

УДК 582.32:581.5

ТОЛЕРАНТНІСТЬ МОХУ *DICRANELLA CERVICULATA* (HEDW.) SCHIMP. ДО ТОКСИЧНИХ СПОЛУК СІРКИ

Лобачевська О. В.

Толерантність моху *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. до токсичних сполук сірки. — О. В. Лобачевська. — Досліджено вплив рН агаризованого середовища на проростання спор та розвиток протонемати моху *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp., зібраного на території підземної виплавки сірки. Толерантність протонемати до впливу 1, 2 і 4 мМ розчинів NaHSO_3 (1 год.) оцінювали за вмістом малонового дигідральдегіду, інтенсивністю люмінесценції хлорофілу та активністю антиоксидантного ферменту супероксиддисмутази. Протонема, що виростила на кислому середовищі, виявилася чутливішою до впливу бісульфіту натрію. Встановлено, що преінкубація *D. cerviculata* з катіонами Fe^{3+} і Ca^{2+} істотно підвищувала інтенсивність люмінесценції хлорофілу та активність СОД.

Ключові слова: мохоподібні, *Dicranella cerviculata*, бісульфіт натрію, детоксикація, абсорбція катіонів, супероксиддисмутаза.

Адреса: Інститут екології Карпат НАН України, вул. Стефаника, 11, Львів, 79000; e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

Tolerance of moss *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. to toxic compound of sulfur. — O. Lobachevska. — It has been investigated the influence of pH value of agarized medium on the spores germination and the protonemata development of moss *D. cerviculata*, collected from the territory of underground melt of sulfur. The tolerance of the protonemata to different concentrations of NaHSO_3 (for 1 hour) was estimated by determining the content of malondialdehyde, the intensity of luminescence of chlorophyll and the activity of antioxidant enzyme of superoxide dismutase. The protonemata grown on acid medium was more sensitive to sodium bisulfite. The chlorophyll luminescence intensity and the superoxide dismutase activity increased significantly when the moss had been preincubated with Fe^{3+} and Ca^{2+} cations.

Key words: Bryophytes, *Dicranella cerviculata*, sodium bisulfite, detoxification, absorption of cations, superoxide dismutase.

Address: Institute of Ecology of the Carpathians National Academy of Sciences of Ukraine Stefanyka str. 11, L'viv, 79000, Ukraine; e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

Вступ

Під час моніторингу ґрунтів і рослинного покриву на землях сіркодобувних підприємств Львівщини — Яворівського державного гірничо-хімічного підприємства “Сірка” встановлено, що на території підземної виплавки сірки внаслідок експлуатації свердловин та забруднення порошкоподібною сіркою практично відсутня рослинність. Натомість, у периферійній частині та у пониженнях полів виплавки виявлені фрагменти зональної рослинності з різним ступенем порушень та ділянки майже цілковито вкриті (до 80%) мохом *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. На цих вже рекультивованих площах інколи відбуваються викиди ґрунтових вод, які, піднімаючи на поверхню сірковмісні породи, збільшують концентрацію токсичних сполук сірки у ґрунті та повітрі. Це спричиняє значну мінливість кислотності молодих ґрунтів (рН верхніх горизонтів змінюється від 2,2 до 7). У розчині сполуки сірки існують в трьох основних іонних формах: сульфітній (SO_3^{2-}), бісульфітній (HSO_3^-) і недисоційованій сульфітній кислоті (H_2SO_3). Сульфіти переважають за рН більше 6, бісульфіти — рН 2–4, тоді як сульфітна кислота виявляється як невелика домішка за рН 4 і домінує в розчинах лише за рН 1 і нижче [20]. Сульфіти та бісульфі-

ти легко зв'язуються з сульфгідрильними групами ферментів, тому вважаються неспецифічними інгібіторами багатьох мембраннозв'язаних процесів у рослинних клітинах [16].

