

**ФОРМУВАННЯ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ
У *CERATODON PURPUREUS* (HEDW.) BRID. ЗА УЧАСТІ ХЛОРОФІЛАЗИ
ТА МЕТАБОЛІТІВ ОКСИДУ АЗОТУ**

С. Бешлей, Р. Соханьчак, О. Лобачевська

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com*

Досліджено зміни активності хлорофілази та вмісту метаболітів оксиду азоту в адаптивних реакціях гаметофіту космополітного моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах різного температурного режиму, водного дефіциту, високої інсоляції на відвалі шахти “Надія” Червоноградського гірничопромислового району Львівської області.

Встановлено, що в літні місяці на відвалах вугільних шахт створюються несприятливі умови для існування рослин унаслідок нестачі вологи, високої температури поверхні субстрату та інтенсивного освітлення. Унаслідок деградації фотосинтетичного апарату в стресових умовах техногенно порушених територій у хлоропластах *C. purpureus* вміст суми хлорофілів становив 294–413 мкг/г маси сухої речовини. У гаметофіті моху у локалітетах на терасі відвалу з інтенсивністю освітленням 100 тис. лк. визначено в 1,3 та 2,2 рази більшу активність хлорофілази, порівняно із основою (55 тис. лк) та вершиною (70 тис. лк) відповідно. Під впливом значного водного стресу, який індукували 10 % розчином поліетиленгліколю у середовищі вирощування *C. purpureus*, визначено зменшення як вмісту пігментів фотосинтезу, так і активності хлорофілази, порівняно з контролем. Найбільший вміст метаболітів оксиду азоту зафіксовано в умовах тераси відвалу, порівняно із вершиною та основою. Це, вочевидь, зумовлено їх нагромадженням під впливом значної інсоляції, температури і нестачі вологи, показники яких були у 1,5-2 рази більшими, ніж на інших ділянках мезорельєфу відвалу. Результати експериментальних досліджень впливу гіпо-, гіпертермічного та водного стресів свідчать про часові зміни вмісту метаболітів оксиду азоту в клітинах моху в післястресовий період. Збільшення вмісту NO_2^- у період пост-стресової реакції вказує на його важливу роль в адаптації гаметофіту моху під впливом стресових абіотичних чинників.

Ключові слова: оксид азоту, хлорофілаза, пігменти фотосинтезу, *Ceratodon purpureus*

Відвали вугільних шахт є аномальними утвореннями рельєфу, для яких у літні місяці характерні несприятливі мікрокліматичні умови для життєдіяльності не лише судинних рослин, а й бріофітів [1, 13]. Новоутворені елементи мезорельєфу (основи, тераси, вершини) відвалів істотно відрізняються за різними показниками водно-температурного режиму [2]. Заселення, життєдіяльність і адаптація мохів до таких аномальних умов місцевості відбуваються завдяки функціонуванню сигнальних систем і внутрішньоклітинних механізмів захисту від впливу стресових чинників довкілля [15, 16]. Найчутливішою системою рослин на зміни температури, вологи й освітлення є фотосинтетичний апарат [22, 31]. Хоча вже детально досліджено процес фотосинтезу, проте вивчення кількісних і якісних змін пігментної системи та участі ферментів у рослинах, які ростуть на техногенно порушених територіях,

