

ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ МОХУ *BRYUM ARGENTEUM* HEDW. ДО НАФТОВОГО ЗАБРУДНЕННЯ

Н. Кияк

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79000, Україна
e-mail: kyuak_n@i.ua*

Досліджено особливості статевого та вегетативного розмноження моху *Bryum argenteum* Hedw. і показники окиснювального стресу в клітинах моху в умовах нафтового забруднення середовища. Встановлено, що важливу роль у виживанні моху на нафтозабруднених територіях відіграє вегетативне розмноження. Виявлено, що нафтове забруднення спричинює відхилення у співвідношенні статей у дернинах *B. argenteum* та призводить до суттєвого зменшення кількості чоловічих особин. Показано, що нафтове забруднення індукує окиснювальний стрес у клітинах *B. argenteum* і ініціює значне збільшення вмісту SH-груп у пагонах *B. argenteum*, що є важливою адаптивною реакцією моху у стресових умовах.

Ключові слова: нафтове забруднення, розмноження, співвідношення статей, малоновий діальдегід, карбонільні групи білків, SH-групи, *Bryum argenteum*.

Забруднення природного середовища нафтопродуктами – це важлива екологічна проблема для багатьох регіонів України, у тому числі й для Львівської області, де розташоване Бориславське нафтове родовище. Негативний вплив видобутку нафти обумовлений не лише деградацією ґрунтового покриву на ділянках розливів нафти, але й її впливом на різні компоненти екосистеми. Нафта пригнічує ріст і розвиток рослин, токсично впливає на життєздатність тварин і мікроорганізмів [17, 18]. Водночас у районах нафтовидобутку розкривається широкий спектр пристосувань до хронічного впливу нафти, розвиваються стійкіші види рослин, які домінують на фоні пригнічення решти видів [3, 4, 16]. На території Бориславського нафтового родовища на забруднених нафтою субстратах важливе місце в рослинних угрупованнях займають також бріофіти [5, 15].

У природі мохи – обов'язковий компонент рослинних угруповань на техногенно порушених землях і гірських породах [2, 12, 23]. Цьому сприяють їх біологічні особливості – через відсутність коренів у мохів розвинулася здатність поглинати вологу з розчиненими в ній мінеральними речовинами усюю поверхнею листків і стебел. Незважаючи на те, що більшість видів мохів є пойкилогідричні, тобто не здатні ефективно регулювати свій водний режим при суттєвих коливаннях вологості у навколишньому середовищі, деякі анатомічні та морфологічні особливості дають їм можливість швидко поглинати вологу, певний час її утримувати і повільно віддавати при висиханні [1]. Адаптація мохів до екстремальних умов існування та частого дефіциту води полягає також і в їхній здатності відновлювати життєдіяльність після тривалих посушливих періодів, яка пов'язана з цитологічними та біохімічними особливостями мохів [31, 35]. 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 [6, 14].

Значне поширення багатьох видів мохів на порушених субстратах пов'язане і з їх експлерентною життєвою стратегією, що характеризується високим репродуктивним потенціалом як статевого, так і вегетативного розмноження за допомогою спеціалізованих виводкових органів (виводкових бруньок, бульбочок, гем). Такі діаспори мають важливе значення у розселенні мохів і колонізації нових субстратів, іноді непридатних для життя інших видів рослин [22].

Тобто мохоподібні мають різноманітні пристосування до життя в екстремальних умовах, для них характерні різні типи життєвих циклів, значний арсенал різноманітних способів розмноження, що забезпечує їм високу життєздатність і ефективну колонізацію девастованих територій. Тому вивчення адаптаційних можливостей рослин, які формуються в природних умовах за підвищеного антропогенного навантаження, має важливе практичне значення, оскільки воно може бути науковим підґрунтям для біомоніторингу порушених територій, їх фіторе mediaції, а також підвищення стійкості біоценозів і підтримання їх біорізноманіття. У зв'язку з цим метою роботи було дослідження особливостей репродуктивної системи моху *Bryum argenteum* Hedw. і метаболічних змін, що відбуваються в клітинах моху в умовах нафтового забруднення середовища.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження був розповсюджений дводомний вид моху *Bryum argenteum*, зразки якого збирали на цементних платформах діючих нафтових свердловин у м. Бориславі. Контролем були рослини *B. argenteum*, які росли на незабрудненій нафтопродуктами території (м. Львів, Стрийський парк). У роботі використовували природні зразки та лабораторну стерильну культуру моху *B. argenteum*.

