

СТІЙКІСТЬ МОХІВ ІЗ ФОНОВИХ І АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ ДО ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ

Н. Кіт, О. Щербаченко

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: kit_n@i.ua

Досліджено толерантність до водного дефіциту протонеми вегетативних і генеративних клонів мохів *Bryum argenteum* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. та *Barbula unguiculata* Hedw. з фонових (м. Львів, лісопарк “Погулянка”) і антропогенно порушених територій Язівського родовища сірки (Львівська обл., Яворівський р-н) і породного відвалу видобутку вугілля Червоноградського гірничопромислового району (ЧГПК). Лабораторну культуру вирощували на агаризованому середовищі Кнопа, створюючи водний дефіцит додаванням 1–5 % поліетиленгліколю (ПЕГ). Встановлено, що вегетативні клони досліджуваних мохів із різних місцевиростань фонових і антропогенно трансформованих територій є толерантніші до нестачі вологи, ніж генеративні. Найстійкішими були дернинки *Bryum argenteum* з вершини південного схилу відвалу видобутку сірки, які на середовищі з 2 % ПЕГ мали найбільший діаметр і найбільшу кількість гаметофорів на дернинку порівняно зі зразками з вологіших місцевиростань північного схилу відвалу. Вегетативні клони з різних місцевиростань з фонових і антропогенно порушених територій проявляли різну чутливість до водного дефіциту. Рослинам із відвалів була властива вища швидкість росту регенерантів, і вони утворювали більше гаметофорів на середовищі з ПЕГ, ніж зразки зі Львова. Встановлено, що толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів *B. argenteum*, *F. hygrometrica* та *B. unguiculata* до дефіциту вологи залежить від віку рослин, концентрації ПЕГ і тривалості його дії, а також життєвої стратегії виду. Показано, що мохи завдяки успішному вегетативному розмноженню з коротким циклом розвитку, яке у стресових умовах (зокрема, нестачі вологи) може частково замінити генеративне розмноження, краще адаптуються в умовах водного дефіциту на посттехногенних територіях Язівського родовища сірки та породного відвалу видобутку вугілля ЧГПК.

Ключові слова: мохи, вегетативні та генеративні клони, водний дефіцит, вегетативне розмноження

Мохоподібні, особливостями водного режиму яких є пойкилогідричність і високий вміст поверхневої води, на відміну від гомойогідричних рослин, відзначаються високою цитоплазматичною стійкістю як до тривалого водного стресу, так і до висушування [12]. Завдяки простоті будови мохи виробили ефективну систему регуляції вмісту води: унікальну поглинальну та водоутримувальну здатність і здатність до швидкої регідратації. Відсутність продохів і лігнінової кутикули у бріофітів забезпечує вільний обмін крізь клітинні стінки водою, речовинами та газами [14].

Мохи поглинають воду всією поверхнею пагонів і через відсутність коренів легко віддають її під час висушування. Завдяки високій поглинальній здатності мохоподібні запасують у десятки і сотні разів більше води, ніж їхня власна вага. Вони витривалі й не гинуть навіть в умовах водного дефіциту, зберігаючи здатність до регідратації та

нормального функціонування після припинення дії стресу [10]. Життєва форма і габітус мохів тісно пов'язані з їхнім водним режимом [11]. Передумовою розвитку мохів є забезпечення водою, а оскільки її джерела – опади, туман і роса – нерегулярні, то мохи мають різноманітні механізми толерантності до дефіциту вологи. Мохоподібні реагують на мінімальні зміни екологічних факторів і є чутливими індикаторами стану природного й антропогенно зміненого середовища [2, 13].

Мета роботи – дослідити вплив водного дефіциту на розвиток протонемі вегетативних і регенеративних клонів мохів із різними життєвими стратегіями з фонових і антропогенно порушених територій.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були мохи *Bryum argenteum* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. та *Barbula unguiculata* Hedw., зібрані у м. Львові (лісопарк «Погулянка»), а також мохи з різних місцевиростань на дегазованих територіях Язівського родовища сірки (Львівська обл., Яворівський р-н) і породного відвалу видобутку вугілля Червоноградського гірничо-промислового району (ЧГПК) (рис. 1).



