

## ОСОБЛИВОСТІ ВЕГЕТАТИВНОГО РОЗМНОЖЕННЯ МОХОПОДІБНИХ НА ВІДВАЛАХ СІРЧАНОГО ВИДОБУТКУ

**О. Лобачевська, І. Рабик**

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

Визначено основні типи вегетативного розмноження мохоподібних на відвали № 1 Язівського сірчаного родовища Новояворівського гірничо-хімічного підприємства “Сірка”. Установлено особливості морфології безстатевих репродуктивних пропагул доміантних видів і їх розвитку *in vivo*. Проаналізовано вплив 2% і 4% поліетиленгліколю (ПЕГ-6), 5 мкМ і 10 мкМ абсцизової кислоти (АБК), 5% сахарози та 10 мкМ АБК + 5% сахарози на активацію дедиференціації хлоронеми *Barbula unguiculata*, *Bryum dichotomum*, *B. argenteum* і *B. caespiticium* у геми та формування бульбочок *in vitro*. З’ясована участь спеціалізованих безстатевих пропагул і гем як важливої фази життєвого циклу дводомних видів мохів-поселенців у реалізації життєвої стратегії толерантності до екстремальних умов девастованих територій.

*Ключові слова:* мохоподібні, девастовані території, розмноження, ризоїдні бульбочки, геми.

У бріофітів вегетативне розмноження трапляється у різноманітних формах, які розділяють на три основні типи: вегетативні органи, фрагментація та спеціалізовані безстатеві репродуктивні пропагули [10, 11, 13, 17, 19, 20]. Переважно дводомні багаторічні види мохів, які досить часто бувають стерильними, розмножуються лише вегетативно. Найпростіший і одночасно досить поширений спосіб вегетативного розмноження полягає у відокремленні молодих пагонів унаслідок відмирання розгалуженого материнського пагона знизу, або підземної частини його столонів. Зазвичай будь-який ізольований фрагмент моху в достатньо сприятливих умовах здатний утворювати вторинну протонеми і нові рослини. Серед спеціалізованих репродуктивних органів розрізняють виводкові пропагули (ламкі стебла, гілки, флагели, виводкові бруньки та ризоїдні бульбочки), які мають апікальну клітину і тому можуть проростати в пагін без утворення протонеми, та геми (оппадаючі листки, хлоронемні й ендогенні геми), які через відсутність апікальної клітини завжди починають ріст із утворення протонеми [8].

Вважається [3, 12, 13], що висока регенераційна здатність, яка була втрачена складніше організованими вищими наземними рослинами як примітивна адаптивна ознака, у мохоподібних, навпаки, еволюціонувала. З розвитком різних пристосувань гаметофіта спеціалізовані типи безстатевих пропагул за структурно-функціональною організацією стали істотно складнішими, надзвичайно поширеними та значно важливішими для відтворення у несприятливих кліматичних умовах. Оскільки вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду й адаптації бріофітів до екстремальних і нестійких умов середовища [7, 12, 22], то вивчення розмірів та форми клітин, кольору, кількості й місця утворення різних типів спеціалізованих безстатевих репродуктивних пропагул і їхнього морфогенезу дає можливість з’ясувати участь банку діаспор у заселенні й утворенні мохо-

вих угруповань, підтримці та регуляції популяції мохів на девастованих територіях. Окрім того, останнім часом виводкові органи дедалі частіше використовують як важливу діагностичну ознаку в таксономії та молекулярних дослідженнях мохоподібних, для культури тканин і формування біотичного шару, для стабілізації поверхні дюн і пустель [6, 13, 24, 25].

У зв'язку з цим метою роботи було визначити основні типи вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах видобутку сірки, встановити особливості морфології безстатевих репродуктивних пропагул доміантних видів і їхнього розвитку *in vitro*.

