця м. Стебник)	26,59±2,84	15,6·10 ⁴ ±1,78·10 ⁴	83,2±9,5	1,7·10 ⁵ ±0,21·10 ⁵	9,2·10 ⁴ ±0,95·10 ⁴

Примітка: ** – різниця порівняно із субстратом без рослинного покриву статистично достовірна при $p < 0,01$; *** – при $p < 0,001$.

Найнижчі показники біомаси зафіксовано в оголеному субстраті з дуже високим ступенем засолення, тоді як мікробна біомаса у ґрунті з фонові території становила 26,59±2,1 мкг С/г ґрунту. Під моховими дернинами кількість мікробної біомаси збільшувалася залежно від ступеня засолення субстрату та видових особливостей мохів. На ділянках із дуже сильним ступенем засолення під дернинами мохів *Didymodon rigidulus* і *Funaria hygrometrica* показник мікробної біомаси підвищувався до 5,09-6,10 мкг С/г ґрунту. Вищі величини було зафіксовано під багаторічними

дернинами моху *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*, які росли на березі хвостосховища із удвічі меншим ступенем засолення субстрату.

Відмінності в показниках мікробної біомаси корелювали з результатами досліджень впливу засолення субстрату на еколого-трофічні групи мікроорганізмів. За результатами роботи встановлено, що найбільш багаточисельною є група мікроорганізмів, що використовують органічні форми нітрогену – сапрофіти. В оголеному субстраті їх ріст суттєво пригнічувався через несприятливі умови аерації, надлишок вологи та низький уміст рослинних решток, тому чисельність становила $1,9 \cdot 10^3$ КУО/г сухого ґрунту. Бріофіти істотно впливали на кількість сапрофітів. Під дернинами *Didymodon rigidulus* і *Funaria hygrometrica* їх чисельність зростала більше ніж у 10 разів. Найбільшу кількість сапрофітів визначено під дернинами *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*.

Досліджено вплив мохових дернин на чисельність целюлозоруйнуючих бактерій, що є основними індикаторами родючості ґрунту. Оскільки розвиток цієї групи мікроорганізмів значною мірою залежить від наявності рослинних решток, аерації субстрату й нітрогенного живлення, тому в незадернованому субстраті їх не виявлено. Моховий покрив сприяв розвитку целюлозоруйнуючих бактерій, однак ступінь засолення субстрату також мав істотний вплив, оскільки в умовах дуже сильного засолення під дернинами *Didymodon rigidulus* колоній цих мікроорганізмів не виявлено. В умовах дещо нижчих показників аніонного складу субстрату під дернинами *Funaria hygrometrica* та *Barbula unguiculata* їх кількість становила 24,5-32,2% обростання. Найбільшу кількість целюлозоруйнуючих бактерій визначено за меншого засолення субстрату під дернинами *Bryum pseudotriquetrum* var. *bimum*. У дернинах цього виду є значний шар відмерлої рослинної маси, товщиною 2,0-2,5 см. Окрім того, рослини *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* утворюють густу ризоїдну повсть, яка, проникаючи у субстрат, підвищує його пористість і збагачує киснем. Імовірно, чисельності целюлозоруйнуючих бактерій під дернинами *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* суттєво збільшувалася через зменшення ступеня засолення, покращення структури й водно-повітряних характеристик субстрату під дернинами моху, а також унаслідок збільшення кількості відмерлих рослинних решток.

Олігонітрофільні мікроорганізми завершують мінералізацію органічних речовин і їх розвиток залежить від аерації та окисно-відновного потенціалу субстрату та наявності легкодоступних органічних речовин. Чисельність олігонітрофільних мікроорганізмів в незадернованому субстраті становила $2,2 \cdot 10^3$ КУО/г с. г., що майже у 70 разів менше, ніж у ґрунті з фонові території. Під моховим покривом їх

кількість була в діапазоні $3,1 \cdot 10^4$ - $6,4 \cdot 10^4$ КУО/г с.г. Відзначено збільшення чисельності цієї еколого-трофічної групи мікроорганізмів за градієнтом зменшення засоленості субстрату і, відповідно, покращення окисно-відновного потенціалу середовища.

Виявлено позитивний вплив мохового покриву на чисельність нітрогенфіксаторів у субстраті хвостосховища. Чисельність нітрогенфіксуючих бактерій у субстраті під дернинами мохів була майже на порядок більшою, порівняно з їх кількістю в незадернованому субстраті.

Одним із головних абіотичних стресових факторів, що знижує продуктивність рослин, є засолення (Ćosić et al., 2020; Munns, Tester, 2008). Засолення індукує осмотичний стрес та токсичний ефект, спричинений підвищеною концентрацією іонів Na^+ та Cl^- , що негативно впливає на ріст, розвиток та метаболічні процеси судинних рослин, проте є мало літературних даних щодо впливу сольового стресу на мохи. Вважається, що серед бріофітів немає галофітів (Oliver et al., 2005; Sabovljević, Sabovljević 2007; Wang et al., 2012), однак мохи часто є компонентами піонерних рослинних угруповань на засолених субстратах. Тому, безсумнівно, важливими та актуальними є дослідження їх участі у процесах ревіталізації таких субстратів.

Однією з основних властивостей ґрунтів, що визначає їх родючість і придатність для заселення рослинами, є забезпеченість поживними елементами. Бріофіти відіграють важливу роль у колообігу поживних речовин в екосистемі, незважаючи на відносно малу частку їх біомаси, порівняно з судинними рослинами (Brisbee et al., 2001). Вони здатні поглинати поживні речовини з атмосферного повітря, опадів, пилу і зберігати їх упродовж тривалого часу у нерозкладеній відмерлій частині пагонів (Turetsky et al., 2012). Основними причинами цього є умови існування бріофітів (низькі температури, вологість, підвищена кислотність), а також деякі їх фізико-хімічні властивості (висока катіонообмінна ємність, наявність значного вмісту фенольних сполук і високе співвідношення C:N) (Seedre, Chen, 2010). Окрім накопичення мінеральних елементів, бріофіти сприяють акумуляції органічного карбону у субстратах. Депонування карбону як продукту фотосинтезу відбувається як у фотосинтезуючих частинах пагонів, так і ще більшою мірою – у відмерлій частині мохової дернини. Наприклад, у дослідях із міченим карбоном показано, що у домінантних видів мохів бореальних лісових екосистем *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune* і *Sphagnum subsecundum* основна частка органічного карбону акумулювалася у відмерлих частинах пагонів (Glime, 2006). У наших дослідженнях найбільша кількість карбону також була визначена у

відмерлій (бурій) частині мохових дернин. Вміст органічного карбону в зеленій (фотосинтезуючій) частині пагонів досліджуваних видів мохів був у 3-4 рази меншим.

На території хвостосховища піонерні види мохів заселяють субстрат, бідний на поживні речовини та малоприсдатний для інших рослин. Поступово під моховим покривом формується органогенний прошарок. Встановлено пряму залежність між товщиною підстилки та вмістом органічного карбону в субстраті під моховим покривом. Максимальний вміст органіки у субстраті під моховим покривом визначали під щільними дернинами *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* та *Didymodon rigidulus*. Товщина підстилки під дернинами цих видів була у 1,5-2,0 рази більшою, ніж під *Barbula unguiculata* та *Funaria hygrometrica*, які формують пухкі дернини. На підставі отриманих результатів можна стверджувати, що піонерні види мохів сприяють нагромадженню органіки у засолених субстратах хвостосховища. Імовірно, що значна частина органічної речовини під моховим покривом представлена нерозкладеними органічними рештками (переважно, продуктами відмирання мохових дернин), що може бути зумовлене сповільненими темпами мінералізації унаслідок несприятливих гідрологічних умов, відновного режиму субстрату та незрілості угруповань мікроорганізмів, які є основними деструкторами органічних решток.

Відомо, що відмерла частина мохового покриву має досить високу гідролітичну кислотність, завдяки чому мохова підстилка характеризується значною поглинальною здатністю і може у великих кількостях містити не лише іони водню, а й інші елементи, необхідні для рослини (Bowden et al., 1999). Наприклад, у бореальних лісових екосистемах мохи накопичують майже 75% від річного запасу фосфору (Turetsky et al., 2012). Така унікальна властивість мохів зумовлена високою катіонообмінною здатністю, оскільки у екстрацелюлярному просторі клітин створюється достатньо великий негативний заряд на клітинних стінках, що й забезпечує ефективну адсорбцію одно- та двовалентних катіонів, насамперед, Mg^{2+} та K^{+} (Glime, 2006). У моховому покриві створюється кисле середовище унаслідок циркуляції розчинів з високою концентрацією водорозчинних органічних кислот, аміачного нітрогену, фосфору, калію та магнію, що сприяє підкисленню середовища не лише у дернинах, а й у верхньому шарі субстрату. Завдяки цьому мохи можуть впливати на кислотність ґрунту та покращувати його фізико-хімічні властивості. Мохові дернини всіх досліджених видів сприяли підвищенню кислотності водного ґрунтового розчину верхнього шару субстрату хвостосховища на 0,2-0,5 одиниць, забезпечуючи тим самим збільшення активності метаболічних процесів у субстраті.

За специфікою окисно-відновних процесів для субстратів хвостосховища характерний відновний режим. Створення відновних умов у поглинальному комплексі субстрату обумовлено, в основному, нагромадженням відновних мінеральних сполук і призводить до пригнічення процесів нітрифікації та погіршення фосфатного режиму, зумовленого трансформацією розчинних сполук фосфору. Наші дослідження показали, що піонерні види мохів суттєво впливають на окисно-відновний потенціал субстрату. Насамперед треба відзначити важливу роль щільнодернинних видів мохів *Didymodon rigidulus* і *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum*, оскільки під моховими дернинами цих видів субстрат розрихлюється і набуває крупногрудкуватої структури унаслідок виділення мохами органічних кислот та цукрів, зростає його пористість, що сприяє збагаченню субстрату киснем і тим самим нівелюється ефект анаеробіозу субстрату, що є однією з причин відновного режиму техногенного субстрату хвостосховища. Показано, що під моховим покривом окисно-відновний потенціал субстрату підвищувався в 1,2-1,4 рази, порівняно з показником для субстрату без рослинного покриву.

Мохи асоційовані з широким спектром мікроорганізмів, у тому числі бактеріями та грибами (Lindo, Gonzalez, 2010). Важливе значення мохово-мікробних асоціацій у процесах колообігу нітрогену та карбону, а також унікальні особливості біології бріофітів сприяли тому, що бріофітні угруповання є зручною моделлю для дослідження взаємозв'язків між специфікою видів мохів, структурою мікробного угруповання та їх функцією в екосистемі (Kip et al., 2010; Stuiver et al., 2014; Wang et al., 2015; Jean et al., 2020). Відомо, що бріофітні угруповання сприяють розвитку асоціативних нітрогенфіксаторів (Bragina et al., 2013; Cutler et al., 2017). Мохоподібні створюють сприятливе середовище для розвитку Суанорхусеае (насамперед, представників родів *Nostoc* і *Scytonema*). Ціанобактерії мохово-мікробних асоціацій є основним джерелом нітрогену в бореальних лісах і аридних екосистемах (Zhang et al., 2011; Lett, Michelsen, 2014). Деякі мікроорганізми відіграють важливу роль у підвищенні пристосованості мохів до конкретних умов середовища (Opelt, Berg, 2004; Liu et al., 2014;). Аналіз видового складу мікроорганізмів на гаметофіті моху *Funaria hygrometrica* показав присутність 2 штамів *Methylobacterium*, які пришвидшували ріст протонемних дернин та стимулювали процес брунькоутворення на протонемі (Hornschuh et al., 2006). Ендофітні метанотрофні бактерії виявлені у гіалінових клітинах та на поверхні листків сфагнових мохів. Їх функція полягала у поповненні пулу карбону для фотосинтезу шляхом окислення *in situ* метану до вуглекислого газу (Raghoebarsing et al., 2005). Тобто, мікроорганізми,

асоційовані з бріофітними угрупованнями, позитивно впливають на ріст та розвиток мохів та відіграють важливу середовищеву роль.

На чисельність ґрунтових мікроорганізмів впливає, насамперед, рослинний покрив, вміст органічної речовини, реакція середовища, наявність мінеральних елементів (Xiao, Veste, 2017). У субстраті хвостосховища ГХП “Полімінерал” суттєво пригнічується розвиток ґрунтової мікробіоти. Високий ступінь засолення та зволоження субстрату, низький окисно-відновний потенціал та анаеробіоз – основні причини сповільнення процесу формування мікробіоценозу. Піонерні види бріофітів суттєво покращують структуру та властивості субстрату, нагромаджують органічну речовину та біогенні елементи, підвищують кислотність верхнього шару субстрату, що сприяє збільшенню чисельності деяких еколого-трофічних груп мікроорганізмів (сапрофітів, целюлозоруйнуючих бактерій, олігонітрофілів та нітрогенфіксаторів). Ці мікроорганізми поступово змінюють мінеральний статус субстрату і роблять його придатним для заселення інших видів рослин.

Отже, на підставі проведених досліджень можна підсумувати:

- піонерні види мохів чинять комплексну дію на засолений субстрат хвостосховища: ініціюють процеси структурування верхніх горизонтів, нагромаджують органічну речовину та підвищують кислотність верхнього шару, що позитивно впливає на окисно-відновний режим субстрату та життєдіяльність піонерних видів рослин;

- у субстраті хвостосховища ГХП “Полімінерал” суттєво пригнічується розвиток ґрунтової мікробіоти. Високий ступінь засолення та зволоження субстрату, низький окисно-відновний потенціал та анаеробіоз – основні причини сповільнення процесу формування мікробіоценозу;

- за участю бріофітів покращується структура та властивості субстрату, завдяки чому здійснюються взаємовигідні біотичні зв’язки між мікрофлорою та рослинами, що відображається на суттєвому збільшенні чисельності основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів (сапрофітів, целюлозоруйнуючих бактерій, олігонітрофілів та нітрогенфіксаторів) у субстраті під моховим покривом.

РОЗДІЛ 7.

РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ МОХОПОДІБНИХ В УМОВАХ ТЕХНОГЕННО ЗМІНЕНИХ ТЕРИТОРІЙ

7.1. ОСНОВНІ ТИПИ ВЕГЕТАТИВНОГО РОЗМНОЖЕННЯ МОХОПОДІБНИХ

У бріофітів вегетативне розмноження трапляється у різноманітних формах, які розділяють на три основні типи: вегетативні органи, фрагментація та спеціалізовані безстатеві репродуктивні пропагули (Chen et al., 2008; During, Horst, 1983; Haig, 2016; Mishler, 1988; Newton, Mishler, 1994; Longton, 1997; During, 2001; Glime, 2013). Переважно дводомні багаторічні види мохів, які досить часто бувають стерильними, розмножуються лише вегетативно. Найпростіший і одночасно досить поширений спосіб вегетативного розмноження полягає у відокремленні молодих пагонів унаслідок відмирання розгалуженого материнського пагону знизу, або підземної частини його стolonів. Зазвичай будь-який ізольований фрагмент моху в досить сприятливих умовах здатний утворювати вторинну протонему і нові рослини. Серед спеціалізованих репродуктивних органів розрізняють виводкові пропагули (ламкі стебла, гілки, флагели, виводкові бруньки та ризоїдні бульбочки), які мають апікальну клітину і тому можуть проростати в пагін без утворення протонемі, та геми (оппадаючі листки, хлоронемні й ендогенні геми), які через відсутність апікальної клітини завжди починають ріст з утворення протонемі (Duckett, Ligrone, 1992).

Вважається (During, 2001; Awasthi et al., 2010; McDaniel, Perroud, 2012), що висока регенераційна здатність, яка була втрачена складніше організованими вищими наземними рослинами як примітивна адаптивна ознака, у мохоподібних, навпаки, еволюціонувала. З розвитком різних пристосувань гаметофіту спеціалізовані типи безстатевих пропагул за структурно-функціональною організацією стали істотно складнішими, надзвичайно поширеними та значно важливішими для відтворення у несприятливих кліматичних умовах. Оскільки вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду та адаптації бріофітів до екстремальних і нестійких умов середовища (During, 2001; Cleavitt, 2002; Rohjamo et al., 2006), вивчення розмірів та форми клітин, кольору, кількості та місця утворення різних типів спеціалізованих безстатевих репродуктивних пропагул та їх морфогенезу дає можливість з'ясувати участь банку діаспор у заселенні й утворенні мохових угруповань, підтримці та регуляції популяції мохів на девастрованих територіях. Окрім

того, останнім часом виводкові органи все частіше використовують як важливу діагностичну ознаку в таксономії і молекулярних дослідженнях мохоподібних, для культури тканин та формування біотичного шару для стабілізації поверхні дюн і пустель (Glime, 2006; Rowntree et al., 2007; Chen et al., 2008).

У зв'язку з цим, важливо було визначити основні типи вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах видобутку сірки, встановити особливості морфології безстатевих репродуктивних пропагул доміантних видів та їх розвитку *in vitro*.

Установлено, що у мохів, окрім вегетативного самоклонування фрагментами протонеми, пагонів, листків, важливе значення для розвитку популяції на девастрованій території мають численні інновації, які утворюються переважно під гаметангієм, завдяки чому рослини отримують більшу кількість світла, води і поживних речовин для забезпечення кращої життєздатності та репродукції (див. вкладку, рис. 7.1, 7.9).

На відвалі №1 Язівського сірчаного родовища спеціалізовані органи безстатевого розмноження знайдено у 7 дводомних видів бріофітів із 49 видів, визначених для цієї території: у *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium*, *B. dichotomum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* і *Leptobryum pyriforme* (підземні ризоїдні бульбочки), в пазухах листків *Bryum argenteum*, *B. dichotomum* і на кінцях слані печіночника *Pellia endiviifolia* (виводкові лопаті). Установлено, що на відвалі майже всі доміантні види мохів утворюють підземні ризоїдні бульбочки, окрім *Bryum argenteum*. Для цього моху в сухіших умовах південного схилу відвалу відзначено істотне посилення галуження стебел і утворення на їх верхівках численних грон з овальних пазушних виводкових бруньок, які легко опадають, а у вологіших місцях північного схилу – значно більших ламких кінцевих гілочок (див. вкладку, рис. 7.1, 1).

У пазухах верхівкових листків *Bryum dichotomum* густо формуються зелено-бурі, яйцеподібні та продовгувато-яйцеподібні виводкові бруньки з маленькими листочками, які після опадання швидко розвиваються у нові пагони без розростання протонеми. Відзначено, що виводкові органи утворюються на верхівках не лише стерильних, а й чоловічих та жіночих рослин (див. вкладку, рис. 7.1, 2).

На кінцях слані печіночника *Pellia endiviifolia* часто трапляються короткі, дуже розгалужені світло-зелені лопаті, які легко відриваються та проростають у нові рослини (див. вкладку, рис. 7.2).

Для підземних сформованих бульбочок усіх проаналізованих видів мохів характерною ознакою є яскраво-оранжеве забарвлення, яке після їхнього відмивання від субстрату поступово стає червоно-бурим. Завдяки

значному запасу крохмалю в пластидах, ліпідів у цитоплазмі та білків у вакуолях (Duckett, Pressel, 2003; Glime, 2006) підземні бульбочки на низьких інтенсивностях освітлення швидко проростають і формують дернину з нових вертикальних гаметофорів, кількість і щільність яких залежить від чисельності життєздатних виводкових пропагул. Утворення багатоклітинних ризоїдних бульбочок переважно відзначали для молодих пагонів, зазвичай, на дистальних кінцях головних ризоїдів. Ризоїдні бульбочки (округлі або грушоподібні з досить потовщеними стінками) сприяють успішному розселенню мохових дернин на початкових стадіях сукцесій заростання порушених територій.

Чисельність бульбочок змінювалася залежно від рівня зволоження і температурних умов на схилах відвалу і мікросередовища мохової дернини: щільності гаметофорів та потужності розвитку ризоїдного шару. Незважаючи на те, що виводкові тільця, як правило, не потребують для розвитку відповідних сезонних умов, однак найбільше ризоїдних бульбочок закладалося восени і ранньою весною в середньому 5-7 на один пагін, переважно на вершині відвалу у *Barbula unguiculata* і *Bryum caespiticium* та посередині схилів у *Bryum dichotomum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* та *Leptobryum pyriforme*. У моховій підстилці основи відвалу ризоїдних бульбочок не було виявлено.

На вершині та середній частині південного схилу відвалу в нестабільних умовах високої інсоляції та пересихання субстрату *Bryum caespiticium* сформував щільну дернину з потужним ризоїдним шаром та великою кількістю бульбочок, що, очевидно, повністю компенсувало обмежену здатність до статевого розмноження і забезпечило його виживання (див. вкладку, рис. 7.3, 1). Відтворення *Barbula unguiculata*, яка утворює пухку дернину, досягалася завдяки активному статевому розмноженню і формуванню численних (10 і більше) ризоїдних бульбочок (див. вкладку, рис. 7.3, 2). У посушливих умовах південного схилу листки і стебла скручувалися, ламкість дернин збільшувалася – в результаті окремі пагони з виводковими органами відокремлювалися і поширювалися на сусідні території.

У *Barbula unguiculata* і *Bryum caespiticium* бульбочки закладалися на столонах сильно розгалуженої ризоїдної протонеми, як великі, зрілі з пігментованими клітинними стінками, 195–210 мкм, так й дрібні, світло-зелені, 35-40 мкм. У *Ptychostomum pseudotriquetrum* (див. вкладку, рис. 7.4) ризоїдні бульбочки утворювалися безпосередньо на головних ризоїдних столонах і їх дистальних кінцях.

Багатоклітинні бульбочки моху, сформовані з невеликих потовщених клітин сферичної форми, діаметром 30-50 мкм, прикріплювалися до ризоїда “ніжкою” виводкової бульбочки, переважно з 1-2 ламких

видовжених клітин. Молоді, зелені, майже округлі, виводкові бульбочки *Ptychostomum pseudotriquetrum* мали розмір 106-178 x 206-248 мкм, сформовані зрілі, грушоподібної форми з червоно-коричневим забарвленням – 150-170 x 312-484 мкм (див. вкладку, рис. 7.4). Їх знаходили на ризоїдах як стерильних, так і фертильних рослин, здебільшого у чоловічих дернинах, мабуть, через те, що розвиток спорофіту на жіночих рослинах потребує значно більших енергетичних затрат, ніж утворення андроцеїв (Bisang, Ehrlén, 2002).

У *Bryum dichotomum* бульбочки переважно знаходили в основі стерильних пагонів, на дистальних кінцях ризоїдів або довгих ризоїдних гілках до 50-60 мкм (див. вкладку, рис. 6.5, 1). На відміну від бульбочок *Ptychostomum pseudotriquetrum*, вони були меншими (55-67 x 76-104 мкм, зрідка до 136 x 142 мкм) з нечіткими клітинами, але на ризоїдах одного пагона їх було значно більше (до 12 штук), ніж у інших видів роду *Bryum* Hedw. (5-7 штук). Неодноразово підземні бульбочки спостерігали на ризоїдах пагонів, на яких інтенсивно утворювалися виводкові бруньки як навесні, так і у попередні сезони, про що свідчили сліди їх прикріплення на стеблі (див. вкладку, рис. 7.5, 1). Утворення численних виводкових бруньок і ризоїдних бульбочок у *Bryum dichotomum* дає можливість сформувати потужні вегетативні клони на південному схилі і забезпечити його виживання за несприятливих умов літа (високих температур і нестачі вологи).

У *Leptobryum pyriforme* ризоїдні бульбочки були від округлих до овальних (93-116 x 120-148 мкм), сформовані з 5-6 великих клітин (70 x 80 мкм), переважно на досить довгих ризоїдних гілках (до 290 мкм). Окрім ризоїдів, виводкові бульбочки без хлоропластів знаходили у пазухах листків на підземних етіольованих пагонах (див. вкладку, рис. 7.5, 2). Оскільки у невеликих коробочках *Leptobryum pyriforme* утворюється небагато великих спор, які поширюються на незначні віддалі, очевидно, масове утворення виводкових органів сприяє виживанню моху і його збереженню.

На відвалі лише для домінантних дводомних верхоплідних мохів властиве і вегетативне, і генеративне розмноження. Формування спеціалізованих репродуктивних органів, таких як виводкові бруньки, ризоїдні бульбочки, потребує набагато менших енергетичних затрат (Bisang, Ehrlén, 2002), ніж утворення спор, і, як правило, не вимагає відповідних сезонних умов (Mishler, 1988; Newton, Mishler, 1994). Мохи ростуть переважно групами, утворюючи більш або менш щільні дернини, що зумовлює утворення мікроумов в окремих дернинах, а саме власного мікросередовища. Слід відзначити, що для утворення спорогонів, які, без сумніву, найважливіші для успішного поширення

виду, мохоподібні потребують умов, які не завжди відповідають середовищу їх оптимального росту. В екстремальних умовах на вершині відвалу, де переважають висока температура і підвищена сонячна радіація, *Bryum caespiticiu* і *Barbula unguiculata* майже не утворюють спорогонів (лише 3–10% від загальної кількості пагонів), життєздатність та поновлення мохових дернин компенсуються утворенням великої кількості виводкових ризоїдних бульбочок, у вигляді недорозвинутих, з пригніченим розвитком, бруньок із значним запасом поживних речовин, які завдяки специфічній будові клітинної стінки є стійкими до температурних змін та посухи. Поєднання різноманітних стратегій безстатевого і статевого розмноження у дводомних мохів–поселенців з утворенням численних діаспор сприяє розселенню бріофітів на гетерогенній техногенно трансформованій території та успішному поширенню на значні віддалі. Розсіювання на далекі відстані переважно відбувається спорами, тоді як безстатеві пропагули є важливими для локального поширення і підтримки популяції (Cleavitt, 2002; Pohjamo et al., 2006), зокрема за відсутності статевого розмноження.