Мохоподібні — надзвичайно чутливі до атмосферного забруднення та кислотних опадів, зокрема сполук сірки [6, 14, 19, 22]. Їх висока чутливість, порівняно з лишайниками та переважно більшістю судинних рослин, зумовлена відсутністю кутикули і значною площею поверхні поглинання поллютантів. Низька активність метаболізму в клітинах та невисока швидкість росту мохів призводить до нагромадження високих концентрацій поллютантів. Стійкі види мохів часто характеризуються дещо вищою швидкістю росту і більшою спроможністю до детоксикації абсорбованих токсичних речовин, ніж чутливі види. В толерантних судинних рослин токсичні сполуки сірки окислюються до порівняно нешкідливого іону сульфату і/або відновлюються до сульфідів [15]. Детоксикація бісульфіту в мохів детально досліджена в сфагнового моху *Sphagnum cuspidatum* Hoffm. з місцезростань з різним рівнем забруднення [7]. Установлено [7, 8], що окислення бісульфіту до сульфату відбувалося пасивно катіонами металів (Fe^{3+} , Mn^{2+} та Cu^{2+}), адсорбованими з промислових викидів об-

мінними сайтами клітинних стінок, проте компонентів метаболізму, які б брали участь у детоксикації, у *S. cuspidatum* не було виявлено.

Толерантність лишайників до SO_2 пов'язують з активністю антиоксидантних ферментів та внутрішньоклітинними компонентами такими як аскорбат [12]. Припускають [18], що у вищих рослин окислення розчиненого SO_2 (в тому числі HSO_3^-) може відбуватися в клітинних стінках завдяки активності пероксидаз апопласту. Деякі дослідники [13, 17] вважають утворення внутрішньоклітинного супероксиданіону однією з основних причин фітотоксичності SO_2 .

Нещодавні дослідження [9–11] показали, що швидкість розпаду бісульфіту в інкубаційному розчині із зануреними пагонами епігейних мохів *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. і *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. залежить від: наявності світла, рН, інгібіторів метаболізму, природи і концентрації адсорбованих катіонів металів та виду мохів. Проте досі мало відомо про участь метаболічного захисту в мохів, механізми детоксикації сполук сірки, зокрема бісульфіту, залишаються нез'ясованими і потребують подальших досліджень.

Для з'ясування природи толерантності *D. cerviculata* до токсичних сполук сірки досліджували вплив рН субстрату на проростання спор, ріст та розвиток протонеми, а також катіонів Ca^{2+} , Fe^{3+} та хелатону $\text{Na}_2\text{-ЕДТА}$ на стійкість моху до бісульфіту натрію.

Матеріал та методи дослідження

Для досліджень використовували зразки *D. cerviculata* зі зрілими коробочками, зібрані на території підземної виплавки сірки Яворівського ДГХП "Сірка" біля с. Старий Яр.

Досліди проводили на лабораторній культурі протонеми моху, яку вирощували зі спор на агаризованому середовищі Кнопа в контрольованих умовах освітлення (2,5–3,0 тис. лк), температури (20–22° С) та вологості (85–90 %). Для створення кислотного-лужного балансу агаризованого середовища з рН від 2,5 до 9 користувалися 0,1 М розчинами лимонної кислоти або гідроксиду калію.

Спостереження за характером проростання спор та ростом протонеми проводили під мікроскопом "Jenaval" безпосередньо в чашках Петрі, не порушуючи стерильності матеріалу. Динаміку проростання спор визначали на підставі підрахунку відсотка пророслих спор впродовж перших двох тижнів після посіву. Для визначення площі утвореної після 1 місяця протонеми вимірювали два діаметри дернин за допомогою окулярної лінійки під біокулярним мікроскопом.

Інтенсивність свідчення хлорофілу в клітинах протонеми визначали як середнє арифметичне значення з усіх вимірів, які проводили на цитофлуориметрі ЛЮМАМ-РЗ з використанням цитофлуориметричної приставки з інтерференційним світлофільтром та синьо-фіолетового світла ртутної

лампи надвисокого тиску для збудження люмінесценції.