### Матеріали та методи

Об'єктом вивчення були мохоподібні породного відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища Новояворівського гірничо-хімічного підприємства "Сірка". Систематичний аналіз зібраних мохоподібних здійснювали за В. Баком і Б. Гофінетом [5]. Зразки доміантних видів добирали й аналізували з основи, середньої частини та вершини північного і південного схилів відвалу. З кожного місцевиростання у 10 випадково відібраних дернинах розміром 3 x 3 см визначали тип і кількість виводкових пропагул [1, 2, 8, 14]. У роботі використовували природні зразки та лабораторну стерильну культуру мохів (*Barbula unguiculata* Hedw., *Bryum caespiticium* Hedw., *B. dichotomum* Hedw. та *B. argenteum* Hedw.). Для посіву спор коробочки стерилізували 10%-ним розчином сулеми. Ізольовані листки та фрагменти гаметофорів промивали водопровідною водою, стерилізували 1 хв 20%-ним дезінфікуючим розчином "Білізна" і тричі відмивали стерильною дистильованою водою. Культуру вирощували на 0,75%-ному агаризованому середовищі Кноп II у контрольованих умовах освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температури (22–23°C), вологості (90–95%) і в 16-годинному світловому режимі. Через 7 днів протонему знімали препарувальною голкою з агару вихідної культури моху й у вигляді клубка переносили у чашки контролю (стандартне агаризоване середовище Кноп II) та дослідні (поживне середовище з 2% і 4% поліетиленгліколем (ПЕГ-6), 5 мкМ і 10 мкМ абсцизовою кислотою (АБК), 5% сахарозою та 10 мкМ АБК + 5% сахарози) згідно із загальноприйнятими методиками [3, 16, 18, 23, 24]. Культури мохів аналізували протягом трьох місяців і фотографували під стереомікроскопом Stemi 2000-C (Karl Zeiss). Усі експерименти проводили у 3-х повторностях, аналізуючи ріст і розвиток протонеми й особливості виводкових органів у не менше ніж 75 протонемних дернинах.

### Результати і їхнє обговорення

Установлено, що у мохів, окрім вегетативного самоклонування фрагментами протонеми, пагонів, листків, важливе значення для розвитку популяції на девастованій території мають численні інновації, які утворюються переважно під гаметангієм, завдяки чому рослини отримують більшу кількість світла, води і поживних речовин для забезпечення кращої життєздатності й репродукції (рис. 1). На відвалі № 1 Язівського сірчаного родовища спеціалізовані органи безстатевого розмноження знайдено у 7 дводомних видів бріофітів зі 49 видів, визначених для цієї території: у *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium*, *B. dichotomum*, *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb. і *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. (підземні ризоїдні бульбочки), в пазухах листків *Bryum argenteum*, *B. dichotomum* та на кінцях слані печіночника *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort. (виводкові лопаті). Установлено, що на відвалі майже всі доміантні види мохів утворюють підземні ризоїдні бульбочки, окрім *B. argenteum*. Для цього моху в сухіших умовах південного схилу відвалу відзначено істотне посилення галуження стебел і утворення на їхніх верхівках численних грон із овальних пазушних виводкових бруньок, які легко опадають, а у вологіших місцях північного схилу – значно більших ламких кінцевих гілочок (рис. 1, а).

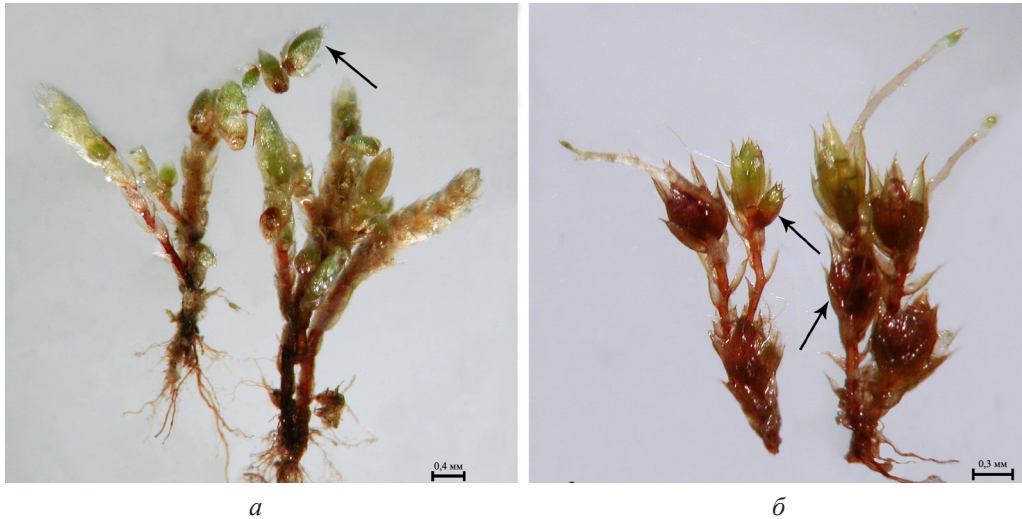


Рис. 1. Виводкові бруньки в пазухах листків *Bryum argenteum* (а) та під брунькоподібним андроцеєм *B. dichotomum* (б).

У пазухах верхівкових листків *B. dichotomum* густо формуються зелено-бурі, яйцеподібні та подовгасто-яйцеподібні виводкові бруньки з маленькими листочками, які після опадання швидко розвиваються у нові пагони без розростання протонеми. Відзначено, що виводкові органи утворюються на верхівках не лише стерильних, а й чоловічих і жіночих рослин (рис. 1, б).

На кінцях слані печіночника *P. endiviifolia* часто трапляються короткі, дуже розгалужені світло-зелені лопаті, які легко відриваються та проростають у нові рослини (рис. 2).