А

Б

В

Рис. 1. Дернини досліджуваних мохів: А – *Funaria hygrometrica*; Б – *Bryum argenteum*; В – *Barbula unguiculata*

Для посіву спор коробочки стерилізували 0,1 % розчином сулеми, виводкові бруньки та фрагменти пагонів – 5 хв у 20 % розчині гіпохлориду натрію. Культури вирощували в контрольованих умовах освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температури (22–23 °С), вологості (90–95 %) і за 16-годинного світлового режиму. Водний дефіцит у середовищі створювали додаванням у поживне агаризоване середовище Кноп П поліетиленгліколю в концентрації 1–5 %. Проростання спор і регенерацію виводкових бруньок і фрагментів пагонів аналізували під мікроскопом Stemi 2000-C (Karl Zeiss). На 7-й день підраховували відсоток пророслих спор і бруньок, а через 2 тижні – діаметр дернинки і кількість гаметофорів на дернинку.

Усі досліді проводили у трикратній повторності. Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу.

Результати і їхнє обговорення

Важливою особливістю, що зумовлює високу інтенсивність вегетативного поновлення мохів, є здатність усіх органів цих рослин і навіть окремих клітин гаметофіту чи спорофіту до регенерації. Регенераційна здатність мохів як один із способів вегетативного розмноження займає важливе місце в репродуктивній стратегії мохів і адаптації бріюфітів до екстремальних та нестійких умов середовища [3, 4]. У мохоподібних вегетативне розмноження трапляється у різноманітних формах, які розподіляють на три основні типи: вегетативні органи, фрагментація та спеціалізовані безстатеві репродуктивні пропагули [8, 9].

Мохи утворюють нові рослини трьома способами: проростанням спор, проростанням виводкових тілець і регенерацією частин батьківських рослин. Експериментально досліджено толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів із різними життєвими стратегіями *B. argenteum* і *F. hygrometrica* з фонових і антропогенно трансформованих територій ЧГПК до дефіциту вологи.

Результати аналізу впливу водного дефіциту на проростання спор мохів, регенераційну здатність виводкових бруньок *B. argenteum* і фрагментів пагонів *F. hygrometrica*, зібраних із різних місцевиростань на дегазованих територіях видобутку вугілля, у м. Львові та його околицях засвідчили, що з підвищенням концентрації ПЕГ у середовищі пригнічувалася регенераційна здатність мохів, знижувався відсоток проростання спор, сповільнювалася диференціація протонеми і швидкість розвитку гаметофорів, зменшувалися розміри клітин, кількість і розміри листків. Очевидно, у клітинах мохів під впливом підвищених концентрацій ПЕГ відбувалися значні зміни водного балансу, що призвело до появи ознак ксероморфності. Змінювалася також форма протонемної дернини, оскільки бруньки гаметофорів закладалися на протонемі рідко.

Так, за вмісту 1–3 % ПЕГ у середовищах відзначено високий рівень проростання спор і виводкових бруньок у *B. argenteum* з усіх досліджуваних місцевиростань, тоді як під впливом 4 % ПЕГ кількість пророслих спор моху зі Львова знижувалася в 2,1 раза, виводкових бруньок – в 1,4 раза, а кількість пророслих спор з техногенно порушених місцевиростань – в 1,7 і 1,2 раза, порівняно з контролем (табл. 1).

Таблиця 1

Регенеративна здатність спор і виводкових бруньок *Bryum argenteum* із різних місцевиростань залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу шахти «Надія» ЧГПР	
	Кількість пророслих спор, %	Кількість виводкових бруньок, що прорегенерували, %	Кількість пророслих спор, %	Кількість виводкових бруньок, що прорегенерували, %
0 (Контроль)	95,7 ± 1,2	95,0 ± 0,4	90,6 ± 1,9	92,0 ± 1,1
1 % ПЕГ	93,4 ± 0,2	95,1 ± 1,1	84,4 ± 1,9*	89,5 ± 2,1
2 % ПЕГ	87,8 ± 2,1*	90,3 ± 1,8	80,9 ± 2,2*	81,3 ± 1,6*
3 % ПЕГ	80,0 ± 2,0*	86,1 ± 1,6*	72,6 ± 1,1*	79,6 ± 0,4*
4 % ПЕГ	45,7 ± 0,1*	67,9 ± 3,1*	53,39 ± 1,1*	76,7 ± 0,2*
5 % ПЕГ	20,1 ± 0,1*	25,1 ± 0,1*	30,3 ± 1,7*	33,1 ± 0,2*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Концентрація 5 % ПЕГ у поживному середовищі виявилася сублетальною для моху, кількість пророслих спор і виводкових бруньок у моху зі Львова знижувалася до 20–25 %, а з території видобутку вугілля – до 30–33 %. Окрім того, вирощування регенерантів *B. argenteum* з території Червоноградського вугільного комплексу на нижчих концентраціях ПЕГ (1–2 %) підвищувало їхню стійкість до наступного впливу вищих концентрацій ПЕГ (3–4 %) з подальшим розвитком протонеми, формуванням бруньок і пагонів. Однак зі збільшенням тривалості вирощування на таких середовищах відбувалося побуріння і сповільнення росту рослин.

