

МЕХАНІЗМИ ПРИСТОСУВАННЯ БРІОФІТІВ ДО СОЛЬОВОГО СТРЕСУ НА ТЕРИТОРІЇ ХВОСТОСХОВИЩА СТЕБНИЦЬКОГО ГІРНИЧО-ХІМІЧНОГО ПІДПРИЄМСТВА «ПОЛІМІНЕРАЛ»

Н. Кияк¹, Л. Буньо²

¹Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
e-mail: kyuk_n@i.ua

²Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: bioza@ukr.net

Досліджували особливості метаболізму вуглеводів і катіонообмінну здатність клітинних стінок мохів *Barbula unguiculata* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa, *Bryum caespitium* Hedw. і *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. залежно від рівня засолення субстрату на території хвостосховища відходів видобутку калійних солей Стебницького гірничо-хімічного підприємства «Полімінерал». Визначено хімічний іонний склад водних витяжок із проб субстрату, відібраних із території хвостосховища. За аніонним складом встановлено сульфатний тип засолення субстрату. Показано, що пристосування бріофітів до засолення субстрату забезпечується зміною спрямованості метаболічних процесів, яка проявляється у збільшенні загального вмісту вуглеводів і перерозподілі вуглеводного обміну в напрямі гідролізу полісахаридів та накопичення розчинних вуглеводів. Зміна активності α -амілази у пагонах мохів є чутливим маркером сольового стресу. Підвищення амілазної активності призводить до збільшення пулу розчинних вуглеводів і посилення резистентності бріофітів до сольового стресу. Катіонообмінна ємність клітинних стінок мохів має важливе значення у формуванні солестійкості бріофітів. Це величина непостійна, залежить від видових особливостей мохів та інтенсивності сольового стресу.

Ключові слова: сольове забруднення, метаболізм вуглеводів, амілаза, катіонообмінна ємність, хвостосховище, бріофіти

Неефективна технологія переробки полімінеральних руд Стебницьким калійним комбінатом гірничо-хімічного підприємства (ГХП) «Полімінерал» (м. Стебник, Львівська обл.) призвела до утворення величезної кількості відходів флотаційного збагачення калійних руд, які займають площу близько 125 га. Наявність солей у субстраті хвостосховищ впливає на ріст і розвиток рослин. За їх надлишку ґрунтовий розчин набуває високого осмотичного тиску, тому в більшості рослин порушуються основні біосинтетичні функції.

Особливістю заростання територій хвостосховища є формування піонерних стадій із рослин галофітних і солестійких екологічних груп [10]. Представників автохтонної флори на цих стадіях немає, що свідчить про невідповідність цієї території умовам природних ґрунтів. Мохоподібні є піонерами заростання засоленних субстратів хвостосховища, оскільки їхнє поширення пов'язане з піонерними угрупованнями початкових стадій рослинних сукцесій на цих територіях. Сьогодні є мало інформації як щодо впливу сольового стресу на бріофіти, так і щодо механізмів, які забезпечують їхнє виживання в умовах засолення [15, 24, 28, 35]. Серед бріофітів немає галофітів, не виявлено спеціалізованих механізмів

солестійкості, як у судинних рослин, тому важливим є пізнання особливостей їхньої адаптивної стратегії в умовах засолення.

У рослинному організмі зміна спрямованості метаболічних процесів на адаптацію до сольового стресу виражається в акумуляції осмопротекторів, серед яких важливими є цукри. Посилення гідролізу полімерних форм вуглеводів, у тому числі низькомолекулярних олігосахаридів, і акумуляція розчинних вуглеводів забезпечує внутрішню регуляцію водного потенціалу та сприяє активному поглинанню води рослинним організмом, що є важливим в умовах засолення [7, 21]. Цукри чинять антиденатураційний вплив на білково-ліпідний комплекс мембран. Вони також перехоплюють активні форми кисню (АФК) і гальмують процеси вільнорадикального окислення біологічних молекул у процесі розвитку окиснювального стресу, індукованого дією сольового стресу [8]. Крім протекторної й антиоксидантної дії, деякі вуглеводи можуть виконувати сигнальну роль [29].

У формуванні солестійкості рослини значну роль відіграє клітинна стінка. Це складноорганізований, динамічний компартмент клітини, який завдяки наявності фіксованих негативно заряджених груп забезпечує модифікацію зовнішнього розчину в результаті реакцій обміну між іонообмінними групами полімерного матриксу й іонами середовища. Дослідженню особливостей функціонування клітинних стінок рослин як природних іонообмінників в умовах засолення присвячено небагато публікацій [12, 20]. Практично немає робіт щодо оцінки іонообмінної здатності клітинних стінок мохів [17].