Рис. 2. Чоловіча слань *Pellia endiviifolia* з виводковими лопатями.

Для підземних сформованих бульбочок усіх проаналізованих видів мохів характерною ознакою є яскраво-оранжеве забарвлення, яке після їхнього відмивання від субстрату

поступово стає червоно-бурим. Завдяки значному запасу крохмалю в пластидах, ліпідів у цитоплазмі та білків у вакуолях [9, 13], підземні бульбочки на низьких інтенсивностях освітлення швидко проростають і формують дернину з нових вертикальних гаметофорів, кількість і щільність яких залежить від чисельності життєздатних виводкових пропагул. Утворення багатоклітинних ризоїдних бульбочок переважно відзначали для молодих пагонів, зазвичай, на дистальних кінцях головних ризоїдів. Ризоїдні бульбочки (округлі або грушоподібні з досить потовщеними стінками) сприяють успішному розселенню мохових дернин мохів на початкових стадіях сукцесій заростання порушених територій.

Чисельність бульбочок змінювалася залежно від рівня зволоження і температурних умов на схилах відвалу та мікросередовища мохової дернини: щільності гаметофорів і потужності розвитку ризоїдного шару. Незважаючи на те, що виводкові тільця, як правило, не потребують для розвитку відповідних сезонних умов, однак найбільше ризоїдних бульбочок закладалося восени і ранньою весною в середньому 5–7 на один пагін, переважно на вершині відвалу в *Barbula unguiculata* і *Bryum caespitium* та посередині схилів у *B. dichotomum*, *B. pseudotriquetrum* та *Leptobryum pyriforme*. У моховій підстильці основи відвалу ризоїдних бульбочок не виявлено.

На вершині й середній частині південного схилу відвалу в нестабільних умовах високої інсоляції та пересихання субстрату *B. caespitium* сформував щільну дернину з потужним ризоїдним шаром і великою кількістю бульбочок, що, очевидно, повністю компенсувало обмежену здатність до статевому розмноженню та забезпечило його виживання (рис. 3, а). Відтворення *Barbula unguiculata*, яка утворює пухку дернину, досягалося завдяки активному статевому розмноженню і формуванню численних (10 і більше) ризоїдних бульбочок (рис. 3, б). У посушливих умовах південного схилу листки і стебла скручувалися, ламкість дернин збільшувалася – в результаті окремі пагони з виводковими органами відокремлювались і поширювались на сусідні території.

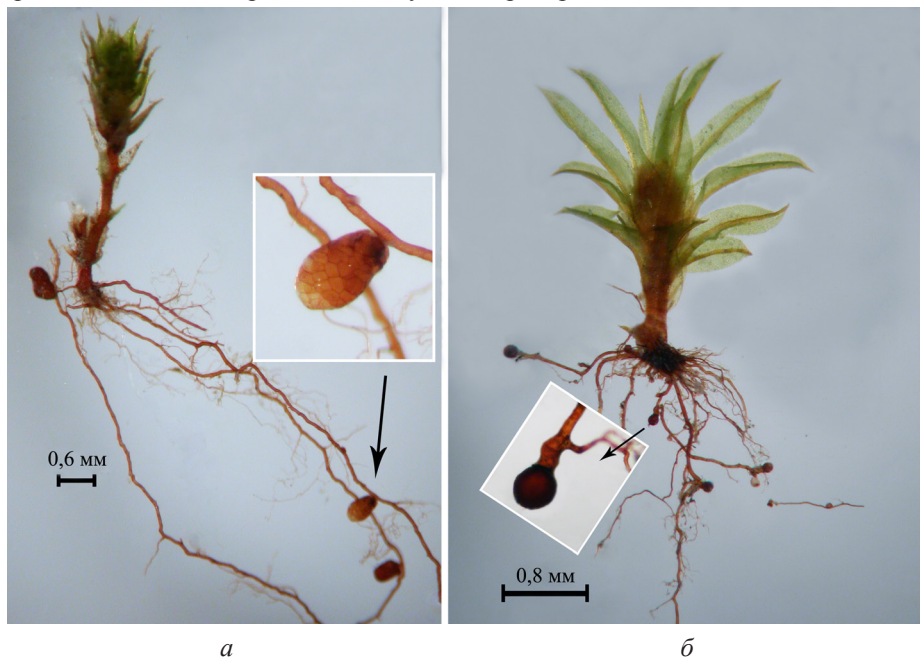


Рис. 3. Підземні ризоїдні бульбочки *Bryum caespitium* (а) та *Barbula unguiculata* (б).

У *Barbula unguiculata* і *Bryum caespiticium* бульбочки закладалися на столонах сильно розгалуженої ризоїдної протонеми – як великі, зрілі з пігментованими клітинними стінками, 195–210 мкм, так і дрібні, світло-зелені, 35–40 мкм. У *Bryum pseudotriquetrum* (рис. 4) ризоїдні бульбочки утворювалися безпосередньо на головних ризоїдних столонах і їхніх дистальних кінцях.