Установлено, що спори *F. hygrometrica* в умовах водного дефіциту проростали і розвивались із запізненням і морфологічними змінами клітин та протонемної дернинки. Так, нижчі концентрації ПЕГ (1–2 %) незначно впливали на проростання спор і регенерацію фрагментів пагонів моху з фонових і антропогенно трансформованих територій (табл. 2).

Толерантність гаметофорів моху *F. hygrometrica*, яким у природі не властиві виводкові органи, за умов помірного водного дефіциту реалізувалася завдяки щільному

закладанню бруньок гаметофорів на протонемі. Під впливом вищих концентрацій ПЕГ (4 %) проростання спор моху знижувалося до 20–30 %. При цьому апікальні клітини були часто плазмолізовані, гаметофори утворювались із запізненням і були дрібні, зона росту в апексі переважно відмирала. Діаметр дернинок був у 2,3 раза менший, ніж у контролі. Зі зростанням водного дефіциту спостерігали зниження регенераційної здатності фрагментів пагонів *F. hygrometrica*. Найтоксичнішою виявилася концентрація ПЕГ 5 %, яка спричиняла загибель регенерантів на стадії протонемі. Пересаджування регенерантів моху зі середовищ із нижчим вмістом ПЕГ на середовища з вищими концентраціями не сприяло підвищенню стійкості моху в умовах водного стресу.

Таблиця 2

Регенеративна здатність спор і листків *Funaria hygrometrica*
з різних місцевиростань залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погоулянка»)		Зразки моху з відвалу шахти «Надія» ЧПГР	
	Кількість пророслих спор, %	Кількість листків, що прорегенерували, %	Кількість пророслих спор, %	Кількість листків, що прорегенерували, %
0 (Контроль)	97,7 ± 1,1	87,4 ± 1,2	95,6 ± 2,4	80,0 ± 1,4
1 % ПЕГ	91,6 ± 1,2	80,3 ± 2,2*	91,7 ± 1,1	71,5 ± 2,1*
2 % ПЕГ	61,2 ± 2,4*	69,7 ± 1,1*	60,7 ± 1,2*	55,7 ± 1,1*
3 % ПЕГ	40,7 ± 1,4*	22,6 ± 1,3*	47,7 ± 1,1*	13,5 ± 1,3*
4 % ПЕГ	20,2 ± 2,2*	9,1 ± 1,2*	25,2 ± 0,7*	6,4 ± 1,1*
5 % ПЕГ	10,3 ± 1,1*	4,3 ± 1,1*	11,3 ± 2,1*	0

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Толерантність *B. argenteum* до дії водного дефіциту була вищою, ніж *F. hygrometrica*, що, очевидно, зумовлено їхніми різними життєвими стратегіями. Так, *F. hygrometrica* належить до життєвої стратегії видів-біженців, які швидко заселяють субстрат розсіяними дернинками, живуть недовго і продукують багато спор у перший рік, тоді як *B. argenteum* – вид-колоніст, або поселенець, який заселяє техногенні субстрати суцільною протоневою, займає місцевиростання надовго і спороносить на 2–3-й рік [7]. *F. hygrometrica*, яка росте переважно у вологих і затінених місцевиростаннях, є чутливішою до зневоднення, тоді як *B. argenteum* – мох відкритих сухих оселищ, здатний виживати і відновлюватися після тривалого пересихання.

Отже, толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів *B. argenteum* і *F. hygrometrica* до дефіциту вологи залежить від віку рослин, концентрації ПЕГ та тривалості його дії, а також від життєвої стратегії виду та його місцевиростання на фонових і антропогенно трансформованих територіях.