Результати досліджень, проведених у природі, свідчать про значну участь ризоїдів та ризоїдних бульбочок як непримітної, але важливої фази життєвого циклу дводомних видів мохів–поселенців у реалізації життєвої стратегії толерантності до екстремальних умов дегастрованих територій завдяки швидкому просторовому розповсюдженню і тривалому збереженню банку життєздатних діаспор. У такий спосіб дводомні види доповнюють або повністю замінюють статеве розмноження.

7.2. ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЇ БЕЗСТАТЕВИХ РЕПРОДУКТИВНИХ ПРОПАГУЛ ДОМІНАНТНИХ ВИДІВ ТА ЇХ РОЗВИТКУ *IN VITRO*

В умовах лабораторної культури ріст та розвиток протонеми *Bryum dichotomum*, *B. argenteum*, *B. caespiticiu* та *Barbula unguiculata* відрізнявся як на стандартному поживному середовищі, так і в дослідних варіантах. Під впливом ПЕГ, АБК, сахарози й у випадку сумісної дії останніх сповільнювався ріст і диференціація протонеми, проте посилювалося потовщення стінок клітин та їх пігментація. Більшість хлоронемних клітин, переважно на дистальних кінцях, дедиференціювалася у сферичні, сильно пігментовані виводкові геми. У видів роду *Bryum* геми утворювалися на повітряних хлоронемних столонах, тоді як у *Barbula unguiculata* – на хлоронемі, що росла на/або в

агарі, і лише зрідка на повітряних столонах, зокрема в дослідях з додаванням АБК (див. вкладку, рис. 7.6).

Найбільша кількість багатоклітинних, досить часто розгалужених, гем утворювалася на хлоронемі *Barbula unguiculata*, найменша – *Bryum caespiticium* (див. вкладку, рис. 7.6, 5). На момент відокремлення виводкових пропагул від протонемі, в місці їх з'єднання утворювалася роздільна клітина (“тмема”), у якої зовнішня оболонка була дуже ніжною, тому легко розривалася (див. вкладку, рис. 7.6). В умовах лабораторної культури у ланцюговоподібних гемах, що виникали з клітин хлоронемного типу, окремі сегменти були циліндричними або майже округлими, у поодиноких випадках вони мали булавоподібну або веретеноподібну форму внаслідок здуття посередині або над серединою, що пов'язано з відкладенням запасних речовин (див. вкладку, рис. 7.6, 6). Остання форма вказувала на початок перетворення клітинної нитки у виводкову бульбочку. Окрім стресових чинників хімічної природи, формування гем і ризоїдних бульбочок у культурах контролю *Barbula unguiculata* і *Bryum dichotomum* пов'язане зі старінням та підсиханням бактоагару, можливо, в результаті зменшення поживних речовин і/або нагромадження АБК (див. вкладку, рис. 7.6, 1-2). У досліджуваних видів мохів, як правило, екзогенна 10 мкМ АБК істотно підвищувала кількість ланцюговоподібних гем та ініціювала формування багатоклітинних сферичної форми бульбочок (а саме у *B. unguiculata* і *B. dichotomum*). У *B. unguiculata*, окрім того, бульбочки утворювалися й під впливом ПЕГ та сумісної дії АБК + сахароза (див. вкладку, рис. 7.6, 7). Унаслідок тангентальних поділів апікальних клітин бульбочки формувалися на верхівці ризоїдних гілок або на коротких бічних галуженнях. Відомо, що екзогенна АБК підвищує толерантність мохоподібних до посухи та заморожування (Werner et al., 1991; Pence et al., 2005; Mallon et al., 2006; Rowntree et al., 2007), проте лише у декількох роботах повідомлялося про наявність ендогенної АБК (Natung et al., 1987; Werner et al., 1991) і підвищення її рівня в умовах посухи (Werner et al., 1991; Hellwege et al., 1994). Установлено, що під впливом фітогормону АБК чоловічі протонемні дернини *B. dichotomum*, порівняно з жіночими, утворювали значно більшу кількість бруньок гаметофорів на протонемі, що занурювалася глибоко в агар, та виводкових гем на повітряних хлоронемних столонах. Також сахароза переважно на протонемі чоловічих рослин *B. argenteum* стимулювала утворення численних гем на кінцях повітряної, рясно розгалуженої хлоронемі (див. вкладку, рис. 7.6, 3-4).

На відміну від зрілих спор, висівання яких у мохів переважно обмежене в часі, а саме у видів *Bryum* лише кількома тижнями,

утворення та розповсюдження виводкових пропагул триває набагато довше, майже цілий рік. Проте у репродуктивній стратегії мохів, очевидно, геми і ризоїдні бульбочки відіграють різну роль, що пов'язано з тим, що бульбочки, як і спори, заповнені жирами, тому поширюються на далекі віддалі переважно водою, тоді як крохмаль та висока гідрофільність пектинових складників кутикулярного шару гем (Pressel et al., 2007) не лише полегшують поглинання і утримання води, а й роблять їх липкими, завдяки чому розповсюджуються здебільшого тваринами. Геми – це нитчасті відгалуження протонеми, з чітко диференційованим механізмом відокремлення, які в природних умовах менше живучі й толерантні, ніж бульбочки, однак підвищують потенціал виду на початку його виживання і локального поширення. Ризоїдні бульбочки, на нашу думку, функціонують здебільшого як органи нагромадження поживних речовин, є стійкішими до зміни температур і вологості, містять більше запасних речовин, ніж одноклітинні спори, що і сприяє утворенню більшої кількості нових рослин й активнішій колонізації порушених субстратів.

Отже, на підставі проведених досліджень можна стверджувати, що на відвалі домінують дводомні види мохів, які завдяки статевому диморфізму, значній пластичності розвитку, реалізації, окрім статевого, різноманітних можливостей вегетативного розмноження є життєздатнішими і успішно розселяються на девастованих територіях.

7.3. СТАТЕВА СТРУКТУРА ТА РОЗВИТОК ФЕРТИЛЬНИХ РОСЛИН ДОМІНАНТНИХ ВИДІВ МОХІВ НА ПОРОДНИХ ВІДВАЛАХ ВИДОБУТКУ СІРКИ ЯК ПРОЯВ АДАПТОГЕНЕЗУ В УМОВАХ ПОРУШЕНИХ ТЕРИТОРІЙ

На відвалі №1 Язівського сірчаного родовища визначено 48 видів мохів та 1 вид печіночника (*Pellia endiviifolia*, які належать до двох основних статевих типів: дводомних (одностатевих) та одностатевих (двостатевих)). Загалом, на відвалі кількість дводомних видів (25 видів, 57%) переважає над одностатевими (19 видів, 43%), серед 9 домінантних видів мохів дводомні становлять 89%. Розподіл мохоподібних за типом життєвої стратегії представлено на рис. 7.7.

На ініціальній стадії заселення відвалу активну участь беруть види-колоністи (тип життєвої стратегії поселенці-піонери та справжні поселенці). Типові для первинної сукцесії види колоністи-піонери (*Barbula unguiculata*, *Didymodon acutus*, *D. fallax*, *Dicranella heteromalla*, *D. varia*,) мають низьку конкурентну здатність, але утворюють піонерні угруповання, що швидко захоплюють нові порушені субстрати завдяки

високому репродуктивному зусиллю. До справжніх видів-поселенців, характерних як для первинної, так і вторинної сукцесії, належать: *Bryum argenteum*, *B. caespiticiu*m, *B. dichotomum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Ceratodon purpureus*, *Amblystegium serpens*, *Ditrichum pusillum*, *D. heteromallum*, *Hygroamblystegium varium*, *Atrichum tenellum*, *A. undulatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Tortula muralis*, їх поширення пов'язане не з конкурентноспроможністю, а з відносно високою швидкістю росту завдяки ефективному використанню ресурсів середовища.

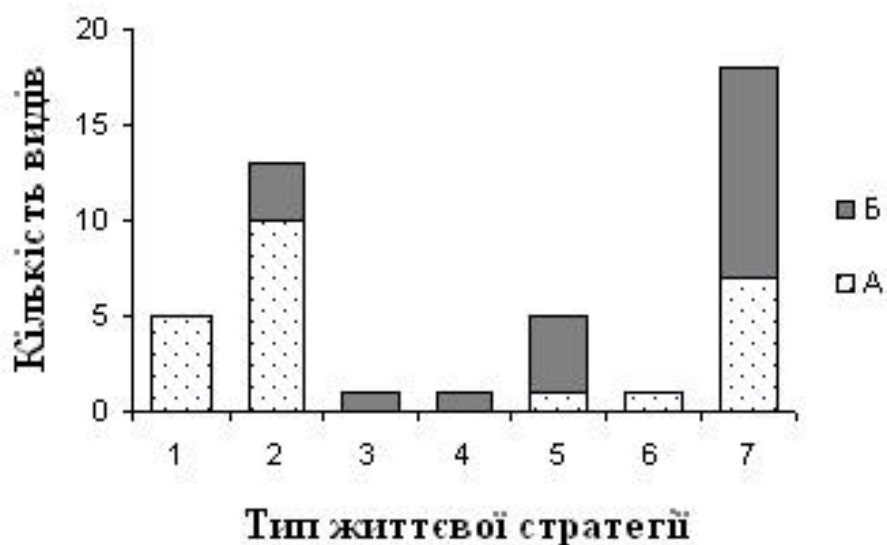


Рис. 7.7. Розподіл видів мохоподібних на відвалі №1 Язівського сірчаного родовища за типом життєвої стратегії: 1 – види поселенці-піонери, 2 – справжні поселенці, 3 – біженці, 4 – короткочасні човники, 5 – багаторічні човники, 6 – стрес-толерантні стаєри, 7 – стаєри-конкуренти. (А) дво- та (Б) однокімнатні види

Отже, на первинній та вторинній стадіях сукцесії на порушених територіях домінують верхоплідні двокімнатні види мохів, за типом стратегії – види-поселенці, які завдяки зменшенню тривалості онтогенезу і віку першої репродукції утворюють майже суцільний моховий покрив, відтворюючи максимальну кількість нащадків за мінімально короткі терміни. Види мохів з іншим типом життєвої стратегії трапляються невеликими дернинами, або, частіше, як домішка серед інших видів.

На відвалі двокімнатні види мохів виявилися життєздатнішими, більшість з них використовує різноманітні способи розмноження: окрім високої регенеративної здатності, фрагментації гаметофіту, вони утворюють органи безстатевого розмноження, які доповнюють, або повністю замінюють статеве розмноження. Відзначено, що внаслідок активного вегетативного поновлення та високої регенераційної здатності

багатьох фрагментів гаметофіту відбувається самоклонування бріофітів, що виконує важливу роль в адаптації виду до змінених умов середовища. Утворені в таких умовах ризоїдні бульбочки функціонують здебільшого як органи нагромадження поживних речовин, які є стійкішими до зміни температур і вологості, містять більше поживних речовин (During, Horst, 1983), ніж одноклітинні спори, що і сприяє утворенню чималої кількості нових рослин й активному заселенню порушених субстратів. З виводкових бруньок швидше, ніж на столонах із спор, утворюються гаметофори, що скорочує тривалість індивідуального розвитку і є ефективним способом розмноження видів-колоністів.

На відвалі 15 видів бріофітів утворюють спорогони: 9 дводомних (60%) видів та 6 однодомних (40%) і лише для 9% дводомних верхоплідних мохів властиве і вегетативне, і генеративне розмноження. Утворення спор у мохів потребує великих енергетичних затрат. Відомо, що жіночі рослини *Dicranum polysetum* та *Hylocomium splendens* на утворення зрілого спорофіту витрачають від 40 до 75% продуктивності загальної річної фотосинтетично активної біомаси гаметофіту, порівняно з насінневими рослинами, переважно менше 20%, – на утворення плодів, і лише 1,3%, коли яйцеклітина у перихеції залишається незаплідненою (Bisang, Ehrlen, 2002; Stark et al., 2009). Для формування спеціалізованих репродуктивних структур, таких як виводкові бруньки, ризоїдні бульбочки, також потрібна енергія (Longton, Schuster, 1983; Newton, Mishler, 1994). Гаметофіт і спорофіт конкурують за обмежені ресурси рослини, проте безстатеві структури, як правило, не потребують для розвитку відповідних сезонних умов, які б забезпечували надійне відтворення. У дводомних видів мохів вегетативне розмноження не лише компенсує обмежену здатність до статевого розмноження в умовах часово-просторового розмежування статей, а й, окрім поновлення фрагментами гаметофіту, може бути джерелом значної мінливості (Mishler, 1988; Newton, Mishler, 1994).

Установлено, що поширені на відвалі види роду *Bryum*, які утворюють малі спори (8-10 мкм у *B. dichotomum* та 10–15 мкм у *B. argenteum*) з низькою життєздатністю (During, 1992), найактивніше розмножуються пропагулами – видозміненими, дуже вкороченими бруньками-пагонами. У *B. argenteum* часто трапляються овальні пазушні виводкові бруньки (див. вкладку, рис. 7.8, 1), а у вологіших місцях – здебільшого у вигляді значно більших кінцевих виводкових гілочок, які легко відламуються. У пазухах верхівкових листків пагонів *B. dichotomum* (див. вкладку, рис. 7.8, 2) густо формуються зелено-бурі, яйцеподібні та продовгувато-яйцеподібні з маленькими листочками виводкові бруньки, які після опадання швидко розвиваються у нові пагони без розростання

протонеми. Виявлено, що на відкритих сонячних місцях відвалу виводкові органи утворюються не лише на верхівках стерильних рослин. Так, у *B. argenteum* спостерігали значну кількість виводкових тілець на чоловічих рослинах, особливо багато їх визначено у змішаних дернинах з чоловічими та жіночими рослинами.

Визначено, що на відвалі домінантні дводомні види мохів відрізняються за швидкістю дозрівання гаметангіїв та здатністю до розмноження (табл. 7.1, 7.2). Жіночі рослини (див. вкладку, рис. 7.9), як правило, є більшими, вони енергетично підтримують розвиток спорофіту, тому довше зберігають життєздатність після повного дозрівання. Відзначено, що з-під гаметангія на чоловічих рослинах утворюються, переважно, 1-2 інновації, тоді як на жіночих – 3-4 інновації, іноді 4-6, наприклад, у *Bryum caespiticium* та *B. argenteum* на вершині північного схилу (див. вкладку, рис. 7.9). Займаючи значний простір, жіночі рослини отримують більшу кількість світла, води і поживних речовин, таким чином створюють кращі умови для забезпечення життєздатності спорофіту та репродукції моху. Мабуть, статевий диморфізм дводомних видів є пристосуванням, що сформувалося в ході еволюції і пов'язане з фізіолого-біохімічними відмінностями рослин (Хрянин, 2007). Жіночі рослини є конкурентноспроможнішими завдяки високій швидкості поновлення новими меристематичними верхівками – інноваціями та більшому проективному покриттю. Чоловічі рослини, як виявилось, активніше розмножуються безстатєво, зокрема у видів *Bryum*. Масове утворення виводкових бруньок визначено не лише на стерильних рослинах, а й на чоловічих, рідше жіночих, особливо рясно у статево змішаних дернинах.

Отримані результати аналізу статевої структури дернин *B. caespiticium* та *B. argenteum* свідчать, що в обох мохів більше фертильних рослин утворюється на північному схилі відвалу, ніж на південному, а показники статевого співвідношення вказують на перевагу чоловічих рослин у дернинах останнього виду (табл. 7.1). На відвалі чоловічі рослини, очевидно, проявляють більшу здатність до клонального росту, розсіювання пропагул та захоплення нових територій, тому часто формують одностатеві дернини (див. вкладку, рис. 7.10), які можуть існувати тривалий час. Це призводить до відхилення статевого співвідношення серед зрілих рослин дводомних видів мохів (табл. 7.1).

Під час аналізу чоловічих дернин встановлено значну кількість стерильних рослин, що, можливо, пов'язано зі збереженням енергетичних ресурсів, оскільки формування чоловічих органів потребує більших затрат (Fuselier, Stark, 2004), ніж жіночих.

Таблиця 7.1

**Статева структура дернин домінантних дводомних видів мохів на
відвалі №1 Язівського сірчаного родовища**

Місце– виросання	Кількість рослин, шт.				Відсоток статевих пагонів	Статеве співвідно- шення
	♀	♂	стерильні	всього		
Північний схил	Bryum caespiticiu					
основа	54	47	156	257	39,3	0,46
середина	86	48	443	577	23,2	0,36
вершина	85	68	297	450	34,0	0,44
Південний схил						
основа	55	36	266	357	25,5	0,39
середина	21	11	214	246	13,0	0,34
вершина	12	18	152	182	16,5	0,60
Північний схил	Bryum argenteu					
основа	30	3	136	169	19,5	0,09
середина	86	128	315	529	40,4	0,60
вершина	86	78	172	336	48,8	0,47
Південний схил						
основа	16	24	186	226	17,7	0,60
середина	47	16	124	187	33,7	0,25
вершина	40	49	275	364	24,4	0,55

З іншого боку, визначено значно вищу продуктивність андроцеїв, порівняно з гінецеями, у *B. caespiticiu* антеридіїв утворюється більше, ніж архегоніїв, на північному схилі, а у *B. argenteu* – південному, де найчастіше жіночі рослини мають по 2 спорогони (табл. 7.2). На підставі результатів аналізу розвитку андроцеїв відзначено, що для більшості дводомних видів і однодомного *Amblystegium serpens* характерною є протандрія, коли антеридії закладаються і дозрівають раніше від архегоніїв. В одностатевих чоловічих дернинах *B. caespiticiu* та *B. argenteu* виявлено, що антеридії розвиваються швидше, порівняно з двостатевими дернинами. Оскільки чоловічі гамети є чутливішими до впливу несприятливих умов (Longton, 1997) та зазнають істотних втрат під час проходження віддалі до архегоніїв, можливо, в такий спосіб гарантується більша ймовірність запліднення.

Отже, залежно від експозиції та положення на відвалі дернини домінантних дводомних видів значно відрізняються кількістю статевих

пагонів, їх співвідношенням, продуктивністю, здатністю до вегетативного чи генеративного розмноження (табл. 7.1, 7.2). Окрім статеві змішаних дернин, встановлено ділянки або переважно з жіночих рослин, або чоловічих. Однак, у цілому на відвалі наявність великої кількості чоловічих рослин в одностатевих дернинах нівелюється переважанням жіночих рослин у *B. argenteum*, а у *B. caespiticium* співвідношення ♀ : ♂ становить 1,4. Тенденція переважання жіночих рослин встановлена для багатьох дводомних видів бріофітів (Stark, 2002; Stark et al., 2009), незважаючи на те, що у мейозі очікується співвідношення статей 1 ♀ : 1 ♂ відповідно до статевої детермінації хромосом.

Таблиця 7.2

Оцінка статевої продуктивності фертильних рослин дводомних видів мохів на відвалі №1 Язівського сірчаного родовища

Місце виросання	Кількість						
	жіночих рослин, шт.	архего- нів, шт.	архегонії в в 1 гіне- цеї, шт.	чолові- чих рос- лин, шт.	анте- ридіїв, шт.	антеридіїв в 1 андро- цеї, шт.	Споро- гонів,%
Північний схил	<i>Bryum caespiticium</i>						
основа	18	169	9,1 ± 0,8	16	407	24,1 ± 2,7	80,7
середина	50	338	6,9 ± 0,7	32	669	20,6 ± 1,7	84,6
вершина	30	181	6,0 ± 0,6	36	619	17,8 ± 1,3	86,7
Південний схил							
основа	13	78	6,0 ± 0,9	22	274	12,4 ± 0,9	30,8
середина	12	66	5,5 ± 0,6	11	136	12,4 ± 2,6	48,5
вершина	12	124	10,3 ± 1,7	18	173	10,0 ± 1,2	5,0
Північний схил	<i>Bryum argenteum</i>						
основа	20	248	12,4 ± 1,7	10	80	8,0 ± 1,0	70,0
середина	44	291	6,7 ± 0,9	21	321	15,3 ± 0,8	89,6
вершина	24	195	8,1 ± 1,3	20	229	11,4 ± 1,1	91,7
Південний схил							
основа	19	215	11,3 ± 1,2	17	157	9,2 ± 0,5	105,0
середина	21	207	9,8 ± 0,8	7	131	18,7 ± 1,0	105,8
вершина	20	204	10,2 ± 0,5	20	336	18,3 ± 1,4	110,0

Вважається (Taylor et al., 2007; Morran et al., 2009; Vaughman et al., 2017), що перевага дводомних видів, насамперед, полягає у перехресному заплідненні, яке внаслідок швидкого очищення генофонду від шкідливих мутацій і нагромадження корисних змін, надає популяціям можливість адаптуватися до мінливих умов середовища. На сьогодні встановлено (Söderström, During, 2005), що і масштаби самозапліднення одностатевих видів мохів явно перебільшені, а перехресне запліднення набагато частіше

трапляється, ніж вважали раніше. Отже, більшість доміантних дводомних видів мохоподібних завдяки стратегії збереження енергії чергують періоди безстатевого та статевого розмноження, що забезпечує їм істотно вищу життєздатність, репродуктивну та генетичну мінливість для ефективного заселення девастрованих територій.

Отже, на первинній та вторинній стадіях бріофітної сукцесії на відвалі видобутку сірки домінують поселенці-піонери та справжні поселенці завдяки зменшенню тривалості онтогенезу та віку першої репродукції, що дає можливість утворювати суцільний моховий покрив та максимальну кількість нащадків за мінімально короткі терміни.

У верхоплідних дводомних мохів чергування безстатевого та статевого розмноження забезпечує істотно вищу життєздатність та репродуктивну пластичність для ефективної колонізації девастрованих територій.

Диморфізм статей, різна швидкість їх дозрівання, продуктивність та здатність до розмноження – основні чинники, що зумовлюють відхилення у співвідношенні статей і сприяють перехресному заплідненню у доміантних видів, таким чином підтримуючи високий рівень генетичної мінливості мохів–поселенців на девастрованих територіях.

7.3.1. ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ РЕПРОДУКТИВНОГО ЗУСИЛЛЯ ДОМІАНТНИХ ВИДІВ МОХІВ ЗАЛЕЖНО ВІД ВОДНОГО ТА ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМУ МІСЦЕВИРОСТАНЬ

Проаналізовано репродуктивне зусилля доміантних видів мохів на територіях видобутку сірки. Виявлено, що на відвалі репродуктивне зусилля *Bryum caespiticium* і *Barbula unguiculata* було найбільшим посередині північного схилу ($4,9 \pm 0,7 \%$ і $7,4 \pm 2,0 \%$) відповідно у дернинах з найвищою вологістю (54,2 % та 43,8 %) і мінливістю показників денної температури від 22 до 39,5° C) (табл. 7.3).

Найменше репродуктивне зусилля цих видів мохів виявлено на вершині південного схилу відвалу, коли вологість дернинок не перевищувала 16 %, а температура повітря становила 40,5° C. Для *Bryum caespiticium* показники репродуктивного зусилля були більшими на північному схилі, ніж на південному, тоді як у *Barbula unguiculata* вони достовірно не відрізнялися, однак були більшими і значно мінливішими на всій території відвалу.

Таблиця 7.3

Репродуктивне зусилля домінантних видів мохів на відвалі №1

Вид	Північний схил			Південний схил		
Положення	Репроду- ктивне зусилля, %	Вологість субстрату, %	Температу- ра повітря, ° С	Репроду- ктивне зусилля, %	Вологість субстрату, %	Темпера- тура повітря, ° С
<i>Bryum caespiticiun</i>						
Основа	1,9±0,3	41,0±2,9	26,3±1,8	0,9±0,1	25,7±0,2	30,5±2,4
Середина	4,9±0,7	54,2±3,5	35,5±2,5	2,4±0,6	28,2±0,5	39,2±1,8
Вершина	3,3±0,4	39,7±2,1	39,2±3,1	0,6±0,1	16,0±0,3	40,5±2,1
<i>Barbula unguiculata</i>						
Основа	1,8±0,1	34,2±1,8	25,8±0,5	2,0±0,3	23,5±0,7	31,5±2,0
Середина	7,4±2,0	43,8±3,9	36,9±1,8	6,6±2,8	19,9±0,4	30,0±3,2
Вершина	4,0±0,9	37,4±2,5	40,0±3,1	1,1±0,7	15,7±0,5	43,1±4,0

На території підземної виплавки сірки в околицях смт. Немирів репродуктивне зусилля *Dicranella cerviculata* становило $3,2 \pm 0,2$ %, а *Bryum caespiticiun* – $2,7 \pm 0,6$ (табл. 7.4).