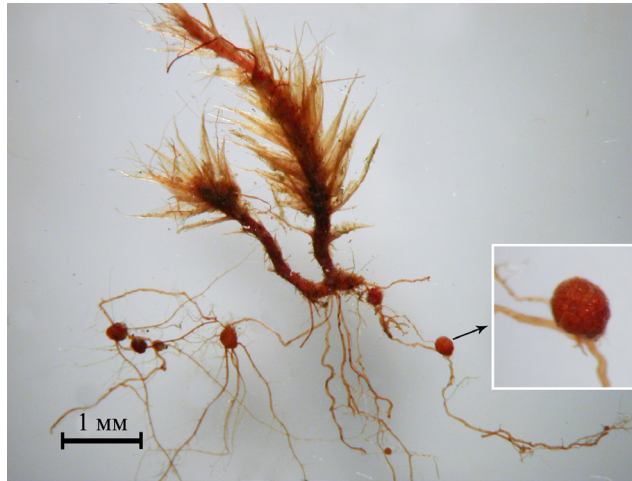


Рис. 4. Ризоїдні бульбочки *Bryum pseudotriquetrum*.

Багатоклітинні бульбочки моху, сформовані з невеликих потовщених клітин сферичної форми, діаметром 30–50 мкм, прикріплювалися до ризоїда “ніжкою” виводкової бульбочки, переважно з 1–2 ламких видовжених клітин. Молоді, зелені, майже округлі, виводкові бульбочки *B. pseudotriquetrum* мали розмір 106–178 x 206–248 мкм, сформовані зрілі, грушоподібної форми з червоно-коричневим забарвленням – 150–170 x 312–484 мкм (рис. 4). Їх знаходили на ризоїдах як стерильних, так і фертильних рослин, здебільшого у чоловічих дернинах, мабуть, через те, що розвиток спорофіта на жіночих рослинах потребує значно більших енергетичних затрат, ніж утворення андроцеїв [4].

У *B. dichotomum* бульбочки переважно знаходили в основі стерильних пагонів, на дистальних кінцях ризоїдів або на довгих ризоїдних гілках до 50–60 мкм (рис. 5, а). На відміну від бульбочок *B. pseudotriquetrum*, вони були меншими (55–67 x 76–104 мкм, зрідка до 136 x 142 мкм) з нечіткими клітинами, але на ризоїдах одного пагона їх було значно більше (до 12 штук), ніж у інших видів роду *Bryum* Hedw. (5–7). Неодноразово підземні бульбочки спостерігали на ризоїдах пагонів, на яких інтенсивно утворювалися виводкові бруньки як навесні, так і у попередні сезони, про що свідчили сліди їх прикріплення на стеблі (рис. 5, а). Утворення численних виводкових бруньок і ризоїдних бульбочок у *B. dichotomum* дає можливість сформувати потужні вегетативні клони на південному схилі та забезпечити його виживання за несприятливих умов літа (високих температур, нестачі вологи).

У *Leptobryum pyriforme* ризоїдні бульбочки були від округлих до овальних (93–116 x 120–148 мкм), сформовані з 5–6 великих клітин (70 x 80 мкм), переважно на досить довгих ризоїдних гілках (до 290 мкм). Окрім ризоїдів, виводкові бульбочки без хлоропластів знаходили у пазухах листків на підземних етіологованих пагонах (рис. 5, б). Оскільки у невеликих коробочках *L. pyriforme* утворюється небагато великих спор, які поширюються на незначні віддалі, то, очевидно, масове утворення виводкових органів сприяє виживанню моху і його збереженню.