Для посіву спор коробочки стерилізували 0,1% розчином сулеми. Для аналізу регенераційної здатності виводкових бруньок моху *B. argenteum* фрагменти гаметофорів промивали водопровідною водою, стерилізували 5 хв у 20% розчині гіпохлориду натрію і тричі відмивали стерильною дистильованою водою, відділяли бруньки та клали на бакто-агар. Культури вирощували на 0,75% агаризованому середовищі Кноп II у контрольованих умовах освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температури (22–23°C), вологості (90–95%) і в 16-год світловому режимі. Спостереження за проростанням спор і регенерацією виводкових бруньок здійснювали під мікроскопом Stemi 2000-C (Karl Zeiss) безпосередньо в чашках Петрі, не порушуючи стерильності матеріалу, та підраховували відсоток пророслих спор і бруньок, що прорегенерували, на 7-й день їх розвитку.

Водний дефіцит у середовищі створювали додаванням у поживне агаризоване середовище Кноп II поліетиленгліколю (ПЕГ) у концентрації від 1 до 5%.

Для аналізу статевої структури *B. argenteum* в умовах нафтового забруднення з кожної дослідної ділянки у 10 випадково відібраних мохових дернинах розміром 3 x 3 см визначали кількість чоловічих і жіночих рослин [34].

Для визначення вмісту малонового діальдегіду (МДА) рослинний матеріал гомогенізували у 20% розчині трихлороцтвої кислоти й інкубували з 0,5% розчином тіобарбітурової кислоти. Вміст МДА визначали спектрофотометричним методом на спектрофотометрі Sprecord 210 Plus за довжини хвилі 532 нм і виражали в нМ на 1 г сирової маси [10].

Для визначення вмісту карбонільних груп (КГ) білків наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 50 мМ калій-фосфатному буфері (рН 7,0). Отриманий після центрифугування (10 хв, 5000 г) осад розчиняли у 10 мМ розчині 2,4-динітрофенілгідразину та інкубували протягом 1 год за кімнатної температури. Суміш центрифугували в попередньому режимі, а отриманий осад розчиняли в 6 М гуанідингідрохлориді. Вміст КГ білків

визначали у супернатантах спектрофотометрично за довжини хвилі 370 нм і виражали у нмоль/мг білка [9].

Щоби змодельовати перебіг окиснювального стресу у рослин з м. Борислава і рослин, які росли на не забруднених нафтою ґрунтах, природні зразки *B. argenteum* із двох досліджуваних оселищ вирощували у лабораторних умовах протягом 30 днів на піщаному субстраті з 5,0% нафтою.

Для визначення вмісту SH-груп наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 0,1 М трис-НСІ буфері (рН 7,5), що містив 5 мМ ЕДТА та центрифугували протягом 20 хв за 5000 g. Надосадову рідину використовували для визначення загального вмісту SH-груп з реактивом Елмана (5,5-дитіобіс(2-нітробензойна кислота) [26]. Концентрацію білка визначали за методом Бредфорда [20].

Усі досліди проводили у 3-кратній повторності. Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу [11].