Таблиця 7.4

Репродуктивне зусилля домінантних видів мохів залежно від вологості та температури на території підземної виплавки сірки

Показники	Репродук- тивне зусилля, %	Кількість спорогонів, шт/см ²	Вологість, %		Температу- ра повітря, ° С
			дернини	грунту	
Dicranella cerviculata					
$\bar{X}$	3,2±0,2	23,3±1,8	70,6±4,5	31,8±2,6	26,4±1,1
$X_{\min}$	1,8	11	36,7	15,0	19
$X_{\max}$	4,9	43	99,7	55,9	34,5
Bryum caespiticium					
$\bar{X}$	2,7±0,6	22,4±2,6	85,5±3,4	38,3±1,7	25,8±0,7
$X_{\min}$	1,0	7	67,7	27,9	18,5
$X_{\max}$	5,3	33	98,5	45,4	28

Виявлено кореляційну залежність між репродуктивним зусиллям та вологістю дернин у *B. caespiticiun* ($r = 0,6$) і *Dicranella cerviculata* ($r = 0,4$), яка вказує на те, що для формування більшої кількості спорогонів *B. caespiticiun* потрібна вища вологість. Максимальну кількість спорогонів з коробочками (33 шт/см²) у *B. caespiticiun* виявлено за вологості дернинки 98,5 % та ґрунту під нею – 45,4 %, а найменшу (7 шт/см²) – за вологості 67,7 % і 27,9 % відповідно. Установлено, що підвищена вологість сприяє оптимізації температурного режиму всередині дернин та зростанню репродуктивного зусилля мохів. Репродуктивне зусилля мохів є чутливим до змін умов едафотопу, і, таким чином, індикатором стану порушених та девастрованих територій.

7.4. ОСОБЛИВОСТІ СТАТЕВОЇ СТРУКТУРИ ТА РЕПРОДУКТИВНОЇ СТРАТЕГІЇ МОХУ *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* 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 нітрогену, ростових гормонів, іонів заліза і міді, рН субстрату) впливають на формування гаметангіїв і розвиток спорофіту в мохоподібних (Longton, 1997; Haig, 2016; Batista et al., 2018). Під впливом цих природних чинників формуються різні умови розвитку мохів, що призводить до розмаїття їхніх репродуктивних циклів, тому важливо досліджувати особливості їхньої репродуктивної стратегії як прояв адаптогенезу до умов техногенно трансформованого середовища.

На досліджених девастрованих 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 (Bisang, Hedenäs, 2005; Vaughman et al., 2017).

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 (Stark, et al., 2010; Bisang, Hedenäs, 2013). 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. 7.5).

Таблиця 7.5

**Статеву структуру дернин дводомного виду моху
Campylopus introflexus на техногенно порушених територіях
Львівської області**

Локалітет	Кількість рослин, шт.				Відсоток статевих пагонів	Статеве співвідно- шення (♀:♂)
	♀	♂	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 (Bowker et al., 2000; Pohjamo et al., 2006; Stark, et al., 2010).

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 (Groen et al., 2010; Hedenäs et al., 2010; Fisher, 2011; Bisang et al., 2014; Żarnowiec et al., 2019). 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 (Brzyski et al., 2013). Виявлено, що у двостатевих дернинах *C. introflexus* з відвалу шахти “Візейська” на освітлених, багатих на органіку, ділянках вершини значно більше було рослин однієї статі ($370\text{♀} : 3\text{♂}$ та $4\text{♀} : 253\text{♂}$), 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 (див. вкладку, рис. 7.11, 7.12). Такі властивості можуть спричиняти велику кількість одностатевих дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних рослин, насамперед у ксерофітних дводомних бріофітів (Bowker et al., 2000). У мохоподібних вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду та адаптації до екстремальних і нестійких умов природного середовища (Лобачевська, 2004; Хоркавців, Лобачевська, 2011; Лобачевська, Рабик, 2012; Longton, 2006; Pohjamo et al., 2006; Rowntree et al., 2007). 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. 7.6), проте утворювалося більше меристемних виводкових верхівок (див. вкладку, рис. 7.12).

Переважання чоловічих рослин часто пов’язують з впливом екологічних стресів – низькою інтенсивністю освітлення, надлишком/нестачею вологи, недостатнім живленням, несприятливими погодними умовами (Stark et al., 2005; Groen et al., 2010). Встановлено, що на прояв статі в одnodомного моху *Tetraphis pellucida* Hedw. впливає густота пагонів – чоловічі органи домінують у щільніших дернинах (Kimmerer, 1991). У *Marchantia inflexa* чоловічі рослини утворюються швидше і більше, порівняно з жіночими, проте вони, як правило, мають нижче виживання в умовах нестачі вологи (Stieha et al., 2014).

Результати численних досліджень свідчать, що більшість бріофітів у ході еволюції стали оптимізовувати статеве співвідношення залежно від природних умов, у яких вони ростуть, тобто їхній філогенез визначає співвідношення статей, а не сучасні умови їх місць існування (Bisang, Hedenäs, 2005; Bisang et al., 2014).

У дводомного моху *C. introflexus* чоловічі і жіночі статеві органи виникають на верхівках основних або коротких бічних гілок (див. вкладку, рис. 7.11, 7.12). 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. 7.6). 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). 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 (див. вкладку, рис. 7.12-7.14).

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. 7.6).

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. 7.4). 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.

На відміну від геотермальних локалітетів *C. introflexus* у Вулканічному національному парку м. Ласен (Каліфорнія, США), у яких не було виявлено спорогонів (Erpley et al., 2011), 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”.

Таблиця 7.6

**Оцінка статевої продуктивності фертильних рослин
Campylopus introflexus на техногенно порушених територіях Львівської області**

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.

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 відвалів вугільних шахт, окрім того, виявлено до 5-10% недорозвиннутих спорогонів з аномальними або несформованими, без спор, коробочками. Очевидно, високий рівень забруднення повітря та техноземів на відвалах вугільних шахт (Баранов, 2008) істотно впливає на спорогенез моху. Натомість з території підземної виплавки сірки до 95% спор були повністю сформованими і життєздатними (див. вкладку, рис. 7.15).

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 (Hasse, 2007; Żarnowiec et al., 2019). *C. introflexus* утворює спеціалізовані безстатеві репродуктивні органи – світло-зелені, легко опадаючі верхівки стебел (див. вкладку, рис. 7.12), які мають апікальну клітину і тому проростають у пагін без утворення протонемної дернини.

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* з девастрованих територій 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 та швидкого заселення нових ділянок.

ПІДСУМКИ

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.

Мохоподібні є однією з найдавніших груп наземних рослин, які завдяки їх високій толерантності до екстремальних умов середовища, заселяють майже всі кліматичні зони на Землі (Pressel et al., 2007; Glime, 2013). Ці вищі гаплоїдні рослини розвиваються своїм шляхом, за своїми специфічними законами. Мохоподібні можуть витримувати великі перерви у водозабезпеченні, перебувати весь цей час у стані повного висихання, здатні переносити зневоднення до повітряно-сухого стану. На піщаних субстратах, де лімітуючим екологічним фактором є вологість місцевиростання, усі домінантні види є пойкилоксерофітами, що здатні витримувати повне зневоднення без шкоди для організму і переходити при цьому до стану криптобіозу. Для цих видів часте сильне зневоднення до повітряно-сухого стану є нормою реакції (Greenwood, Stark, 2014; Gao et al., 2018).

Як стверджують деякі автори, пойкилогідрія є важливою частиною комплексу ознак, які дають можливість мохоподібним бути успішними в багатьох типах середовища існування (Proctor, Tuba, 2002; Proctor, 2010; Stark, 2017;). Більшість видів мохів ростуть дернинами і демонструють клональні або колоніальні форми життя (During, 2001; Glime, 2013). Розвиток і морфологія окремих рослин у моховій дернині генетично детерміновані. Проте під впливом екологічних умов на структурну організацію життєвої форми мохоподібні проявляють високу пластичність. Існування в дернині має багато переваг та компенсацій через відсутність спеціалізованих анатомічних структур, характерних для судинних рослин. Такі групові конструкції мають дві критично важливі ознаки для життя на суші: транспорт і утримання води та механічна стійкість. Залежно від характеру провідності води мохоподібні поділяють на дві групи: ектогідричні та ендогідричні. Більшість мохів ектогідричні рослини, у яких рух води переважно починається не із субстрату, а апікально з поверхні слані, верхівок пагонів і листків після дощу, туману або роси. Ендогідричні мохи, як правило, мають поверхні з водонепроникними клітинними оболонками, які зменшують поглинання води. У центральному пучку стебла мохів (представників роду *Polytrichum*

і *Dawsonia*, а також у багатьох видів печіночників порядку Marchantiales), знаходиться система трахеїдоподібних провідних клітин (гідроїдів) і ситоподібних трубок (лептоїдів), які проводять воду і цукри відповідно (Ligrone et al., 2000; Sokolowska et al., 2017). З віком мохових дернин починає переважати зовнішня провідність, оскільки зовнішня вода рухається швидше, ніж внутрішньо, унаслідок меншого тертя. Вода з поверхні листків мохів рухається по центральному пучку вниз, а не вгору, як у судинних рослинах (Zajaczkowska et al., 2016). Присутність значної кількості зовнішньої капілярної води у мохоподібних, клітини яких насичуються швидко і легко є фундаментальною фізіологічною відмінністю від судинних рослин, у яких найчастіше виникає проблема насичення листків вологою.

Отже, мохоподібні мають здатність пристосовуватися до впливу навколишнього середовища, змінюючи форму та організацію дернин залежно від умов зволоження, та можуть бути індикаторами вологості місцевиростань.

Адаптація бріофітів до мікрокліматичних умов місцевиростань проявляється у формі росту та морфологічній структурі мохових дернин, що є важливими екологічними бріоіндикаторними показниками. На розподіл мохоподібних на екологічні групи головним чином впливають макрокліматичні фактори та особливості мікросередовища: інтенсивність світла (затінення), вологість і температура. Біомаса і проективне покриття мохоподібних є ключовими показниками, що відображають життєздатність мохоподібних (Rabyk et al., 2018; Lobachevska et al., 2019). Такі дані важливі для моделювання реакції цілої екосистеми на зміну умов середовища та сприяють з'ясуванню екологічної ролі мохоподібних у відновленні порушеної екосистеми. Екологічні механізми багатства мохоподібних і структури їх розподілу залежно від градієнтів мікрокліматичних умов все ще потребують подальшого вивчення.

Встановлено, що навіть незначна кількість біомаси мохоподібних суттєво впливає на приживання судинних рослин, а в деяких ценозах мохи впливають на структуру їх угруповань (Трофимец, Ипатов, 1990; Баталов, Шаврина, 2004). На заселених мохами порушених територіях, відмерлі рештки гаметофітів збагачують субстрат, що є важливою ланкою первинного ґрунтоутворюючого процесу та створюють сприятливі мікрокліматичні умови для регенерації судинних рослин (Кияк, Баїк, 2011, 2012; Рабик та ін., 2015; Кууак, Баїк, 2016; Карпінець та ін., 2016; Lobachevska et al., 2019; Кууак et al., 2020).

Бріофіти відіграють важливу роль в сукцесійних процесах на девастрованих територіях, на яких спочатку інші рослини не можуть рости. Заселяючи такі порушені території піонерні мохові дернини утворюють

нову сукцесію зі зміною вологості, мінерального та органічного статусу субстрату. Участь мохоподібних у ревіталізації рослинного покриву техногенно порушених екосистем визначається їх високою толерантністю до висушування, здатністю відновлювати ґрунт унаслідок затримування і злипання частинок ґрунту, запобігаючи його ерозії, поглинають і утримують вологу завдяки чому зменшують поверхневий стік (Belnap, Weber, 2013; Карпінєць та ін., 2014a; Pointing, 2016; Alexander et al., 2016; Kyuak, Baik, 2016; Puczek et al., 2018; Gao et al., 2018; Cheng et al., 2019; Ćosić et al., 2020). Завдяки специфічним властивостям метаболізму мохові дернини здійснюють відчутний вплив на хімічну реакцію ґрунту, пришвидшуючи обмін катіонів у біогеохімічному кругообігу, впливають на циркуляцію органічного карбону і поживних речовин через вивільнення у ґрунтові розчини мінеральних і органічних сполук, синтез фенольних речовин з широким спектром антимікробної дії, що сприяє розвитку потужної підстилки, у якій набагато повільніше відбуваються процеси мінералізації, нагромаджуються біогенні елементи та створюються сприятливі умови для росту підземних органів судинних рослин (Maik, 2005; Li et al., 2007; Zheng et al., 2009; Jia et al., 2014; Xiao et al., 2014; Jackson, 2015; Zhang et al., 2016; Bueno de Masquita et al., 2017; Gesheva et al., 2017). Бріофітний покрив відіграє важливу роль у колообігу нітрогену не лише в субстраті, а й змінює його циклізацію в екосистемі (Reed et al., 2002). Бріофіти значною мірою визначають структуру рослинного покриву, захищаючи насіння судинних рослин від дії екстремальних температур і підвищуючи життєздатність їх проростків.

За участю бріофітів покращується структура та властивості субстрату, завдяки чому здійснюються взаємовигідні біотичні зв'язки між мікрофлорою та рослинами, що відображається на суттєвому збільшенні чисельності основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів (сапрофітів, целюлозоруйнуючих бактерій, олігонітрофілів та нітрогенфіксаторів) у субстраті під моховим покривом (Kuzmishyna et al., 2014; Janicka-Maestre et al., 2015; Delgado-Baquerizo et al., 2018; Kyuak et al., 2020).

Біологія, фізіологія та екологія мохоподібних істотно відрізняються від судинних рослин, насамперед унаслідок невеликих розмірів. Толерантність до висушування, здатність втрачати практично всю вільну внутрішньоклітинну воду, а потім швидко відновити нормальну функцію після регідrataції, є однією з найзнаменніших особливостей мохоподібних (Лобачевська, 2014; Gao et al., 2018). На відміну від судинних рослин, листяні пагони мохоподібних швидко врівноважуються з водним потенціалом у їх оточенні і мають тенденцію бути або повністю гідратними, або висушеними, і метаболічно неактивними. Час, необхідний

для відновлення після висушування, збільшується, а ступінь відновлення зменшується залежно від тривалості висушування; обидва також залежать від температури та інтенсивності висушування (Лобачевська, Бойко, 2015). Толерантність принаймні у деяких видів демонструє фенотипну пластичність. Чоловічі та жіночі гаметофіти, а також гаметофіти та спорофіти можуть відрізнятися за толерантністю (Лобачевська, Соханьчак, 2017; Vaughman et al., 2017). Толерантність до висушування має важливе значення для поширення і проростання спор та вегетативних пропагул. Результати філогенетичних та екологічних досліджень свідчать про те, що толерантність до десикації є примітивною ознакою наземних рослин, втраченою у процесі еволюції гомогідричною судинно-рослинною системою пагонів, але яка збереглася у спорах, пилку та насінні та повторно еволюціонувала у вегетативних тканинах мохоподібних (Stark, 2017).

У мохоподібних вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду та адаптації до екстремальних і нестійких умов природного середовища завдяки реалізації різноманітних можливостей вегетативного розмноження і тривалому збереженню банку життєздатних діаспор (McDaniel, Perroud, 2012; Haig, 2016; Batista et al., 2018). Гаплоїдні гаметофіти мохоподібних переважно поширюються завдяки клональному росту, а статеве розмноження присутнє локально, в межах зони, що визначається діапазоном руху чоловічих гамет. Жіночі особини зазвичай кількісно переважають над чоловічими, ймовірно, тому що витрачають менше ресурсів на утворення статевих органів, є значно конкурентоспроможніші завдяки пришвидшеному росту і більшому проективному покриттю. Такі властивості спричиняють велику кількість одностатевих дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних рослин. Рідкість утворення спор або вегетативна конкуренція може призвести до одностатевих популяцій, не здатних розмножуватися статевим способом.

Результати досліджень свідчать про важливість взаємодії між умовами навколишнього середовища та демографічними факторами для формування співвідношення статей у домінантних дводомних видів на антропогенно трансформованих територіях (Лобачевська, 2012в; Лобачевська, Рабик, 2012; Лобачевська, Соханьчак, 2017). Конкуренція статей за місцеві ресурси середовища рідше є основним чинником зміни співвідношення статей у популяціях. Подальша проблема полягає у визначенні впливу міграційних та екологічних факторів, таких як наявність води, на прояв статевої експресії, смертності, а з часом і на траєкторію зміни статевого співвідношення.

Визначення змін співвідношення статей у досліджених мохоподібних залежно від екологічних умов локалітетів було обмежене великою кількістю стерильних рослин у більшості мохових дернин. Таке обмеження долається використанням зв'язаних із статтю молекулярних маркерів, які забезпечують простий засіб визначення статі стерильних рослин. Метод встановлення надійних, зв'язаних із статтю, маркерів не є тривіальним і вимагає скринінгу великої кількості поліморфних локусів у популяції та підтвердження молекулярним еволюційним аналізом. На сьогодні для мохів таке тестування проводилось лише в модельній системі *Ceratodon purpureus* (McDaniel et al., 2007, 2013).

Встановлено, що більшість домінантних дводомних видів мохоподібних завдяки стратегії збереження енергії чергують періоди безстатевого та статевого розмноження, що забезпечує їм істотно вищу життєздатність, репродуктивну та генетичну мінливість для ефективного поширення і заселення девастрованих територій. Дослідження особливостей зміни статевого і безстатевого розмноження та співвідношення статей у дводомних видів мохів сприяють з'ясуванню природної історії різностатевих особин їх статевому диморфізму і значній пластичності розвитку, а також факторів, що регулюють генетичну передачу від одного покоління до наступного. Визначено, що характер співвідношення статей може істотно впливати на закономірності генетичних змін у популяціях та мати серйозні наслідки для оцінки їх довготривалої стійкості на девастрованих територіях.

Отже, мохоподібні, зберігаючи життєві функції в мінливих екологічних умовах природного середовища, реалізують адаптивні реакції організму та адаптивні взаємозв'язки бріоугруповань у життєвих стратегіях, життєвих формах, а також у низці поколінь статевого чи вегетативного поновлення, що забезпечує максимальне пристосування до умов антропогенно трансформованого середовища та активну участь у його ревіталізації.

ЛІТЕРАТУРА

Агурова І.В. (2006). Еколого-популяційна характеристика рослинного покриву відвалів вугільних шахт у Донбасі (життєвість, динаміка, прогнозування): автореф. дис. ...ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 – “Екологія”. Дніпропетровськ: 2006. 20 с.

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

Базилевич Н.И., Панкова Е.И. (1970). Учет засоленных почв. Методические рекомендации по мелиорации солонцов и учету засоленных почв. М.: Колос, 80–112.

Баишева Э.З. (2007). Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны. *Успехи современной биологии*, **127**(3): 316–333.

Баранов В.І. (2008). Екологічний опис породного відвалу вугільних шахт ЦЗФ ЗАТ “Львівсистеменерго” як об’єкта для озеленення. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **46**: 172–178.

Баранов В.І., Бешлей С.В., Соханьчак Р.Р., Козловський М.П. (2011). Вміст пігментів і структура хлоропластів куничника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) за умов росту на відвалах породи вугільних шахт. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **5**(3): 97–102.

Баранов В.І., Книш І.М., Блайда І.А. та ін. (2012). Очерет звичайний – фіторемедіант важких металів у дренажних канавах породних відвалів вугільних шахт. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **6**(1): 93–100.

Бардунов Л.В. (1984). Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 158 с.

Бардунов Л.В. (1989). Основные аспекты практического применения мохообразных. *Бот. журн.*, **74**(3): 406–413.

Барсуков О.О. (2015). Мохоподібні Харківської області: автореф. дис. ...ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 – “Ботаніка”. Київ: 2015. 22 с.

Баталов А.Е., Шаврина Е.В. (2004). Мониторинг растительности на Ардалинском нефтяном месторождении. *Вестник Поморского университета. Сер. “Естественные и точные науки”*, **2**(6): 53–56.

Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка, 1987. Вип. I, 180 с.; 1988. Вип. II, 179 с.; 1989. Вип. III, 176 с.

Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. (2003). Флора мохів України. К.: Академперіодика, IV, 255 с.

Башуцька У.Б. (2002). Біоморфологічна структура флори породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району. *Наук. вісник УкрДЛТУ. Зб. наук.–техн. праць. Львів, УкрДЛТУ*, **12.8**: 76–79.

Башуцька У.Б. (2003). Флороценотипична структура флори породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району. *Наук. вісник УкрДЛТУ*. Зб. наук.–техн. праць. Львів, УкрДЛТУ, **13.1**: 52–57.

Башуцька У.Б. (2006а). Мікрокліматичні умови породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району. *Міжвідомчий науково–технічний збірник: Лісове господарство, лісова, паперова деревообробна промисловість*, **32**: 48–51.

Башуцька У.Б. (2006б). Сукцесії рослинності породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району. Львів: РВВ НЛТУ України, 180 с.

Бессонова В.П. (1992). Вплив важких металів на пігментну систему листка. *Укр. ботан. журн.*, **49**(2): 63–66.

Бешлей С.В., Баранов В.І., Ващук С.П. (2011). Оцінка токсичності субстратів відвалів вугільних шахт методом біотестування. *Науковий вісник НЛТУ України*, **21**: 98–102.

Бешлей С.В., Баранов В.І., Микієвич І.М. (2010). Зміна субстратів відвалів породи Червоноградського гірничопромислового району при заростанні кунічиною наземним (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth). *Біологічні студії / Studia Biologica*, **4**(2): 75–82.

Білоніжка П., Дяків В. (2009). Хімічний та мінеральний склад відходів збагачення калійних руд Стебницького родовища та їхній вплив на довкілля. *Вісн. Львів. ун-ту. Серія геол.*, **23**: 162–174.

Билонога В.М. (1989). Сукцесии растительности на отвалах серных месторождений Предкарпатья: автореф. дисс. ...степень канд. биол. наук: спец. 03.00.16 – “Экология”. Днепропетровск: 1989. 20 с.

Білонога В.М. (1989). Рослинність відвалів сірчаних родовищ Львівської області. *Укр. ботан. журн.*, **46**(1): 26–29.

Білонога В., Малиновський А. (2001). Первинні сукцесії техногенних ландшафтів сірчаних родовищ. Екологічні проблеми природокористування та біорізноманіття Львівщини. *Праці Наукового товариства імені Шевченка. Екологічний збірник*, **VII**: 75–82.

Бойко І.В., Лобачевська О.В. (2016). Мінливість вмісту водню пероксиду та вуглеводів у мохів із різною стійкістю до висушування в умовах дегідратації та регідратації. *Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол.*, **71**: 238–244.

Бойко М.Ф. (1978). Про синузії мохоподібних. *Укр. ботан. журн.*, **35**(1): 87–92.

Бойко М.Ф. (1999а). Анализ бриофлоры степной зоны Европы. Киев: Фитосоцицентр, 180 с.

Бойко М.Ф. (1999б). Мохообразные в ценозах степной зоны Европы: Монография. Херсон: Айлант, 160 с.

Бойко М.Ф. (2008). Чекліст мохоподібних України. Херсон: Айлант, 232 с.

Бойко М.Ф. (2010а). Червоний список мохоподібних України. Рідкісні та зникаючі види мохоподібних України. Херсон: Айлант, 94 с.

Бойко М.Ф. (2010б). Інцертофіли – домінуючий тип екохемоморф мохоподібних степової зони України. *Чорн. Бот. журн.*, **6**(4): 417–427.

Бойко М.Ф. (2010в). Характеристика мохоподібних як індикаторів стану навколишнього середовища. *Чорн. Бот. журн.*, **6**(1): 35–40.

Бондаренко О.Ю. (2015). Флора пониззя Межиріччя Дністер–Тилігул: дис. ... ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 – “Ботаніка”. Одеса: 2015. 380 с.

Верех–Білоусова К. Й. (2010) Породні відвали вугільних шахт як техногенні родовища алюмінію, галію та германію. *Вісник КДУ імені Михайла Остроградського*, **2**(61).1: 105–107.

Вильде Р.О. (1990). Распространение жизненных форм мхов в зависимости от условий местообитания. *Новости систематики низших растений*, **27**: 128–140.

Водопьянов В.В., Киреева Н.А., Григориади А.С., Якупова А.Б. (2009). Влияние нефтяного загрязнения почвы на ризосферную микробиоту и моделирование процессов биodeградации углеводов. *Вестник ОГУ*, **6**(100): 545–547.

Гайдин А.М., Зозуля І.І. (2006). Ревіталізація і постмайнінг. *Матеріали міжнародної конф. “Форум гірників – 2006”*. Дніпропетровськ: Національний гірничий ун-т, 180–200.

Гапон С.В. (2010). Епіфітні бріоугруповання Лісостепу України: Аналіз флори і бріосинтаксономія. *Укр. ботан. журн.*, **67**(3): 446–453.

Гапон С.В. (2011). Мохоподібні Лісостепу України (рослинність та флора): дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.05.00 – “Ботаніка”. Київ: 855 с.

Гапон С.В. (2012). Географічна структура бріофлори Лісостепу України. *Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Серія біол.*, **32**: 55–59.

Гапон С.В. (2013). Методичний аспект дослідження мохової рослинності. *Укр. ботан. журн.*, **70**(3): 292–297.

Гірничий енциклопедичний словник. (2004). 3. За ред. В.С. Білецького. Донецьк: Східний видавничий дім, 752 с.

Геохімічні дослідження впливу на екологію м. Борислав пластових флюїдів Бориславського нафтогазоконденсатного родовища: звіт про створення НТП. (2001). Львів. від-ня Укр. держ. геологорозв. ін-ту. Львів, 63 с.