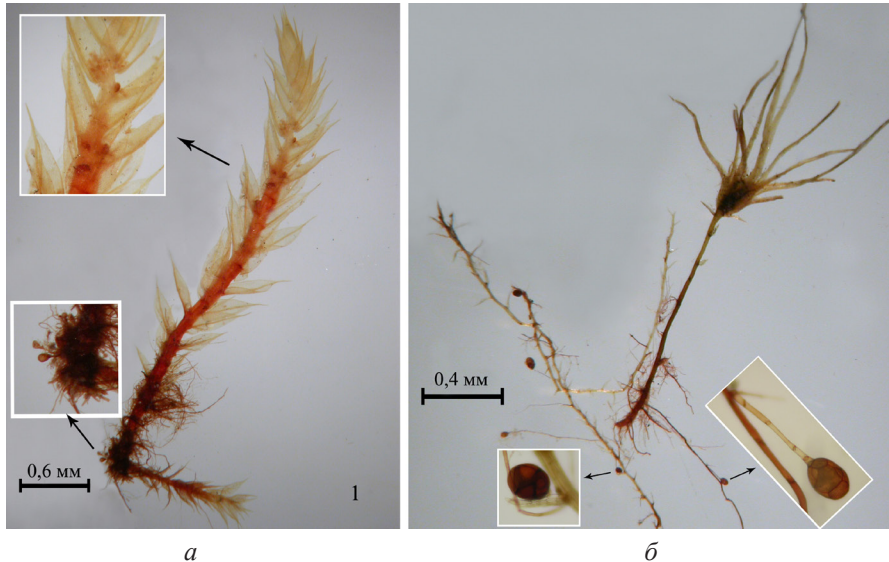


Рис. 5. Пагінь *Bryum dichotomum* з молоденькими пазушними виводковими бруньками на верхівці стебла та підземними ризоїдними бульбочками в його основі (а) та *Leptobryum pyriforme* з бульбочками на ризоїдних гілках і в пазухах листків підземних пагонів (б).

На відвалі лише для домінуючих дводомних верхоплідних мохів властиве і вегетативне, і генеративне розмноження. Формування спеціалізованих репродуктивних органів, таких як виводкові бруньки, ризоїдні бульбочки, потребує набагато менших енергетичних затрат [4], ніж утворення спор, і, як правило, не потребує відповідних сезонних умов [19, 20]. Мохи ростуть переважно групами, утворюючи більш або менш щільні дернини, що зумовлює утворення мікроумов в окремих дернинах, а саме власного мікросередовища. Слід відзначити, що для утворення спорогонів, які, без сумніву, найважливіші для успішного поширення виду, мохоподібні потребують умов, які не завжди відповідають середовищу їх оптимального росту. В екстремальних умовах на вершині відвалу, де переважають висока температура і підвищена сонячна радіація, *Bryum caespiticium* і *Barbula unguiculata* майже не утворюють спорогонів (лише 3–10% від загальної кількості пагонів), життєздатність і поновлення мохових дернин компенсуються утворенням великої кількості виводкових ризоїдних бульбочок, у вигляді недорозвинутих з пригніченим розвитком бруньок зі значним запасом поживних речовин, які завдяки специфічній будові клітинної стінки є стійкими до температурних змін і посухи. Поєднання різноманітних стратегій безстатевого і статевого розмноження у дводомних мохів-поселенців з утворенням численних діаспор сприяє розселенню бріофітів на гетерогенній техногенно трансформованій території та успішному поширенню на значні віддалі. Розсіювання на далекі відстані переважно відбувається спорами, тоді як безстатеві пропагули є важливими для локального поширення і підтримки популяції [7, 22], зокрема за відсутності статевого розмноження.

Результати досліджень, проведених у природі, свідчать про значну участь ризоїдів і ризоїдних бульбочок як непримітної, але важливої фази життєвого циклу дводомних видів мохів-поселенців у реалізації життєвої стратегії толерантності до екстремальних умов девастованих територій завдяки швидкому просторовому розповсюдженню і тривалому збереженню банку життєздатних діаспор. У такий спосіб дводомні види доповнюють або повністю замінюють статево розмноження.

В умовах лабораторної культури ріст і розвиток протонеми досліджуваних видів мохів відрізнявся як на стандартному поживному середовищі, так і в дослідних варіантах. Під впливом ПЕГ, АБК, сахарози та за сумісної дії останніх сповільнювались ріст і диференціація протонеми, зате посилювались потовщення стінок клітин і їхня пігментація. Більшість хлоронемних клітин, переважно на дистальних кінцях, дедиференціювалася у сферичні, сильно пігментовані виводкові геми. У видів *Bryum* геми утворювались на повітряних хлоронемних столонах, тоді як у *Barbula unguiculata* – на хлоронемі, що росла на або в агарі та лише зрідка на повітряних столонах, зокрема, в дослідах із додаванням АБК (рис. 6).

Найбільша кількість багатоклітинних, досить часто розгалужених, гем утворювалася на хлоронемі *Barbula unguiculata*, найменша – на *Bryum caespiticium* (рис. 6, д). На момент відокремлення виводкових пропагул від протонеми, в місці їх з'єднання утворювалася роздільна клітина (“тмема”), у якої зовнішня оболонка була дуже ніжною, тому легко розривалася (рис. 6). В умовах лабораторної культури у ланцюговоподібних гемах, що виникали з клітин хлоронемного типу, окремі сегменти були циліндричними або майже округлими, у поодиноких випадках вони мали булавоподібну або веретеноподібну форму внаслідок здуття посередині або над серединою, що пов'язано з відкладенням запасних речовин (рис. 6, е). Остання форма вказувала на початок перетворення клітинної нитки у виводкову бульбочку.