Досліджено толерантність до водного дефіциту вегетативних і генеративних клонів *Bryum argenteum* і *Barbula unguiculata*, зібраних у м. Львові та на відвалі № 1 Язівського сірчаного родовища. За життєвою стратегією обидва мохи – поселенці з широкою екологічною амплітудою до різноманітних кліматичних і едафічних умов, толерантні до висушування, заселяють субстрати, непридатні для життя інших рослин, *B. unguiculata* рясно спороносить і розмножується вегетативно, але має низьку конкурентну здатність [5, 6].

Встановлено, що залежно від експозиції й положення на відвалі навіть на низьких (1 і 2 %) концентраціях ПЕГ дернинки вегетативних клонів *B. argenteum* відрізнялися за розмірами та кількістю пагонів. Вегетативні клони *B. argenteum* з вершини південного схилу відвалу з екстремальними умовами для росту рослин (температура повітря 30–32 °С, вологість повітря 20–22 %, інтенсивність світла 90–100 тис. лк) були стійкішими до водного дефіциту, ніж клони з вологіших місцевиростань північного схилу. Так, діаметр дернинок

B. argenteum, отриманих регенерацією виводкових бруньок з вершини південного схилу відвалу, був більшим на середовищі з 2 % ПЕГ в 1,3 раза, порівняно з дернинками з північного схилу. Характерно, що дернинки *B. argenteum* на всіх досліджуваних концентраціях ПЕГ вже на 2–3-й день утворювали гаметофори, причому зі сухіших місцевиростань південного схилу їхня кількість була більшою на середовищі з 2 % ПЕГ в 1,4 раза. Дернинки з м. Львова були чутливішими до дефіциту вологи, і їхній діаметр на середовищі з ПЕГ був меншим в 1,3 раза, а кількість гаметофорів на дернику – в 1,5 раза меншою, ніж кількість гаметофорів на дернику з відвалу (табл. 3).

Таблиця 3

Регенеративна здатність *B. argenteum* із різних місцевиростань відвалу
видобутку сірки на середовищі з ПЕГ

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину
Контроль	11,2 ± 1,2	24,6 ± 2,5	12,1 ± 1,2	29,7 ± 3,1	11,8 ± 1,3	28,3 ± 2,9
1 % ПЕГ	9,3 ± 1,0	18,3 ± 1,9*	10,4 ± 1,2*	23,3 ± 2,5	9,8 ± 1,0*	22,4 ± 2,3
2 % ПЕГ	6,2 ± 0,7*	15,6 ± 1,6*	9,2 ± 0,9*	19,7 ± 1,8*	7,2 ± 0,8*	14,1 ± 1,5*
3 % ПЕГ	5,6 ± 0,6*	13,5 ± 1,4*	7,7 ± 0,8*	14,1 ± 1,5*	6,8 ± 0,7*	14,0 ± 1,5*
4 % ПЕГ	4,6 ± 0,5*	10,9 ± 1,2*	6,1 ± 0,7*	12,2 ± 1,3*	5,7 ± 0,6*	11,3 ± 1,2*
5 % ПЕГ	1,3 ± 0,2*	6,6 ± 0,7*	3,2 ± 0,4*	9,6 ± 0,7*	2,8 ± 0,3*	7,9 ± 0,8*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Вегетативні клони *B. unguiculata* з різних місцевиростань на відвалі і з м. Львова виявляли різну чутливість до водного дефіциту. Рослини з відвалу мали вищу швидкість росту регенерантів і утворювали більше гаметофорів на середовищі з ПЕГ, ніж зразки зі Львова. Найстійкішими були дернинки з вершини південного схилу відвалу, які на середовищі з 2 % ПЕГ мали найбільший діаметр і найбільшу кількість гаметофорів на дернику, порівняно зі зразками з вологіших місцевиростань північного схилу (табл. 4).