Результати і їхнє обговорення

Більшість видів мохоподібних розмножується як статевим, так і вегетативним шляхом. Така варіативність поєднання різних фаз розвитку в життєвому циклі мохоподібних є важливим пристосуванням до несприятливих умов існування, яке сформувалось у процесі тривалого еволюційного розвитку. Для *B. argenteum* характерне і статеве, і вегетативне розмноження, однак на нафтозабрудненій території визначено низьку генеративну здатність, у дернинах виявлено лише поодинокі спорогони з дозрілими коробочками та життєздатними спорами, які проростали в лабораторних умовах. В окремих місцях дернини моху сформовані лише стерильними пагонами. Однак у таких стерильних дернинах спостерігалось значне збільшення кількості спеціалізованих вегетативних органів – виводкових бруньок у пазухах листків пагонів, які забезпечують вегетативне розмноження *B. argenteum* в умовах нафтового забруднення (рис. 1).

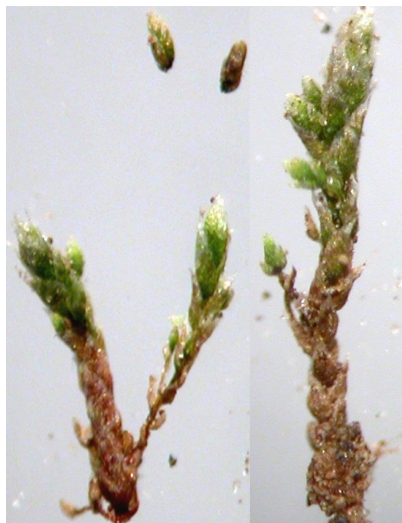


Рис. 1. Виводкові бруньки у пазухах листків на стерильних пагонах *Bryum argenteum*.

Стерильність пагонів *B. argenteum* у несприятливих умовах існування може бути зумовлена пригніченням розвитку гаметангіїв, відхиленням у співвідношенні статей, поширенням одностатевих клонів і низьким відсотком статевих змішаних дернин у зв'язку з меншою кількістю чоловічих гаметангіїв [8, 34]. Враховуючи хромосомний механізм де-

термінації статі, співвідношення статей у потомстві дводомних видів повинно бути 1:1. Однак у мохів на видовому й популяційному рівні досить часто спостерігають різні частоти обидвох статей чи відсутність особин однієї статі [34]. Порушення співвідношення і просторова ізоляція статей мають негативний вплив на генеративне розмноження рослин. Аналіз розподілу статей у дернинах *B. argenteum* показав, що в умовах нафтового забруднення в дернинах моху наявні і чоловічі, і жіночі рослини, але істотно переважають жіночі особини. У дернинах *B. argenteum*, зібраних у м. Львові, співвідношення жіночих і чоловічих пагонів становило, в середньому, 1,5:1, тоді як у зразків з м. Борислава було в межах 3:1, що є свідченням чутливості чоловічих рослин до негативного впливу нафтового забруднення (рис. 2).

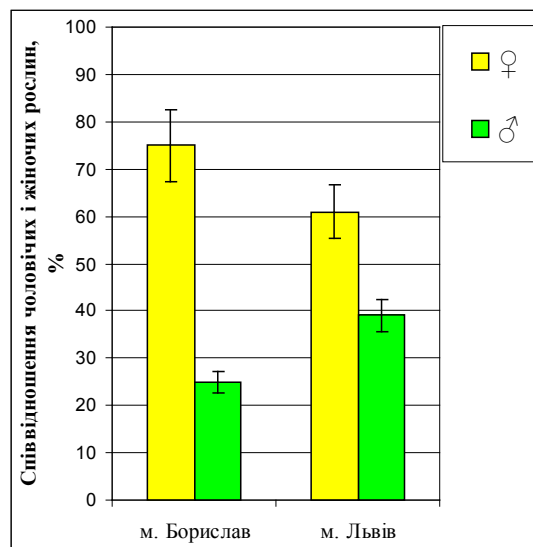


Рис. 2. Співвідношення чоловічих і жіночих рослин у дернинах *Bryum argenteum* із різних оселищ.