Окрім стресових чинників хімічної природи, формування гем і ризоїдних бульбочок у культурах контролю *Barbula unguiculata* і *Bryum dichotomum* пов'язане зі старінням та підсиханням бактоагару, можливо, в результаті зменшення поживних речовин і/або нагромадження АБК (рис. 6, а, б). У досліджуваних видів мохів, як правило, екзогенна 10 мкМ АБК істотно підвищувала кількість ланцюговоподібних гем та ініціювала формування багатоклітинних сферичної форми бульбочок (а саме у *B. unguiculata* і *B. dichotomum*). У *B. unguiculata*, окрім того, бульбочки утворювались й під впливом ПЕГ та сумісної дії АБК + сахароза (рис. 6, е). Унаслідок тангентальних поділів апікальних клітин бульбочки формувалися на верхівці ризоїдних гілок або на коротких бічних галузjenнях. Відомо, що екзогенна АБК підвищує толерантність мохоподібних до посухи та заморожування [18, 21, 24, 26], проте лише у кількох роботах повідомлялося про наявність ендогенної АБК [15, 26] і підвищення її рівня в умовах посухи [16, 26]. Установлено, що під впливом фітогормону АБК чоловічі протонемні дернини *B. dichotomum*, порівняно з жіночими, утворювали значно більшу кількість бруньок гаметофорів на протонемі, що занурювалася глибоко в агар, та виводкових гем на повітряних хлоронемних столонах. Також сахароза переважно на протонемі чоловічих рослин *B. argenteum* стимулювала утворення численних гем на кінцях повітряної, рясно розгалуженої хлоронеми (рис. 6, в, з).

На відміну від зрілих спор, висівання яких у мохів переважно обмежене в часі, а саме у видів *Bryum*, лише кількома тижнями, утворення та розповсюдження виводкових пропагул триває набагато довше, майже цілий рік. Проте у репродуктивній стратегії мохів, очевидно, геми і ризоїдні бульбочки відіграють різну роль, що пов'язано з тим, що бульбочки, як і спори, заповнені жирами, тому поширюються на далекі віддалі переважно водою, тоді як крохмаль і висока гідрофільність пектинових складників під кутикулярним шаром гем [23] не лише полегшують поглинання та утримання води, а й роблять їх липкими, завдяки чому розповсюджуються здебільшого тваринами. Геми – це нитчасті відгалуження протонеми, з чітко диференційованим механізмом відокремлення, які у природних умовах менше живучі й толерантні, ніж бульбочки, однак підвищують потенціал виду на початку його виживання та локального поширення. Ризоїдні бульбочки, на нашу думку, функціонують здебільшого

як органи нагромадження поживних речовин, є стійкішими до зміни температур і вологи, містять більше запасних речовин, ніж одноклітинні спори, що і сприяє утворенню більшої кількості нових рослин і активнішій колонізації порушених субстратів.

Отже, на підставі проведених досліджень можна стверджувати, що на відвалі домінують дводомні види мохів, які завдяки статевому диморфізму, значній пластичності