Таблиця 4

Регенеративна здатність листків *B. unguiculata* з різних місцевиростань
відвалу видобутку сірки на середовищі з ПЕГ

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину	Діаметр дернин, мм	Кількість гаметофорів на дернину
Контроль	13,2 ± 1,4	18,6 ± 1,7	15,8 ± 1,6	20,5 ± 2,1	14,1 ± 1,5	18,9 ± 1,9
1 % ПЕГ	12,6 ± 1,3	19,5 ± 2,0	13,1 ± 1,4*	19,6 ± 1,9	12,7 ± 1,3*	18,4 ± 1,8
2 % ПЕГ	11,7 ± 1,2*	13,4 ± 1,4*	12,0 ± 1,3*	15,1 ± 1,6*	11,8 ± 1,2*	14,9 ± 1,5*
3 % ПЕГ	11,1 ± 1,0*	12,2 ± 1,3*	11,5 ± 1,3*	13,1 ± 1,4*	11,0 ± 1,1*	12,9 ± 1,3*
4 % ПЕГ	8,7 ± 0,8*	8,8 ± 0,9*	8,9 ± 0,9*	9,4 ± 0,9*	8,7 ± 0,9*	8,6 ± 0,9*
5 % ПЕГ	5,7 ± 0,5*	4,3 ± 0,5*	6,4 ± 0,6*	3,5 ± 0,4*	6,0 ± 0,5*	2,2 ± 0,3*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Генеративні клони, отримані зі спор *B. argenteum*, були чутливішими до водного дефіциту, ніж вегетативні. Навіть на низьких концентраціях ПЕГ ріст і розвиток протонеми сповільнювався. Спори *B. argenteum* на середовищі з ПЕГ проростали пізніше (на 5–7-й день), ніж регенерували виводкові бруньки, і спорові дернинки були чутливішими до нестачі вологи, ніж регенеративні. Якщо на середовищі з 1 % ПЕГ проросли 87 % спор, то

на середовищі з 4 % ПЕГ проростання спор зменшувалося до 42 %.

Так, діаметр дернинок *B. argenteum* на середовищі з 1 % ПЕГ був в 1,8 раза меншим, порівняно з контролем, а на середовищі з 4 % ПЕГ ріст дернинок гальмувався, діаметр був у 3,1 раза меншим, порівняно з контролем (табл. 5). Під впливом ПЕГ сповільнювалися ріст і диференціація протонеми, зате посилювалися потовщення стінок клітин та їхня пігментація.

Таблиця 5

Проростання спор *B. argenteum* із різних місцевиростань відвалу
видобутку сірки залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм
Контроль	95,6 ± 7,4	255,7 ± 21,6	89,3 ± 6,8	275,3 ± 26,9	86,3 ± 5,6	263,4 ± 21,6
1 % ПЕГ	90,5 ± 7,2	114,5 ± 12,1*	87,7 ± 5,6	152,6 ± 13,1*	73,7 ± 5,1*	143,4 ± 12,1*
2 % ПЕГ	67,6 ± 7,8*	88,7 ± 1,1*	61,5 ± 5,2*	130,5 ± 12,6*	59,5 ± 6,1*	110,5 ± 11,6*
3 % ПЕГ	46,4 ± 0,6*	69,6 ± 1,3*	51,5 ± 4,1*	98,1 ± 9,5*	50,6 ± 6,9*	94,6 ± 10,5*
4 % ПЕГ	38,3 ± 3,9*	54,8 ± 5,8*	42,2 ± 2,7*	89,4 ± 7,6*	46,3 ± 3,9*	83,6 ± 6,9*
5 % ПЕГ	12,5 ± 1,4*	25,3 ± 2,1*	18,3 ± 2,1*	41,5 ± 4,2*	16,5 ± 1,7*	38,8 ± 3,7*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

Генеративні клони, отримані зі спор *B. unguiculata* з різних місцевиростань відвалу видобутку сірки та м. Львова, були чутливіші до водного дефіциту, ніж вегетативні. На контрольному середовищі Кнопа і на середовищі з додаванням 1 % ПЕГ виявлено 70–90 % проростання спор, однак ріст і розвиток протонеми навіть на низькій концентрації ПЕГ сповільнювався. На середовищі з різними концентраціями ПЕГ спори *B. unguiculata* проростали пізніше (на 4–6-й день), ніж регенерували листочки, і спорові дернинки були чутливіші до нестачі вологи, ніж вегетативні. Якщо на середовищі з 1 % ПЕГ проросли 75 % спор *B. unguiculata* з південного схилу відвалу видобутку сірки, то на середовищі з 3 % ПЕГ проростання спор зменшилося до 42 %. Так, діаметр дернинок *B. unguiculata* на середовищі з 1 % ПЕГ був в 1,4 раза меншим, порівняно з контролем, а на середовищі з 3 % ПЕГ ріст дернинок сповільнювався, діаметр був у 2,8 раза меншим, порівняно з контролем (табл. 6). Протонемні дернинки на середовищі з ПЕГ розвивалися повільніше й утворювали гаметофори пізніше, ніж у контролі.