У зв'язку з цим досліджували особливості метаболізму вуглеводів і катіонообмінну здатність клітинних стінок бріофітів в умовах засолення на території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал».

Матеріали та методи

Для досліджень відбирали зразки мохів *Barbula unquiculata* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa, *Bryum caespiticium* Hedw. і *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. упродовж квітня-травня 2016 р. із двох дослідних трансект на території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал», які суттєво відрізнялися за рівнем засолення субстрату. У роботі використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Визначення вмісту водорозчинних іонів у верхньому шарі субстрату хвостосховища (0–3 см) здійснювали комплексометричним методом. Хімічний іонний склад фільтратів водних витяжок, приготованих із досліджуваних зразків субстрату, визначали за стандартними методиками: HCO_3^- [3], Cl^- [4], SO_4^{2-} [5], Ca^{2+} і Mg^{2+} [6]. 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.

Загальний вміст вуглеводів визначали фенол-сульфатним методом після кислотного гідролізу проб [31]. Вміст водорозчинних вуглеводів, моноцукрів і крохмалю оцінювали в одній наважці спектрофотометрично із застосуванням пікринової кислоти [9]. Для цього рослинний матеріал екстрагували у дистильованій воді при 40–50 °С протягом 1 год, охолоджували та центрифугували (4000 об./хв, 5 хв). Надосадову рідину використовували для визначення моноцукрів. Для визначення суми водорозчинних вуглеводів до супернатанту додавали 10 % розчин HCl і витримували на киплячій водяній бані упродовж 5 хв. Для визначення крохмалю осад, сформований після центрифугування проб, гідролізували у 2 % HCl протягом 2 год на киплячій водяній бані. Реакційна суміш містила насичений розчин пікринової кислоти і 20 % розчин Na_2CO_3 . Проби фотометрували за довжини хвилі 490 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus.

Клітинні стінки пагонів мохів виділяли за методом Д. Стассарта [33] з використанням 1 %-ного розчину тритону X-100. Катіонообмінну ємність клітинних стінок визначали

за методом Ф. Блемея [13]. Метод базується на почерговому витримуванні рослинних проб у розчині HCl (0,1 моль/л) та KCl у концентрації 1 моль/л, рН 7,0. Кількість адсорбованих іонів водню виявляли, оцінюючи зміну величини рН розчину KCl до та після експозиції з рослинним матеріалом. КОЕ виражали в мг-екв/100 г сухої речовини.

Результати і їхнє обговорення

Едафотопи осушених хвостосховищ Стебницького ГХП «Полімінерал» визначають як техногенні субстрати із властивостями не характерними для ґрунтів автохтонних природних екосистем [2, 10]. Основним обмежувальним чинником для заселення рослин на цих територіях є засолення субстрату, тому процеси формування фітоценозів відбуваються за градієнтом зниження вологості й концентрації солей.

Для дослідів було відібрано дві ділянки, які суттєво відрізнялись як за хімічним складом субстрату (табл. 1), так і, відповідно, за видовим складом рослин.

Ділянка 1 – росли переважно галофіти і солестійкі види судинних рослин *Salicornia europaea* L., *Tripolium vulgare* Nees, *Sagina nodosa* Fenzl., *Puccinella distans* Parl., *Artemisia vulgaris* L. Тут відбирали зразки мохів *Barbula unquiculata*, *Funaria hygrometrica* та *Didymodon tophaceus*.

Ділянка 2 – розташована на окраїні хвостосховища, де серед різнотрав'я відбирали зразки мохів *Bryum caespiticium* і *Brachythecium campestre*.

Хімічний аналіз проб субстрату на обох ділянках показав найбільший уміст сульфатів, що, згідно з класифікацією ґрунтів Н.І. Базилевич і Є.І. Панкової за ступенем засолення [1], вказує на сульфатний тип засолення. Вміст істотно домінуючого в хімізмі SO_4^{2-} -іона на ділянці 1 становив 23,6 мг-екв/ 100 г ґрунту, вміст Cl^- -іона – 12,4 мг-екв /100 г ґрунту, що свідчить про дуже високий ступінь засолення субстрату [1]. На ділянці 2 вміст SO_4^{2-} іонів та Cl^- -іона був майже удвічі меншим, що вказує на високий ступінь засолення [1]. Серед катіонів водних витяжок на обох ділянках істотно домінували іони Ca^{2+} та Mg^{2+} . Сумарний уміст катіонів і 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.