Глухов А.З., Хархота А.І., Прохорова С.І., Агурова І.В. (2010). Теоретические предпосылки популяционного мониторинга фиторекультивации техногенных земель. *Екологія та ноосферологія*, **21**(3–4): 50–56.

Голубець М.А. (2000). Екосистемологія: монографія. Львів: Поллі, 316 с.

Голубець М.А., Козак І.І. (1994). Основні риси антропогенної дегресії біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні. Антропогенні зміни біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні. За ред. М.А. Голубця. Київ: Наук. думка, 17–22.

Горова А.І., Кулина С.Л. (2008). Оцінка токсичності ґрунтів Червоноградського гірничопромислового району за допомогою ростового тесту. *Вісн. Львів. ун-ту, Серія біол.*, **48**: 189–194.

Горова А. І., Кулина С. Л. (2009) Біоіндикаційна оцінка токсичності поверхневих водойм в зоні впливу Червоноградської групи шахт. *Матер. II-го Всеукраїнського з'їзду екологів з міжнародною участю*. Вінниця: ФОП Данилюк: 527–530.

Горова А., Кулина С., Шкреметко О. (2011). Про біоіндикаційну оцінку впливу на довкілля ставків-накопичувачів шахтних вод (на прикладі Червоноградського гірничопромислового регіону). *Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол.*, **56**: 221–226.

ГОСТ 26424–85. (1985). Почвы. Метод определения ионов карбоната и бикарбоната в водной вытяжке. Введен 1986–01–01. М.: Издательство стандартов, 5 с.

ГОСТ 26425–85. (1985). Почвы. Методы определения иона хлорида в водной вытяжке. Введен 1986–01–01. М.: Издательство стандартов, 9 с.

ГОСТ 26426–85. (1985). Почвы. Методы определения иона сульфата в водной вытяжке. Введен 1986–01–01. М.: Издательство стандартов, 8 с.

ГОСТ 26428–85. (1985). Почвы. Методы определения кальция и магния в водной вытяжке. Введен 1986–01–01. М.: Издательство стандартов, 8 с.

Гришина Л.А. (1986). Гумусообразование и гумусное состояние почв. Москва: МГУ, 242 с.

Гудзь В.П., Лісовал А.П., Андрієнко В.О., Рибак М.Ф. (2007). Землеробство з основами ґрунтознавства і агрохімії (друге видання). Підручник. (за редакцією Гудзя В. П.). К: Центр учбової літератури, 408 с.

Демкив О.Т., Сытник К.М. (1985). Морфогенез архегоніат. Київ: Наук. думка, 204 с.

Джура Н.М., Романюк О.І., Гонсьор Я., Цвілінюк О.М., Терек О.І. (2006). Використання рослин для рекультивації ґрунтів, забруднених нафтою і нафтопродуктами. *Екологія та ноосферологія*, **17**(1–2): 55–60.

Дідух О.І., Мальований М.С., Шпаківська І.М. (2008). Фізичні властивості ґрунтів у межах посттехногенного ландшафту Яворівського ДГХП “Сірка”. *Вісник Нац. ун-ту “Львівська політехніка”*, **609**: 225–233.

Дригулич П.Г., Пукіш А.В. (2011). Дослідження стану загазованості території Бориславського нафтового родовища. *Наук. вісн. ІФНТУНГ*, **4**: 71–76.

Дригулич П.Г. Пукіш А.В. (2013). Проблеми урбанізованих територій під час розробки нафтогазових родовищ (на прикладі міста Борислава). *Нафтогазова галузь України*, **2**: 44–49.

Загороднюк Н.В. (2015). Лісові масиви півдня України як оселища мохоподібних. *VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я*: збірн. тез та доповідей (Херсон, 19 травня 2015 р.). Х.: Айлант, 25–27.

Зайцев Т.Н. (1984). Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 424 с.

Запрометов М.Н. (1993). Специализированные функции фенольных соединений в растениях. *Физиол. растений*, **40**(6): 921–931.

Запрометов М.Н. (1993). Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 272 с.

Зборщик М. П., Осокин В. В. (1990). Предотвращение самонагрева горных пород. К.: Техника, 176 с.

Зборщик М. П., Осокин В. В. (1996). Предотвращение экологически вредных проявлений в породах угольных месторождений. Донецк: ДонГТУ, 178 с.

Звягинцев Д.Г. (1991). Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 304 с.

Зеров Д.К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. К.: Наукова думка, 356 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. (2003). Флора средней части европейской России. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: КМК, 608 с.

Игнатов М.С. (2004). Флора средней части европейской России. 2: Fontinalaceae – Amblistegiaceae. М.: КМК, 335 с.

Ипатов В.С., Тархова Т.Н. (1982). Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом. *Экология*, **4**: 27.

Ипатов В.С., Трофимец В.И. (1988). Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках. *Экология*. **1**: 19–23.

Іванов Є.А. (2004). Радіоекологічні дослідження. Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 141 с.

Карнаухов А.И., Безнис А.Т. (1992). Бионеорганическая химия. Киев: Вища школа, 223 с.

Карпин О., Цвілінюк О., Терек О., Диньо З., Шимон Л. (2009). Антиоксидантна активність і вміст поліфенолів у рослинах *Carex hirta* L. та *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) за дії нафтового забруднення. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **3**(2): 109–115.

Карпінець Л.І., Лобачевська О.В., Баранов В.І. (2014). Вплив бріофітного покриву на умови едафотопу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **65**: 255–265.

Карпинець Л.І., Лобачевська О.В., Баранов В.І. (2014а). Вплив бріофітів на вміст макроелементів та органічного Карбону у техноземах породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу. *Вісник Харків. ун-ту. Серія: біол.*, **3**: 52–58.

Карпинець Л.І., Лобачевська О.В., Баранов В.І. (2014б). Вплив бріофітного покриву на умови едафотопу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **65**: 255–265.

Киреева Н.А., Кабиров Т.Р., Дубовик И.Е. (2007). Комплексное биотестирование нефтезагрязненных почв. *Теоретическая и прикладная экология*, **1**: 65–69.

Кияк Н.Я. (2007). Особливості накопичення іонів свинцю та їх вплив на стан прооксидантно-антиоксидантної системи у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. *Чорн. Бот. журн.*, **3**(1): 56–64.

Кияк Н.Я. (2013). Особливості адаптації моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **63**: 148–157.

Кияк Н.Я., Баїк О.Л. (2011). Участь бріофітів у відновленні дегазованих територій сірчаного видобутку. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **6**(2): 22–36.

Кияк Н.Я., Баїк О.Л. (2012). Роль бріофітного покриву у ренатуралізації техногенних субстратів на території видобутку сірки. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **59**: 114–121.

Кияк Н.Я., Буньо Л.В. (2012). Механізми пристосування моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **6**(3): 165–176. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2017.76.11>

Кияк Н.Я., Буньо Л.В. (2017). Механізми пристосування бріофітів до сольового стресу на території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **76**: 87–96. doi: <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2017.76.11>

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. (2015). Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу в місцях видобутку сірки. *Укр. ботан. журн.*, **72**(6): 566–573.

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. (2016). Оцінка окиснювального стресу моху *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. залежно від впливу гравітації. *Косм. наука технол.*, **22**(4): 58–66. <https://doi.org/10.15407/knit2016.04.058>

Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. (2003). Под ред. Е.Л. Кордюм. К.: Наук. думка, 277 с.

Книш І.Б., Харкевич В.В. (2003). Розподіл вмісту хімічних елементів у породах териконів Червоноградського гірничо-промислового району. *Вісн. Львів. ун-ту. Серія геол.*, **17**: 148–158.

- Ковда В.А. (1985). Биогеохимия почвенного покрова. М.: Наука, 262 с.
- Козловський В. (2008). Важкі метали в ґрунтах техногенних ландшафтів родовищ самородної сірки Передкарпаття (Україна). *Ґрунтознавство*, **9**(3): 101–107.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. (2014). Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях. *Вісник Харк. націон. аграрного ун-ту. Сер.: біол.*, **2**: 6–22. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnauiol_2014_2_3
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. (2010). Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев: Основа, 352 с.
- Копач І.В. (1998). Екологічні проблеми на Бориславському нафтовому родовищі. *Тези доп. міжнар. наук.-техн. наради*, Київ, 12–14 квітня 1998: 9.
- Копій Л.І. (2006). Шляхи поліпшення екологічного стану довкілля Яворівщини. *Вісник НТШ*. Львів: НТШ, **35**: 45–47.
- Кошкин Е.И. (2010). Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 638 с.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. (2006). Физиология растений. М.: Высш. школа, 742 с.
- Кузярін О.Т. (2012). Нові відомості про поширення адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. в Україні. *Укр. ботан. журн.*, **69**(3): 416–422.
- Кузярін О.Т. (2013). Бріофлора вугільних відвалів Львівсько–Волинського промислового регіону. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **7**(1): 105–114.
- Кучерявий В.П. (2003). Фітомеліорація: навч. посібник. Львів: Світ, 540 с.
- Кучерявий В.П., Мануйлова Г.М. (2000). Девастовані ландшафти Яворівщини та шляхи їх фітомеліорації. *Наук. вісник УкрДЛТУ: до 125-річчя УкрДЛТУ*. Львів: УкрДЛТУ, **10.1**: 119–122.
- Кучманич Н. (2014). Бориславське нафтогазове родовище – тенденції змін екостану довкілля. *Вісник Львів. ун-ту. Серія геогр.*, **45**: 355–361.
- Лазаренко А.С. (1955). Определитель листовых мхов Украины. Киев: Изд-во АН УССР, 468 с.
- Лазаренко А.С., Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н. (1971). Атлас хромосом листовых мхов СРСР. Киев: Наук. думка, 143 с.
- Лакин Г.Ф. (1990). Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. М.: Высш. школа, 352 с.
- Лапина Г.П., Чернавская Н.М., Литвиновский М.Е., Сазанова С.В. (2007). Влияние нефти на пигментный состав сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris*. *Электронный научный журнал “Исследовано в России”*, **53**: 28–36.

Лелик Б.И. (1990). Геологические особенности распространения редких и рассеяных элементов в угленосных отложениях Львовско–Волынского бассейна: автореф. дисс. ...степень канд. геол.–мин. наук.–Львов: 1990. 19 с.

Лисецкий Ф.Н., Голушов П.В., Кухарчук Н.С., Чепелев О.А.(2005). Экологические аспекты воспроизводства почвенно-растительного покрова в нарушенных горнодобывающей промышленностью ландшафтах. *Электронный научный журнал “Исследовано в России”*: <http://zhurnal.aprelarn.ru/articles/2005/217.pdf/>

Лобачевська О. (2004). Репродуктивна фенологія моху *Orthotrichum obtusifolium* Brid. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **36**: 215–219.

Лобачевська О.В. (2008). Вміст вільного проліну та активність антиоксидантного захисту за стресових умов. *Чорн. бот. журн.*, **4**(2): 230–236.

Лобачевська О.В. (2011). Екологічні особливості та репродуктивна стратегія мохоподібних на антропогенно трансформованих територіях. *Наукові записки Терноп. держ. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: біол.*, **2**(47): 109–113.

Лобачевська О.В. (2012а). Вплив мохоподібних на кислотність та вміст вологи у верхньому шарі техногенного ґрунту. *Міжнар. наук.-практ. конф.*, Дніпропетровськ, 2012: 235–237.

Лобачевська О.В. (2012б). Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району. *Чорн. бот. журн.*, **8**(1): 67–77.

Лобачевська О.В. (2012в). Репродуктивна стратегія мохоподібних на дегазованих територіях видобутку сірки (Львівська область). *Укр. ботан. журн.*, **69**(5): 406–416.

Лобачевська О.В. (2012г). Сезонні зміни пігментного комплексу *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенно трансформованих територій. *IV відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я, присвячений ювілею професора Михайла Федосійовича Бойка*: Зб. тез доп. Херсон: Айлант, 16 с.

Лобачевська О.В. (2014). Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища. *Чорн. Бот. журн.*, **10**(1): 48–60. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Chbj_2014_10_1_8.

Лобачевська О.В., Бойко І.В. (2015). Морфофізіологічні пристосування мохів *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) до періодичного висушування. *Укр. ботан. журн.*, **72**(6): 559–565.

Лобачевська О.В., Демків О.Т. (1990). Мінливість вмісту ДНК в ядрах листяних мохів. *Укр. ботан. журн.*, **47**(2): 17–24.

Лобачевська О.В., Рабик І.В. (2012). Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку. *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **60**: 145–155.

Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. (2010). *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид моху для флори України. *Укр. ботан. журн.*, **67**(3): 432–437.

Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. (2017). Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини. *Укр. ботан. журн.*, **74**(1): 6–55. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/178429>

Мануїлова Г.М. (2004). Розвиток рослинності на деастрованих землях гірничодобувних підприємств. *Науковий вісник УкрДЛТУ*, **14**.4: 34–37.

Марискевич О.Г., Шпаківська І.М., Дідух О.І. (2005). Формування ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП “Сірка”. *Науковий вісник Чернівецького ун-ту. Серія біол.*, **251**: 175–185.

Матолич Б.М., Ковальчук І.П., Іванов Є.А. та ін. (2009). Природні ресурси Львівщини. Львів: ПП Лукашук В.С, 120 с.

Машталер О.В. (2007). Біомоніторинг видами Bryophyta техногенно трансформованого середовища південного сходу України: автореф. дис. ... ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16. – “Екологія”. Дніпропетровськ: 2007. 20 с.

Медведев С.С. (2004). Физиология растений. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 336 с.

Медведев С.С. (2010). Кальциевая сигнальная система растительной клетки. Клеточная сигнализация. Отв. ред. А.Н. Гречкин. Казань: ФЭН, 26–36.

Мельник І.В., Лобачевська О.В. (2009). Роль кальцієвого статусу в адаптації *Funaria hygrometrica*. Матеріали дев'ятої конференції молодих учених “Наукові основи збереження біотичної різноманітності”, Львів, 15–16 жовтня 2009 р.: 158–160.

Мельничук В.М. (1956). Температурний режим мохових дернин. *Укр. ботан. журн.* **13**(2): 99–111.

Мельничук В.М. (1957). Матеріали до вивчення водного режиму листяних мохів. *Укр. ботан. журн.*, **14**(4): 52–64.

Мельничук В.М. (1961). Інтенсивність випаровування в *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bryol. eur. з різних місцезростань. *Укр. ботан. журн.*, **18**(1): 42–48.

Минеев В.Г. (1979). Практикум по агрохимии. Москва: Изд-во МГУ, 304 с.

Назаренко І.І., Польчина С.М. Нікорич В.А. (2004). Ґрунтознавство: Підручник. Чернівці: Книги, 400 с.

Нестерова Н.Г., Григорюк І.П. (2013). Особливості водного режиму деревних видів рослин в екологічних умовах м. Київ. *Збалансоване природокористування*, **2/3**: 89–95.

Николаева М.К., Маевская С.Н., Воронин П.Ю. (2015). Активность антиоксидантной и осмопротекторной систем и фотосинтетический газообмен проростков кукурузы в условиях засухи. *Физиол. раст.*, **62**(3): 340–348. doi:10.7868/S0015330315030136

Ніколайчук В.І., Белчгазі В.Й., Білик П.П. (2000). Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин. Ужгород, 210 с.

Панас Р.Н. (1989). Агроэкологические основы рекультивации земель. Львов: Изд-во при Львов. ун-те., 160 с.

Пешкова Н.В., Андреяшкина Н.И. (2006). Индикационный аспект географического анализа флористического состава растительных сообществ на склонах разной экспозиции. *Экология*, **2**: 116–121.

Пешкова Н. В., Андреяшкина Н. И. (2009). Структурно-функциональная организация нижних ярусов древесных сообществ в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале. *Экология*, **1**: 49–52.

Попович В.В. (2009). Характеристика осередків самозаймання породних відвалів вугільних шахт Нововолинського гірничопромислового регіону. *Наук. вісник УкрДЛТУ*: Зб. наук.-техн. праць. Львів: УкрДЛТУ, **19.12**: 77–82.

Потёмкин А.Д. (2007). Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta – особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений. *Ботан. журн.*, **92**(11): 1625–1651.

Практикум по агрохимии (2001). Учеб. пособие. 2–е изд., перераб. и доп. Под ред. В.Г. Минеева. М.: Изд-во МГУ, 689 с.

Приступа І.В., Шалімов І.В., Романчук Т.В. (2009). Динаміка вмісту фотосинтезуючих пігментів як фітоіндикаційний показник у представників роду *Juniperus*, що зростають в умовах промислового міста південного сходу України. *Питання біоіндикації та екології*, **1**: 23–30.

Рабик І.В. (2010). Аналіз життєвих форм бріофітів на відвалах сірковидобувних підприємств Львівщини. Матеріали десятої конференції молодих учених “*Наукові основи збереження біотичної різноманітності*”, Львів, 7–8 жовтня 2010 р.: 58–60.

Рабик І.В., Данилків І.С. (2004). Мохоподібні (Bryophyta) та антоцеротоподібні (Anthocerotophyta) Українського Розточчя. IV ботанічні читання пам’яті Й.К. Пачоського: збірник наукових праць міжнародної наукової конференції “Пачоський і сучасна ботаніка”. Херсон: Айлант, 66–72.

Рабик І.В., Данилків І.С. (2005). Життєві форми мохоподібних Українського Розточчя. *Наук. записки Терноп. педуніверситету. Серія біол.*, **25**(1–2): 6–11.

Рабик І. В., Данилків І. С., Щербаченко О. І. (2010). Структура і динаміка бріофітних угруповань на девастрованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства “Сірка”). *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **53**: 58–66.

Рабик І.В., Данилків І.С., Щербаченко О.І., Кіт Н.А. (2012). Сезонна динаміка бріофітного покриву на відвалі сірчаного видобутку. *Чорн. Бот. журн.*, **8**(1): 77–86.

Рабик І.В., Лобачевська О.В., Щербаченко О.І., Данилків І.С. (2017). Мохоподібні як індикатори відновлення посттехногенних ландшафтів видобутку сірки. *Чорн. Бот. журн.*, **13**(4): 468–480.

Рабик І.В., Щербаченко О.І., Данилків І.С. (2011). Участь мохоподібних у відновленні рослинного покриву на територіях підземної виплавки сірки Язівського родовища. *Наук. записки Терноп. держ. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біол.*, **2**(47): 120–124.

Рабик І.В., Щербаченко О.І., Данилків І.С. (2011). Вплив бріофітного покриву на зволоженість техногенних субстратів сірчаних родовищ. Матеріали IV міжнародної наукової конференції “Відновлення порушених природних екосистем”, Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р.: 318–320.

Рагуліна М.Є. (2010). Наземні мохи (Bryophyta) як індикатори рекреаційних впливів на лісові екосистеми (на прикладі Яворівського національного природного парку). *Наук. основи збереження біотичної різноманітності*: **1**(8), №1: 117–124.

Рагуліна М. Є. (2015). Участь мохоподібних у процесах самовідновлення техногенно порушених екосистем Волино–Поділля та Передкарпаття: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.16 – “Екологія”. Львів: 2015. 20 с.

Рагуліна М. Є., Вовк О. Б., Орлов О. Л. (2009). Функціональна роль бріофітів у ренатуралізації техногенно змінених екосистем Волино–Поділля. *Наук. зап. Держ. природозн. музею*, **25**: 117–124.

Рагуліна М.Є., Орлов О.Л. (2011). Мохоподібні (Bryophyta) як агенти ініціального ґрунтоутворення в техногенних екосистемах. *Наук. зап. Держ. природозн. музею*, **27**: 89–94.

Рыковский Г.Ф. Мохообразные Березинского биосферного заповедника. Минск: Наука и техника, 1980, 136 с.

Рыковский Г. Ф., Масловский О. М. (2004). Флора Беларуси. Мохообразные. Под ред. В.И. Парфенова. М.: Техналогия, 1, 437 с.

Рыковский Г. Ф., Масловский О. М. (2009). Флора Беларуси. Мохообразные. Под ред. В.И. Парфенова. М.: Белорусская наука, 2, 213 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, Ленингр. отд., 826 с.

Сетт І.В. (2002). До вивчення агрохімічних властивостей едафотопу та щільності популяцій рослин на териконниках Донбасу. *Промышленная ботаника. Сборник научных трудов*, **2**. 218–221.

Сетт І.В. (2004). Изучение структуры популяций растений на отвалах угольных шахт Донбасса. *Промышленная ботаника. Сборник научных трудов*, **4**: 221–227.

Скальный А.В. (2004). *Химические элементы в физиологии и экологии человека*. М.: Издательский дом “Оникс 21 век”, 216 с.

Скатинський Ю.П. Рудько Г.І., Федосєєв В.П. та ін. (1996). Оцінка екологічного стану геологічного середовища Червоноградського ГПР і умов водопостачання населенню. Звіт ДГП "Західукргеологія". Львів, 250 с.

Струєв М.И. Исаков В.И., Шпакова В.Б. и др. (1984). *Львовско-Волынский каменноугольный бассейн. Геолого-промышленный очерк*. К.: Наук. думка, 273 с.

Соханьчак Р.Р., Лобачевська О.В. (2012). Особливості впливу моху *Camptylorus introflexus* (Hedw.) Brid. на відновлення техногенних субстратів шахтних відвалів. *Біологічні Студії / Studia Biologica*, **6**(1): 101–108.

Строганов Б.П. (1973). Метаболизм растений в условиях засоления. 33-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 51 с.

Тархова Т.Н., Ипатов В.С. (1975). Влияние освещенности и опада на развитие некоторых видов мхов. *Экология*. № 1: 58–65.

Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. (1993). Практикум по микробиологии. Москва: Колос, 175 с.

Терек О.І. (2004). Механізми адаптації та стійкості рослин до несприятливих факторів довкілля. *Журн. агробіології та екології*, **1**(1-2): 41–56.

Терехова Э.Б., Ланина Р.И. (1978). Микроклимат отвалов Соколовско-Сарбайского горно-обогатительного комбината. *Растения и пром. среда*, **2**: 84–92.

Трохова О.Н. (2007). К вопросу фитотоксичности породы промышленных отвалов Донбасса. *Промышленная ботаника. Сборник научных трудов*, **7**: 80–84.

Трофимец В.И., Ипатов В.С. (1990). Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках. *Ботан. журн.*, **75**(8): 1102–1108.

Трофимов С.С. (1977). Восстановление техногенных ландшафтов Сибири: (теория и технология). Новосибирск: Наука СО, 159 с.

Улична К.О. (1980). Динаміка мохових синузій бучин Опілля. *Укр. ботан. журн.*, **37**(6): 45–48.

Улична К.О., Гапон С.В., Кулик Т.Г. (1989). К методике изучения эпифитных моховых обрастаний. *Проблемы бриологии в СССР*, Л.: Наука, 201–206.

Фецюх А., Буньо Л., Пацула О., Терек О. (2018). Екологічні проблеми, спричинені розробкою Прикарпатського родовища полімінеральних калійних руд у м. Стебник. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **12**(2): 157–166. <https://doi.org/10.30970/sbi.1202.537>

Фоновий вміст мікроелементів у ґрунтах України. (2003). Ред. А.І. Фатєєва, Я.В. Пащенко. Харків, 117 с.

Ходосовцев О.Є., Бойко М.Ф., Надєїна О.В., Ходосовцева Ю.А. (2015). Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів. *Чорн. Бот. журн.* **7**(1): 44–66.

Хоркавців Я.Д. (2011). Особливості стійкості мохів до ртуті. Матеріали IV міжнародної наукової конференції “Відновлення порушених природних екосистем”, Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р., Донецьк, 383–385.

Хоркавців Я.Д., Лобачевська О.В. (2011). Особливості генеративного розмноження домінантного виду *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку. *Наук. записки Терноп. держ. пед ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: біол.*, **2**(47): 150–155.

Хоркавців Я.Д., Рабик І.В., Данилків І.С. (2012). Аналіз видового складу мохоподібних на території нафтових родовищ м. Борислава. *Чорн. Бот. журн.*, **9**(2): 195–204.

Хрянин В.Н. (2007). Эволюция половой дифференциации у растений. *Физиол. раст.*, **54**(6): 945–952.

Цайтлер М.Й. (1999). Заростання ділянок забруднених нафтопродуктами (на прикладі Бориславського нафтового родовища). У кн.: Дослідження, охорона та збагачення біорозмаїття. Львів: УкрДЛТУ, 151–154.

Цайтлер М.Й. (2000). Видовий склад угруповань, що формуються як результат заростання територій, забруднених нафтопродуктами. Матеріали першої наукової конференції молодих учених м. Львова “Наукові основи збереження біотичної різноманітності”, Львів, 12–14 лютого 1998 р.: 101–105.

Чечуй О.Ф. (2011). Вміст фенольних сполук в насінні *Glycine max* L. при проростанні за умов оксидативного стресу, спричиненого впливом іонів кобальту та кадмію. *Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол.*, **30**: 197–200.

Шишак В., Ляска В. (2011). Городище Стебник у передгір’ї Карпат. *Дрогобицький краєзнавчий збірник. XIV–XV*: 29–37.

Щербаченко О.І., Рабик І.В., Кіт Н.А. (2012). Вплив мохів на водний і температурний режим субстрату відвалу сірчаного видобутку. *IV-й відкритий з’їзд фітобіологів Причорномор’я*, Херсон, 12–15 квітня 2012 р.: 25–26.

Щербаченко О.І., Рабик І.В., Лобачевська О.В. (2015). Участь мохоподібних у ренатуралізації дегазованих територій Немирівського родовища сірки. *Укр. ботан. журн.*, **72**(6): 596–602.