Для дослідження стійкості моху *D. cerviculata* до токсичних сполук сірки використовували бісульфіт натрію, який дуже нестійкий, легко розкладається в розведеному водному розчині з утворенням різних іонних форм: бісульфітів і сульфідів [9]. Толерантність протонеми *D. cerviculata* до впливу 1, 2 і 4 мМ розчинів NaHSO_3 (протягом 1 год.) оцінювали за інтенсивністю перекисного окислення ліпідів, а саме вмістом малонового діальдегіду (МДА), інтенсивністю люмінесценції хлорофілу та активністю антиоксидантного ферменту супероксиддисмутази (СОД). Для визначення впливу найбільш доступних на кислих ґрунтах та після їх вапнування катіонів Fe^{3+} та Ca^{2+} на активність детоксикації 1 мМ розчину бісульфіту протонемні дернини попередньо інкубували 1 год. у 1 мМ розчинах CaCl_2 , FeCl_3 або 5 мМ хелатону $\text{Na}_2\text{-ЕДТА}$. У контролі використовували дистильовану воду.

Для визначення вмісту ТБК-активних продуктів (МДА) рослинний матеріал гомогенізували у 20 % розчині трихлороцтової кислоти та інкубували з 0,5 % розчином тіобарбітурової кислоти на киплячій водяній бані протягом 30 хв. Після центрифугування в супернатанті спектрофотометрично визначали вміст МДА за довжини хвилі 532 нм. Кількість МДА вираховували у нМ МДА на 1 г сухої маси [2].

Для визначення активності СОД протонему гомогенізували в 0,15 М фосфатному буфері (рН 7,8) та екстрагували протягом 30 хв. за кімнатної температури. Після центрифугування (5 тис. г 10 хв.) супернатант додавали до інкубаційного середовища, що містило 0,33 мМ ЕДТА, 0,4 мМ нітросиній тетразолій, 0,01 мМ феназинметасульфат та 0,8 мМ НАДФН. Проби фотометрували за $\lambda = 540$ нм. Активність СОД подавали в умовних одиницях на мг білка за хв. [4]. Усі досліди проводили не менше 3–5 раз, отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу [3].

Результати дослідження та їх обговорення

Однією з характерних ознак життєвої стратегії моху *D. cerviculata* є тривала стадія протонеми. На території підземної виплавки сірки багаторічна протонема, яка утворилася зі спор, спочатку інтенсивно розросталася на поверхні та частково занурювалася у верхній шар ґрунту, а потім формувала густе плетиво повітряної протонемної дернини. Стадія протонеми тривала 1–3 роки, появу гаметофорів спостерігали на 2 році розвитку моху. В умовах лабораторної культури перші гаметофори закладалися через 10–12 місяців.

У дослідах стерильні спори *D. cerviculata* висівали на поживне агаризоване середовище з рН від 2,5 до 9 (табл. 1). На сильноокислих середовищах (рН 2,5 і 3) спори відразу гинули, лише на середовищі з рН 4,5 проросло на 2 тижні пізніше < 0,5 % спор (9 спор на чашку), проте внаслідок плазмолі-

зу апікальних клітин вони так і не утворювали дернин. На сильнолужному середовищі (рН 9) спори лише набухали, але не проростали.

Регенераційна здатність протонемних дернин виявилася менш чутливою до кислотності агаризованого середовища (табл. 2). На сильнокислому

середовищі з рН 3 протонема регенерувала дуже короткими нитками, за 7 днів діаметр дернин зростає у 1,5 рази, як і на сильнолужному (рН 9). Найвищий відсоток проростання спор (78 %) і найбільший приріст протонемних дернин (у 8,8 рази) встановлено на середовищі з рН 6 (табл. 1, 2).

Таблиця 1. Вплив рН агаризованого середовища на проростання спор *D. cerviculata*

Table 1. The influence of pH value of agarized medium on the germination of *D. cerviculata* spores

рН агаризованого середовища	Кількість проаналізованих спор, шт.	Кількість пророслих спор, %			
		5 день	6 день	7 день	8 день
Контроль (5,4)	100	18,1	60,0	69,7	85,8
3	100	–	–	–	–
4	91	–	–	–	–
5	85	13,0	21,9	39,7	53,5
6	100	21,5	53,6	63,0	78,0
7	100	15,3	40,3	54,4	60,1
8	89	7,2	17,2	33,1	43,3
9	97	–	–	–	–

Таблиця 2. Залежність регенераційної здатності протонемних дернин *D. cerviculata* від рН агаризованого середовища (7 день регенерації)