Таблиця 1

Вміст водорозчинних йонів у субстраті хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал»

Місце відбору проб субстрату	Вміст водорозчинних йонів, мг-екв/100 г субстрату							
	$\text{Na}^+\text{+K}^+$	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Сума катіонів	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Сума аніонів
Ділянка 1	6,7±0,2	17,6±0,9	15,8±1,1	40,1	3,7±1,6	12,4±0,6	23,6±1,4	39,7
Ділянка 2	1,2±0,1	10,2±0,5	8,8±0,4	20,2	2,2±0,1	7,6±0,2	10,4±0,5	20,2

Фізіологічна дія сольового стресу пов'язана зі зневодненням, оскільки високі концентрації іонів солей призводять до гіперосмотичного шоку й іонного дисбалансу. Компенсація осмотичного тиску за таких умов відбувається за рахунок накопичення у цитозолі відповідних осмопротекторів і осмолітів, які майже не впливають на внутрішньоклітинний рН та підтримують нормальну активність багатьох клітинних ферментів в умовах впливу надмірних концентрацій солей.

У бріофітів одним із найважливіших механізмів адаптації до осмотичного стресу є підвищення концентрації розчинних вуглеводів, що супроводжується підвищенням

осмотичного потенціалу клітини. Розчинні цукри (насамперед, сахароза та рафіноза) приєднуються до полярних кінцевих груп фосфоліпідів мембран і, таким чином, стабілізують мембранну структуру клітин мохів у стресових умовах. Окрім того, високі концентрації цукрів у клітині забезпечують вітрифікацію цитоплазми та мембран, що надає клітинним структурам стабільності й мінімізує денатурацію білків [22].

Показано, що досліджувані види мохів відрізнялися за загальним вмістом вуглеводів. Найбільшу кількість визначено у *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* (1315,3–1462,2 мкг/г маси с.р. відповідно). Для *Funaria hygrometrica* цей показник становив 1013,6 мкг/г маси с.р. У мохів із угруповання трав'яних рослин сумарний вміст карбогідратів був меншим: 782,4 мкг/г маси с.р. у *Bryum caespiticium* та 514,3 мкг/г маси с.р. – у *Brachythecium campestre* (табл. 2). Тобто нагромадження вуглеводів залежало як від рівня сольового стресу, так і від видових особливостей мохів. Вищий уміст цих сполук характерний для видів із життєвою формою низької щільної (чи пухкої) дернини, які приурочені до місцевиростань із дефіцитом вологи. Крім того, вже сама структура дернини є пристосуванням для поглинання й утримання вологи, дефіцитної в умовах засолення ґрунту.

Таблиця 2

Вміст вуглеводів у пагонах мохів із дослідних ділянок на території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал», мкг/г маси сирової речовини

Види мохів	Загальний вміст вуглеводів	Вміст крохмалю	Вміст водорозчинних вуглеводів	Вміст моноцукрів
Ділянка 1				
<i>Barbula unquiculata</i>	1462,2±84,3	70,2±2,1	382,5±15,6	74,2±2,2
<i>Funaria hygrometrica</i>	1013,6±54,4	76,3±1,8	251,2±16,2	46,8±1,8
<i>Didymodon tophaceus</i>	1315,3±45,8	56,6±2,2	220,3±12,8	29,5±1,4
Ділянка 2				
<i>Bryum caespiticium</i>	782,4±32,2	63,4±3,1	109,5±4,5	21,4±1,6
<i>Brachythecium campestre</i>	514,3±18,6	45,8±1,8	61,7±2,8	23,8±1,8

Відомо, що осмотичний стрес посилює гідроліз полімерних форм вуглеводів, передусім, крохмалю, оскільки для багатьох видів мохів, стійких до висушування, в умовах нестачі води характерними є високі концентрації моно- та дицукрів і низький вміст крохмалю [17]. В умовах сольового стресу виявлено певні закономірності спрямування вуглеводного обміну у бріофітів.

Аналіз вмісту крохмалю показав найнижчу концентрацію цього полісахариду у мохів із дослідної ділянки з високим рівнем засолення (4,3–4,9 % від загального вмісту вуглеводів у рослинах). Зокрема, найменшу кількість крохмалю у пулі карбогідратів зафіксовано у пагонах мохів в умовах сильного засолення субстрату – у *Didymodon tophaceus* і *Barbula unquiculata* (56,6–70,2 мкг/г маси с.р. відповідно). В умовах меншого засолення зафіксовано більшу частку полісахариду в сумарному пулі вуглеводів мохів – 8,1–8,8 % від загального вмісту карбогідратів, що, відповідно, становило 63,4 мкг/г маси с.р. у *Bryum caespiticium* і 45,8 мкг/г маси с.р. у *Brachythecium campestre*. Тобто в умовах сольового стресу в клітинах бріофітів виявлено низьку концентрацію крохмалю, що зумовлено посиленням його гідролізу, причому інтенсивність процесу деградації полісахариду перебувала у прямій залежності від рівня засолення субстрату.