Ятчишин Ю. Й. (2007). Підвищення екологічної безпеки у безвідходних технологіях переробки багатокомпонентних солевмісних матеріалів: автореф. дис. ...ступеня канд. біол. наук: спец.: 21.06.01 – “Екологічна безпека”. Львів: 2007. 19 с.

Abed R.M., Al Kharusi S., Schramm A., Robinson M.D. (2010). Bacterial diversity, pigments and nitrogen fixation of biological desert crusts from the Sultanate of Oman. *FEMS Microbiology Ecology*, **72**(3): 418–428. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00854.x>

Ah-Peng C., Cardoso A.W., Flores O., West A., Wilding N., Strasberg D., Hedderson T.A. (2017) The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology*, **548**: 665–673. doi: 10.1016/j.jhydrol.2017.03.043

Alexander S., Aronson J., Whaley O., Lamb D. (2016). The relationship between ecological restoration and the ecosystem services concept. *Ecology and Society*, **21**(1): 34–43. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-08288-210134>

Arabzadeh N. (2012). The Effect of Drought Stress on Soluble Carbohydrates (Sugars) in Two Species of *Haloxylon persicum* and *Haloxylon aphyllum*. *Asian Journal of Plant Sciences*. **11**: 44–51.

Aronson J., Alexander S. (2013). Ecosystem restoration is now a global priority: time to roll up our sleeves. *Restoration Ecology*, **21**(3): 293–296.

Awasthi V., Nath V., Asthana A.K. (2010). Effect of Some Physical Factors on Reproductive Behavior of Selected Bryophytes. *International J. Plant Reproductive Biol.*, **2**(2): 141–145.

Ball B.A., Guevara J.A. (2015). The nutrient plasticity of moss-dominated crust in the urbanized Sonoran Desert. *Plant and Soil*, **389**: 225–235. doi: 10.1007/s11104-014-2355-7.

Bates J.W. (1990). Interception of nutrients in wet deposition by *Pseudoscleropodium purum*: an experimental study of the uptake and retention of potassium and phosphorus. *Lindbergia*, **15**: 93–98.

Batista W.V.S.M., Pôrto K.C., Santos N.D. (2018). Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of Northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, **32**(2): 3–313.

Baughman J.T., Payton A.C., Paasch A.E., Fisher K.M., McDaniel S.F. (2017). Multiple factors influence population sex ratios in the Mojave Desert moss *Syntrichia caninervis*. *American Journal of Botany*, **104**(5): 733–742.

Bell D., Lin Q., Gerelle W.K., Joya S., Chang Y., Taylor Z.N., Rothfels C.J., Larsson A., Villarreal J.C., Li F.W. et al. (2020). Organellomic data sets confirm a cryptic consensus on (unrooted) land-plant relationships and provide new insights into bryophyte molecular evolution. *American Journal of Botany*, **107**(1): 91–115. doi.org/10.1002/ajb2.1397

Belnap J., Weber B. (2013). Biological soil crusts as an integral component of desert environments. *Ecological Process*, **2**(11): 21–34. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-11>

Bewley J.D. (1979). Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annual of Review Plant Physiology*, **30**: 195–238.

Biermann R. (1999). Vegetationsoekologische Untersuchungen der *Corynephorus canescens*–Vegetation der suedlichen und oestlichen Nordseekueste sowie der Kattegatinsel Laesoe unter besonderer Beruecksichtigung von *Campylopus introflexus*. *Mitt Arbeitsgem. Geobot. Schleswig–Holstein Hamburg*, **59**: 1–148.

Bisang I., Ehrlén J. (2002). Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum*. *Bryologist*, **105**: 384–397.

Bisang I., Ehrlén J., Persson C., Hedenäs L. (2014). Family affiliation, sex ratio and sporophyte frequency in unisexual mosses. *J. Linn. Soc. Bot.*, **174**: 163–172.

Bisang I., Hedenäs L. (2005). Sex ratio patterns in dioecious bryophytes revisited. *J. Bryol.*, **27**: 205–219.

Bisang I., Hedenäs L. (2013). Males are not shy in the wetland moss *Drepanocladus lycopodioides*. *Internat. J. Plant Sci.*, **174**: 733–739.

Blackstock T.H. (2018). Apparent increase in fertility of *Lunularia cruciata* (L.) Lind. (Marchantiophyta) in Britain associated with climate change. *Journal of Bryology*, **40**: 377–383.

Blay E.S., Schwabedissen S.G., Magnuson T.S., Aho K.A., Sheridan P.P., Lohse K.A. (2017). Variation in biological soil crust bacterial abundance and diversity as a function of climate in cold steppe ecosystems in the Intermountain West, USA. *Microbial Ecology*, **74**(3): 691–700. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-0981-3>

Boiko M.F. (2014). The Second checklist of Bryobionta of Ukraine/ Чорн. Бот. журн., 10 (4): 426–487. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Chbj_2014_10_4_4.

Bowden R.D. (1991). Input, outputs and accumulation of nitrogen in an early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem. *Ecological Monographs*, **61**: 143–158.

Bowden W.B., Arscott D., Pappathanasi D. (1999). Roles of bryophytes in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **18**(2): 151–184. <https://www.jstor.org/stable/1468459>

Bowden, W.B., Arscott D.B., Pappathanasi D., Finlay J.C., Glime J.M., Lacroix J., Liao C.L., Hershey A., Lampella T., Peterson B., Wollheim W., Slavik K., Shelley B., Chesterton M.B., Lachance J.A., Leblanc R.M., Steinman M., Suren A.M., Group S.B. (1999). Roles of Bryophytes in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **18**: 151–184.

Bowker M.A., Stark L.R., McLetchie D.N., Mishler B.D. (2000). Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *American Journal of Botany*, **87**: 517–526.

Bragina A., Berg C., Müller H., Moser D., Berg G. (2013). Insights into functional bacterial diversity and its effects on Alpine bog ecosystem functioning. *Scientific Reports*, **3**: 19–28. <https://doi.org/10.1038/srep01955>

Brisbee K.E., Gower S.T., Norman J.M., Nordheim E.V. (2001). Environmental control on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. *Oecologia*, **129**: 261–270.

Brown D.H. (1982). Mineral nutrition. In: Smith, A. J. E. (ed.). *Bryophyte Ecology*, London: Chapman & Hall: 383–444.

Brown, D.H., Bates J.W. (1990). Bryophytes and nutrient cycling. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **104**: 129–147.

Bryophyte Biology (2000). Eds. Shaw A.J., Goffinet B.J. Cambridge University Press: 476 p.

Brzyski J.R., Adams K.J., Walter C.M., Gale K.H., Mc Letchie D.N. (2012). Characterization of 12 polymorphic microsatellite markers in the liverwort *Marchantia inflexa* (Marchantiaceae). *American Journal of Botany Primer Notes and Protocols*, **99**: 440–442. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200187>

Brzyski J.R., Wade T., McLetchie D.N. (2013). Reproductive allocation between the sexes, across natural and novel habitats, and its impact on genetic diversity. *Evol. Ecol.*, **28**: 247–261.

Budke J.M. (2019). The moss calyptra: A maternal structure influencing offspring development. *The Bryologist*, 122(3): 471. doi:10.1639/0007-2745-122.3.471

Budke J.M., Goffinet B. (2016). Comparative Cuticle Development Reveals Taller Sporophytes Are Covered by Thicker Calyptra Cuticles in Mosses. *Front Plant Sci.*, **7**: 832. doi: 10.3389/fpls.2016.00832

Bueno de Mesquita C.P., Knelman J.E., King A.J., Farrer E.C., Porazinska D.L., Schmidt S.K., Suding K.N. (2017). Plant colonization of moss-dominated soils in the alpine: Microbial and biogeochemical implications. *Soil Biology and Biochemistry*, **111**: 135–142. <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.008>

Cao W., Xiong Y., Zhao D., Tan H., Qu J. (2020). Bryophytes and the symbiotic microorganisms, the pioneers of vegetation restoration in karst rocky desertification areas in south-western China Applied. *Microbiology and Biotechnology*, **104**: 873–891. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10235-0>

Carrera-Martinez D., Mateos-Sanz A., López-Rodas V., Costas E. (2010). Microalgae response to petroleum spill: An experimental model analyzing physiological and genetic response of *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) to oil samples from the tanker Prestige. *Aquatic Toxicology*, **97**: 151–159.

Carter D.W., Arocena J.M. (2000). Soil formation under two moss species in sandy materials of central British Columbia (Canada). *Geoderma*, **98**(3–4): 157–176. doi: 10.1016/S0016-7061(00)00059-8

Castetter R.C., McLetchie N.D., Eppley S.M., Stark L.R. (2019). Sex Ratio and Sex Expression in an Urban Population of the Silver Moss, *Bryum argenteum* Hedw. *Journal of Bryology*, **41**(3): 227–235. <http://dx.doi.org/10.1080/03736687.2019.1610617>

Carvajal J.N., Coe K.K. (2021). Evidence for a fungal loop in shrublands. *Journal of Ecology*, **109**(4):1842–1857. doi.org/10.1111/1365-2745.13610

Chang S.-C., Lai I.-L., Wu J.-T. (2002). Estimation of fog on epiphytic bryophytes in a subtropical montane forest ecosystem in northeastern Taiwan. *Atmospheric Research*, **64**: 159–167.

Chen Y., Guo S., Cao T. (2008). Asexual reproduction of moss and its applications. *Chinese J. Ecol.*, **27**(6): 993–998.

Cheng C., Li Y.J., Long M.Z., Li X.N. (2019). Application potential of bryophyte soil crust on the control of karst rocky desertification. *Chin J. Appl. Ecol.*, **30**(7): 2501–2510. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201907.008>

Cleavitt N.L. (2002). Stress tolerance of rare and common moss species in relation to their occupied environments and asexual dispersal potential. *J. Ecol.*, **90**: 785–795.

Coe K.K., Sparks, J.P. (2014). Physiology-based prognostic modeling of the influence of changes in precipitation on a keystone dryland plant species. *Oecologia*, **176**(4): 933–942.

Cornelissen J.H.C., Lang S.I., Soudzilovskaia N.A., During H.J. (2007). Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry. *Ann Bot.*, **99**(5): 987–1001. doi: 10.1093/aob/mcm030

Ćosić M., Vujičić M.M., Sabovljević M.S., Sabovljević A.D. (2019). What do we know about salt stress in bryophytes? *Plant Biosystems*, **153**(3): 478–489. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1508091>

Ćosić M., Vujičić M.M., Sabovljević M.S., Sabovljević A.D. (2020). Effects of salt on selected bryophyte species tested under controlled conditions. *Botanica Serbica*, **44**(1): 27–35. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB2001027C>

Crandall-Stotler B., Stotler R.E., Long D.G. (2009). Morphology and classification of the Marchantiophyta. *Bryophyte Biology: second edition*. Eds. Shaw A.J., Goffinet B. Cambridge University Press: 1–54.

Cutler N.A., Arróniz-Crespo M., Street L.E., Jones D.L., Chaput D.L., De Luca T.H. (2017). Long-term recovery of microbial communities in the boreal bryosphere following fire disturbance. *Microbial Ecology*, **73**: 75–90. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0832-7>

Deane-Coe K.K. (2016). Cyanobacteria associations in temperate forest bryophytes revealed by $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, **143**(1): 50–57.

Deane-Coe K.K., Sparks J.P. (2016). Cyanobacteria associations in temperate forest bryophytes revealed by $\delta^{15}\text{N}$ analysis *Journal of the Torrey Botanical Society*, **143**: 50–57. DOI: 10.3159/Torrey-D-15-00013

Delah A., Kimmerer R.W. (2002). The effect of *Polytrichum piliferum* on Seed Germination and Establishment on Iron Mine Tailings in New York. *Bryologist*, **105**(2): 249–255.

Delgado-Baquerizo M., Fernando M. D.-B., Maestre T., Eldridge D. J., Bowker M.A., Jeffries T.C., Singh B.K. (2018). Biocrust-forming mosses mitigate the impact of aridity on soil microbial communities in drylands: Observational evidence from three continents. *New Phytologist*, **22**(3): 824–835.

Díaz S., Demissew S., Carabias J., Joly C., Lonsdale M. et al. (2015). The IPBES Conceptual Framework – connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **14**: 1–16.

Duckett J.G., Ligrone R. (1992). A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses. *J. Bryol.*, **17**: 335–354.

Duckett J.G., Pressel S. (2003). Studies of protonemal morphogenesis in mosses. IX. *Diselium nudum*: exquisite pioneer of unstable clay banks. *J. Bryol.*, **25**: 241–245.

During H.J. (1979). Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, **5**: 2–18.

During H.J. (1992). Ecological classifications of bryophytes and lichens. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. / Eds. Bates J.W., Farmer A.M. Oxford, Clarendon Press: 1–31.

During H.J. (2001). Diaspore banks. *Bryologist*, **104**: 92–97.

During H.J., ter Horst B. (1983). The diaspore bank of Bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia*, **9**: 57–64.

During H.J., van Tooren B.F. (1990). Bryophyte interactions with other plants. *Bot. J. Linn. Soc.*, **104**: 79–98.

Edwards D., Wellman C.H., Axe L. (1998). The fossil record of early land plants and interrelationships between primitive embryophytes: too little and too late? Bryology for the twenty-first century. Eds. Bates J.W., Ashton N.W., Duckett. J.G., Leeds UK: Maney Publishing and British Bryological Society: 15–43.

Eldridge D.J., Delgado-Baquerizo M., Quero J.L., Ochoa V., Gozalo B. et al. (2020). Surface indicators are correlated with soil multifunctionality in global drylands. *J. Appl. Ecol.*, **57**(2): 424–435.

Eldridge D.J., Reed S.C., Travers S.K., Bowker M.A. et al. (2020). The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global Change Biology*, **26**(10): 1–12. doi:10.1111/gcb.15232

- Eppley S.M., Rosenstiel T.N., Graves C.B., García E.L. (2011). Limits to sexual reproduction in geothermal bryophytes. *Int. J. Plant*, **172**(7): 870–878.
- Farkhondeh R., Nabizadeh E., Jalilnezhad N. (2012). Effect of salinity stress on proline content, membrane stability and water relations in two sugar beet cultivars. *International Journal of AgriScience*, **2**(5): 385–392.
- Fisher K.M. (2011). Sex on the edge: Reproductive patterns across the geographic range of the *Syrrhopodon involutus* (Calymperaceae) complex. *Bryologist*, **114**: 674–685.
- Frahm J.P. (1972). Die Ausbreitung von *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. in Mitteleuropa. *Herzogia*, **2**: 317–330.
- Frahm J.P. (1980). Synopsis of the genus *Campylopus* in North America north of Mexico. *Bryologist*, **83**(4): 570–588.
- Frahm J.-P., Frey W. (2004). *Moosflora*. Stuttgart: Ulmer, 537 s.
- Fuselier L., Stark L. (2004). Sexual dimorphism in bryophytes: patterns and consequences. *Scientific Meeting of American Bryological and Lichenological Society*, 31 July – 5 Aug. Snowbird, Utah: 223–248.
- Gao B., Zhang D.Y., Li X.S., Yang H.L., Liang Y.Q., Chen M.X., Zhang Y.M., Zhang J.H., Andrew W. (2018). Desiccation tolerance in bryophytes: the rehydration proteomes of *Bryum argenteum* provide insights into the resuscitation mechanism. *J. Arid Land*, **10**(1): 152–167. <https://doi.org/10.1007/s40333-017-0033-3>
- García-Carmona M., Arcenegui V., García-Orenes F., Mataix-Solera J. (2020). The role of mosses in soil stability, fertility and microbiology six years after a post-fire salvage logging management. *Journal of Environmental Management*, **262**: 110287. doi: 10.1016/j.jenvman.2020.110287
- Garbary D.J., Miller A.G., Scrosati R., Kim K., Schofield W.B. (2008). Distribution and salinity tolerance of intertidal mosses from Nova Scotia. *The Bryologist*, **111**: 282–291.
- Gavazov K.S., Soudzilovskaia N.A., van Logtestijn R.S., Braster M., Cornelissen J.H. (2010). Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species. *Plant and Soil*, **333**(1–2): 507–517. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0374-6>
- Gecheva G., Pall K., Hristeva Y. (2017). Bryophyte communities responses to environmental factors in highly seasonal rivers. *Botany Letters*, **164**(1): 79–91. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1263238>
- Gill S. S., Tuteja N. (2010). Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Plant Physiol. Biochem.*, **48**: 909–930.
- Gimingham C.H., Robertson E.T. (1950). Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. *Transaction of British Bryological Society*, **1**: 330–344.

Glime J.M. (2006). Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists: 1–280. <http://www.bryoecol.mtu.edu/> date of application: 02.06.2021

Glime J.M. (2013). Bryophyte Ecology. Volume 2: Bryological Interaction. Chapter 5–2: Tardigrade reproduction and food. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists: 281–304. <http://www.bryoecol.mtu.edu/> date of application: 02.06.2021

Glime J.M., Chavoutier L. (2017). Glossary. In: Glime J.M. Bryophyte Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 16 July 2020 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>

Goffinet B., Buck W., Shaw J. (2009). Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. Bryophyte Biology: Second Edition. Eds. Shaw A.J., Goffinet B. Cambridge University Press, 55–138.

Greene S.W. (1960). The maturation cycle, or the stages of development of gametangia and capsules in mosses. *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, **3**: 736–745.

Greenwood J.L., Stark L.R. (2014). The rate of drying determines extent of desiccation tolerance in *Physomitrella patens*. *Functional Plant Biology*, **41**: 460–467.

Groen K.E., Stieha C.R., Crowley P.H., McLetchie D.N. (2010). Sex-specific plant responses to two light levels in the liverwort *Marchantia inflexa* (Marchantiaceae). *Bryologist*, **113**: 81–89.

Govindaparyi H., Leleeka M., Nivedita M., Uniyal P.L. (2010). Bryophytes: indicators and monitoring agents of pollution. *NeBIO*, **1**(1): 35–41.

Gundale M.J., DeLuca T.H., Nordin A. (2011). Bryophytes attenuate anthropogenic nitrogen inputs in boreal forests *Global Change Biology*, **17**(8): 2743–2753. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02407.x>

Gundale M.J., Nilsson M., Bansal S., Jäderlund A. (2012). The interactive effects of temperature and light on biological nitrogen fixation in boreal forests. *New Phytologist*, **194**(2): 453–463. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04071.x>

Haig D. (2016). Living together and living apart: the sexual lives of bryophytes. *Philos Trans Biol Sci.*, **371**(1706): 2015–2023. doi: 10.1098/rstb.2015.0535

Haines W.P., Renwick J.A. (2009). Bryophytes as food: comparative consumption and utilization of mosses by a generalist insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **133**: 296–306.

Hartung W., Weiler E.W., Volk O.H. (1987). Immunochemical evidence that abscisic acid is produced by several species of Anthocerotae and Marchantiales. *Bryologist*, **90**: 393–400.

Hasse T. (2007). *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. *Herzogia*, **20**: 305–315.

Hassel K., Söderström L. (2005). The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and Continental Europe. *J. Hattori bot. lab.*, **97**: 183–193.

Hedenäs L., Bisang I., Korpelainen H., Cronholm B. (2010). The true sex ratio in European *Drepanocladus trifarius* (Bryophyta: Amblystegiaceae) revealed by a novel molecular approach. *Biol. J. Linn. Soc.*, **100**: 132–140.

Hellwege E.M., Dietz K.J., Volk O.H., Hartung W. (1994). Abscisic acid and the induction of desiccation tolerance in the extremely xerophilic liverwort *Exormotheha holstii*. *Planta*, **194**: 525–531.

Herben T., Wágnerová M. (2004). Effects of bryophyte removal and fertilization on established plants in a mountain grassland: Changes of a fine-scale spatial pattern. *Lindbergia*, **29**: 33–39.

Hessini K., Martínezc J.P., Gandour M. et al. (2009). Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Environmental and Experimental Botany*, **67**: 312–319.

Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A. et al. (2006). An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryology*. **28**(3): 198–267.

Hornschuh M., Grotha R., Kutschera U. (2006). Epiphytic Bacteria Associated with the Bryophyte *Funaria hygrometrica*: Effects of Methylobacterium Strains on Protonema Development. *Plant Biology*, **4**: 682–687. doi:10.1055/s-2002-37403

Jackson T.A. (2015). Weathering, secondary mineral genesis, and soil formation caused by lichens and mosses growing on granitic gneiss in a boreal forest environment. *Geoderma*, **251–252**: 78–91. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.012>

Janicka-Maestre F.T., Escolar C., Bardgett R.D., Dungait J. A., Gozalo B., Ochoa V. (2015). Warming reduces the cover and diversity of biocrust-forming mosses and lichens, and increases the physiological stress of soil microbial communities in a semi-arid *Pinus halepensis* plantation. *Frontiers in Microbiology*, **25**(6): 858–865.

Jean M., Holland–Moritz H., Melvin A., Johnstone F., Mack M. (2020). Experimental assessment of tree canopy and leaf litter controls on the microbiome and nitrogen fixation rates of two boreal mosses. *New Phytologist*, **227**(5): 1335–1349. doi:10.1111/nph.16611

- Jia S.H., Li J.F., Wang Z.H., Zhang Z.H. (2014). Ecological function of bryophyte on karst rocky desertification slopes along mountainous roads. *Chin J. Ecol*, **33**(7): 1928–1934. <https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.20140502.001>
- Johnston A.E. (2010). The Importance of Potassium in Soil and Plants. Fertilizer association of Ireland. Proceedings of Spring Scientific Meeting. *Balancing Nutrient Supply – Best Practice and New Technologies*, **45**: 2–17.
- Johansson V., Lönnell N., Sundberg S., Hylander K. (2014). Release thresh-olds for moss spores: The importance of turbulence and sporophyte length. *Journal of Ecology*, **102**: 721–729.
- Kimmerer R.W. (1991). Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. *Bryologist*, **94**: 255–260.
- Kip N., van Winden J.F., Pan Y., Bodrossy L., Reichart G.-J., Smolders A.J.P., Jetten M.S.M., Damsté J.S.S., Op den Camp H.J.M. (2010). Global prevalence of methane oxidation by symbiotic bacteria in peat-moss ecosystems. *Nat. Geosci.*, **3**(9): 617–621, <https://doi.org/10.1038/ngeo939>
- Knight C.D., Cove D.J., Cuming A.C., Quatrano R.S. (2002). Moss gene technology. In: Molecular Plant Biology. Eds: Gilmartin P.M., Bowler C. New York: Oxford Univ. Press, **2**: 285–301.
- Kuzmishyna S., Hnatush S., Moroz O., Karpinets L., Baranov V. (2014). Microbiota of the coal pit waste heaps of Chervonograd mining region. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біол.*, **67**: 234–242.
- Kyyak N.Y., Baik O.L. (2016). Role of the bryophyte cover in accumulation of organic carbon and biogenic elements in technogenic substrate on the territory of sulphur deposit. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **10**(3–4): 71–82. <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.495>
- Kyyak V.H., Kyyak N.Ya. (2019). Mechanisms of maintenance of cytoplasmic osmotic homeostasis in bryophytes cells under salinity stress. *Біологічні студії / Studia Biologica*, **13**(2): 55–66. <https://doi.org/10.30970/sbi.1302.605>
- Kyyak N.Y., Lobachevska O.V., Rabyk I.V., Kyyak V.H. (2020). Role of the bryophytes in substrate revitalization on a post-technogenic salinized territory. *Biosystem Diversity*, **28**(4): 419–425. <https://doi.org/10.15421/012054>
- Laaka-Lindberg S., Korpelainen H., Pohjamo M. (2003). Dispersal of asexual propagules in bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.*, **93**: 319–330.
- Lett S., Michelsen A. (2014). Seasonal variation in nitrogen fixation and effects of climate change in a subarctic heath. *Plant and Soil*, **379**(1–2): 193–204. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2031-y>
- Li W., Yu L.J., Wu Y., Jia L.P., Yuan D.X. (2007). Enhancement of Ca²⁺ release from limestone by microbial extracellular carbonic anhydrase. *Bioresour Technol.*, **98**(4): 950–953. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2006.03.021>

Ligrone R., Duckett J.G., Renzaglia K.S. (2000). Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philosoph. Trans. Roy. Soc. London B*, **355**(1398): 795–813. doi:10.1098/rstb.2000.0616

Lim J.H., Park K.J., Kim B.K., Jeong J.W., Kim H.J. (2012). Effect of salinity stress on phenolic compounds and carotenoids in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) sprout. *Food Chem*, **135**(3): 1065–1070. doi: 10.1016/j.foodchem.2012.05.068

Lindo Z., Gonzalez A. (2010). The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems*, **13**: 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>

Lindo Z., Nilsson M.-C., Gundale M.J. (2013). Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Glob Chang Biol.*, **19**(7): 2022–2035. doi: 10.1111/gcb.12175.

Lisowski S., Urbanski P. (1989). *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – nowy gatunek dla brioflory polskiej. *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią. Seria B, Botanika*. **39**: 181–183.