Відомо, що у багатьох дводомних видів мохів також виявлено значне зменшення кількості чоловічих особин або їх відсутність у несприятливих умовах навколишнього середовища. Наприклад, у *Polytrichum alpestre* Норре та *P. alpinum* Hedw. в умовах арктичного клімату чоловічі особини відсутні, тоді як у субарктичній зоні вони рясно ростуть [27]. У Північній Америці на тихоокеанському узбережжі у видів *Plagiochilium mayebarae* S. Hatt., *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle та *T. lepidozoides* S. Hatt. & Inoue чоловічі особини також не розвиваються [24]. В умовах експерименту у деяких видів роду *Macromitrium* Brid. (Orthotrichaceae) було встановлено більшу чутливість чоловічих особин до температурного стресу [36]. Припускається, що пригнічення розвитку чоловічих особин мохів у несприятливих умовах існування зумовлене впливом різноманітних стресових чинників на ранніх етапах їх формування – між мейозом і початковими стадіями розвитку протонеми [28, 29].

Підтвердженням важливої ролі вегетативного розмноження мохів у несприятливих умовах існування стали наші дослідження впливу водного дефіциту на вегетативне та генеративне розмноження *B. argenteum*, оскільки відомо, що нафтове забруднення середовища створює умови водного дефіциту для багатьох рослин, у тому числі й для мохів [5, 6, 14]. Тому можна припустити, що тривале існування моху *B. argenteum* в умовах нафтового забруднення могло призвести до формування певних адаптивних реакцій як до нафтового стресу, так і до дефіциту вологи.

Майже 95% проростання спор виявлене для рослин з м. Борислава і для рослин із м. Львова на контрольному середовищі Кноп-П та в умовах низьких концентрацій ПЕГ (1–3%). Встановлено, що в умовах вищих доз ПЕГ (4–5%) проростання спор моху з нафтозабрудненої території знижувалося до 65–50%, а в рослин контролю – до 46–20%, причому під впливом 5% ПЕГ регенеранти контрольного зразка гинули на стадії протонеми (табл. 1).

У тих умовах, коли суттєво пригнічувалося генеративне розмноження, регенерація виводкових бруньок рослин із нафтозабрудненої території становила майже 96%. Крім того, виявлено, що рослини, зібрані на території Бориславського нафтового родовища, мали значно вищу швидкість росту регенерантів на середовищах із підвищеними концентраціями ПЕГ, порівняно з контрольними зразками, що може свідчити про те, що рослини з нафтозабрудненої території є стійкішими і до дефіциту вологи.

Таблиця 1

Вплив водного дефіциту на проростання спор і регенераційну здатність виводкових бруньок *B. argenteum* із різних оселищ

Середовище росту рослин	Зразки <i>B. argenteum</i> із м. Львова		Зразки <i>B. argenteum</i> із м. Борислава	
	Проростання спор, %	Регенерація бруньок, %	Проростання спор, %	Регенерація бруньок, %
Контроль (сер-ще Кноп)	96,2±4,5	95,4±3,6	95,7±4,5	98,3±6,1
1% ПЕГ	95,8±7,5	96,1±4,5	96,8±7,2	96,2±7,5
3% ПЕГ	79,2±6,1	86,6±7,4	91,4±8,3	95,4±5,1
4% ПЕГ	45,7±5,2	78,2±9,5	65,3±6,8	95,8±7,3
5% ПЕГ	20,3±2,5	64,8±6,5	50,2±5,3	89,5±8,4

Отже, отримані результати засвідчують, що важливу роль у виживанні моху на нафтозабруднених територіях відіграє вегетативне розмноження, яке доповнює або ж у окремих випадках цілком замінює статеве розмноження, що дає можливість рослинам моху розширити межі заселення порушених субстратів, іноді зовсім непридатних для інших рослин. Таке явище досить широко представлене у бріофітів. Більше того, багато дослідників показали, що види мохів, які характеризуються низькою генеративною здатністю, іноді можуть заселяти значні площі, навіть більші, порівняно з видами, що рясно спороносять [7, 30, 32].