Враховуючи те, що кінцевими продуктами гідролізу крохмалю є низькомолекулярні вуглеводи, досліджено вплив сольового стресу на вміст розчинних цукрів і моноцукрів, які сприяють розвитку витривалості в умовах засолення. Вуглеводний обмін у стресових умовах змінюється в бік накопичення розчинних цукрів, які виступають як осморегулятори,

що підвищують водоутримувальну здатність рослин. Інші функції розчинних вуглеводів можуть бути пов'язані з нейтралізацією вільних радикалів, метаболічною детоксикацією. Зафіксовано більше нагромадження осмолітів у пагонах мохів в умовах сильного засолення: у *Barbula unquiculata* їхній вміст був найвищим (382,5 мкг/г маси с.р.), у пагонах *Didymodon tophaceus* та *Funaria hygrometrica* – 220,3–251,2 мкг/г маси с.р. відповідно. На субстраті з меншим рівнем засолення у рослинах визначено у 2–2,5 рази меншу кількість осмолітів (61,71–109,53 мкг/г маси с.р.). Загалом, в умовах сильного сольового стресу вміст розчинних вуглеводів становив 16–26 % від загального пулу карбогідратів у рослинах та 11–14 % – за меншого засолення субстрату. Аналогічна тенденція виявлена й щодо вмісту моноцукрів у пагонах досліджуваних видів мохів. Їхню кількість у пагонах рослин також залежала від рівня сольового стресу, хоча частка моноцукрів у сумарному пулі розчинних вуглеводів становила менше 20 %. Наприклад, у пагонах *Barbula unquiculata* та *Funaria hygrometrica* визначено 74,2–46,8 мкг/г маси с.р., у *Didymodon tophaceus* – 29,5 мкг/г маси с.р. Можна припустити, що у бріофітів в умовах сольового стресу у складі розчинних вуглеводів переважають дисахариди, оскільки відомо, що нагромадження дисахаридів (насамперед сахарози) у клітинах мохів чітко корелює зі стійкістю до осмотичного стресу [27, 36].

Оскільки молекулярний рівень адаптації рослин є визначальним як генетично найбільш детермінований, активність ферментів може бути використана як один із показників стійкості до сольового стресу. Проаналізовано активність α - і β -амілаз, які каталізують гідроліз крохмалю. Виявлено, що α -амілазна активність у 3–5 разів перевищувала активність β -амілази, що свідчить про ключову роль цього ферменту в деградації крохмалю (рис. 1). Її активність коливалась у досить широкому діапазоні (1,97–4,08 мкг гідролізованого крохмалю/хв/мг білка). Найнижчу активність ферменту визначено у пагонах *Brachythecium campestre* – 1,97 мкг /хв/мг білка. В умовах сильного сольового стресу α -амілазна активність була високою у *Didymodon tophaceus* і *Funaria hygrometrica* (3,16–4,08 мкг/хв/мг білка), що свідчило про посилення гідролізу полісахаридів із наростанням сольового стресу. Водночас у *Barbula unquiculata* амілазна активність була трохи нижчою (2,38 мкг/хв/мг білка), хоча у пагонах цього виду зафіксовано найбільшу кількість розчинних цукрів, порівняно з рештою досліджуваних видів. Імовірно, попереднє накопичення розчинних вуглеводів призвело до часткової інактивації амілази за принципом зворотного зв'язку [23] для запобігання подальшому гідролізу полісахаридів.

Отже, у клітинах досліджуваних видів мохів ключову роль у гідролізі крохмалю відіграє α -амілаза, β -амілазна активність у всіх видів мохів була низькою. Отримані результати дають підстави підсумувати, що активність α -амілази залежить як від виду рослини, так і від рівня сольового стресу.