Liu X., Liu S., Liu M., Kong B., Liu L., Li Y.H. (2014). A primary assessment of the endophytic bacterial community in a xerophilous moss (*Grimmia montana*) using molecular method and cultivated isolates. *Brazilian journal of microbiology*, **45**: 163–173. doi:10.1590/S1517-83822014000100022

De Luca T.H. (2017). Long-term recovery of microbial communities in the boreal bryosphere following fire disturbance. *Microbial Ecology*, **73**: 75–90. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0832-7>

De Luca T., Zackrisson O., Nilsson M., Sellstedt A. (2002). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, **419**: 917–920. <https://doi.org/10.1038/nature01051>

Lobachevska O., Kyjak N., Khorkavtsiv O., Dovgalyuk A., Kit N., Klyuchivska O., Stoika R., Ripetsky R., Cove D. (2005). Influence of metabolic stress on the inheritance of cell determination in the moss, *Pottia intermedia*. *Cell biology international*, **29**(3): 181–186. <https://doi.org/10.1016/j.cellbi.2005.02.001>

Lobachevska O.V., Kyjak N.Y., Rabyk I.V. (2019). Ecological and physiological peculiarities of bryophytes on a post-technogenic salinized territory. *Biosystems Diversity*, **27**(4): 342–348. <https://doi.org/10.15421/011945>

Longton R.E. (1976). Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.*, **41**: 205–223.

Longton R.E. (1988). Life-history strategies among Bryophytes of arid regions. *Journ. Hattori Bot. Lab.*, **64**: 15–28.

Longton R.E. (1992). The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Eds. Bates J.W., Farmer A.M. Oxford: Clarendon Press, 32–76.

Longton R.E. (1997). Reproductive biology and life-history strategies. *Adv. Bryol.*, **6**: 65–102.

Longton R.E. (2006). Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction. *Lindbergia*, **31**: 16–23.

Longton R.E., Schuster R.M. (1983). Reproductive biology. In: New Manual of Bryology. Ed. by R.M. Schuster. Vol. 1. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, 386–462.

Macnair M.R. (1987). Metal tolerance of mines in Devon: A natural evolutionary experiment. *Nature in Devon*, **8**: 29–44.

Mägdefrau K. (1982). Life-forms of bryophytes. In: Bryophyte ecology. London: New York, 45–58.

Maier S., Tamm A., Wu D., Caesar J., Grube M., Weber B. (2018). Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts. *ISME Journal*, **12**(4): 1032–1046. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0062-8>

Maik V. (2005). Importance of biological soil crusts for rehabilitation of degraded arid and semiarid ecosystems. *Journal of Soil and Water Conservation*, **3**(4): 42–47.

Mallon R., Reinoso J., Rodriguez-Oubica J. et al. (2006). *In vitro* development of vegetative propagules in *Splachnum ampullaceum*: brood cells and chloronematal bulbils. *Bryologist*, **109**: 215–223.

McDaniel S.F., van Baren M.J., Jones K.S., Payton A.C., Quatrano R.S. (2013). Estimating the nucleotide diversity in *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. from 208 conserved intron-spanning nuclear loci. *Appl. Plant Sci.* **1**(4): 1200387. doi:10.3732/apps.1200387

McDaniel S.F., Perroud P.F. (2012). Bryophytes as models for understanding the evolution of sexual systems. *Bryologist*, **115**: 1–11.

McDaniel S.F., Willis J.H., Shaw A.J. (2007). A Linkage Map Reveals a Complex Basis for Segregation Distortion in an Interpopulation Cross in the Moss. *Genetics*, **176**(4): 2489–2500. doi:10.1534/genetics.107.075424

Mishler B.D. (1988). Reproductive ecology of bryophytes. In: Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies. Eds. Lovett Doust J., Lovett Doust L. New York: Oxford Univer. Press, 285–306.

Mishler B.D. (2001). Bryophytes aren't just small tracheophytes. *Am. J. Bot.*, **88**(11): 2129–2131.

Mishler B.D. (2003). The biology of bryophytes, with special reference to water. *Fremontia*, **3**(3): 34–38.

Morran L.T., Parmenter M.D., Phillips P.C. (2009). Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization. *Nature*, **462**: 350–352.

Munns R., Tester M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, **59**(1): 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>

Navarro J.M., Flores P., Garrido C., Martinez V. (2006). Changes in the contents of antioxidant compounds in pepper fruits at different ripening stages, as affected by salinity. *Food Chemistry*, **96**(1): 66–73. doi: 10.1016/j.foodchem.2005.01.057

Newton A.E., Mishler B.D. (1994). The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *J. Hattori Bot. Lab.*, **76**: 127–145.

Oechel W.C., Van Cleve K. (1986). The role of bryophytes in nutrient cycling in the taiga. New York: Springer–Verlag, 121–137.

Oliver M.J., Velten J., & Mishler B.D. (2005). Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integr Comp Biol.*, **45**(5): 788–99. doi: 10.1093/icb/45.5.788. PMID: 21676830

O'Neill K.P. (2000). Role of bryophyte-dominated ecosystems in the global carbon budget. In: *Bryophyte Biology*. Eds Shaw A.J., Gofinet B. Cambridge: Cambridge University Press, 344–368.

Opelt K., Berg G. (2004). Diversity and Antagonistic Potential of Bacteria Associated with Bryophytes from Nutrient-Poor Habitats of the Baltic Sea Coast. *Applied and environmental microbiology*, **70**: 6569–6579. doi:10.1128/AEM.70.11.6569–6579.2004

Pence V.C., Dunford S.S., Redella S. (2005). Differential effects of abscisic acid on desiccation tolerance and carbohydrates in three species of liverworts. *J. Plant Physiology*, **162**: 1331–1337.

Peters K., Treutler H., Döll S., Kindt A.S., Hankemeier T., Neumann, S. (2019). Chemical diversity and classification of secondary metabolites in nine bryophyte species. *Metabolites*, **9**(10): 222. doi.org/10.3390/metabo9100222

Pressel S.G.T., Duckett J.G. (2014). Stomatal differentiation and abnormal stomata in hornworts. *Journal of Bryology* 36: 87–103.

Pohjamo M., Laaka-Lindberg S., Ovaskainen O. et al. (2006). Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol. Ecol.*, **20**: 415–430.

Pointing S.B. (2016). Hypolithic communities. In: *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. Eds. Weber B., Büdel B., Belnap J. Berlin: Springer International Publishing, 549 p. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_1

Porada P., Weber B., Elbert W., Pöschl U., Kleidon A. (2013). Estimating global carbon uptake by lichens and bryophytes with a process-based model. *Biogeosciences*, **10**: 6989–7033. <https://doi.org/10.5194/bg-10-6989-2013>

Porada P., Ekici A., Beer C. (2016). Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. *The Cryosphere*, **10**: 2291–2315. doi:10.5194/tc-10-2291-2016

Porada P., Van Stan J. T., Kleidon A. (2018). Significant contribution of non-vascular vegetation to global rainfall interception. *Nature Geoscience*, **11**(8), 563–567. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0176-7>

Pouliot R., Rochefort L., Graf M. (2012). Impacts of oil sands process water on fen plants: Implication for plant selection in required reclamation projects. *Environmental Pollution*, **167**: 132–137.

Pressel S., Matcham H.W., Duckett J.G. (2007). Studies of protonemal morphogenesis in mosses. XI. *Bryum* and allied genera: a plethora of propagules. *J. Bryol.*, **29**: 241–258.

Proctor M.C.F. (1982). Physiological Ecology: Water Relations, Light and Temperature Responses, Carbon Balance. In: *Bryophyte Ecology*. Eds. Smith A.J.E. New York: Chapman and Hall, 333–381.

Proctor M.C.F. (2010). Trait correlations in bryophytes: Exploring an alternative world. *New Phytologist*, **185**: 1–3.

Proctor M.C.F., Tuba Z. (2002). Poikilohidry and homoiohydry: antithesis or spectrum of possibilities. *New Phytologist*, **156**: 327–349. doi:10.1046/j.1469-8137.2002.00526.x

Puczko K., Zieliński P., Jusik S., Kołakowska A., Jekatierynczuk–Rudczyk E. (2018). Vascular plant and bryophyte species richness in response to water quality in lowland spring niches with different anthropogenic impacts. *Environmental Monitoring and Assessment*, **190**(338): 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-6703-6>

Rabyk I.V., Lobachevskaya O.V., Kyyak N.Y., Shcherbachenko O.I. (2018). Bryophytes on the devastated territories of sulphur deposits and their role in restoration of dump substrate. *Biosystems Diversity*, **26**(4): 339–353. doi:10.15421/011850

Raghoebarsing A., Smolders A., Schmid M., Rijpstra I., Wolters-Arts M., Derksen J., Jetten M., Schouten S., Sinninghe-Damste J., Lamers L., Roelofs J. (2005). Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs. *Nature*, **436**: 1153–1166. doi:10.1038/nature03802.

Razgulyaeva L.V., Napreenko M.G., Wolfram Ch., Ignatov M.S. (2001). *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, Musci) – an addition to the Moss Flora of Russia. *Arctoa*. **10**: 185–189.

Reed A. (2002). Social identity as a useful perspective for self-concept based consumer research. *Psychology and Marketing*, **19**: 1–32.

Reed S.C., Coe K.K., Sparks J.P., Housman D.C., Zelikova T.J., Belnap J. (2012). Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change*, **2**: 752–755.

Ren J., Fang L., Yang L., Zhu J., Luo X., Liu R. (2021). The Pioneering Role of Bryophytes in Ecological Restoration of Manganese Waste Residue Areas, Southwestern China. *Journal of Chemistry*, **2021**: 19 pp. <https://doi.org/10.1155/2021/9969253>

Renzaglia K.S., Browning W.B., Merced A. (2020). With over 60 independent losses, stomata are expendable in mosses. *Frontiers in Plant Science*, **11**: 567.

Renzaglia K.S., Schuette S., Duff R.J. et al. (2007). Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *Bryologist*, **110**(2): 179–213.

Renzaglia K.S., Villareal A.J.C., Garbary D.J. (2018). Morphology supports the setaphyte hypothesis: mosses plus liverworts form a natural group. *Bryophys. Divers. Evol.*, **40**: 11–17.

Renzaglia K.S., Villarreal J.C.A., Duff R.J. (2009). New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts. In: *Bryophyte Biology*. Second edition. Eds. Goffinet B., Shaw A.J. Cambridge: Cambridge University Press, 139–172.

Rose J., Kriebel R., Sytsma K. (2016). Shape analysis of moss (Bryophyta) sporophytes: insights into land plant evolution. *Am. J. Bot.*, **103**: 1–11. doi: 10.3732/ajb.1500394

Rousk K., Degboe J., Michelsen A., Bradley R., Bellenger J.P. (2017). Molybdenum and phosphorus limitation of moss-associated nitrogen fixation in boreal ecosystems. *New Phytologist*, **214**: 97–107.

Richards P.W. (1963). *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* de Not. in the British Isles: a preliminary account. *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, **3**: 404–417.

Richards P.W. (1984). The ecology of tropical forest bryophytes. In: *New Manual of Bryology*. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, **2**: 1233–1270.

Richardson D.H.S. (1981). The biology of mosses. Oxford: Blackwell scientific publication, 220 p.

Ringen D. (2006). The role of moss in facilitating natural revegetation of metal-contaminating sites during primary succession. www.bioed.org/ibscore/

Rivero R.M., Ruiz J.M., Garcia P.C. et al. (2001). Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*, **160**(1): 315–321.

Ross B.A., Webster G.R., Vitt D.H. (1984). The role of mosses in reclamation of brine spills in forested areas. *J. Can. Petroleum Technology*, **23**(6): 1–5.

Rowntree J.K., Duckett J.G., Mortimer C.L., Ramsay M.M., Pressel S. (2007). Formation of Specialized Propagules Resistant to Desiccation and Cryopreservation in the Threatened Moss *Ditrichum plumbicola* (Ditrichales, Bryopsida). *Annals of Botany*, **100**: 483–496.

Sabovljević M., Sabovljević A. (2007). Contribution to the coastal bryophytes of the northern mediterranean: are there halophytes among bryophytes. *Phytol. Balcanica*, **13**: 131–135.

Seedre M., Chen H.Y. (2010). Carbon dynamics of aboveground live vegetation of boreal mixed woods after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, **40**(9): 1862–1869. <https://doi.org/10.1139/X10-120>

Sengar R.S., Gupta S., Gautam M., Sharma A., Sengaret K. (2008). Occurrence, Uptake, Accumulation and Physiological Responses of Nickel in Plants and its Effects on Environment. *Research. Journal of Phytochemistry*, **2**(2): 44–60.

Shaw A.J. (1988). Genetic variation for tolerance to copper and zinc within and among populations of the moss *Funaria hygrometrica*. *New Phytologist*, **109**: 211–222.

Shaw A.J., Szövényi P., Shaw B. (2011). Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants. *Amer. J. Bot.*, **98**(3): 352–369.

Shetty K. (2004). Role of proline-linked pentose phosphate pathway in biosynthesis of plant phenolics for functional food and environmental applications; a review. *Process Biochem.*, **39**: 789–803.

Sinay H., Karuwal R.L. (2014). Proline and total soluble sugar content at the vegetative phase of six corn cultivars from Kisar Island Maluku, grown under drought stress conditions. *International Journal of Advance Agricultural Research*, **2**: 77–82.

Skré O., Oechel W.C. (1981). Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. *Oecologia*, **48**(1): 50–59.

Söderström L. (1996). Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe. Trondheim: Mossornas Vänner, 1–72.

Söderström L., During H.J. (2005). Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. *J. Bryol.*, **27**: 259–266.

Söderström L., Hagborg A., von Konrat M., Bartholomew-Began S., Bell D., Briscoe L., Brown E., Cargill D.C. (2016). World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys*, **59**: 1–828.

Sokołowska K., Turzańska M., Nilsson M.-C. (2017). Symplasmic and apoplasmic transport inside feather moss stems of *Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens*. *Annals of Botany*, **120**: 805–817.

Sorensen P.L., Michelsen A. (2011). Long-term warming and litter addition affects nitrogen fixation in a subarctic heath. *Global Change Biology*, **17**(1): 528–537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02234.x>

Špoljarević M., Agić D., Lisjak M. et al. (2011). The relationship of proline content and metabolism on the productivity of maize plants. *Plant Signal Behav.*, **6**(2): 251–257.

Stark L.R. (2002). New frontiers in bryology: Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *Bryologist*, **105**: 204–218.

Stark L.R. (2017). Ecology of desiccation tolerance in bryophytes: A conceptual framework and methodology. *Bryologist*, **120**(2): 129–164.

Stark L.R., Brinda J.C., Mc Letchie D.N. (2009). An experimental demonstration of the cost of sex and a potential resource limitation on reproduction in the moss *Pterygoneurum* (Pottiaceae). *Amer. J. Bot.*, **96**(9): 1712–1721.

Stark L.R., Mc Letchie D.N., Eppley S.M. (2010). Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae). *Bryologist*, **113**: 788–797.

Stark L.R., Mc Letchie D.N., Mishler B.D. (2005). Sex expression, plant size, and spatial segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Bryologist*, **108**: 183–193.

Stark L.R., Stark L.N. II, Mc Letchie D.N., Smith S.D., Zundel C. (2004). Age and sex-specific rates of leaf regeneration in the Mojave Desert moss *Syntrichia caninervis*. *Amer. J. Bot.*, **91**(1): 1–9.

Stech M. (2004). Supraspecific circumscription and classification of *Campylopus* (Dicranaceae, Bryopsida) based on inferences from sequence data. *Syst. bot.*, **29**(4): 817–824.

Steven B., Gallegos-Graves L., Yeager C., Belnap J., Kuske C.R. (2014). Common and distinguishing features of the bacterial and fungal communities in biological soil crusts and shrub root zone soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **69**: 302–312. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.11.008>

Stewart K.J., Lamb E.G., Coxson D.S., Siciliano S.D. (2011). Bryophyte-cyanobacterial associations as a key factor in N₂-fixation across the Canadian Arctic. *Plant and Soil*, **344**(1–2): 335–346. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0750-x>

Stieha C.R., Middleton A.R., Stieha J.K., Trott S.H., McLetchie D.N. (2014). The dispersal process of asexual propagules and the contribution to population persistence in *Marchantia* (Marchantiaceae). *Amer. J. Bot.*, **101**(2): 348–356.

Stuiver B., Wardle D., Gundale M., Nilsson M.-C. (2014). The impact of moss species and biomass on the growth of *Pinus sylvestris* tree seedlings at different precipitation frequencies. *Forests*, **5**: 1931–1951. [doi:10.3390/f5081931](https://doi.org/10.3390/f5081931)

Taiz L, Zeiger E. (1998). Plant Physiology. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Publishers, 792 p.

Taylor P.J., Eppley S.M., Jesson L.K. (2007). Sporophytic inbreeding depression in mosses occurs in a species with separate sexes but not in a species with combined sexes. *Amer. J. Bot.*, **94**(11): 1853–1859.

Tian Y., Li Y.H. (2016). Comparative analysis of bacteria associated with different mosses by 16S rRNA and 16S rDNA sequencing. *Journal of Basic Microbiology*, **57**: 148–156. doi:10.1002/jobm.201600358

Tiselius A.K., Lundbäck S., Lönnell R.J., Dynesius M.. (2019). Bryophyte community assembly on young land uplift islands – Dispersal and habitat filtering assessed using species traits. *Journal of Biogeography*, **46**: 2188– 2202.

Turetsky M. R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *Bryologist* 395–409.

Turetsky M. R., Mack M. C., Hollingsworth T. N., Harden J. W. (2010). The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*.40(7): 1237–1264. <https://doi.org/10.1139/X10-072>

Thomas R.J., Schiele E.M., Scheirer D.C. (1988). Translocation in *Polytrichum commune* (Bryophyta) I. Conduction and allocation of photoassimilates. *Amer. J. Bot.*, **75**: 275–281.

Tooren van B.F. (1989). Microclimatological effects of the bryophyte layer. Ch. 7. In: The ecological role of the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands. Utrecht: Utrecht University, 59–63.

Trites M., Bayley S.E. (2009). Vegetation communities in continental boreal wetlands along a salinity gradient. Implications for oil sands mining reclamation. *Aquatic Botany*, **91**: 27–39. doi:10.1016/J.AQUABOT.2009.01.003

Turetsky M.R. (2003). New Frontiers in Bryology and Lichenology. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *Bryologists*. **106**(3): 395–409.

Turetsky M.R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frohking S., McGuire A.D., Tuittila E.S. (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist*, **196**: 49–67. doi:10.1111/j.1469–8137.2012.04254.x

Turetsky M., Mack M., Hollingsworth T., Harden J. (2010). The role mosses in ecosystem succession and function in Alaska s boreal forest. *Can. J. For. Res.*, **40**: 1237–1264.

Voortman B.R., Bartholomeus R.P., Bodegom P.M., Gooren H., van der Zee S.E.A.T.M., Witte J.-P.M. (2014). Unsaturated hydraulic properties of xerophilous mosses: towards implementation of moss covered soils in hydrological models. *Hydrological Processes*, **28**: 6251– 6264.

Wang X., Liu Y., Yang P. (2012). Proteomic studies of the abiotic stresses response in model moss – *Physcomitrella patens*. *Frontiers in plant science*, **3**: 258–268. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00258>

Wang S.J., Zhang Z.H., Wang Z.H. (2015). Bryophyte communities as biomonitors of environmental factors in the Goujiang karst bauxite, southwestern China. *Sci Total Environ*, **538**: 270–278. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.08.049>

Werner O., Espin R.M.R., Bopp M., Atzorn R. (1991). Abscissic acid induced drought tolerance in *Funaria hygrometrica* Hedw. *Planta*, **186**: 99–103.

Wyatt R. (1982). Population ecology of bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **52**: 179–198.

Wyatt R. (1992). Conservation of rare and endangered bryophytes: input from population genetics. *Biological Conservation*, **59**: 99–107.

Xiao B., Bowker M.A. (2020). Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Sci Total Environ.*, **741**: 140425. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140425>

Xiao B., Ma S., Hu K. (2019). Moss biocrusts regulate surface soil thermal properties and generate buffering effects on soil temperature dynamics in dryland ecosystem. *Geoderma*, **351**: 9–24.

Xiao B., Veste M. (2017). Moss-dominated biocrusts increase soil microbial abundance and community diversity and improve soil fertility in semi-arid climates on the Loess Plateau of China. *Applied Soil Ecology*, **117–118**: 165–177. doi: 10.1016/j.apsoil.2017.05.005

Xiao H., Xiong K.N., Zhang H., Zhang Q.Z. (2014). Research progress for karst rocky desertification control models. *China Population, Resources and Environment*, **24**(3): 330–334.

Yang Y., Yang F., Li X., Shi R., Lu J. (2013). Signal regulation of proline metabolism in callus of the halophyte *Nitraria tangutorum* Bobr. grown under salinity stress. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.*, **112**: 33–42. doi: 10.1007/s11240-012-0209-7

Yeager C.M., Kornosky J.L., Morgan R.E., Cain E.C., Garcia-Pichel F., Housman D.C., Belnap J., Kuske C.R. (2007). Three distinct clades of cultured heterocystous cyanobacteria constitute the dominant N₂-fixing members of biological soil crusts of the Colorado Plateau, USA. *FEMS Microbiology Ecology*, **60**(1): 85–97. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00265.x>

Zajączkowska U., Grabowska K., Kokot G., Kruk M. (2016). On the benefits of living in clumps: a case study on *Polytrichastrum formosum*. *Plant Biology*, **19**(2). doi:10.1111/plb.12532

Żarnowiec J., Stebe A., Chmura D. (2019). Thirty-year invasion of the alien moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. in Poland (East-Central Europe). *Biological Invasions*, **21**:7–18.

van Zuijlen K., Roos R.E., Klanderud K., Lang S.I., Wardle D.A., Asplund J. (2020). Decomposability of lichens and bryophytes from across an elevational gradient under standardized conditions. *Oikos*, **129**: 1358–1368.

Zhao D., Feng Z.C., Zhao Y.S. (2014). Effects of liquid water on coalbed methane adsorption characteristics based on the adsorption kinetic theory. *Journal of China Coal Society*, **39**(3): 518–523.

Zhang B.C., Zhang Y.M., Downing A., Niu Y.L. (2011). Distribution and composition of Cyanobacteria and Microalgae associated with biological soil crusts in the Gurbantunggut desert, China. *Arid Land Research and Management*, **25**(3), 275–293. <https://doi.org/10.1080/15324982.2011.565858>

Zhang X., Wang L.L., Liu, Y.H., Wen T., Cui Y.C., Jiang X., Zhang, Z.Y., Huo D., Li D. (2016). Correlation on plant diversity indices and soil physical and chemical indicators of karst natural forest, Southern Guizhou Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, **36**: 3609–3620, [10.5846/stxb201403220514](https://doi.org/10.5846/stxb201403220514)

Zheng Y.P., Zhao J.C., Zhang B.C., Li L., Zhang Y.M. (2009). Advances on ecological studies of algae and mosses in biological soil crust. *Chin Bull. Bot.*, **44**(3), 371–378. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-3466.2009.03.015>

До розділу 2.1. Характеристика території досліджень

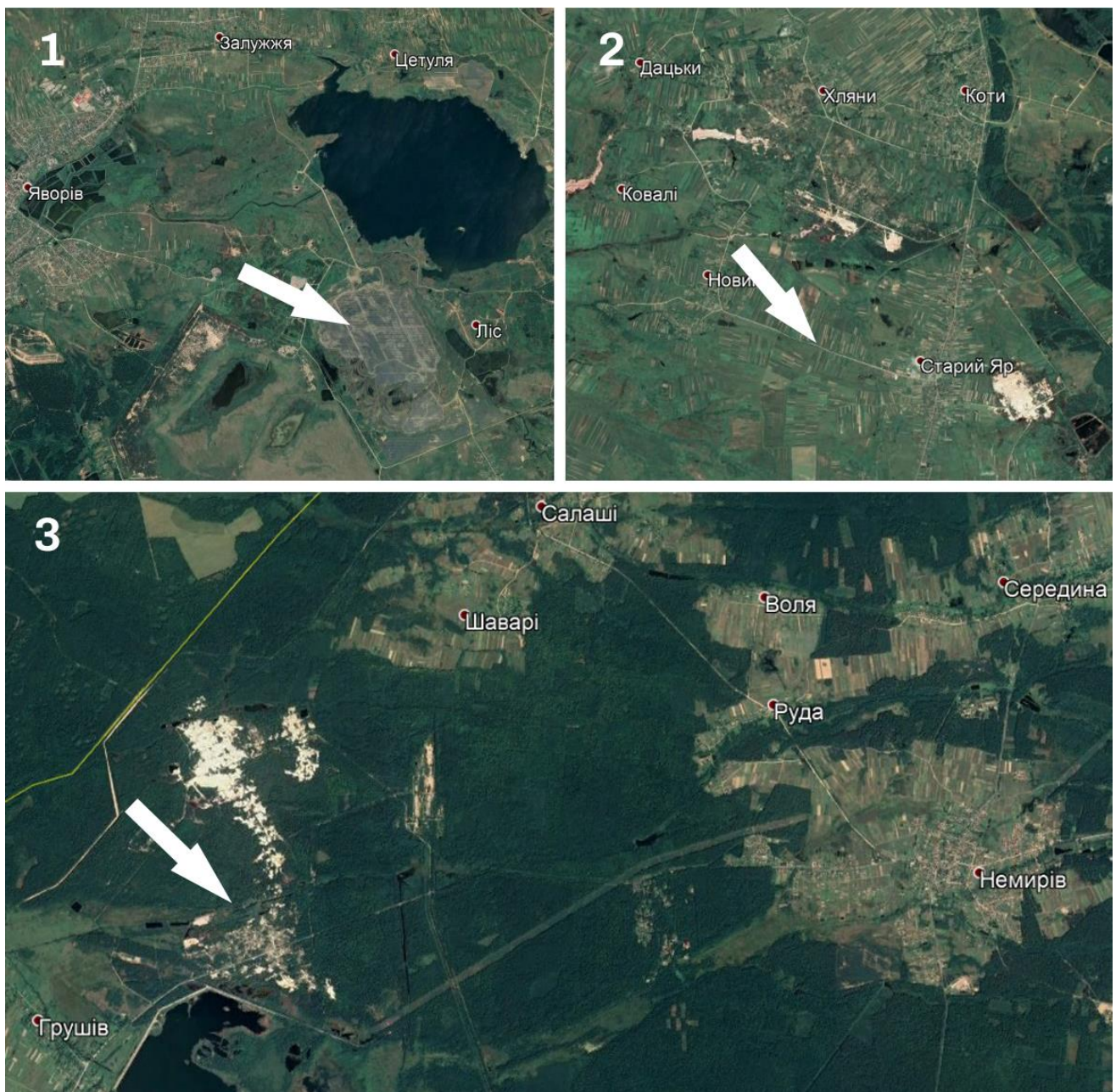


Рис. 2.1. Місця збору мохоподібних на території Язівського та Немирівського родовищ сірки: 1 – зовнішній відвал № 1; 2 – територія підземної виплавки сірки в окол. с. Старий Яр; 3 – територія підземної виплавки сірки в окол. смт Немирів. Фото зроблено у програмі “Google Earth”.