Table 2. The dependence of regenerative activity of *D. cerviculata* protonemata on pH value of agarized medium (7 day of regeneration)

рН агаризованого середовища	Кількість проаналізованих дернин, шт.	Площа дернин, мм ²	Індекс толерантності, %	Особливості формування протонемних дернин
Контроль (рН 5,4)	100	36,0 ± 0,3		утворені численними довгими протонемними столонами, що інтенсивно галузяться
3	80	5,4 ± 0,5	14,8	переважають короткі хлоронемні нитки, які галузяться дуже короткими клітинами
4	84	10,1 ± 0,4	28,0	утворені декількома довгими протонемними столонами, що зрідка галузяться
5	100	15,5 ± 0,3	43,0	численні довгі столони протонемні
6	100	31,9 ± 0,3	88,7	довгі протонемні столони, що інтенсивно галузяться
7	100	23,7 ± 0,4	65,9	переважають короткі протонемні столони, довгих небагато
8	91	8,6 ± 0,4	24,0	поодинокі довгі протонемні столони, які рідко галузяться
9	87	5,0 ± 0,5	14,0	поодинокі довгі нитки, що не галузяться

Отже, протонема *D. cerviculata* зберігала життєздатність за значних змін рН, проте надавала перевагу нейтральній реакції середовища. Більшість мохів є надзвичайно чутливими до низьких значень кислотності та майже не впливають на їх зміну. З огляду на отримані результати можна стверджувати, що природна мінливість кислотності ґрунтових субстратів і розчинів є важливим фактором впливу на розвиток та формування толерантності мохових дернин.

Фотосинтез – один з найчутливіших фізіологічних процесів до дії кислих забруднювачів. Отримані результати свідчать, що підвищення концентрації бісульфіту зумовлює істотне зменшення інтенсивності люмінесценції хлорофілу (табл. 3), особливо в клітинах протонемі *D. cerviculata*, яка виростає на більш кислому середовищі. Крім того, встановлено активацію пероксидного окислення ліпідів (ПОЛ) мембран та зростання в 1,5 рази вмісту МДА під впливом найвищої концентрації токсичних аніонів бісульфіту (табл. 3). Руйнування

фотосинтетичних пігментів та хлороз протонемі моху, мабуть, виникали унаслідок пригнічення біосинтезу хлорофілу в хлоропластах і/або посилення їх деструкції в результаті активації вільнорадикального окислення, зміни проникливості та деполіризації мембран за дії стресового чинника.

Ступінь змін інтенсивності ПОЛ та активації антиоксидантного захисту визначається не лише силою і тривалістю стресового впливу, а й чутливістю до нього рослин [1]. Під впливом токсикантів посилюється регенерація активних метаболітів кисню, процеси нейтралізації яких у рослинах здійснюються складною системою ферментів антиоксидантного захисту: СОД каталізує реакцію дисмутації супероксиданіона з утворенням менш реакційно-спроможного перекису водню, надлишок якого нейтралізується пероксидазами й каталазами. Толерантність протонемі *D. cerviculata* до бісульфіту натрію оцінювали за активацією антиоксидантних процесів, а саме ферментативною активністю СОД. Дослідженню активності СОД за

дії стресового фактора приділяється особлива увага дослідників, оскільки вона є первинною ланкою захисту клітин від окислювальної деструкції, яка

запобігає окисленню клітинних макромолекул ще на стадії ініціації та сприяє підвищенню стійкості рослин.

Таблиця 3. Вплив бісульфіту натрію на фізіологічні показники толерантності протонеми *D. cerviculata*, яка виросла на середовищах з різним рН

Table 3. The influence of sodium bisulfite on physiological parameters of tolerance of *D. cerviculata* protonema grown on the agarized medium with different pH values