залишаються актуальними і тепер. Зокрема, малодослідженими такі аспекти є для мохоподібних. Окрім цього, недостатньо вивчена роль сигнальних систем у адаптації бріофітів до несприятливих умов довкілля. Відомі поодинокі дослідження таких сигнальних молекул як пероксид водню, іони кальцію, супероксид-аніон, фітогормони [3, 33]. Проте досі не встановлено участі сигнальної молекули оксиду азоту в гаметофіті мохів за умов стресу. З'ясовано, що оксид азоту (NO) – це сигнальна, біологічно активна, без заряду, дифузійна молекула, яка задіяна у багатьох фізіологічних процесах рослин, зокрема, і в адаптивних реакціях організму на дію стресових чинників [11, 12, 32, 36–38]. Проаналізовано участь NO у процесах росту рослин, у їхніх реакціях на посуху, засолення, зміни (підвищення, зниження) температур, ультрафіолетове випромінювання, дію важких металів, механічне пошкодження; формування стійкості до шкідників і хвороб [4, 5, 9, 18, 29, 39]. Відомо, що нітратредуктаза бере участь в утворенні оксиду азоту в мохоподібних. Це важливо для з'ясування шляхів еволюції сигнальних систем у адаптації рослинних організмів [35].

Метою дослідження було встановити зміни хлорофілазної активності та вмісту метаболітів оксиду азоту в гаметофіті моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. як у природних зразках моху, відібраного з різних умов елементів мезорельєфу відвалів вугільних шахт, так і в лабораторних умовах за дії абіотичних стресорів.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження був щільнодернинний космополітний мох *C. purpureus*, який є доміантним видом бріофітів на девастованих територіях видобутку вугілля [20]. Для аналізів відбирали зразки рослин моху, проби субстрату (у 0–3 см шарі) під ним і визначали мікрокліматичні умови екотопу на різних елементах мезорельєфу рекультивованого відвалу шахти “Надія” внаслідок нанесення шару ґрунтосуміші на гірничо-технічній стадії рекультивації.

Показники температури, вологості субстрату й повітря визначали за загальноприйнятими методиками [10], інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю116 із фотоелементом Ф-102.

Вміст пігментів (хлорофіл *a*, *b*, каротиноїди) визначали у 80 % розчині ацетону на спектрофотометрі Specord 210 Plus і розраховували за формулами Хольма-Ветштейна [8, 23]. Визначення активності хлорофілази проводили методом розділення фітольних і безфітольних пігментів. Активність хлорофілази оцінювали за кількістю хлорофіліду в дослідній пробі та визначали у відсотках до загального вмісту зелених пігментів у контрольній пробі [7].

Дернини *C. purpureus*, відібрані на терасі відвалу, промивали дистильованою водою для видалення часточок субстрату і висаджували у горщики зі стерильним піском. Їх вирощували у люмінестаті в контрольованих умовах освітлення (2500–3000 лк, 16-годинний світловий день), температури (20–22 °С) та вологості (85–90 %). Абіотичний стрес для рослин *C. purpureus* створювали дією низької (+3 °С) або високої (+42 °С) температури, осмотичний шок індукували поліетиленгліколем (ПЕГ-6000) у концентрації 10 % за температури 20–22 °С упродовж 15 год в умовах кліматичної камери. Контролем слугували рослини моху, які поливали дистильованою водою. Вміст метаболітів оксиду азоту (конверсію нітрат-іонів у нітрит-іони проводили за допомогою металевого кадмію) в інкубаційному середовищі оцінювали внаслідок реакції нітритів із компонентами реактиву Грісса (Greiss) – 10 % розчином α -нафтиламіну і сульфанілової кислоти в 12 % розчині оцтової кислоти і визначали спектрофотометрично за довжини хвилі 520 нм [24, 25]. Вміст NO₂-визначали за калібрувальним графіком, побудованим за натрій нітритом (NaNO₂).

Отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу [19] з використанням пакету програмного забезпечення Microsoft Excel 2003.

Результати і їхнє обговорення

На основі отриманих результатів визначення вмісту пігментів фотосинтезу *C. purpureus* встановлено, що влітку в умовах значного водного дефіциту (50–58 %) і високої інтенсивності світла (55–100 тис. лк) на відвалах вугільних шахт у хлоропластах містилася незначна кількість пластидних пігментів – сума хлорофілів становила 294–413 мкг/г маси сухої речовини (рис. 1), що узгоджується з літературними даними для мохів [21, 26]. Такі зміни зумовлені деградацією фотосинтетичного апарату моху в умовах впливу водного, температурного й інших стресових чинників на техногенних відслоненнях.