Підтримка росту рослин в умовах засолення пов'язана як із регуляцією водного й осмотичного гомеостазу, так і зі зміною властивостей клітинних стінок рослин. Полімери клітинних стінок є первинним бар'єром, який зменшує токсичну дію багатьох іонів в умовах сольового стресу. Ця бар'єрна функція, насамперед, залежить від катіонообмінної ємності (КОЄ) клітинних стінок. Встановлено, що КОЄ клітинних стінок мохів є значно вищою, порівняно зі судинними рослинами, і на 70–90 % визначається карбоксильними групами поліуронових кислот (насамперед, галактуронової кислоти) й частково карбоксильними групами, зв'язаними з целюлозою і геміцелюлозою [17]. Білкові компоненти також беруть участь у адсорбції катіонів, на їхню частку припадає 10–30 % іонообмінної здатності, не пов'язаної з пектиновими речовинами. Клітинні стінки також мають невелику аніоннообмінну здатність, яка, ймовірно, обумовлена фіксованими органічними катіонами матриксу клітинних стінок – вільними аміногрупами білків [19].

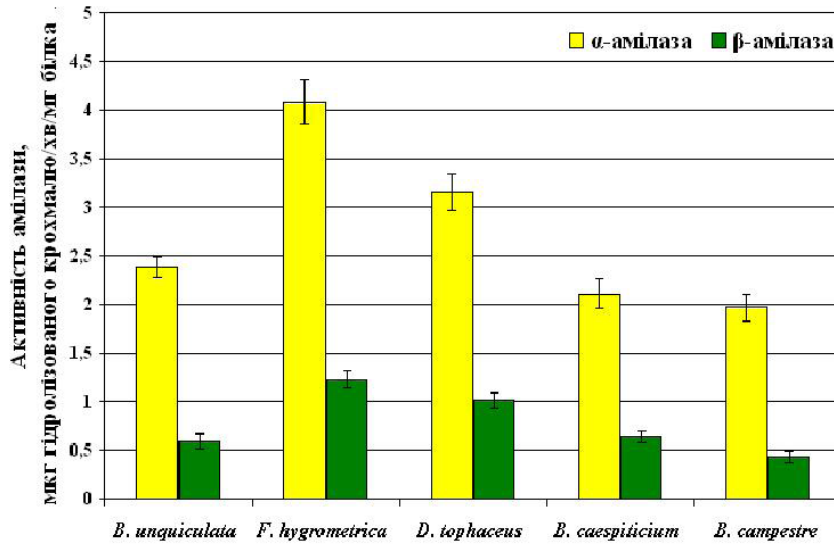


Рис. 1. Активність α - і β -амілази у пагонах мохів із території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал»

Відомо, що КОЕ клітинних стінок є непостійною величиною і суттєво залежить від віку та виду рослини, умов навколишнього середовища [14]. Оцінено КОЕ клітинних стінок досліджуваних видів мохів і виявлено широкий діапазон цього показника (3,04–11,59 мг-екв/100 г маси сухої реч.), який зумовлений як рівнем засолення субстрату, так і, ще більшою мірою, видовими особливостями мохів (рис. 2).

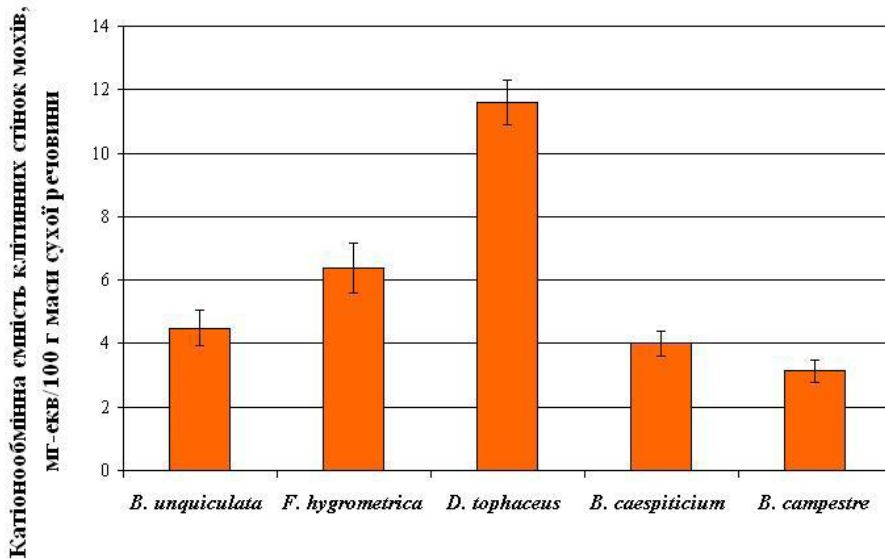


Рис. 2. Катіонообмінна ємність клітинних стінок мохів із території хвостосховища Стебницького ГХП «Полімінерал»