Залежно від екологічних умов середовища, мохоподібні не лише розвивають різну репродуктивну стратегію, а й змінюються фізіологічно [26, 33], тому значну увагу було зосереджено на фізіологічних аспектах пристосування рослин *B. argenteum* до нафтового забруднення. Фітотоксичність нафти зумовлена проникненням її компонентів у клітини рослин і включення їх у метаболізм. Оскільки нафтові вуглеводні та продукти їх метаболізму можуть спричиняти пошкодження біомолекул та ініціювати стресові реакції у рослинному організмі [6, 14], було проаналізовано окиснювальний стрес, який індукується в умовах нафтового забруднення. У *B. argenteum* досліджували вміст малонового діальдегіду (МДА), що є продуктом перекисного окислення ліпідів мембран, і карбонільних груп (КГ) білків, які характеризують рівень окисної модифікації білків. Досить детально вивченою модифікацією білкових молекул за дії АФК є утворення додаткових карбонільних груп унаслідок розривів пептидних зв'язків у бічних ланцюгах амінокислот [9], однак на рослинних об'єктах дослідження рівня окисленості білків ще не набуло широкого застосування.

Установлено, що у зразків моху, які росли на платформах нафтових свердловин, вміст МДА і КГ білків був вищим, порівняно з рослинами зі Львова (табл. 2), тобто нафтове забруднення індукувало окиснювальний стрес у клітинах мохів.

Таблиця 2

Вміст малонового діальдегіду та карбонільних груп білків
у рослинах *B. argenteum* за дії нафти

Показники стресу	Зразки <i>B. argenteum</i> із м. Львова		Зразки <i>B. argenteum</i> із м. Борислава	
	природні зразки	5% нафта	природні зразки	5% нафта
Вміст МДА, нмоль/ г маси с. р.	22,7±1,9	38,9±2,7	31,4±2,5	33,3±3,1
Вміст КГ білків, нмоль/мг білка	0,11±0,01	0,27±0,01	0,15±0,01	0,17±0,01

Після 1-місячного культивування дернин *B. argenteum* із обидвох досліджуваних оселищ на середовищі з нафтою виявлено суттєві відмінності у вмісті МДА та КГ білків: у рослинах з м. Борислава їх кількість суттєво не змінилася, а в пагонах моху львівського зразка майже у 2 рази збільшилася кількість і МДА, і КГ білків. Отже, в рослинах *B. argenteum*, які тривалий час росли в умовах нафтового забруднення, антиоксидантна захисна система є ефективнішою, і, відповідно, розвиток вільнорадикальних процесів у клітинах суттєво пригнічувався в умовах експерименту. У попередніх дослідженнях [5] виявлено істотне підвищення загальної антиоксидантної активності низькомолекулярних антиоксидантів у пагонах *B. argenteum* в умовах нафтового забруднення. Відомо, що важливим показником стану антиоксидантного клітинного захисту можуть бути і сульфгідрильні групи, оскільки тіоловмісні сполуки відіграють значну роль в антиоксидантних процесах, детоксикації активних форм кисню та вільнорадикальних продуктів ПОЛ, підтриманні внутрішньоклітинного редокс-статусу, тобто є невід'ємною частиною антиоксидантної системи рослинних клітин [13, 19]. Тому було досліджено загальний вміст SH-груп у пагонах *B. argenteum* залежно від нафтового забруднення. На підставі отриманих результатів встановлено відмінності між зразками: в умовах нафтового забруднення вміст SH-груп у пагонах моху був удвічі більшим ($0,75 \pm 0,04$ мкМ/мг білка), порівняно з рослинами із паркової зони Львова ($0,37 \pm 0,02$ мкМ/мг білка) (рис. 3).