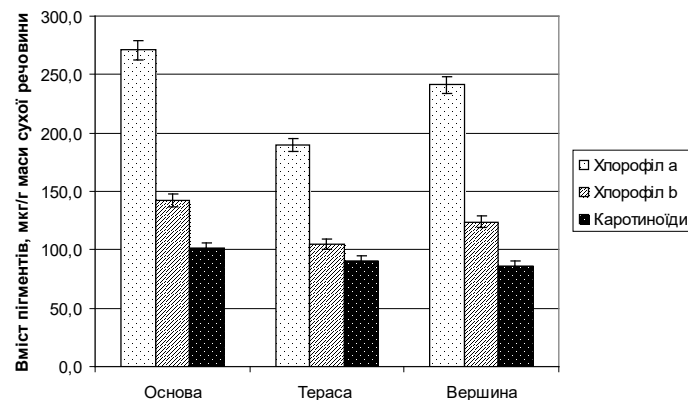


Рис. 1. Вміст пігментів фотосинтезу у гаметофіті *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. із різних елементів мезорельєфу відвалу шахти “Надія” (липень 2019 р.)

Активізація гідролітичних ферментів у хлоропластах пов’язана з процесами розпаду хлорофілу [6], підтвердженням цього є результати аналізу активності хлорофілази, яка каталізує гідроліз ефірного зв’язку між фітолом і С-173 групою пропіонової кислоти хлорофілів *a* і *b* з утворенням відповідних хлорофілідів та фітолу [7, 28, 34]. Встановлено збільшення активності хлорофілази в умовах абіотичних стресів: теплового шоку, водного дефіциту, засолення й інтенсивної інсоляції [7, 17, 31]. Нами визначено значно більшу активність хлорофілази в гаметофіті *C. purpureus* у локалітетах з інтенсивним освітленням і дефіцитом вологи (рис. 2).

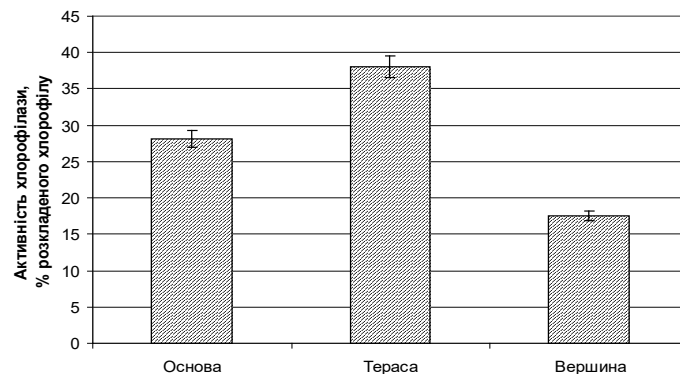


Рис. 2. Активність хлорофілази у гаметофіті *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. із різних елементів мезорельєфу відвалу шахти “Надія” (липень 2019 р.)

Ймовірно, в умовах світлового насичення у хлоропластах істотно пришвидшуються процеси обміну хлорофільного пулу, внаслідок чого підвищується гідролітична активність хлорофілази. Так, на терасі за інтенсивності освітлення 100 тис. лк активність хлорофілази становила 38 %, тоді як на основі та вершині відвалу за інтенсивності освітлення 55–70 тис. лк вона була меншою в 1,3 та 2,2 разу відповідно.