Наприклад, в умовах сильного засолення субстрату КОЄ рослин *Barbula unquiculata* становила 4,49 мг-екв/100 г маси сухої реч., *Funaria hygrometrusca* – 6,38 мг-екв/100 г маси сухої реч., водночас у *Didymodon tophaceus* цей показник сягав 11,59 мг-екв/100 г маси сухої реч. *Didymodon tophaceus* – кальцефіл і його чітка приуроченість до субстратів із високим вмістом катіонів Ca^{2+} значною мірою пов'язана з великою катіонообмінною ємністю клітинної стінки. Відомо, що у більшості кальцефільних видів бріофітів величина КОЄ у 3–5 разів перевищує аналогічний показник у інших видів мохів [11]. Поряд із цим, висока спорідненість катіонообмінних сайтів клітинної стінки рослин *Didymodon tophaceus* до іонів кальцію створює захисний бар'єр від проникнення у клітину токсичних концентрацій інших катіонів в умовах засолення. Нижчі показники КОЄ визначено в пагонах мохів на субстраті з меншим рівнем засолення – у *Bryum caespiticium* 4,01 мг-екв/100 г маси сухої реч., *Brachythecium campestre* – 3,14 мг-екв/100 г маси сухої реч.

Відомо, що на величину КОЄ впливають високі концентрації солей у середовищі. Наприклад, засолення субстрату зазвичай призводить до збільшення КОЄ, що регулюється ферментом метилпектинестеразою [25]. Цей фермент деметилує пектини і, таким чином, сприяє збільшенню КОЄ клітинних стінок. Його активність залежить від наявності поліамінів в апопласті, а отже, від азотного живлення рослин. Тому, використовуючи молекулярно-генетичні підходи до регулювання активності цього ферменту, можна впливати на катіонозв'язувальну здатність клітинних стінок [32].

Таким чином, аналізуючи літературу щодо впливу сольового стресу на мохоподібні, а також отримані результати, варто відзначити, що ця група рослин не має спеціалізованих механізмів пристосування до умов засолення. Взагалі, морська вода – це єдине середовище існування, яке не освоїли бріофіти. Але водночас вони поширені на прибережних скелях, де постійно зрошуються солоною водою (наприклад, *Schistidium maritimum* (Turner ex Scott, Robert) Bruch & Schimp). Деякі види мохів трапляються і на засоленних ґрунтах. Наприклад, *Enthostodon hungaricus* (Boros) Loeske росте на солончаках [26], *Hennediella heimii* (Hedw.) R.H. Zander – на ділянках із мулистими засоленними ґрунтами [30]. Також відомо про формування бріофітних угруповань на засоленних субстратах. Наприклад, у Канаді в регіоні нафтоносних пісків на природних солоних болотах із підвищеною концентрацією солей Na сформувалися солестійкі угруповання рослин, до складу яких входять і бріофіти *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., *Campylium stellatum* (Hedw.) C.E.O. Jensen і *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. [34]. Також показано, що такі види мохів як *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske and *Sphagnum warnstorffii* Russow є толерантними до підвищених концентрацій натрію і трапляються на засоленних субстратах [16]. Однак, незважаючи на поширення мохоподібних в умовах засолення, у них немає еволюційно сформованих механізмів солестійкості, як, наприклад, у галофітів. Тобто, якщо адаптація судинних рослин до засоленості відбувалася шляхом формування спеціалізованих субклітинних, біохімічних і молекулярних механізмів солестійкості, то адаптація бріофітів до сольового стресу відбувалася за рахунок ефективного механізму стійкості до висушування, важливим критерієм якого (як і солестійкості) є здатність до осморегуляції, стабільність водного й осмотичного потенціалів рослинних клітин. Хоча серед мохоподібних задокументовано лише 210 стійких до висушування видів, однак припускають [18], що більшість наземних мохоподібних певною мірою є адаптованими до нестачі води. Це, очевидно, й зумовило їхню толерантність до різноманітних осмотичних стресів і значною мірою забезпечується наявністю у клітинах мохів високих концентрацій осмолітів і катіонообмінною здатністю клітинних стінок.

Приспособлення бріофітів до засолення субстрату на території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства «Полімінерал» забезпечується зміною спрямованості метаболічних процесів, яка проявляється у збільшенні загального вмісту карбогідратів і перерозподілі вуглеводного обміну в напрямі гідролізу полісахаридів і накопичення розчинних вуглеводів.

Зміна активності α -амілази у пагонах мохів є чутливим маркером сольового стресу. Підвищення амілазної активності призводить до збільшення пулу розчинних вуглеводів і посилення резистентності бріофітів до сольового стресу.