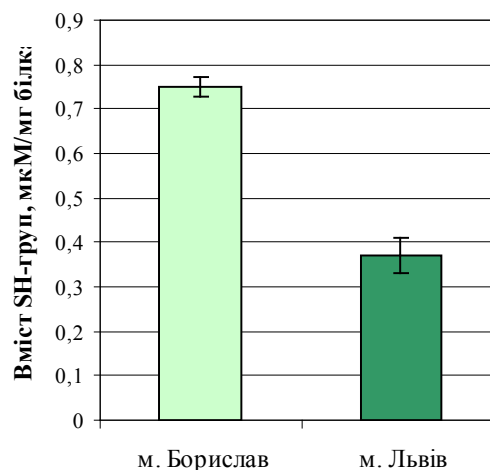


Рис. 3. Вміст SH-груп у пагонах *B. argenteum* із різних оселищ.

Варто відзначити, що до тіоловмісних сполук належать низькомолекулярні компоненти клітинного захисту, які захищають макромолекули білків цитозолу від ушкоджувального впливу ендогенних кисневих радикалів. Крім того, відомо, що більша частина пулу сульфгідрильних груп клітини міститься у структурі глутатіону, який є основним водорозчинним антиоксидантом у процесах фотосинтезу, реагує прямо або опосередковано з активними формами кисню та запобігає руйнуванню клітинних структур [19]. Тому збільшення вмісту SH-груп у пагонах *B. argenteum* в умовах нафтового забруднення свідчить про участь SH-вмісних сполук у захисних реакціях моху в умовах стресу. Отримані результати підтверджують і той факт, що бріюфіти мають вищий антиоксидантний потенціал, порівняно зі судинними рослинами, що зумовлено, насамперед, низькомолекулярними антиоксидантами (флавоноїдами, фенольними сполуками, аскорбатом, глутатіоном) [21]. Очевидно, ефективний антиоксидантний захист клітин мохів є одним із ключових механізмів, які забезпечують виживання цих рослин у несприятливих умовах середовища.

На підставі результатів досліджень встановлено, що для *B. argenteum* в умовах нафтового забруднення властива репродуктивна пластичність. Важливу роль у виживанні моху на нафтозабруднених територіях відіграє вегетативне розмноження, яке доповнює або ж в окремих випадках замінює статеве розмноження, що дає можливість рослинам заселяти техногенно порушені та забруднені субстрати.

Показано, що вплив нафтопродуктів спричинює відхилення у співвідношенні статей у дернинах *B. argenteum* і призводить до суттєвого зменшення кількості чоловічих рослин, що є свідченням підвищеної чутливості чоловічих особин до несприятливих умов середовища.

Встановлено, що захист від вільнорадикальних пошкоджень, індукованих нафтовим забрудненням, забезпечується значним умістом у клітинах мохів SH-вмісних сполук, що є важливою адаптивною реакцією бріюфітів на дію нафтопродуктів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бойко М. Ф. Мохообразные в ценозах степной зоны Европы: монография. Херсон: Айлант, 1999. 160 с.
2. Гольдберг И. Л. Роль мохового покрова в сложении растительных сообществ скальных обнажений. Екатеринбург, 2000. С. 3–21.
3. Джура Н. М. Возможности використання рослинних тест-систем для біомоніторингу нафтозабруднених ґрунтів // Біологічні студії. 2011. Т. 5. № 3. С. 183–196.
4. Киреева Н. А. Влияние нефтяного загрязнения на целлюлазную активность почв // Почвоведение. 2000. № 6. С. 748–753.
5. Кияк Н. Я., Буньо Л. В. Механізми пристосування моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // Біологічні студії. 2012. Т. 6. № 3. С. 165–176.
6. Коровецька Г. В. Адаптація рослин *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) та *Carex hirta* L. до дефіциту вологи в умовах нафтового забруднення ґрунту: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.12. К., 2010. 20 с.
7. Лобачевська О. В., Улична К. О., Демків О. Т. Особливості відновлення і вегетативного розмноження *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Cop. (Mniaceae, Bryopsida) // Укр. ботан. журнал. 1986. Т. 46. № 3. С. 30–34.
8. Лобачевська О. В. Репродуктивна стратегія мохоподібних на девастрованих територіях видобутку сірки (Львівська область) // Укр. ботан. журнал. 2012. Т. 69. № 5. С. 406–416.