Одним із основних лімітаційних чинників заселення та життєдіяльності рослин на відвалах є недостатня вологість, яка у літні місяці в 0–15 см шарі субстрату становила 1–5 % [2]. На основі результатів лабораторних експериментів з вивчення дії дефіциту води на стан фотосинтетичної системи моху встановлено, що в умовах осмотичного шоку, який ініціювали 5 % та 10 % розчином поліетиленгліколю (ПЕГ-6000), вміст пігментів фотосинтезу зменшувався, що впливало на фотосинтетичні процеси у гаметофіті моху (рис. 3). За концентрації 5 % ПЕГ у розчині на фоні зменшення вмісту хлорофілу *a* відзначено істотне збільшення хлорофілу *b*, що може бути проявом захисту фотосинтетичного апарату за дії водного стресу. Відомо, що молекули хлорофілу *b* є більш гідратованими та мають міцніші зв'язки з водою, а також кращу міцність зв'язку з білково-ліпідним комплексом мембран хлоропластів, порівняно із хлорофілом *a* [14, 27].

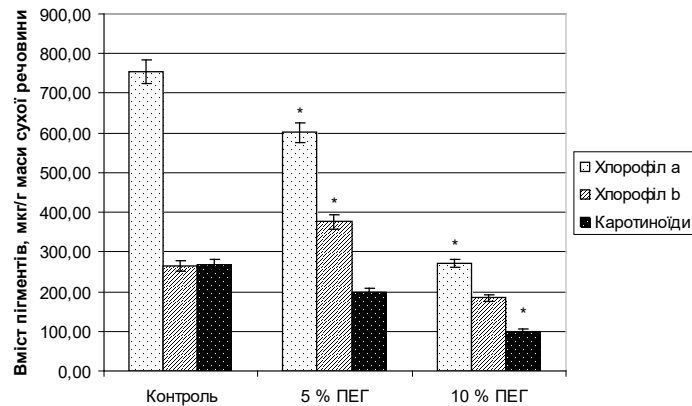


Рис. 3. Вміст пігментів фотосинтезу у гаметофіті *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., відібраного на терасі під впливом різних концентрацій поліетиленгліколю у середовищі. **Примітка.** * – різниця щодо контролю статистично достовірна за $p \leq 0,05$

В умовах осмотичного шоку, який ініціювали 5 % розчином ПЕГ, активність хлорофілази в гаметофіті *C. purpureus* збільшувалася на 17 %, порівняно з контролем (рис. 4). Таке підвищення активності ферменту в гаметофіті моху може свідчити про захист фотосинтетичного апарату внаслідок гідролізу вивільнених молекул пігменту, які могли бути задіяні в генеруванні потенційно небезпечних для рослин активних форм кисню (АФК). За осмотичного потенціалу 2,0 МПа (10 % ПЕГ) розчину середовища вирощування моху удвічі зменшувався вміст пігментів фотосинтезу та на 6–26 % – активність хлорофілази, порівняно з контролем. Це вказує на істотне пригнічення фотосинтезу, що призводить до уповільнення життєдіяльності й переходу моху у стан спокою.

Багато дослідників визначали участь сигнальної системи оксиду азоту у функціонуванні фотосинтетичного апарату. Зокрема, встановлено збільшення вмісту хлорофілів у рослинах, оброблених донором оксиду азоту нітропрусидом натрію [5, 39, 40]. За дії стресових абіотичних і біотичних чинників встановлено зв'язок між вмістом оксиду азоту, інтенсивністю освітлення та шляхом проведення сигналів за умов стресу [32]. Процес фо-

тосинтезу є одним із основних джерел утворення АФК у клітинах рослин унаслідок функціонування фотосистеми I через електронтранспортний ланцюг хлоропластів.