Рис. 2.2. Загальний вигляд відвалу №1 (окол. с. Ліс).

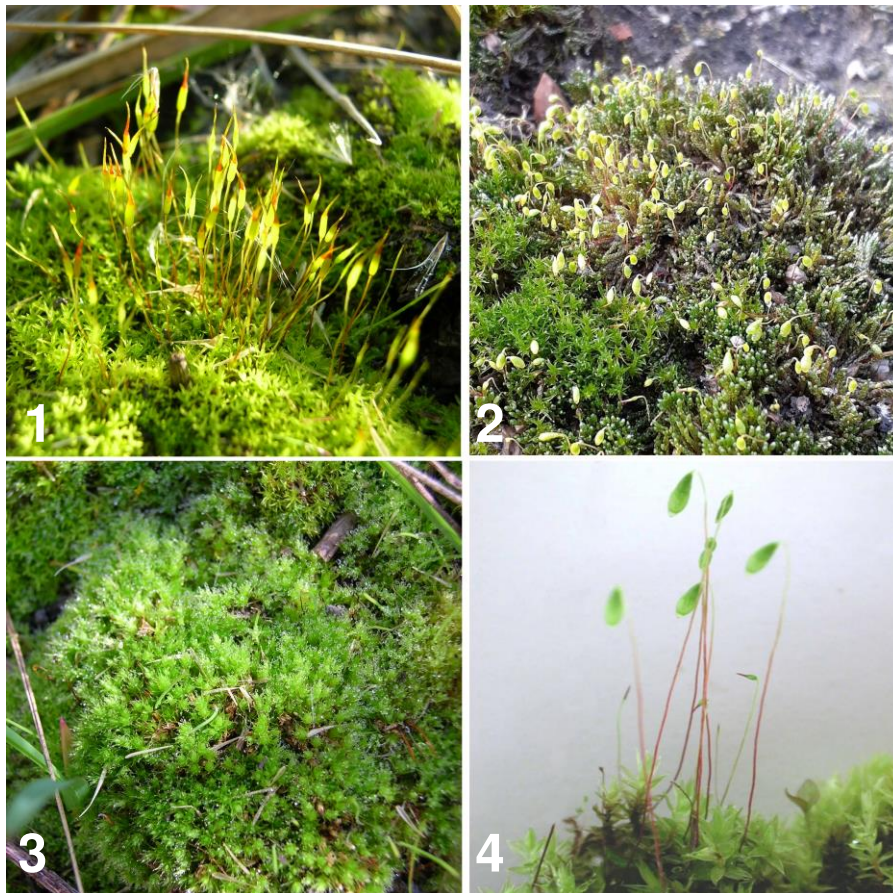


Рис. 2.3. Домінантні види мохів відвалу №1: 1 – *Barbula unguiculata*; 2 – *Bryum argenteum*; 3 – *Bryum caespiticium*; 4 – коробочки *Bryum caespiticium*.



Рис. 2.4. Територія підземної виплавки сірки (окол. с. Старий Яр, 2010 р.).



Рис. 2.5. Територія підземної виплавки сірки (окол. смт Немирів, 2010 р.).



Рис. 2.7. Супутникове фото відвалів 1) шахти “Візейська” 2) Центральної збагачувальної фабрики 3) шахти “Надії”. Фото зроблено у програмі “ Google Earth”.

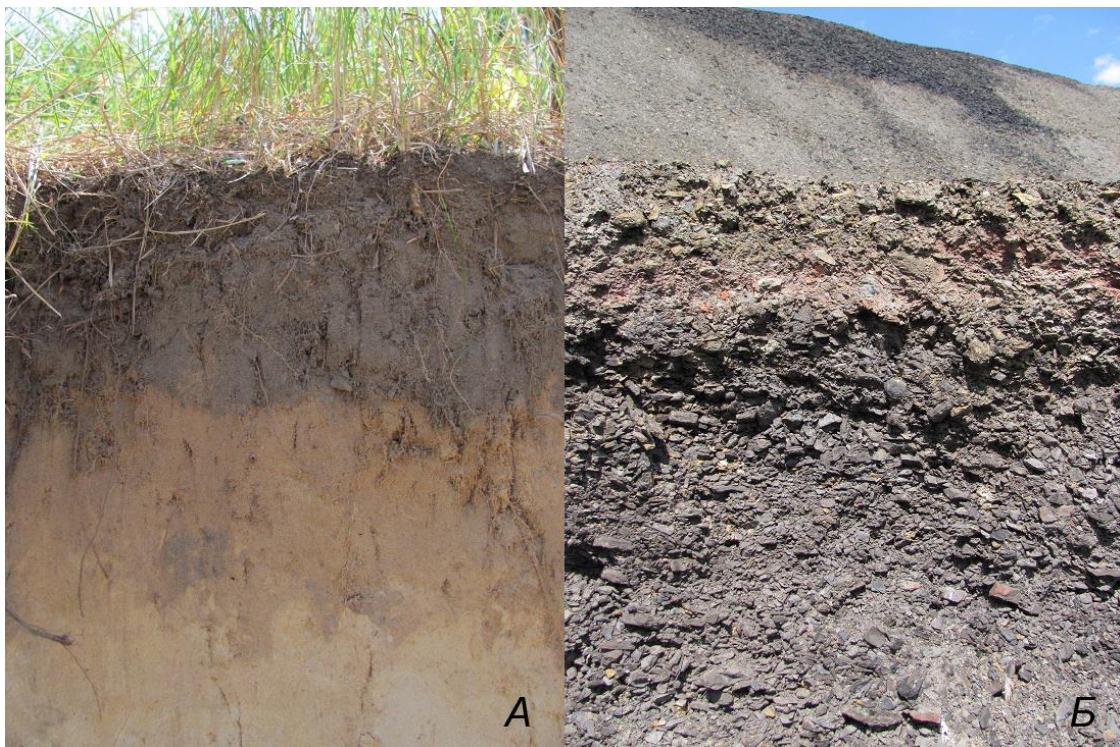


Рис. 2.8. Будова профілів дерново-підзолистих піщаних ґрунтів типових для території району дослідження (А), та субстрату відвалу (Б).



Рис. 2.9. Ерозійні процеси на схилі відвалу Центральної збагачувальної фабрики.



Рис. 2.10. Нагромадження солей і сірки у підніжжі відвалу Центральної збагачувальної фабрики.

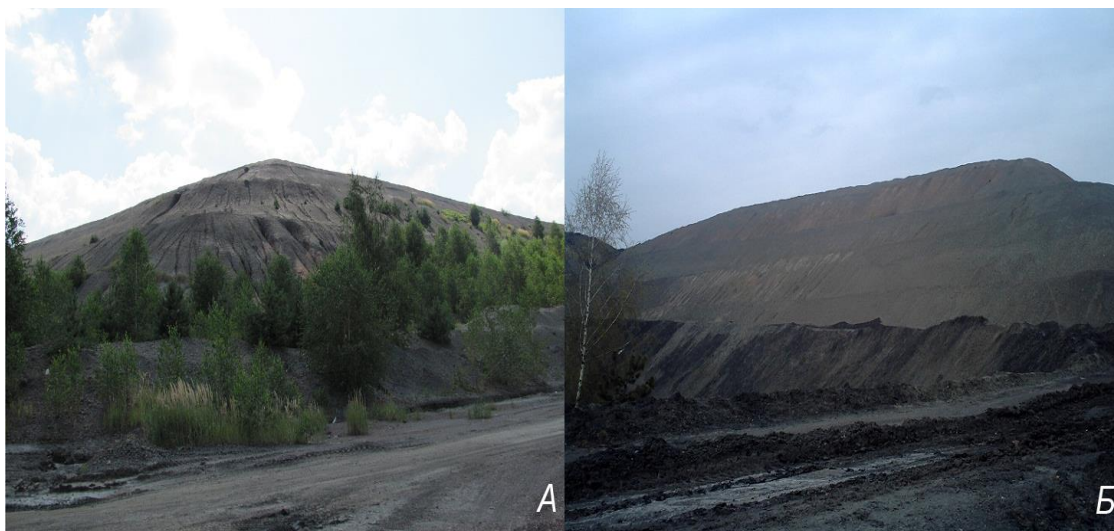


Рис. 2.11. Відвал Центральної збагачувальної фабрики. А) південна експозиція Б) північна експозиція



Рис. 2.12. Самозаймання породи на відвалі шахти “Надія”.

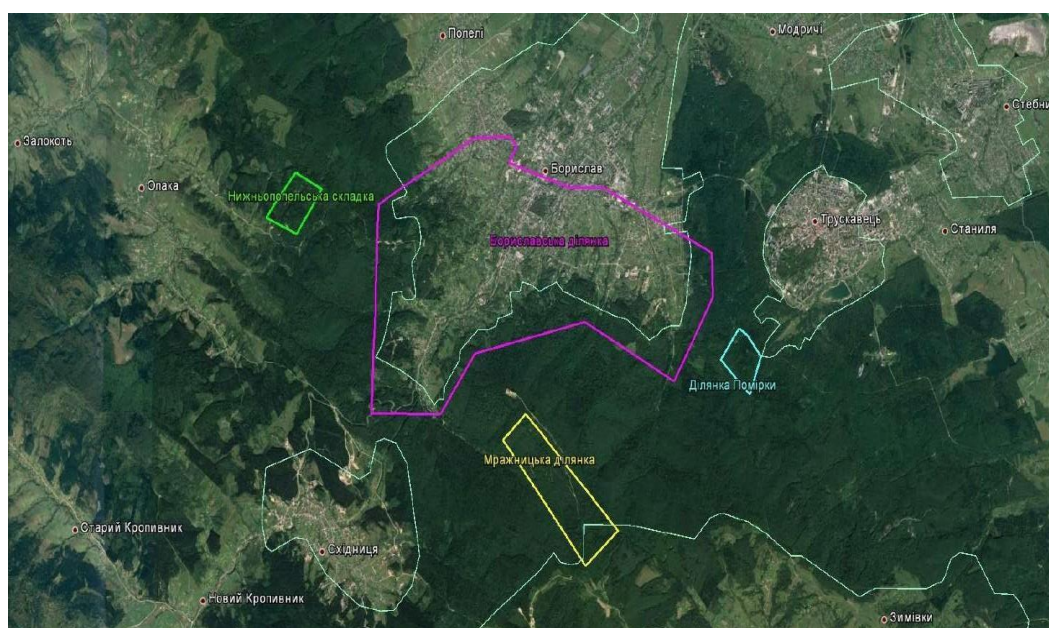


Рис. 2.13. Оглядова карта-схема району Бориславського родовища



Рис. 2.14. Діюча нафтова свердловина у м. Борислав



Рис. 2.15. Карта-схема району хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”



Рис. 2.16. Секція № 1 Стебницького хвостосховища ГХП “Полімінерал”

До розділу 3. Структура і динаміка бріофітного покриву на девастрованих територіях сірчаних родовищ

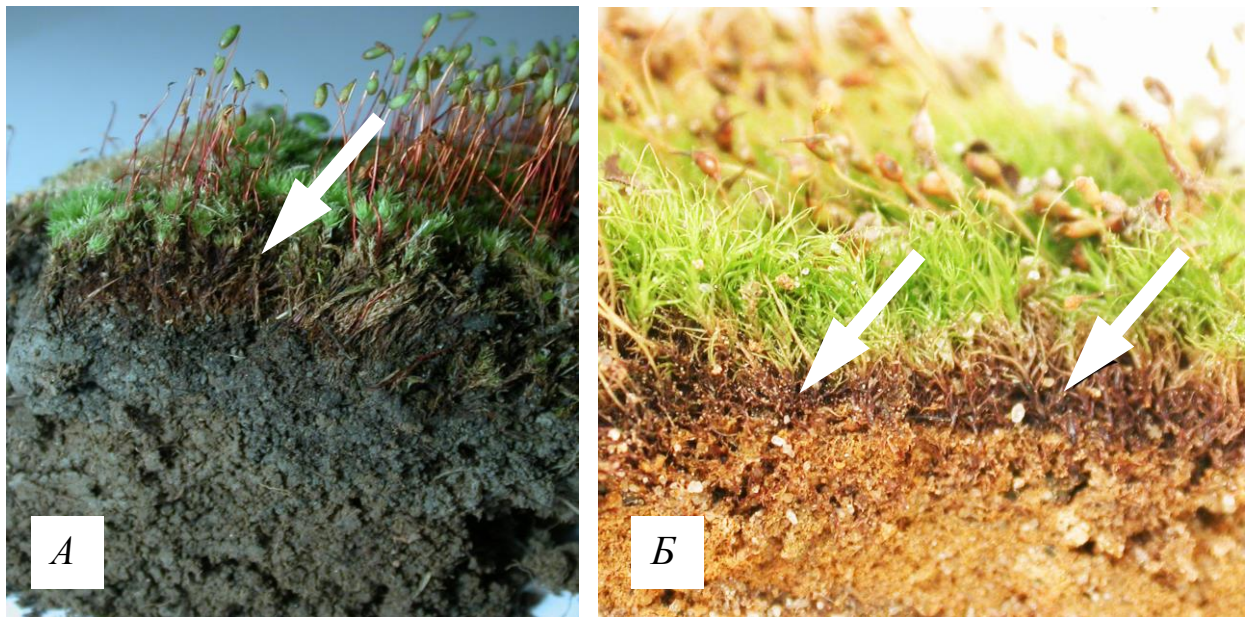


Рис. 3.12. Формування органо-акумулятивного горизонту під дерниною моху *Bryum caespiticium* на відвалі видобутку сірки (А) та під дерниною *Dicranella cerviculata* на території підземної виплавки сірки (Б).



Рис. 3.17. Моховий покрив, сформований мохами *Bryum caespiticium* та *Barbula unguiculata* на плато відвалу.



Рис. 3.18. Ділянки на території підземної виплавки сірки, вкриті дернинами моху *Dicranella cerviculata*

До розділу 4. Видовий склад та еколого-біоморфологічна структура бріофітів залежно від екологічних умов на антропогенно змінених територіях породних відвалів вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПР)



Рис. 4.1. Дернина *Campylopus introflexus* із виводковими верхівками стебел

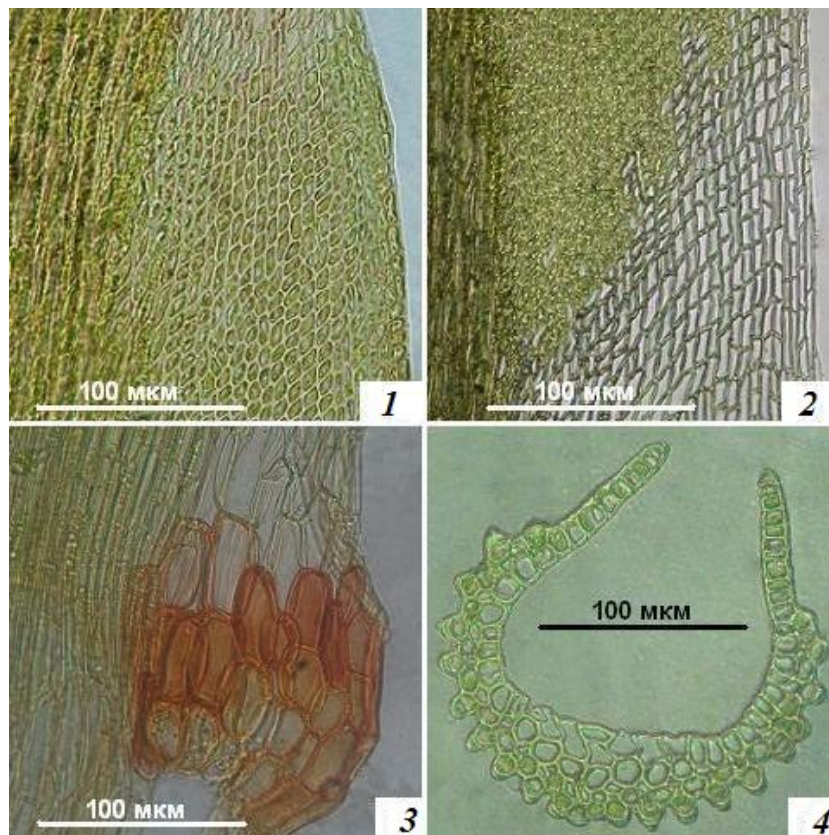


Рис. 4.2. Клітини листка *C. introflexus*: верхня (1), середня (2) і нижня (3) частини листової пластинки; поперечний зріз листка (4).

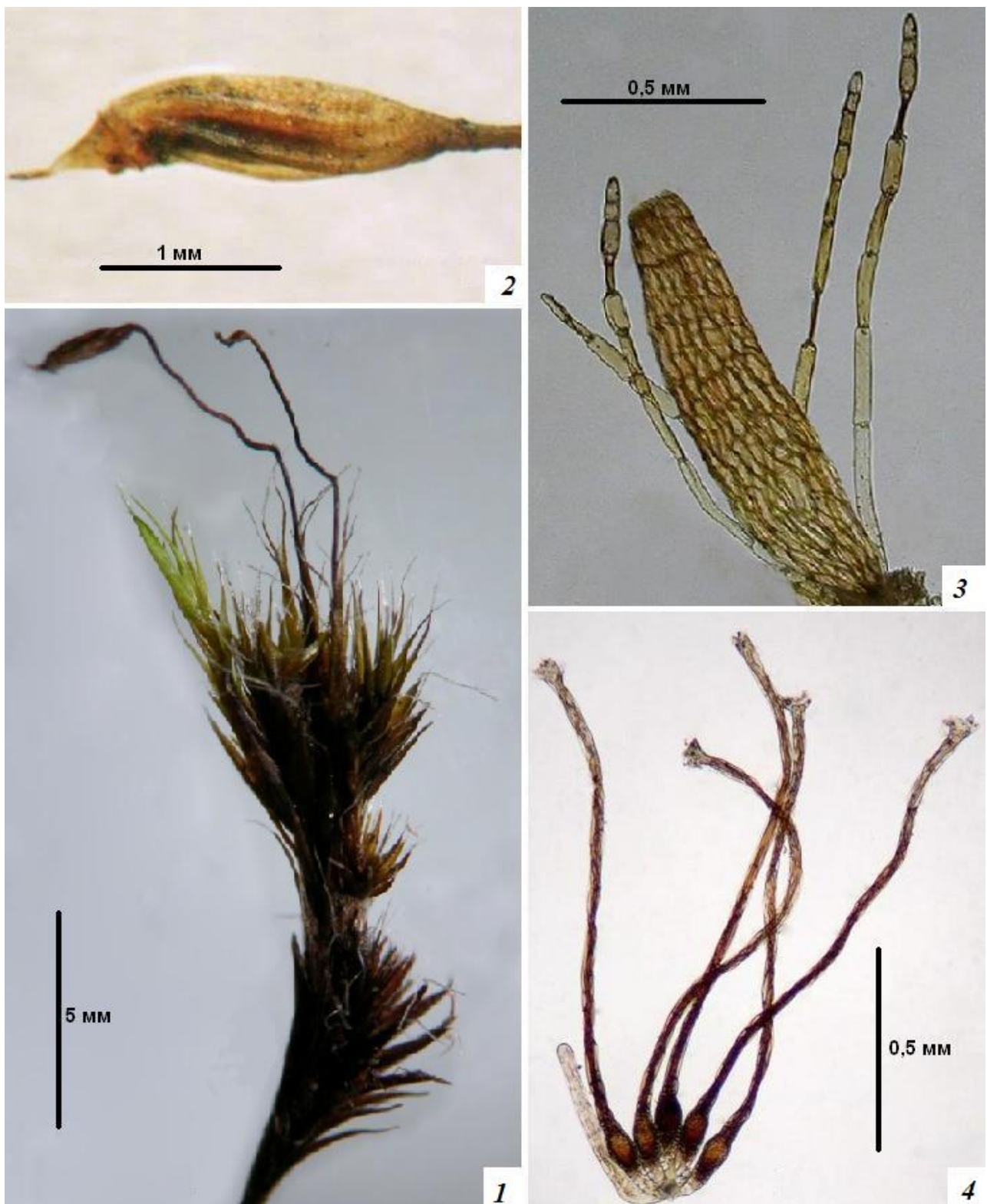


Рис. 4.3. Органи статевого розмноження *C. introflexus*: стебло зі спорогонами (1), коробочка (2), антеридій із парафізами (3), архегонії (4).

До розділу 7. Репродуктивна стратегія мохів в умовах техногенно змінених територій

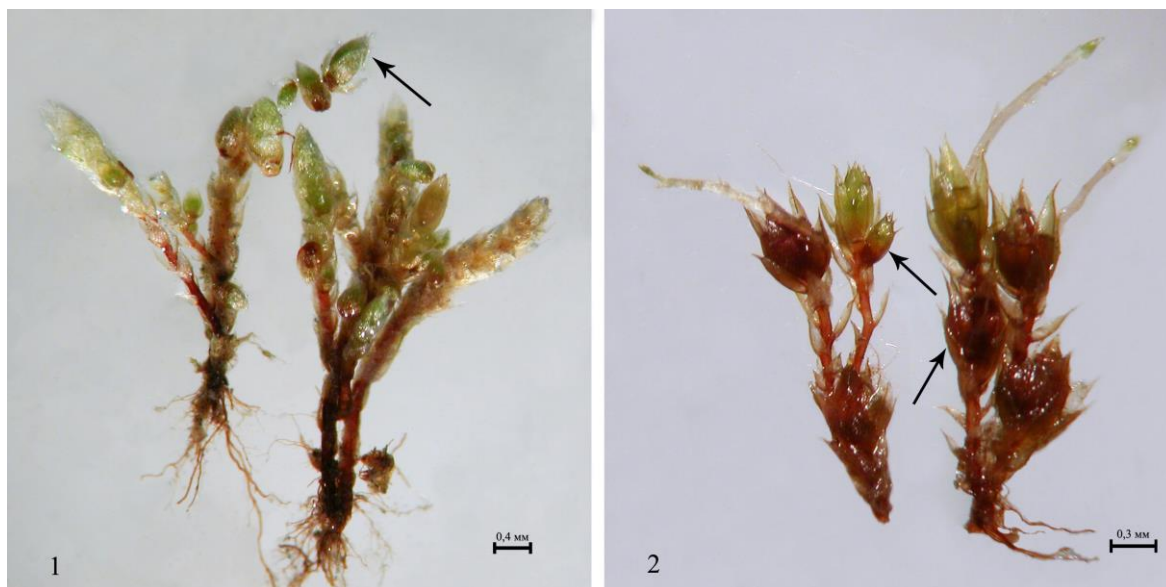


Рис. 7.1. Виводкові бруньки в пазухах листків *Bryum argenteum* (1) та під брунькоподібним андроцеєм *B. dichotomum* (2).