9. Луцзяк В. І., Багнюкова Т. В., Луцзяк О. В. Показники окислювального стресу. І. Тіобарбітуратактивні продукти і карбонільні групи білків // Укр. біохім. журнал. 2004. Т. 71. № 5. С. 112–117.
10. Мусиенко М. М., Паришкова Т. В., Славный П. С. Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений. К.: Фитосоцицентр, 2001. 200 с.
11. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
12. Рабик І. В., Данилків І. С., Щербаченко О. І. Структура і динаміка бріофітних угруповань на девастрованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства «Сірка») // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2010. Т. 53. С. 58–66.
13. Сандецька Н. В., Каменчук О. П., Ситар О. В. Вплив умов мінерального живлення на зміни антиоксидантного статусу рослин озимої пшениці // Ученые записки Таврич. нац. ун-та им. В.И. Вернадского. Сер. биология, химия. 2012. Т. 25. № 64. С. 179–186.
14. Степаньян О. В., Воскобойников Г. М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей // Биология моря. 2006. Вып. 32. № 4. С. 241–248.
15. Хоркавців Я. Д., Рабик І. В., Данилків І. С. Аналіз видового складу мохоподібних на території нафтових родовищ м. Борислава // Чорномор. ботан. журнал. 2012. № 2. Т. 9. С. 195–204.
16. Цайтлер М. Й. Зміни структури ценопопуляцій *Carex hirta* в умовах нафтового забруднення екотопів на Бориславському нафтовому родовищі // Екологія та ноосферологія. 2000. Т. 9. № 1–2. С. 127–132.
17. Amadi A. Chronic effects of oil spill on soil properties and microflora of a rainforest ecosystem in Nigeria // Water, Air Soil Pollut. 1996. Vol. 86. P. 1–11.
18. Baker J. The effects of oils on plants // Environ. Pollut. 1970. Vol. 1. P. 27–44.
19. Bansal A. K., Bilaspuri G. S. Oxidative stress alters membrane sulfhydryl status, lipid and phospholipid contents of crossbred cattle bull spermatozoa // Anim. Reprod. Sci. 2008. N 104. P. 398–404.
20. Bredford W. A simple method for protein test // Annal. Biochem. 1976. N 72. P. 248–252.
21. Dey A., Nath G. Antioxidative potential of bryophytes: stress tolerance and commercial perspectives: a review // Pharmacologia. 2012. Vol. 3. N 6. P. 151–159.
22. During H. J. Life strategies of bryophytes: A preliminary review // Lindbergia. 1979. N 5. P. 2–18.
23. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: Bates, J. W. and Farmer A. M. (eds.): Bryophytes and Lichens in a Changing Environment, Clarendon Press, Oxford. 1992. P. 1–31.
24. Glime J. M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. 2007. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on March 2008 at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.
25. Jules E. S., Shaw A. J. Adaptation to metal-contaminated soils in populations of the moss, *Ceratodon purpureus*: vegetative growth and reproductive expression // Am. J. Bot. 1994. N 81. P. 791–797.
26. Ellman G. Tissue sulfhydryl groups // Arch. Biochem. Biophys. 1959. Vol. 82. N 1. P. 7–70.
27. Longton R. E. Reproduction of Antarctic mosses in the genera *Polytrichum* and *Psilopilum* with particular reference to temperature // British Antarctic Survey Bulletin. 1972. N 27. P. 51–96.
28. Longton R. E., Miles C. J. Studies on the reproductive biology of mosses // J. Hattori Botan-