Таблиця 6

Проростання спор *B. unguiculata* з різних місцевиростань відвалу
видобутку сірки залежно від концентрації ПЕГ у середовищі

Концентрація ПЕГ у середовищі, %	Зразки моху з м. Львова (лісопарк «Погулянка»)		Зразки моху з відвалу видобутку сірки			
			Південний схил		Північний схил	
	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм	Кількість пророслих спор, %	Діаметр дернин, мкм
Контроль	89,6 ± 9,7	315,7 ± 34,5	82,2 ± 8,9	369,3 ± 37,8	79,8 ± 7,6	335,4 ± 37,7
1 % ПЕГ	85,5 ± 7,2	208,5 ± 21,6*	75,7 ± 7,6*	261,6 ± 24,7*	71,7 ± 6,4*	215,4 ± 22,6*
2 % ПЕГ	57,6 ± 6,8*	156,7 ± 14,1*	61,5 ± 5,2*	150,5 ± 13,6*	61,5 ± 6,1*	140,5 ± 13,6*
3 % ПЕГ	31,2 ± 3,8*	98,8 ± 9,7*	42,3 ± 5,4*	128,4 ± 13,7*	39,6 ± 4,1*	112,6 ± 11,5*
4 % ПЕГ	23,3 ± 3,9*	44,5 ± 5,3*	33,2 ± 2,7*	92,4 ± 7,6*	31,3 ± 3,9*	83,6 ± 6,9*
5 % ПЕГ	9,5 ± 1,2*	4,3 ± 1,1*	14,3 ± 1,9*	32,5 ± 4,2*	12,5 ± 1,7*	14,8 ± 2,1*

Примітка: різниця статистично достовірна щодо контролю, $p \leq 0,05$

На основі отриманих результатів можна стверджувати, що вегетативні клони мохів *B. argenteum* і *B. unguiculata* є толерантнішими до водного дефіциту, ніж генеративні, і їхня висока регенеративна здатність сприяє пришвидшеному розмноженню виду та заселенню субстратів техногенно порушених територій.

Про важливу роль вегетативного розмноження у життєвій стратегії виду й адаптації бріофітів до екстремальних і нестійких умов середовища вже згадувалося раніше [1, 3, 4]. Завдяки вегетативному розмноженню, яке має, порівняно зі статевим, скорочений цикл розвитку, мохи краще адаптуються на посттехногенних територіях.

Висновки

Підвищення стійкості моху до впливу ПЕГ відбувається шляхом активування ростових процесів. Зміни темпів диференціації гаметофіту є чутливим біомаркером стійкості вегетативних і генеративних клонів *B. argenteum*, *F. hygrometrica* та *B. unguiculata* до водного дефіциту. Встановлено, що зразки мохів із забруднених екоотопів стійкіші до подальшого впливу водного дефіциту, ніж зразки із фонових територій, що свідчить про значний адаптивний потенціал мохів в умовах техногенно зміненого природного середовища.

Отже, толерантність вегетативних і генеративних клонів мохів *B. argenteum* і *F. hygrometrica* до дефіциту вологи залежить від стадії розвитку рослин моху, концентрації ПЕГ і тривалості його дії, а також від життєвої стратегії виду та його місцевиростання на фонових і антропогенно трансформованих територіях.

Мохи-поселенці завдяки успішному вегетативному розмноженню з коротким циклом розвитку краще адаптуються в умовах водного дефіциту на посттехногенних територіях. Таким чином, вегетативне розмноження є важливим для мохів, оскільки сприяє їхньому швидшому поширенню на посттехногенних територіях сірчаного родовища, де в стресових умовах, зокрема, за нестачі вологи, відсутність розмноження спорами може компенсуватися утворенням спеціалізованих виводкових органів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Кияк Н. Я. Особливості адаптації моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2013. Вип. 63. С. 148–157.
2. Кияк Н. Я., Байк О. Л., Кім Н. А. Морфо-фізіологічна адаптація бріофітів до екологічних факторів на дегазованих територіях видобутку сірки // Science Rise: Biological Science. 2017. Вип. 5. № 8. С. 33–38. <https://doi.org/10.15587/2519-8025.2017.113540>
3. Лобачевська О. В. Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища // Чорномор. ботан. журн. 2014. Т. 10. № 1. С. 48–60. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Chbj_2014_10_1_8.
4. Лобачевська О. В., Рабик І. В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 60. С. 145–155.
5. Рабик І. В., Данилюк І. С., Щербаченко О. І. Структура і динаміка бріофітних угруповань на дегазованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства “Сірка”) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2010. Вип. 53. С. 58–66.
6. Хоркавців Я. Д., Лобачевська О. В. Особливості генеративного розмноження домінантного виду *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку // Наук. зап. Терноп. держ. пед ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2011. Т. 2. № 47. С. 150–155.
7. During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens. Bryophytes and Lichens in a Changing Environment / Eds J. W. Bates, A. M. Farmer. Oxford, Clarendon Press: 1992.