Рис. 7.2. Чоловіча слань *Pellia endiviifolia* з виводковими лопатями

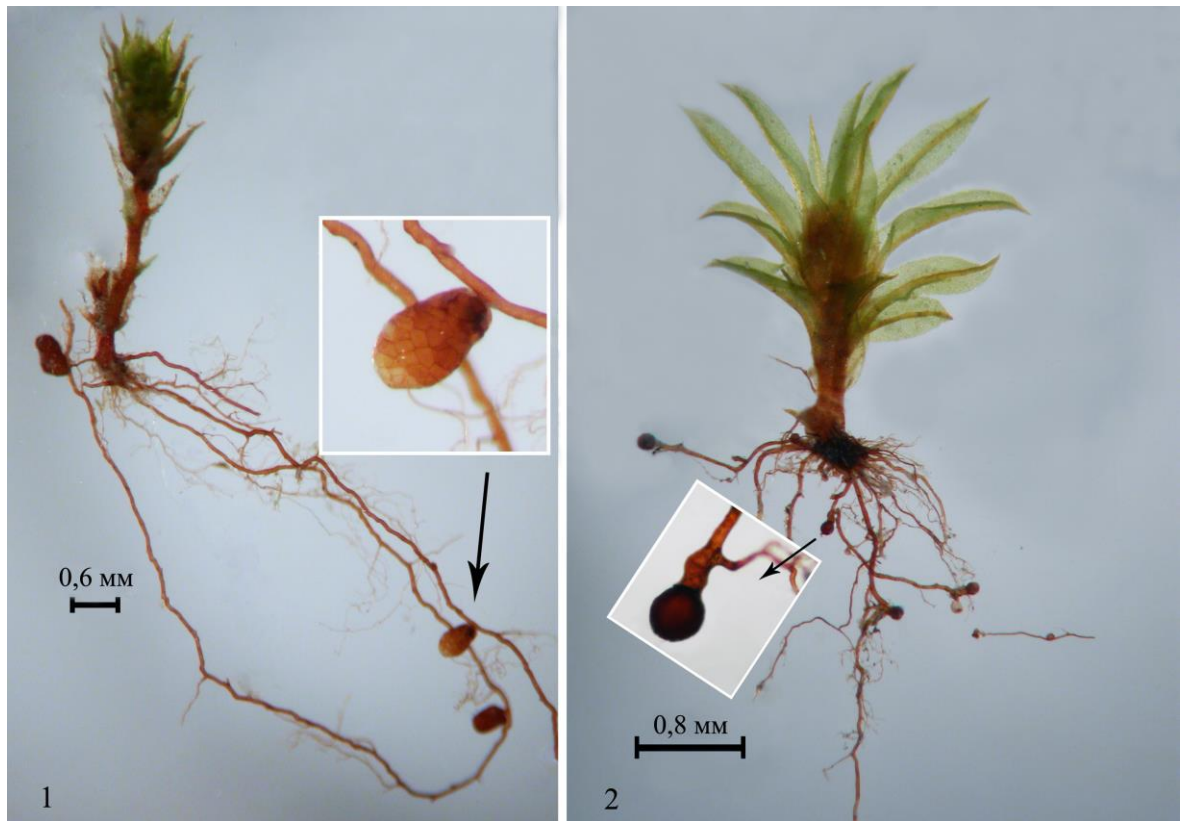


Рис. 7.3. Підземні ризоїдні бульбочки *Bryum caespiticium* (1) та *Barbula unguiculata* (2).

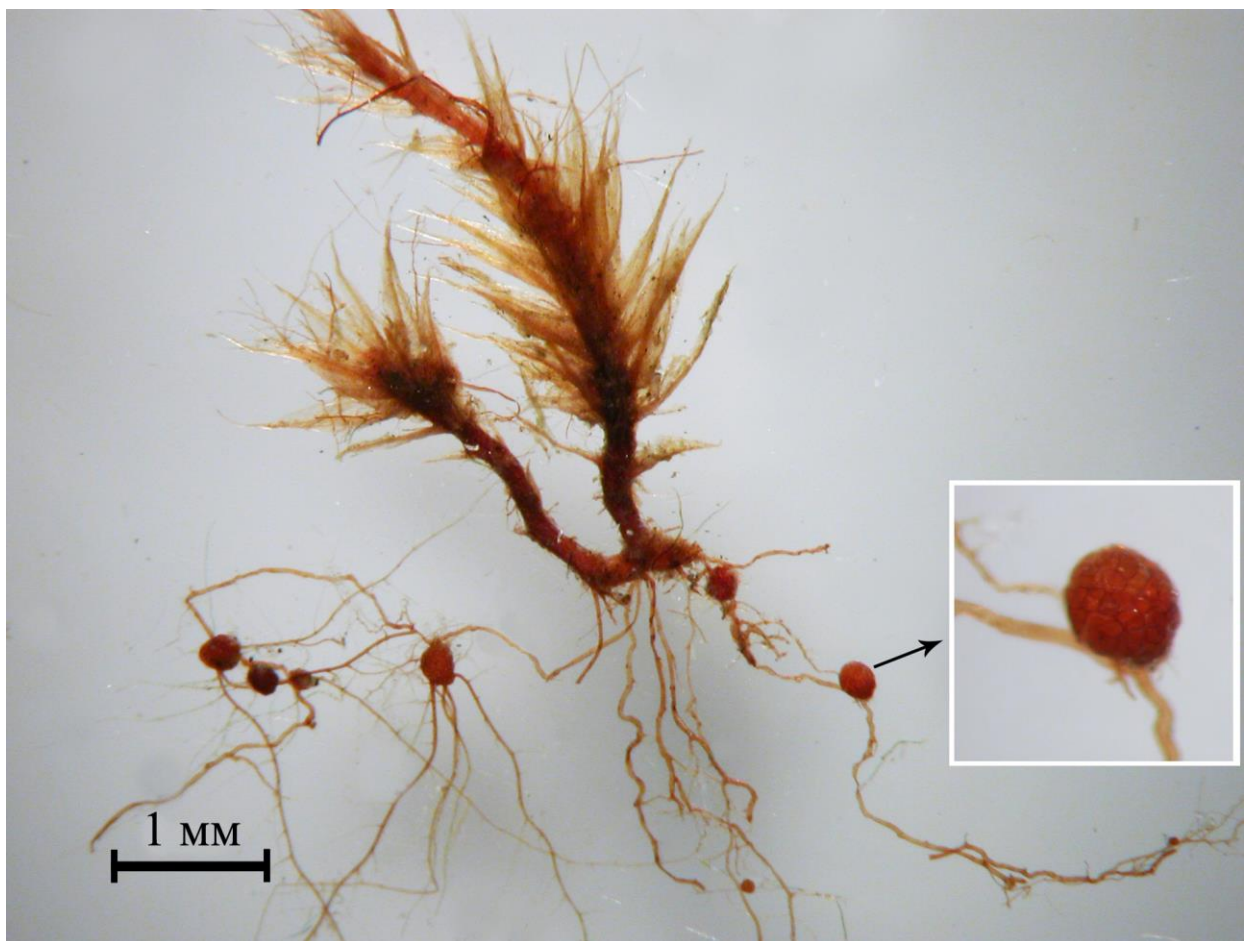


Рис. 7.4. Ризоїдні бульбочки *Ptychostomum pseudotriquetrum*.



Рис. 7.5. Пагін *Bryum dichotomum* з молоденькими пазушними виводковими бруньками на верхівці стебла та підземними ризоїдними бульбочками в його основі (1) та *Leptobryum pyriforme* з бульбочками на ризоїдних гілках і в пазухах листків підземних пагонів (2).

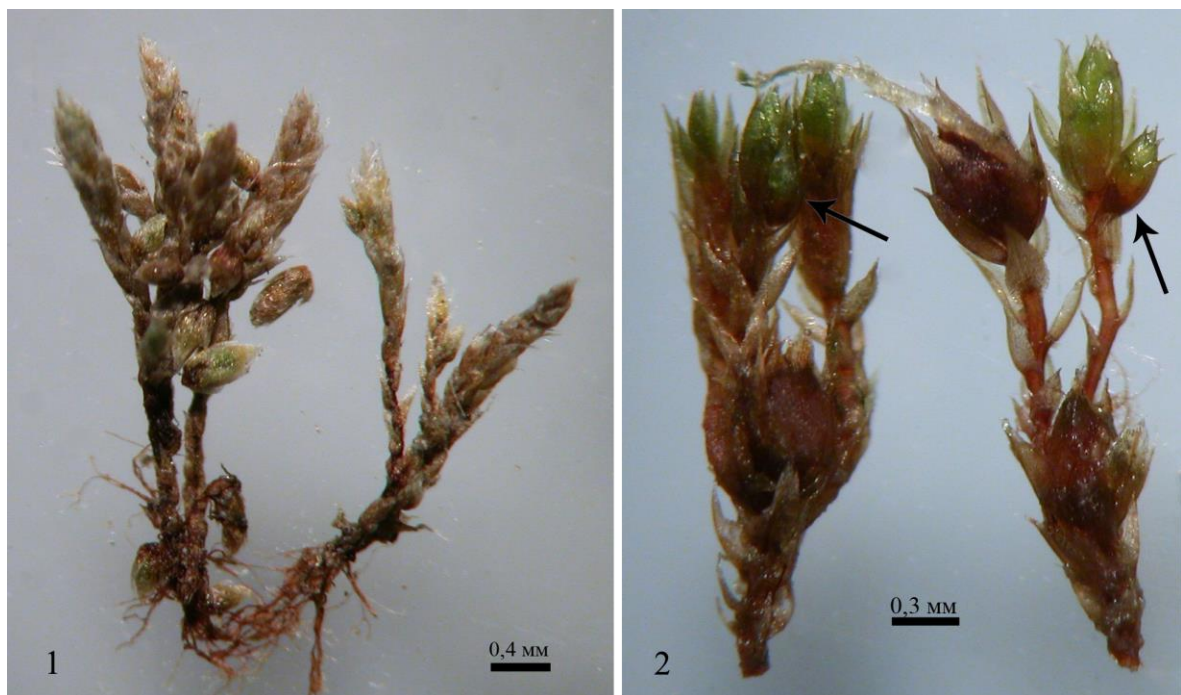


Рис. 7.8. Виводкові бруньки в пазухах листків *Bryum argenteum* Hedw. (1) та під брунькоподібним андроцеєм *Bryum dichotomum* Hedw. (2).

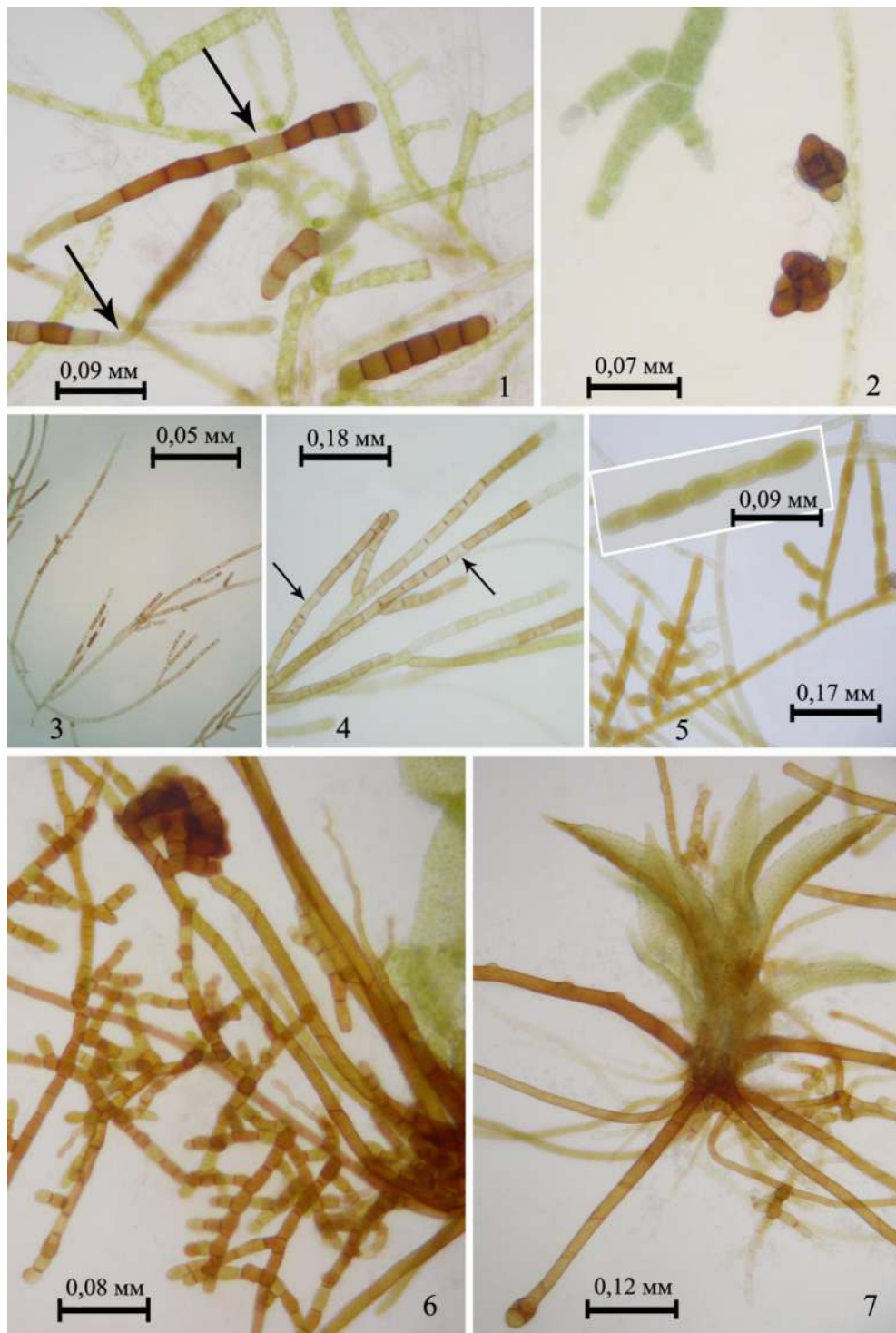


Рис. 7.6. Протонемні виводкові пропагули, утворені *in vitro*: ланцюговоподібні геми *Bryum dichotomum* з продовгуватими тмемами (позначено стрілками) на підсихаючому бактоагарі (1); розгалужена гема і ризоїдні бульбочки *B. dichotomum* (2), утворені під впливом 4 % ПЕГ; пігментовані геми на повітряній розгалуженій хлоронемі *B. argenteum* (3, 4) з численними розділовими клітинами (середовище з сахарозою); повітряні геми з округлими клітинами *B. caespiticium* (5) на бактоагарі з 10 мкМ АБК; сильно розгалужені пігментовані геми (6) та ініціація дистальної ризоїдної бульбочки (7) у *Barbula unguiculata* під впливом АБК + сахароза.

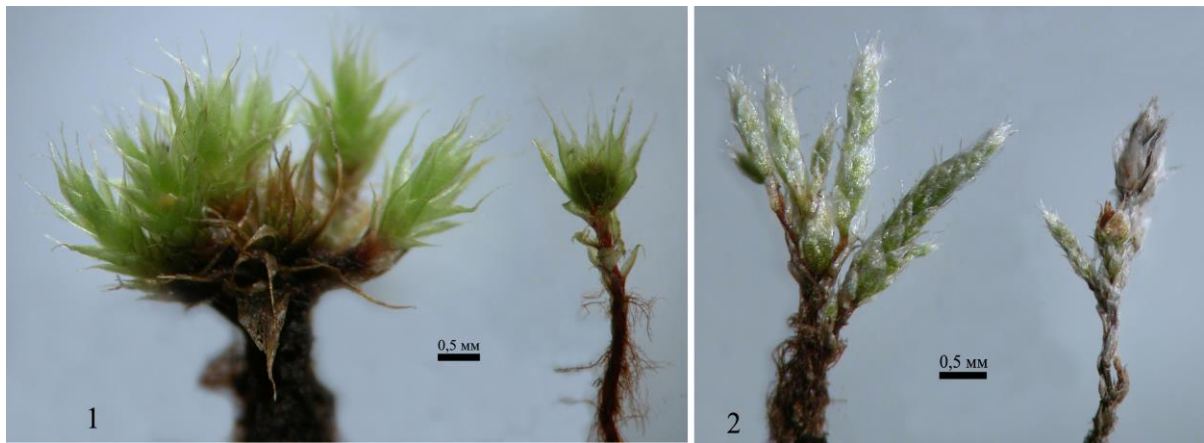


Рис. 7.9. Жіноча та чоловіча рослини *Bryum caespiticium* Hedw. (1) та *Bryum argenteum* Hedw. (2)



Рис. 7.10. Одностатева чоловіча дернина *Bryum argenteum* Hedw.



Рис. 7.11. Жіночі (a) і чоловічі (b) рослини *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. з гаметангіями

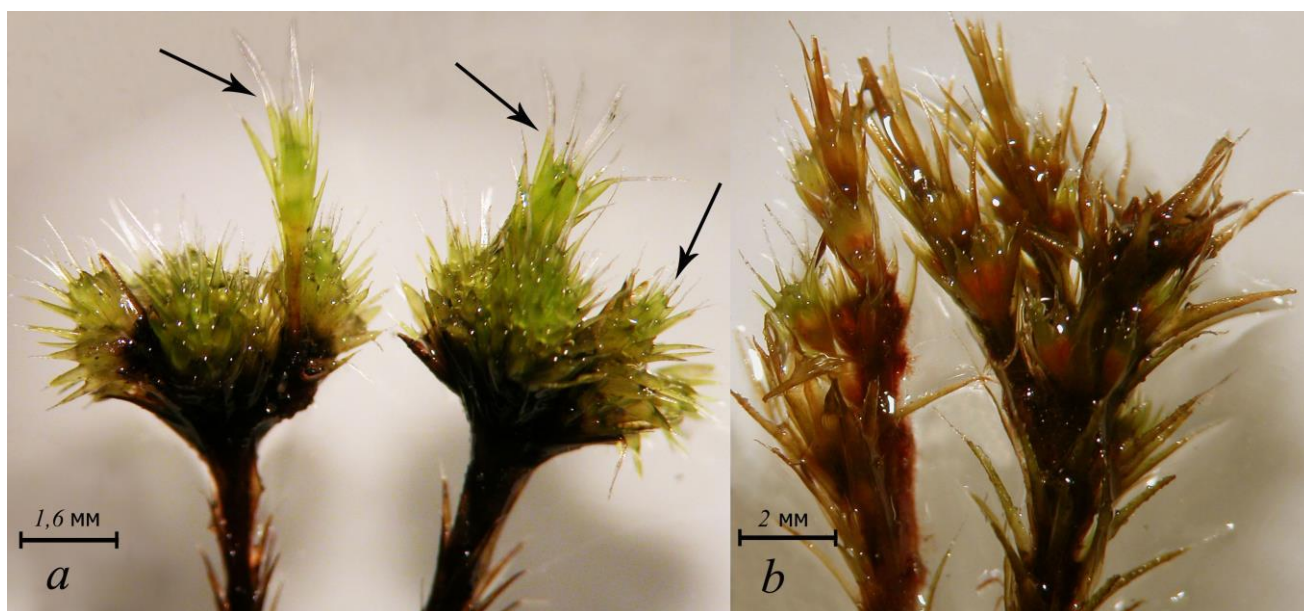


Рис. 7.12. Чоловічі рослини *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: a – з виводковими пропагулами (північна експозиція вершини відвалу шахти “Надія”); b – з численними гаметангіями (відкрита ділянка торфокар’єру в околицях смт Лопатин).



Рис. 7.13. Ізольовані чоловічі статеві органи *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.: *a* – брунькоподібні андроцеї (антеридії, оточені перигоніальними листками); *b* – антеридії з парафізами

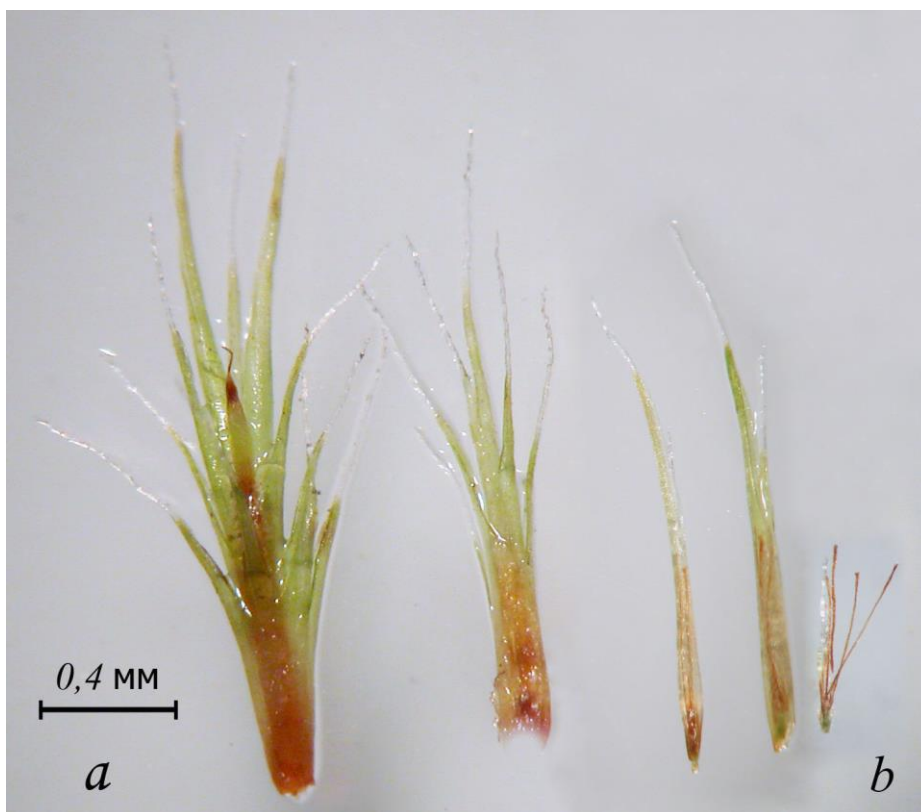


Рис. 7.14. Гінецеї – архегонії, оточені перихеціальними листками (*a*), та ізольований архегоній (*b*) *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

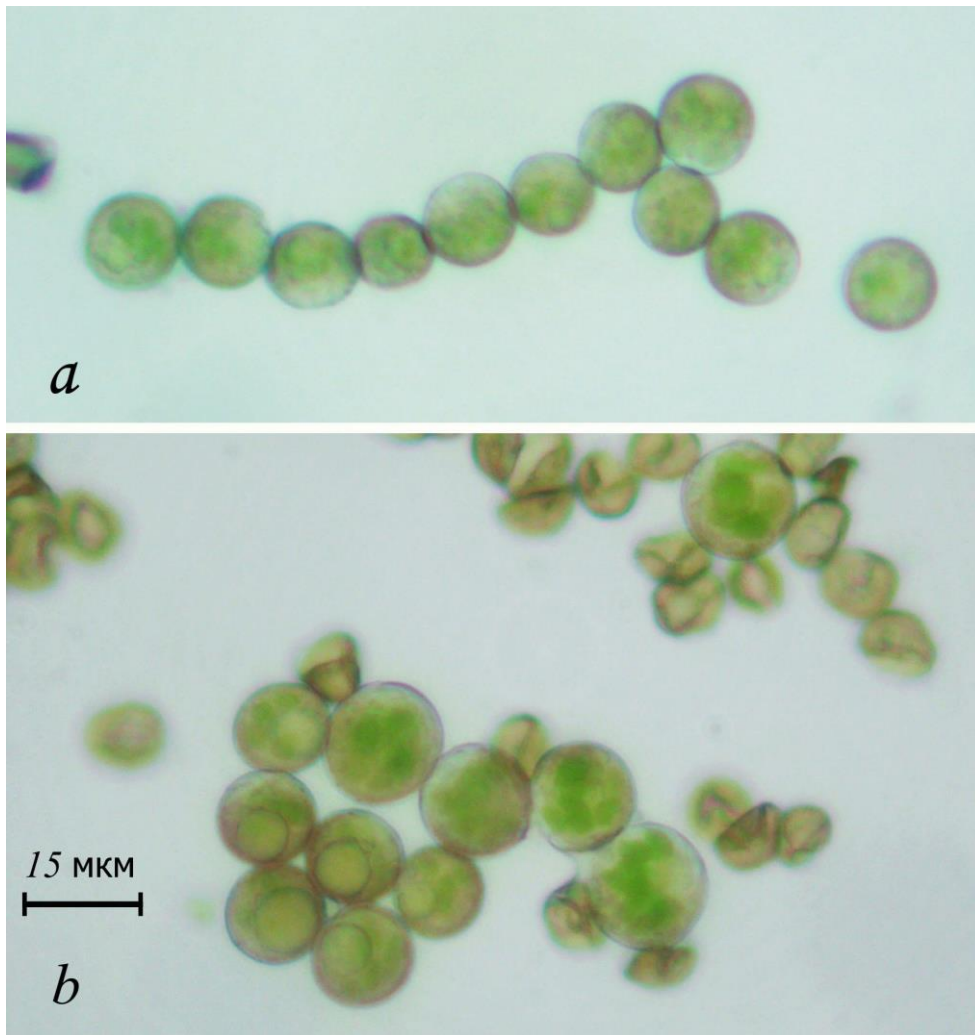


Рис. 7.15. Спори з коробочок *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., зібраних на території підземної виплавки сірки (a) та на північно-західній експозиції вершини відвалу шахти “Надія” (b)

Наукове видання

Оксана Василівна ЛОБАЧЕВСЬКА, Ірина Володимирівна РАБИК,
Наталія Ярославівна КИЯК, Ігор Семенович ДАНИЛКІВ,
Людмила Іванівна КАРПНЕЦЬ, Роман Романович СОХАНЬЧАК,
Степан Володимирович БЕШЛЕЙ, Оксана Ігорівна ЩЕРБАЧЕНКО,
Оксана Львівна БАЇК, Надія Андріївна КІТ,
Ярослава Дмитрівна ХОРКАВЦІВ, Ігор Григорович ХОМИН

РОЛЬ БРЮФІТНОГО ПОКРИВУ В РЕВІТАЛІЗАЦІЇ АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ

Монографія

Авторська редакція

Фото на обкладинці – *Barbula unguiculata* Hedw., дизайн – І.В. Рабик

Видавництво **ННВК “АТБ”**

Підписано до друку 08.12.2021 р. Формат 60/84/16
Папір офсетний. Гарнітура Times. Друк на різнографі.
Ум.-друк. арк. 17,34. Наклад 300 прим.
Зам. № 8-08-18-1

Друк