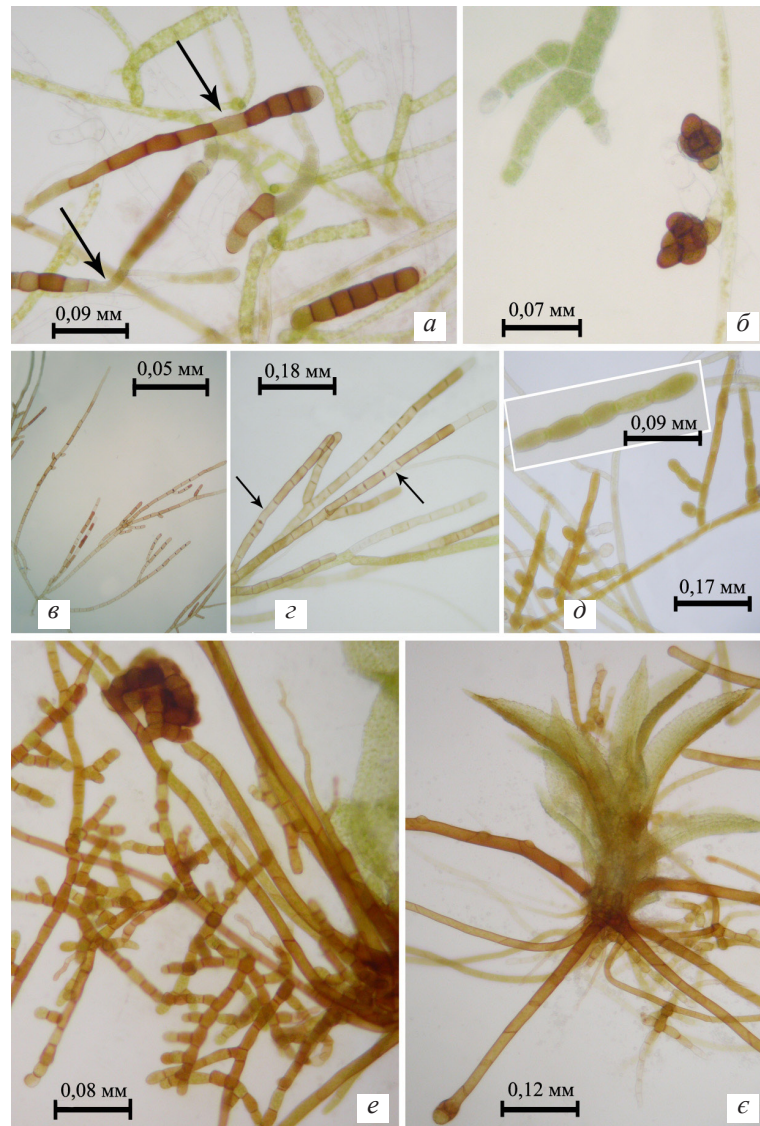


Рис. 6. Протонемні виводкові пропагули, утворені *in vitro*: ланцюговоподібні гемаи *Bryum dichotomum* з подовгастими тмемами (позначено стрілками) на підсихаючому бактоагарі (а); розгалужена гема і ризоїдні бульбочки *B. dichotomum* (б), утворені під впливом 4% ПЕГ; пігментовані гемаи на повітряній розгалуженій хлоронемі *B. argenteum* (в, г) з численними розділовими клітинами (середовище зі сахарозою); повітряні гемаи з округлими клітинами *B. caespiticium* (д) на бактоагарі з 10 мкМ АБК; сильно розгалужені пігментовані гемаи (е) та ініціація дистальної ризоїдної бульбочки (е) у *Barbula unguiculata* під впливом АБК + сахароза.



розвитку, реалізації, окрім статевого, різноманітних можливостей вегетативного розмноження є життєздатнішими й успішно розселяються на девастованих територіях.

Робота виконана за фінансової підтримки Українського науково-технологічного центру (проект № 5032).

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Лобачевська О. Репродуктивна фенологія моху *Orthotrichum obtusifolium* Brid. // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2004. Вип. 36. С. 215–219.
2. Хоркавців Я. Д., Лобачевська О. В. Особливості генеративного розмноження домінуючого виду моху *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку // Наук. зап. Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер. біол. 2011. № 2 (47). С. 150–154.
3. Awasthi V., Nath V., Asthana A. K. Effect of Some Physical Factors on Reproductive Behaviour of Selected Bryophytes // International J. Plant Reproductive Biol. 2010. Vol. 2(2). P. 141–145.
4. Bisang I., Ehrlén J. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum* // Bryologist. 2002. Vol. 105. P. 384–397.
5. Buck W. R., Goffinet B. J. Morphology and classification of mosses // Bryophyte Biology / Eds. by A.J. Shaw, B.J. Goffinet. - Cambridge University Press, 2000. P. 71–123.
6. Chen Y., Guo S., Cao T. Asexual reproduction of moss and its applications // Chinese J. Ecol. 2008. Vol. 27(6). P. 993–998.
7. Cleavitt N. L. Stress tolerance of rare and common moss species in relation to their occupied environments and asexual dispersal potential // J. Ecology. 2002. Vol. 90. P. 785–795.
8. Duckett J. G., Ligrone R. A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses // J. Bryol. 1992. Vol. 17. P. 335–354.
9. Duckett J. G., Pressel S. Studies of protonemal morphogenesis in mosses. IX. *Diselium nudum*: exquisite pioneer of unstable clay banks // J. Bryol. 2003. Vol. 25. P. 241–245.
10. During H. J., ter Horst B. The diaspore bank of Bryophytes and ferns in chalk grassland // Lindbergia. 1983. N 9. P. 57–64.
11. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and Lichens in a Changing Environment / Eds. by J.W. Bates, A.M. Farmer - Clarendon Press, Oxford, 1992. P. 1–31.
12. During H. J. Diaspore banks // Bryologist. 2001. Vol. 104. P. 92–97.
13. Glime G. M. Bryophyte ecology // 2006. <http://www.bryoecol.mtu.edu>.
14. Greene S. W. The maturation cycle, or the stages of development of gametangia and capsules in mosses // Trans. Brit. Bryol. Soc. 1960. Vol. 3. P. 736–745.
15. Hartung W., Weiler E. W., Volk O. H. Immunochemical evidence that abscisic acid is produced by several species of Anthocerotae and Marchantiales // Bryologist. 1987. Vol. 90. P. 393–400.
16. Hellwege E. M., Dietz K. J., Volk O. H. et al. Abscisic acid and the induction of desiccation tolerance in the extremely xerophilic liverwort *Exormotheca holstii* // Planta. 1994. Vol. 194. P. 525–531.
17. Longton R. E. Reproductive biology and life-history strategies // Bryology for the Twenty-first Century / Eds. J.W. Bates, N.W. Ashton, J.G. Duckett. - Maney Publishing and the British Bryological Society, UK, 1998. P. 369.
18. Mallon R., Reinoso J., Rodriguez-Oubica J. et al. In vitro development of vegetative propagules in *Splachnum ampullaceum*: brood cells and chloronematal bulbils // Bryologist. 2006. Vol. 109. P. 215–223.