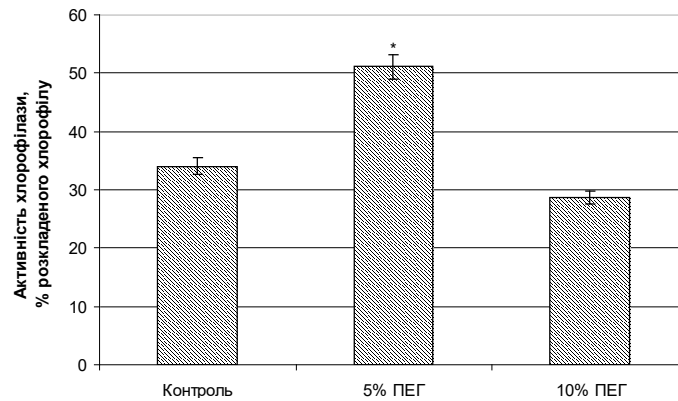


Рис. 4. Активність хлорофілази у гаметофіті *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., відібраного на терасі, на середовищах із різною концентрацією поліетиленгліколю. **Примітка.** * – різниця щодо контролю статистично достовірна за $p < 0,05$

Молекула оксиду азоту в рослинних клітинах діє короткочасно (1–5 с) і після передачі сигналу за участю кисню та води перетворюється на нітрати чи нітрити [6]. У наших експериментах метаболіти азоту конверсували в нітритну і за допомогою реактиву Грісса визначали вміст нітрит аніону NO_2^- . У зразках *C. purpureus* із різних елементів мезореєфу відвалу шахти “Надія” найбільший вміст NO_2^- зафіксовано на терасі, який був на 50 % більшим, ніж на вершині та в основі відвалу (табл. 1). Можливо, активація системи генерації NO спричинялася під впливом значної інсоляції, температури та нестачі вологи, показники яких були у 1,5-2 рази більшими, ніж на інших ділянках відвалу.

Таблиця 1

Вміст нітритів у гаметофіті *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. залежно від мікрокліматичних умов місцевиростань моху на відвалі шахти “Надія”

Місце відбору рослин моху	Вміст нітритів, $\text{мкг NO}_2^- / 100 \text{ г маси сухої речовини}$	Мікрокліматичні умови на поверхні мохової дернини		
		Температура, $^{\circ}\text{C}$	Відносна вологість повітря, %	Діапазон мінливості інтенсивності освітлення, тис. лк
Основа	118,3±2,4	30±1	51±3	35–45
Тераса	161,0±3,2	35±2	40±2	>100
Вершина	96,4±2,1	33±1	43±2	45–60

Результати лабораторних досліджень впливу гіпер-, гіпотермічного та водного стресів свідчать про зміну вмісту нітритів у гаметофіті моху протягом п’яти постстресових годин за всіх умов досліду, порівняно з контролем (табл. 2), що підтверджує участь сигнальної молекули оксиду азоту NO в адаптаційних реакціях рослин на вплив різних абіотичних стресорів [4, 6, 18]. Достовірної різниці між вмістом метаболітів оксиду азоту в гаметофіті моху за дії різних абіотичних стресорів не виявлено. Проте за осмотичного стресу, індукованого 10 % ПЕГ, і гіпотермічного стресу ($+3^{\circ}\text{C}$) різниця між початковими та кінцевими значеннями (протягом п’яти постстресових годин) вмісту NO_2^- становила 90 та 94 $\text{мкг NO}_2^- / 100 \text{ г маси сухої речовини}$ відповідно, що удвічі більше, ніж у контролі.

Таким чином встановлено, що у результаті дії досліджуваних абіотичних чинників активувалася NO-опосередкована сигнальна система, при цьому поступово збільшувався

вміст NO_2 , який максимально зростає між другою та п'ятою годинами експерименту. Протилежну тенденцію відзначено за дії гіпертермічного стресу ($+42^\circ\text{C}$): до другої години після впливу стресового чинника на 50 % збільшувався вміст нітритів у гаметофіті моху із подальшим поступовим зниженням до п'ятої години. Відомо, що ефекти загартування рослин до гіпертермії короткочасною дією високих температур реалізуються за участю оксиду азоту [18]. Ймовірно, участь NO-сигнальної системи у відповідь на вплив високої температури починається відразу із запуском нітратредуктазно-залежного синтезу оксиду азоту. Подальше зниження вмісту нітритів у *C. purpureus*, можливо, пов'язано із залученням інших систем захисту, каскад яких був запущений за участі NO. Вважають, що підвищення вмісту NO під впливом гіпертермії є універсальною стрес-протекторною складовою адаптивних процесів у організмах різного рівня організації [6]. Важливо зауважити, що оксид азоту разом з іншими компонентами стрес-реакції піддаються різноманітним перетворенням унаслідок своєї високої реакційної здатності [30].