Катіонообмінна ємність клітинних стінок мохів має важливе значення у формуванні солестійкості бріофітів. Це величина непостійна, залежить від видових особливостей мохів та інтенсивності сольового стресу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Базилевич Н. И., Панкова Е. И.* Учет засоленных почв. Методические рекомендации по мелиорации солонцов и учету засоленных почв. М.: Колос, 1970. С. 80–112.
2. *Білоніжска П., Дяків В.* Хімічний та мінеральний склад відходів збагачення калійних руд Стебницького родовища та їхній вплив на довкілля // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. геол. 2009. Вип. 23. С. 162–174.
3. *ГОСТ 26424-85.* Почвы. Метод определения ионов карбоната и бикарбоната в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 5 с.
4. *ГОСТ 26425-85.* Почвы. Методы определения иона хлорида в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 9 с.
5. *ГОСТ 26426-85.* Почвы. Методы определения иона сульфата в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 8 с.
6. *ГОСТ 26428-85.* Почвы. Методы определения кальция и магния в водной вытяжке. Введен 1986-01-01. М.: Изд-во стандартов, 1985. 8 с.
7. *Ісаєнков С. В.* Фізіологічні та молекулярні аспекти сольового стресу у рослин // Цитологія і генетика. 2012. № 5. С. 50–71.
8. *Карпець Ю. В., Колупаєв Ю. Е.* Ответ растения на гипертермию: молекулярно-клеточные процессы // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. біол. 2009. Вип. 1. С. 19–39.
9. Практикум по агрохимии: учеб. пособ. 2-е изд., перераб. и доп. / под ред. В.Г. Минеева. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
10. *Сабат І., Цайтлер М.* Відновлення фітоценозів на хвостосховищах Стебницького ДГХП «Полімінерал» // Acta Carpatica. 2014. № 12. С. 65–71.
11. *Bates J. W.* Quantitative Approaches in Bryophyte Ecology. In: Smith, A.J.E. (Ed.). Bryophyte Ecology. 1982, London: Chapman and Hall Ltd. P. 1–44.
12. *Bigot J., Binet P.* Study of the cation exchange capacity and selectivity of isolated roots cell walls from the of *Cochleria anglica* and *Phaseolus vulgaris* grown in media with different salinities // Can. J. Bot. 1986. N 64. P. 955–958.
13. *Blamey F. P. C.* Role of root cation-exchange capacity in differential aluminium tolerance of litus species // J. Plant Nutr. 1990. Vol. 13. N 6. P. 729–745.
14. *Chamuah G. S., Dev J. K.* Root cation exchange capacity in relation to nutrient uptake of rice // Indian Soc. Soil Sci. 1987. Vol. 35. P. 132–134.
15. *Garbary D.J., Miller A.G., Scrosati R.* et al. Distribution and salinity tolerance of intertidal mosses from Nova Scotia // Bryologist. 2008. N 111. P. 282–291.
16. *Gignac L. D., Vitt D. H.* Responses of northern peatlands to climate change: effects on bryophytes // J. Hattori Bot. Lab. 1994. N 75. P. 119–132.