Середовище	Кількість МДА, нМ/г сухої маси	Активність СОД, ум.од./мг білка/хв	Інтенсивність люмінесценції хлорофілу, ум. од.
Контроль (рН 5)	0,50 ± 0,05	1,87 ± 0,90	15,92 ± 1,17
1 мМ NaHSO ₃	0,68 ± 0,05	2,10 ± 0,80	13,83 ± 1,59
2 мМ NaHSO ₃	0,73 ± 0,06	2,91 ± 0,91	12,04 ± 1,70
4 мМ NaHSO ₃	0,76 ± 0,07	3,55 ± 0,97	9,70 ± 2,20
Контроль (рН 6)	0,57 ± 0,03	2,30 ± 0,85	17,51 ± 1,23
1 мМ NaHSO ₃	0,60 ± 0,04	2,88 ± 0,09	16,38 ± 1,04
2 мМ NaHSO ₃	0,65 ± 0,03	3,46 ± 0,81	13,23 ± 1,50
4 мМ NaHSO ₃	0,71 ± 0,05	4,13 ± 0,97	11,69 ± 1,31

Встановлено, що активність СОД у клітинах протонеми зростала з підвищенням концентрації бісульфіту натрію в інкубаційному розчині. Проте рослини, які виростили на кислому середовищі (рН 5), були чутливішими до впливу NaHSO₃, у них істотно знижувалася інтенсивність люмінесценції хлорофілу, активність СОД залишалася на рівні контролю (табл. 3). В експериментах з ізольованими протопластами вівса [17] встановлено, що підвищення рН середовища стимулює утворення АФК як сигнальних молекул, які запускають механізми інших захисних систем, окрім того саме поява АФК, зокрема супероксиду, спричиняє каскад реакцій формування адаптаційного синдрому. З огляду на цей факт пояснюють [9, 11] толерантність *Rhytidiadelphus triquetrus* і *Hylocomium splendens* переважно на карбонатних ґрунтах на забруднених SO₂ територіях, хоча раніше ці мохи були поширені на кислих ґрунтах в незабруднених умовах.

У дослідіах, у яких застосовували преінкубацію протонеми у 1 мМ розчинах CaCl₂, FeCl₃ або 5 мМ хелатону Na₂-ЕДТА, встановлено зменшення токсичності бісульфіту натрію на стан хлорофілу і значне зростання активності СОД внаслідок насиченості клітинних стінок активними катіонами Ca²⁺ і Fe³⁺ (табл. 4). Відомо, що мохоподібним властива дуже висока катіоннообмінна здатність та унікальна можливість утримувати іони металів на поверхні клітин унаслідок великої кількості поверхневих функціональних (-COOH) груп. Так, на клітинних стінках водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw., який ріс в струмках забруднених шахтними викидами, виявлено концентричне розміщення оксидів марганцю [21]. Отже, залежно від природи і концентрації адсорбованих катіонів металів клітинні стінки моху можуть мати значний окислювальний потенціал.

Після преінкубації з хелатомом Na₂-ЕДТА, який вимивав катіони із клітинних стінок, активність СОД під впливом 1 мМ розчину NaHSO₃ зростала неістотно, порівняно з контролем (табл. 4). Отрима-

ні нами результати свідчать про те, що хелатон може порушувати функцію мембран так, що змінюється поглинання та нагромадження бісульфіту в клітинах. Раніше було встановлено [11], що хелатування металів клітинної стінки пригнічувало позаклітинне окислення бісульфіту, проте не спричинило зниження його розпаду.

Під впливом поглинутих катіонів Fe³⁺, висока рухливість яких спостерігається переважно на кислих ґрунтах зі значним мінеральним вмістом, активність СОД була вдвічі вищою, ніж у контролі (табл. 4). Є відомості [7, 8], що адсорбовані іони заліза каталізують пасивне зовнішньоклітинне окислення бісульфіту. На підставі проведених нами досліджень можна припустити, що внаслідок преінкубації протонеми *D. cerviculata* у розчині FeCl₃ збільшувалася не лише концентрація Fe³⁺ в апопласті клітин, а й обмінна здатність клітинних сайтів, що сприяло поглинанню бісульфіту в клітини й активувало процес його внутрішньоклітинної детоксикації.