19. *Mishler B. D.* Reproductive ecology of bryophytes // *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies* / Eds. by J. Lovett Doust, L. Lovett Doust. - Oxford Univer. Press, New York, 1988. P. 285–306.
20. *Newton A. E., Mishler B. D.* The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses // *J. Hattori Bot. Lab.* 1994. Vol. 76. P. 127–145.
21. *Pence V. C., Dunford S. S., Redella S.* Differential effects of abscisic acid on desiccation tolerance and carbohydrates in three species of liverworts // *J. Plant Physiol.* 2005. Vol. 162. P. 1331–1337.
22. *Pohjamo M., Laaka-Lindberg S., Ovaskainen O.* et al. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum* // *Evol. Ecol.* 2006. Vol. 20. P. 415–430.
23. *Pressel S., Matcham H. W., Duckett J. G.* Studies of protonemal morphogenesis in mosses. XI. *Bryum* and allied genera: a plethora of propagules // *J. Bryol.* 2007. Vol. 29. P. 241–258.
24. *Rowntree J. K., Duckett J. G., Mortimer C. L.* et al. Formation of Specialized Propagules Resistant to Desiccation and Cryopreservation in the Threatened Moss *Ditrichum plumbicola* (Ditrichales, Bryopsida) // *Annals of Botany.* 2007. Vol. 100. P. 483–496.
25. *Söderström L., During H.J.* Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics // *J. Bryol.* 2005. Vol. 27. P. 259–266.
26. *Werner O., Espin R.M.R., Bopp M.* et al. Abscisic acid induced drought tolerance in *Funaria hygrometrica* Hedw. // *Planta.* 1991. Vol. 186. P. 99–103.

Стаття: надійшла до редакції 30.08.12

прийнята до друку 21.09.12

## PECULIARITIES OF BRYOPHYTES VEGETATIVE REPRODUCTION ON THE DUMPS OF SULPHUR PRODUCTION

**O. Lobachevska, I. Rabyk**

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

The main types of vegetative reproduction of bryophytes on the rock dump of Jaziv sulphur deposit of Novoavoriv mining-chemical enterprise “Sirka” have been determined. The features of reproductive asexual propagules morphology of the dominant species and their development were established *in vivo*. The influence of 2% and 4% polyethylene glycol (PEG), 5  $\mu$ M and 10  $\mu$ M abscisic acid (ABA), 5% sucrose and 10  $\mu$ M ABA + 5% sucrose on activation of dedifferentiation chloronemata of *Barbula unguiculata*, *Bryum dichotomum*, *B. argenteum* and *B. caespiticium* in the gemmae and the formation of tubers was analyzed *in vitro*. Specialized sexual propagules and gemmae participation as an important phase of the life cycle of dioecious species of moss-colonists in realization of the life tolerance strategy to extreme conditions of devastated territories has been shown.

*Keywords:* bryophytes, devastated territories, reproduction, rhizoid tubers, gemmae.

## ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ МОХООБРАЗНЫХ НА ОТВАЛАХ ДОБЫЧИ СЕРЫ

О. Лобачевская, И. Рабик

*Институт экологии Карпат НАН Украины  
ул. Стефаника, 11, Львов 79000, Украина  
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua*

Определены основные типы вегетативного размножения мохообразных на отвале № 1 Язовского серного месторождения Новояворивского горно-химического предприятия „Сера“. Установлены особенности морфологии бесполой репродуктивной пропагулы доминантных видов и их развития *in vivo*. Проанализировано влияние 2% и 4% полиэтиленгликоля (ПЭГ), 5 мкМ и 10 мкМ абсцизовой кислоты (АБК), 5% сахарозы и 10 мкМ АБК + 5% сахарозы на активацию дедифференциации хлоронемы *Barbula unguiculata*, *Bryum dichotomum*, *B. argenteum* и *B. caespiticium* в геммы и формирование клубеньков *in vitro*. Выяснено участие специализированных бесполой пропагулы и геммы как важной фазы жизненного цикла двудомных видов мхов-поселенцев в реализации жизненной стратегии толерантности к экстремальным условиям девастированных территорий.

*Ключевые слова:* мохообразные, девастированные территории, размножение, ризоидные клубеньки, геммы.