- P. 1–31.
8. *During H. J.* Diaspore banks // *Bryologist*. 2001. Vol. 104. P. 92–97.
 9. *Glime J. M.* Bryophyte Ecology. Vol. 2: Bryological Interaction. Chapter 5–2: Tardigrade reproduction and food. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists: 2013. P. 281–304. <http://www.bryoecol.mtu.edu/> date of application: 02.06.2021
 10. *Glime J. M.* Physiological Ecology. In: *Bryophyte Ecology*. Vol. 1. E-book Sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Glime, J. M., (Ed.). Michigan Technological University, Houghton MI USA. 2017. Available online: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>
 11. *Proctor M. C. F.* Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology* / Eds B. Goffinet, A. J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2009. P. 237–268.
 12. *Proctor M. C. F., Tuba Z.* Poikilohydry and homoiohydric: antithesis or spectrum of possibilities // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156. P. 327–349. doi:10.1046/j.1469-8137.2002.00526.x
 13. *Rabyk I. V., Lobachevska O. V., Kyyak N. Y., Shcherbachenko O. I.* Bryophytes on the devastated territories of sulphur deposits and their role in restoration of dump substrate // *Biosystems Diversity*. 2018. T. 26. N 4. P. 339–353. doi:10.15421/011850
 14. *Turetsky M. R.* New Frontiers in Bryology and Lichenology. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling // *Bryologists*. 2003. Vol. 106. N 3. P. 395–409.

Стаття надійшла до редакції 19.08.24

доопрацьована 29.11.24

прийнята до друку 02.12.24

RESISTANCE OF MOSSES FROM BACKGROUND AND ANTHROPOGENICALLY TRANSFORMED TERRITORIES TO WATER DEFICIT

N. Kit, O. Shcherbachenko

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: kit_n@i.ua*

The tolerance to water deficit protonema of vegetative and generative clones of mosses *Bryum argenteum* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw. and *Barbula unguiculata* Hedw. from the background (Lviv city “Pohulyanka” forest park) and anthropogenically disturbed areas of the Yaziv sulfur deposit (Lviv region, Yavoriv district) and the waste dump of the Chervonograd mining and industrial district (ChGPK). The laboratory culture was grown on Knopp’s agar medium, creating a water deficit by adding 1–5 % polyethylene glycol (PEG) to the medium. It was established that the vegetative clones of the investigated mosses from different local vegetation in the background and anthropogenically transformed territories are more tolerant to lack of moisture than the generative ones. The most resistant were *Bryum argenteum* sods from the top of the southern slope of the sulfur mining dump, which on the medium with 2 % polyethylene glycol (PEG) had the largest diameter and the largest number of gametophores per sod compared to the samples from the wetter localities of the northern slope of the dump. Vegetative clones from different local vegetation from background and anthropogenically disturbed areas showed different sensitivity to water deficit. The plants from the dumps were characterized by a higher growth rate of regenerants

and formed more gametophores on the medium with PEG than the samples from Lviv. It was established that the tolerance of vegetative and generative clones of mosses *B. argenteum*, *F. hygrometrica* and *B. unguiculata* to moisture deficit depends on the age of the plants, the concentration of PEG and the duration of its action, as well as the life strategy of the species. It is shown that mosses, due to successful vegetative reproduction with a short development cycle, which can partially replace generative reproduction in stressful conditions, in particular lack of moisture, better adapt to conditions of water deficit in post-technological territories of the Yaziv sulfur deposit and rock dump of coal mining of ChHPK.

Keywords: mosses, vegetative and generative clones, water deficit, vegetative propagation