17. *Glime J. M.* (2007 onwards). Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryoecon.mtu.edu/> (15.08.2015).
18. *Greenwood J. L., Stark L. R.* Rate of drying determines extent of desiccation tolerance in *Physcomitrella patens* // *Funct. Plant Biol.* 2014. Vol. 41. P. 460–467.
19. *Haynes R. J.* Ion exchange properties of root and ionic interactions within the root apoplast: Their role in ion accumulation by plants // *Bot. Rev.* Vol. 45. P. 75–99.
20. *Mejchik N. R., Nikolaeva J. I., Yermakov I. P.* Ion exchange properties of the root cell walls isolated from halophyte plants (*Suaeda altissima* L.) grown under conditions of different salinity // *Plant and Soil.* 2005. Vol. 277. N 1–2. P. 163–174.
21. *Munns R., Tester M.* Mechanisms of salinity tolerance // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2008. Vol. 59. P. 651–681.
22. *Nagao M., Minami A., Arakawa K.* et al. Rapid degradation of starch in chloroplasts and concomitant accumulation of soluble sugars associated with ABA-induced freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens* // *J. Plant Physiol.* 2005. N 162. P. 169–180.
23. *Oudjeriouat N., Moreau Y., Santimone M.* et al. On the mechanism of α -amylase // *Eur. J. Biochem.* 2003. Vol. 270. P. 3871–3879.
24. *Peng C. A., Oliver M. J., Wood A. J.* Is the rehydrin TrDr3 from *Tortula ruralis* associated with tolerance to cold, salinity and reduced pH? Physiological evaluation of the TrDr3-orthologue, HdeD from *Escherichia coli* in response to abiotic stress // *Plant Biol.* 2005. N 7. P. 315–320.
25. *Pilling J., Willmitzer L., Fisahn J.* Expression of a *Petunia inflata* pectin methyl esterase in *Solanum tuberosum* L. enhances stem elongation and modifies cation distribution // *Planta.* 2000. Vol. 210. P. 391–399.
26. *Pisarenko O. Yu., Ignatova E. A., Ignatov M. S.* *Entosthodon hungaricus* (Boros) Loeske (Funariaceae, Musci) in Altai territory, South Siberia // *Arctoa.* 2001. N 10. P. 97–102.
27. *Phillips J., Oliver M., Bartels D.* Molecular genetics of desiccation-tolerant systems. In: M. Black and H.W. Pritchard (eds.). *Desiccation and survival in plants: Drying without dying.* Wallingford: CABI Publishing, 2002. P. 319–341.
28. *Pouliot R., Rochefort L., Graf M.* Impacts of oil sands process water on fen plants: Implication for plant selection in required reclamation projects // *Environmental Pollution.* 2012. N 167. P. 132–137.
29. *Rolland F., Sheen J.* Sugar sensing and signalling networks in plant // *Biochem. Soc. Trans.* 2005. Vol. 33. P. 269–271.
30. *Sabovljević M., Sabovljević A.* Contribution to the coastal bryophytes of the Northern Mediterranean: Are there halophytes among bryophytes? // *Phytol. Balc.* 2007. Vol. 13. N 2. P. 131–135.
31. *Sadasivam S., Manickam A.* *Biochemical methods.* New Delhi: New Age International, 2007. 284 pp.
32. *Serrano R., Culiñz-Maciá A., Moreno V.* Genetic engineering of salt and drought tolerance with yeast regulatory genes // *Scientia Horticulture.* 1999. N 78. P. 261–269.
33. *Stassart J. M., Neirinckx L., Dejaegere R.* The interactions between monovalent cations during their adsorption on isolated cell walls and adsorption by intact barley roots // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 47. N 5. P. 647–652.
34. *Trites M., Bayley S. E.* Vegetation communities in continental boreal wetlands along a salinity gradient. Implications for oil sands mining reclamation // *Aquatic Bot.* 2009. Vol. 91. P. 27–39.

35. Wang X., Liu Zh., He Y. Responses and tolerance to salt stress in bryophytes // *Plant Signal. Behav.* 2008. Vol. 3. N 8. P. 516–518.
36. Zhu J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2002. 53. P. 247–273.

Стаття: надійшла до редакції 26.04.17

доопрацьована 19.06.17

прийнята до друку 22.06.17

MECHANISMS OF ADAPTATION OF BRYOPHYTES TO SALT STRESS ON THE TERRITORY OF TAILING OF STEBNYK MINING AND CHEMICAL ENTERPRISE “POLIMINERAL”

N. Kyiak¹, L. Bunio²

¹*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
11, Stefanyk St., Lviv 79000, Ukraine
e-mail: kyyak_n@i.ua*

²*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: bioza@ukr.net*

Peculiarities of carbohydrate metabolism and cation exchange capacity of the cell walls of mosses *Barbula unquiculata* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa, *Bryum caespiticium* Hedw. and *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. depending on the substrate salinity on the territory of tailing waste mining potassium salt of Stebnyk Mining and Chemical Enterprise «Polimineral» were investigated. Chemical ionic composition of water extracts of the substrate samples taken from the tailing was defined. Sulfate type of salinity was established. It was shown that bryophyte adaptation to substrate salinity provided by the change of direction of the metabolic processes, which manifested in an increase of the total carbohydrate content and reconstruction of the carbohydrate metabolism in the direction of polysaccharides hydrolysis and accumulation of soluble carbohydrates. It was indicated that change of the α -amylase activity in mosses shoots is a sensitive marker of salt stress. Rise of the α -amylase activity leads to increase of the soluble carbohydrates pool and strengthening of the bryophyte resistance to salt stress. It was established that cation exchange capacity of the moss cell walls is determinative in salt resistance formation. It is unstable value and depends on the species peculiarities of the mosses and salt stress intensity.

Keywords: salt contamination, metabolism of carbohydrates, amylase, cation exchange capacity, tailing, bryophytes