Найвищу активність СОД (табл. 4) встановлено під впливом підвищення насиченості клітинних стінок активним катіонообмінником Ca²⁺ з інкубаційного середовища, який, крім того, що регулює проникливість клітинних мембран, сприяє структурно-функціональним перебудовам внутрішньоклітинного метаболізму. Численні експерименти засвідчили [9, 11], що Ca²⁺ зменшує дію бісульфіту як інгібітора фотосинтетичної фіксації CO₂ та втрати K⁺ як у *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., так і *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., але, на відміну від Fe³⁺ та інших поглинутих металів, безпосередньо не взаємодіє з іонами бісульфіту.

Ймовіріше, що кальцій впливає на стабілізацію клітинних мембран та провідність білкових каналів [5] внаслідок чого підвищується поглинання бісульфіту клітинами, тоді як Fe³⁺ можливо сприяє дестабілізації мембран, стимулюючи пероксидацію їх ліпідних компонентів [10].

Таблиця 4. Вплив 1 мМ розчину NaHSO₃ на фізіологічні показники протонеми *D. cerviculata* після 1 год. преінкубації в 1 мМ розчинах CaCl₂, FeCl₃ або 5 мМ Na₂-ЕДТА

Table 4. The influence of 1 mM solution NaHSO₃ on physiological parameters of the tolerance of *D. cerviculata* protonemata pre-incubated with 1 mM solutions CaCl₂, FeCl₃ or 5 mM Na₂-EDTA

Преінкубація	Кількість МДА, нМ / г сухої маси	Активність СОД, ум.од./мг білка/хв	Інтенсивність люмінесценції хлорофілу, ум. од.
Контроль (5,4)	0,54 ± 0,04	2,01 ± 0,75	15,75 ± 1,03
FeCl ₃	0,71 ± 0,03	4,55 ± 0,90	20,30 ± 2,10
Na ₂ -ЕДТА	0,60 ± 0,05	2,48 ± 0,89	14,86 ± 1,03
CaCl ₂	0,65 ± 0,03	6,04 ± 0,96	23,57 ± 2,05

Результати дослідження впливу SO₂ на лишайники свідчать, що внутрішньоклітинний антиоксидантний захист може змінюватися під впливом поллютантів як у чутливих, так і толерантних видів [12]. Активація СОД *D. cerviculata* у відповідь на екстремальні впливи середовища свідчить про участь ферменту в нормалізації клітинного гомеостазу в умовах, які змінилися, тобто в адаптації до стресу. Підвищення активності СОД може бути зумовлено активацією її латентних форм і/або синтезом нових молекул [1].

На підставі отриманих результатів можна припустити, що детоксикація бісульфіту в мохоподібних відбувається внаслідок: зовнішнього окислення завдяки фотоокислювальній енергії, пасивного зовнішнього окислення, що каталізується адсорбованими іонами Fe³⁺, поглинання клітинами та метаболічного окислення.

ваними іонами Fe³⁺, поглинання клітинами та метаболічного окислення.

Висновки

Толерантність *D. cerviculata* до бісульфіту натрію залежить від функціональної активності внутрішньоклітинної метаболічної детоксикації і природи поглинутих катіонів. Зростання активності СОД свідчить про значну участь внутрішньоклітинних реакцій в детоксикації бісульфіту в клітинах протонеми. Особливості життєвої стратегії *D. cerviculata* (тривала протонема) та толерантність протонемних дернин до кислотних опадів сполук сірки забезпечують успішне заселення мохом не рекультивованих територій підземної виплавки за рахунок проростання спор, отриманих з окремих ділянок зональної рослинності, що залишилися після порушень.