Таблиця 2

Вміст нітритів у процесі постстресової реакції гаметофіту *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. під впливом абіотичних чинників (мкг NO_2 / г маси сухої речовини)

Години постстресової реакції	Контроль	Гіпотермічний стрес	Гіпертермічний стрес	Водний стрес
0	135,63±1,67	187,36±1,67	109,23±2,28	131,03±3,16
2,5	153,08±4,94	199,37±6,30	167,32±6,30	171,92±6,32
5	182,57±6,7	281,76±2,85	158,54±2,19	221,98±2,24

Отже, висока активність хлорофілази у світлолюбного моху *C. purpureus*, зокрема, за умов інсоляції, температурного шоку та значного водного дефіциту свідчить про активну участь ферменту в метаболізмі хлорофілу та захисті фотосинтетичного апарату від впливу несприятливих чинників техногенно порушеного довкілля. Встановлено, що у стресових умовах на відвалах видобутку вугілля в гаметофіті моху *C. purpureus* активується NO-опосередкована сигнальна система. На субклітинному рівні NO вивільняється різними органелами, насамперед хлоропластами, що залежить від рівня нітриту в клітинах і його взаємодії з іншими метаболітами. Збільшення вмісту метаболітів оксиду азоту в період постстресової реакції вказує на його важливу роль у захисних механізмах гаметофіту моху на дію абіотичних (гіпер- і гіпотермічного, водного) стресів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Башуцька У. Б. Мікрокліматичні умови породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району // Лісове господарство, лісова, паперова, деревообробна промисловість. 2006. Вип. 32. С. 48–51.
2. Бешлей С. В., Соханьчак Р. Р., Баранов В. І. Зміни гідротермічного режиму субстратів у заростях куничника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) на відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району // Наук. зап. ДПМ. 2014. Вип. 30. С. 137–142.
3. Бойко І., Лобачевська О. Мінливість вмісту водню пероксиду та вуглеводів у мохів із різною стійкістю до висушування в умовах дегідратації та регідратації // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2016. Вип. 71. С. 238–244.
4. Василик Ю. В. Утворення оксиду азоту у рослин та його роль за дії стресових факторів // Біологічні системи. 2015. Т. 7. Вип. 1. С. 1–15.