- ical Laboratory. 1982. N 52. P. 219–240.
29. Newton M. E. Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. and *M. undulatum* Sw. in relation to spore germination and vegetative regeneration // *Ann. Bot.* 1982. Vol. 36. P. 163–178.
 30. Rohrer J. R. Sporophyte production and sexuality of mosses in two northern Michigan habitats // *Bryologist.* 1992. Vol. 85. N 4. P. 394–400.
 31. Schonbeck M. W., Bewley J. D. Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments // *Can. J. Bot.* 1981. Vol. 59. N 5. P. 2707–2712.
 32. Selkirk P. M., Skotnicki M. L., Ninham J. et al. Genetic variation and dispersal of *Bryum argenteum* and *Hennediella heimii* populations in the Garwood Valley, southern Victoria Land, Antarctica // *Antarctic Sci.* 2008. Vol. 10. N 4. P. 423–430.
 33. Skotnicki M. L., Mackenzie A. M., Ninham J. A., Selkirk P. M. High levels of genetic variability in the moss *Ceratodon purpureus* from continental Antarctica, subantarctic Heard and Macquarie Islands, and Australia // *Polar Biol.* 2004. N 47. P. 26–35.
 34. Stark L. R., McLetchie D. N., Eppley S. M. Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae) // *Bryologist.* 2010. N 113. P. 788–797.
 35. Tucker E. B., Costerton J. W., Bewley J. D. The ultrastructure of the moss *Tortula ruralis* on recovery from desiccation // *Can. J. Bot.* 1975. Vol. 53. N 2. P. 1139–1145.
 36. Une K. Sexual dimorphism in the Japanese species of *Macromitrium* Brid. (Musci: Orthotrichaceae) // *J. Hattori Bot. Lab.* 1985. N 59. P. 487–513.

Стаття: надійшла до редакції 30.04.13

прийнята до друку 15.10.13

PECULIARITIES OF ADAPTATION OF THE MOSS *BRYUM ARGENTEUM* HEDW. TO CRUDE OIL POLLUTION

N. Kyiak

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

The peculiarities of the sexual and vegetative reproduction of the moss *Bryum argenteum* Hedw. and indices of the oxidative stress in moss cells under conditions of the crude oil polluted of the environment were investigated. It was established that vegetative reproduction plays an important role in moss survival on the oil contaminated territories. It was shown that oil contamination causes the deviation in sex ratio in the *B. argenteum* turf and results in the essential decrease in the male plants amount. It was shown that crude oil contamination induces oxidative stress in the *B. argenteum* cells. The considerable increase in the SH-groups content was indicated in the *B. argenteum* shoots, what is the important adaptive reaction of the bryophytes under stress conditions.

Keywords: crude oil contamination, reproduction, sex ratio, malonic dialdehyde, carbonylproteins, SH-groups, *Bryum argenteum*.

**ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ МХА *BRYUM ARGENTEUM* HEDW.
К НЕФТЯНОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ**

Н. Кияк

*Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Стефаныка, 11, Львов 79000, Украина
e-mail: кyuak_n@i.ua*

Исследованы особенности полового и вегетативного размножения мха *Bryum argenteum* Hedw. и показатели окислительного стресса в клетках мха в условиях загрязнения среды нефтью. Установлено, что важную роль в выживании мха на загрязненных нефтью территориях выполняет вегетативное размножение. Выявлено, что нефтяное загрязнение приводит к отклонению в соотношении полов в дерновинах *B. argenteum* и вызывает существенное снижение количества мужских особей. Показано, что нефтяное загрязнение индуцирует окислительный стресс в клетках *B. argenteum*. Выявлено значительное повышение содержания SH-групп в побегах *B. argenteum*, что является важной адаптивной реакцией мха в стрессовых условиях.

Ключевые слова: нефтяное загрязнение, размножение, соотношение полов, малоновый диальдегид, карбонильные группы белков, SH-группы, *Bryum argenteum*.