1. Бараненко В. В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. – 2006. – Т. 48, № 6. – С. 465 – 474.
2. Мусиенко М. М., Паршикова Т. В., Славный П. С. Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений. – К.: Фитосоциентр, 2001. – 200 с.
3. Плохинский Н. А. Биометрия. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
4. Чвари С., Андял Т., Штрэнгер Я. Определение антиоксидантных параметров крови и их диагностическое значение в пожилом возрасте // Лабораторное дело. – 1991. – № 3. – С. 95 – 99.
5. Bates J. W. The role of exchangeable calcium in saxicolous calcicole and calcifuge mosses // New Phytologist. – 1982. – 90. – P. 239–252.
6. Bates J. W. Effects on bryophytes and lichens // Air pollution and plant life, 2nd edn. / Eds. J.N.B. Bell, M. Treshow. – Chichester: John Wiley, 2002. – P. 309 – 342.
7. Baxter R., Emes M. J., Lee J. A. The relationship between extracellular metal accumulation and bisulphite tolerance in *Sphagnum cuspidatum* Hoffm. // New Phytologist. – 1989. – 111. – P. 463 – 472.
8. Baxter R., Emes M. J., Lee J. A. Short-term effects of bisulphite on pollution-tolerant and pollution-sensitive populations of *Sphagnum cuspidatum* Hoffm. // New Phytologist. – 1991. – 118. – P. 425–431.
9. Bharali B., Bates J. W. Soil cations influence bryophyte susceptibility to bisulfite // Annals of Botany. – 2002. – 90. – P. 337–343.
10. Bharali B., Bates J. W. Influences of extracellular calcium and iron on membrane sensitivity to bisulphite in the mosses *Pleurozium schreberi* and *Rhytidiadelphus triquetrus* // Journal of Bryology. – 2004. – 26. – P. 53 – 59.
11. Bharali B., Bates J. W. Detoxification of Dissolved SO₂ (Bisulfite) by Terricolous Mosses // Annals of Botany. – 2006. – 97. – P. 257–263.
12. Deloro V. I., Gimeno C., Calatayud A., Barreno E. Effects of SO₂ fumigations on CO₂ gas exchange, chlorophyll a fluorescence emission and antioxidant enzymes in the lichens *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* // Physiologia Plantarum. – 1999. – 105. – P. 648 – 654.
13. Farmer A. M., Bates J. W., Bell J. N. B. Ecophysiological effects of acid rain on bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment / Eds. J. W. Bates, A. M. Farmer. – Oxford: Clarendon Press, 1992. – P. 284 – 313.
14. Gilbert O. L. Further studies on the effect of sulphur dioxide on lichens and bryophytes // New Phytologist. – 1970. – 69. – P. 605 – 627.
15. Legge A. H., Krupa S. V. Effects of sulphur dioxide // Air pollution and plant life, 2nd edn. / Eds. J. N. B. Bell, M. Treshow. – Chichester: John Wiley, 2002. – P. 135 – 162.
16. Lüttge U., Osmond C. B., Ball E., Brinckmann E., Kinze G. Bisulphite compounds as metabolic inhibitors: nonspecific effects on membranes // Plant and Cell Physiology. – 1972. – 13. – P. 505 – 514.
17. Miszalski Z. Sulphite oxidation in isolated chloroplast lamellae // Bulletin of Polish Academy of Sciences (Biological Sciences). – 1991. – 39. – P. 221 – 229.
18. Pfanz H., Dietz K.-J., Weinerth J., Oppmann B. Detoxification of sulphur dioxide by apoplastic peroxidases // Sulphur nutrition and sulphur assimilation in higher plants / Eds. H. Rennenberg, C. Brunold, L. J. DeKok, I. Stulen. – The Hague: SPB Academic Publishers, 1990. – P. 229 – 233.
19. Rao D. N. Responses of bryophytes to air pollution // Bryophyte ecology / Ed. A. J. E. Smith. – London: Chapman and Hall, 1982. – P. 445 – 471.
20. Saunders P. J. W., Wood C. M. Sulphur dioxide in the environment: its production, dispersal and fate // Air pollution and lichens / Eds. B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth. – London: Athlone Press, 1973. – P. 6 – 37.
21. Sérgio C., Figueira R., Viegas Crespo A. M. Observations of heavy metal accumulation in the cell walls of *Fontinalis antipyretica*, in a Portuguese stream affected by mine effluent // Journal of Bryology. – 2000. – 22. – P. 251 – 255.
22. Winner E. W., Atkinson C. J., Nash III T. H. Comparisons of SO₂ absorption capacities of mosses, lichens, and vascular plants in diverse habitats // Lichens, bryophytes and air quality / Eds. T. H. Nash III, V. Wirth. – Berlin: J. Cramer, 1988. – P. 217 – 230.

Отримано: 10 вересня 2009 р.

Прийнято до друку: 4 лютого 2010