5. Василик Ю., Мосійчук Н. Вплив нітропрусида натрію у системі *in vitro* на пігментний склад, концентрацію карбонільних груп білків і антиоксидантний потенціал у листках проростків кукурудзи // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2015. Вип. 69. С. 65–73.
6. Войтович О. М. Стрес-індуковані зміни активності NO опосередкованої сигнальної системи в проростках *Pisum sativum* L. // Вісн. Запорізьк. ун-ту. 2009. № 2. С. 5–8.
7. Войцехівська О. В., Капустян А. В., Косик О. І. та ін. Фізіологія рослин. Практикум. Луцьк: Терен, 2009. 420 с.
8. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание: уч. пос. М.: Высшая школа, 1975. 392 с.
9. Жук І. В., Дмитрієв О. П., Лісова Г. М. Вплив коєвої кислоти та донору NO на *Triticum aestivum* L. за умов біотичного стресу // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2019. Т. 25. С. 225–230.
10. Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // Экология. 1982. № 4. С. 27.
11. Карпець Ю. В. Влияние донора NO на содержание пигментов в листьях, рост и продуктивность яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. біол. 2016. Вип. 3(39). С. 48–56.
12. Карпець Ю. В., Колупаєв Ю. Є., Ястреб Т. О. та ін. Роль активних форм кисню та азоту в індукуванні теплостійкості проростків пшениці екзогенним сірководнем // Доповіді НАН України. 2019. № 3. С. 89–97.
13. Карпінєць Л., Лобачевська О., Баранов В. Вплив мохів на мікрокліматичні умови едафотопів породних відвалів і їхні адаптаційні реакції // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. 2016. Т. 10. № 3–4. С. 119–128.
14. Кияк Н. Фотосинтетична активність бріофітів в умовах засолення на території хвостосховища Стебницького ГХП “Полімінерал” // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2018. Вип. 79. С. 184–194.
15. Кияк Н. Я., Хоркавців Я. Д. Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу в місцях видобутку сірки // Укр. ботан. журнал. 2015. Т. 72. № 6. С. 566–573.
16. Кияк Н. Я., Байк О. Л., Кім Н. А. Морфологічна адаптація бріофітів до екологічних факторів на девастованих територіях видобутку сірки // *ScienceRise: Biological Science*. 2017. Вип. 5 (8). С. 33–38.
17. Кобилецька М. С., Корчинська О. С., Маленька У. С. Активність хлорофілази у рослин кукурудзи за дії кадмій хлориду та саліцилової кислоти // Наук. вісн. ЛНУВМБТ імені С.З. Гжицького. 2012. Т. 14. № 2 (52). Ч. 2. С. 45–48.
18. Колупаєв Ю. Є., Карпець В. Е. Участие оксида азота (NO) в трансдукции сигналов абиотических стрессоров у растений // Вестн. Харьков. нац. аграр. ун-та. Сер. биол. 2009. Вып. 3 (18). С. 6–19.
19. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
20. Лобачевська О. В. Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району // Чорномор. ботан. журнал. 2012. Т. 8. № 1. С. 67–76.
21. Лобачевська О., Бойко І., Карпінєць Л. Фенотипна пластичність моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенно трансформованого середовища // Біологічні студії / *Studia Biologica*. 2014. Т. 8. № 3–4. С. 137–148.
22. Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.
23. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. К.: Фітосоціоцентр, 2001. 153 с.

24. Пат. 41003 А Україна, МПК 7 G01N33/48, 33/52. Спосіб визначення оксиду азоту / Поливода С.Н., Черепок О.О., Войтович О.В., заявник та патентовласник Запорізький державний медичний університет № 2000127587; заяв. 27.12.2000; опубл. 15.08.2001, Бюл. № 7.
25. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. К.: Наук. думка, 1976. 231 с.
26. Соханьчак Р., Лобачевська О., Бешлей С. Сезонні зміни у пігментному комплексі моху *Samolopus introflexus* (Hedw.) Brid. на вершині відвалу шахти “Надія” // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2013. Вип. 62. С. 180–187.
27. Станецька Д. М., Коваль І. В., Джуренко Н. І. та ін. Вплив високотемпературного стресу на пігментний комплекс видів роду *Solidago* L. в репродуктивний період // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2011. Вип. 30. С. 192–196.
28. Фомішина Р. М. Сиваш О. О., Захарова Т. О. та ін. Роль хлорофілази в адаптації рослин до умов освітлення // Укр. ботан. журнал. 2009. Вип. 66. № 1. С. 94–102.
29. Bajguz A. Nitric Oxide: Role in Plants Under Abiotic Stress // Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment. 2014. Vol. 2. P. 137–159.
30. Corpas F., González-Gordo S., Cañas A. et al. Nitric oxide and hydrogen sulfide in plants: which comes first? // J. Exp. Bot. 2019. Vol. 70. Issue 17. P. 4391–4404.
31. Datir S., Singh N., Joshi I. Effect of NaCl-Induced Salinity Stress on Growth, Osmolytes and Enzyme Activities in Wheat Genotypes // B. Environ. Contam. Tox. 2020. Vol. 104. P. 351–357.
32. Gupta K. J., Mur L. A. J., Wany A. et al. The role of nitrite and nitric oxide under low oxygen conditions in plants // New Phytol. 2020. Vol. 225. Issue 3. P. 1143–1151.
33. Guschina I. A., Harwood J. L., Smith M. et al. Abscisic acid modifies the changes in lipids brought about by water stress in the moss *Atrichum androgynum* // New Phytol. 2002. Vol. 156. P. 255–264.
34. Gutbrod K., Romer J., Dörmann P. Phytol metabolism in plants // Prog. Lipid Res. 2019. Vol. 74. P. 1–17.
35. Medina-Andres R., Solano-Peralta A., Saucedo-Vazquez J. P. et al. The Nitric Oxide production in the moss *Physcomitrella patens* is mediated by nitrate reductase // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. N 3. P. 1–15.
36. Neill S. Desikan R., Clarke A. et al. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53. N 372. P. 1237–1247.
37. Praveen A., Pandey A., Gupta M. Nitric oxide alters nitrogen metabolism and PIN gene expressions by playing protective role in arsenic challenged *Brassica juncea* L. // Ecotox. Environ. Safe. 2019. Vol. 176. P. 95–107.
38. Sharma A., Soares C., Sousa B. et al. Nitric oxide – mediated regulation of oxidative stress in plants under metal stress: a review on molecular and biochemical aspects // Physiol. Plant. 2020. Vol. 168. N 2. P. 1–51.
39. Siddiqui M., Al-Whaibi M., Basalah M. Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress // Protoplasma. 2011. Vol. 248. P. 447–455.
40. Suyun S., Gang W., Yading W. et al. Protective effect of nitric oxide against oxidative stress under ultraviolet-B radiation // Nitric Oxide. 2005. Vol. 13. Issue 1. P. 1–9.

Стаття надійшла до редакції 16.09.20

доопрацьована 18.11.20

прийнята до друку 27.11.20

**FORMATION OF ADAPTIVE REACTIONS OF *CERATODON PURPUREUS*
(HEDW.) BRID. VIA THE PARTICIPATION OF CHLOROPHYLASE
AND NITROGEN OXIDE METABOLITES**

S. Beshley, R. Sokhanchak, O. Lobachevska

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
11, Stefanyk St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: ecomorpogenesis@gmail.com*

Changes in chlorophylase activity and the content of nitric oxide metabolites in adaptive reactions of gametophyte of the cosmopolitan moss *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid under different temperature regime, water deficit, high insolation on the dump of the mine "Nadiia" of Chervonohrad mining district of Lviv region have been studied.

It was established that unfavorable conditions for the existence of plants due to lack of moisture, high surface temperature of the substrate and high insolation are created in the summer months on the dumps of coal mines. Due to the degradation of the photosynthetic apparatus in stressful conditions of technogenic-disturbed areas in chloroplasts of *C. purpureus*, the total content of chlorophylls was 294–413 µg/g of dry matter mass. In the gametophyte of moss in the localities on the terrace of the dump with a high insolation of 100 thousand lux., it was determined higher chlorophylase activity in 1.3 and 2.2 times, compared with the base localities (55 thousand lux.) and the top localities (70 thousand lux.), respectively. Under the influence of significant water stress, which was induced by a 10% solution of polyethylene glycol, a decrease in both the content of photosynthesis pigments and chlorophylase activity was determined compared to the control. The highest content of nitric oxide metabolites was determined on the terrace of dump due to their accumulation under the influence of significant insolation and temperature. The results of experimental studies of the effects of hypo-, hyperthermic and water stresses indicate the time-dependent changes in the content of nitric oxide metabolites in moss cells in the post-stress period. The increase in the NO₂⁻ content in the period of post-stress reaction indicates its important role in the adaptation of gametophyte of moss under the influence of abiotic stressors.

Keywords: nitric oxide, chlorophylase, pigments of photosynthesis, *Ceratodon purpureus*