



УДК 582.32:54.06

ВПЛИВ ІОНІВ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ НА РОСТОВІ ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ РЕАКЦІЇ ПІЩАНИХ І ВОДНИХ КУЛЬТУР МОХУ *DREPANOCLOUDUS ADUNCUS* (HEDW.) WARNST.

О. І. Щербаченко

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

Досліджено вплив іонів важких металів на регенераційну здатність пагонів, інтенсивність люмінесценції хлорофілу, вміст ТБК-активних сполук і активність супероксиддисмутази у піщаних та водних культур *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. Показано, що толерантність моху залежала від різновиду і концентрації важкого металу в середовищі та від умов вирощування культур. Із підвищенням концентрації металу посилювалося вільнорадикальне окиснення в клітинах моху і послаблювалися його адаптаційні можливості.

Ключові слова: мох *Drepanocladus aduncus*, регенераційна здатність пагонів, індекс толерантності, інтенсивність люмінесценції хлорофілу, ТБК-активні продукти, активність супероксиддисмутази, свинець, кадмій.

ВСТУП

Підвищення рівнів забруднення природного середовища важкими металами спричиняє зростання їх вмісту в рослинах. Рослини здатні поглинати не лише необхідні елементи живлення, а й ті, біологічна функція яких невідома. Свинець і кадмій належать до найбільш фітотоксичних важких металів і у більшості випадків негативно впливають на метаболічні процеси рослин: пошкоджують мембрани, змінюють активність ферментів, знижують інтенсивність клітинних поділів і співвідношення клітин в окремих фазах мітозу [14; 15; 21]. Це спричиняє вторинні токсичні ефекти, такі як гормональний дисбаланс, дефіцит поживних речовин, інгібування фотосинтезу, порушення транспорту асимілятів, зміну водного режиму, які, у свою чергу, пригнічують ріст рослин [6]. Під впливом стресових факторів середовища, зокрема важких металів, у клітинах рослин активуються процеси вільнорадикального пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ), що призводить до утворення надлишкової кількості активних форм кисню (АФК) [19; 31]. Унаслідок високої реакційної здатності АФК взаємодіють із різноманітними клітинними компонентами, у тому числі ліпідами, ініціюючи їх пероксидне окиснення [28]. Важливу роль у захисті від негативного впливу вільних радикалів виконують антиоксидантні ферменти, активність яких запобігає утворенню АФК, їхній нейтралізації та репарації пошкоджень [10].

Мохоподібним властивий широкий спектр адаптивних реакцій до впливу різних екологічних факторів, а водний режим може бути вирішальним для їхньої життєвої стратегії. Завдяки особливостям анатомо-морфологічної будови та способу мінерального живлення, мохи здатні поглинати воду і поживні речовини всією поверхнею тіла, нагромаджуючи їх у підвищених концентраціях [9; 30; 32]. Висока регенераційна та поглинальна здатність мохів перезвожених місцезростань, невибагливість до умов живлення свідчать про перспективність використання цих рослин для діагностики рівнів забруднення водного та повітряного середовища [24]. Дослідження спрямованості й інтенсивності фізіолого-біохімічних процесів важливе для розуміння особливостей реакцій мохів перезвожених місцезростань на вплив важких металів. З огляду на це, метою нашої роботи було проаналізувати вплив іонів свинцю та кадмію на ростові та фізіолого-біохімічні реакції піщаних і водних культур гірогідрофітного моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У дослідах використовували пагони *D. aduncus* із лісопарку „Погулянка”, які росли протягом 1 місяця в контрольованих умовах температури (20–22°C), вологості (85–90%) та освітлення (2500 лк) за 16-годинного світлового режиму таким чином: 1) піщана культура – мохи росли у горщиках зі стерилізованим піском. Культури обприскували один раз на тиждень: рослини контролю – розчином Кноп-II (1:5), а дослідні – поживним розчином із 0,1–100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ або $CdCl_2$; 2) водна культура – дослідні зразки моху росли зануреними в поживні розчини із 0,1–100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ або $CdCl_2$, контрольні – без солей важких металів [7; 9].

Для порівняння регенераційної здатності пагонів піщаних і водних культур моху *D. aduncus* до впливу важких металів використовували метод Д. Вілкінса [33], який ґрунтується на обчисленні індексу толерантності It :

$$It = \frac{I_n}{I_k} \times 100,$$

де I_n – приріст на середовищі з металом, а I_k – приріст на контрольному середовищі (без металу).

Приріст моху *D. aduncus* аналізували під бінокулярним мікроскопом „Jenaval” за кількістю пагонів, що утворилися на середовищах із важкими металами і в контролі.

Визначення інтенсивності свічення хлорофілу проводили на цитофлуориметрі ЛЮМАМ-РЗ [8]. Для аналізу використовували листки піщаних і водних культур моху *D. aduncus*, які росли на поживних середовищах з 0,1–100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ або $CdCl_2$, контрольні – без солей важких металів. Вимірювання здійснювали у середній частині листків між жилкою та облямівкою. Інтенсивність люмінесценції хлорофілу визначали як середнє арифметичне значення з усіх вимірів.

Активність процесів перекисного окиснення ліпідів у гаметофорах моху визначали за утворенням тіобарбітурат-активних продуктів (ТБК-активних продуктів) у реакції рослинного екстракту з тіобарбітуровою кислотою [16]. Активність супероксиддисмутази аналізували за методом С. Чевари та співавт. [22]. Визначення вмісту білка проводили за методом В. Бредфорда [26].

Досліди проводили у трикратній повторності. Отримані результати опрацьовували статистично. Достовірність різниці між контролем і дослідними варіантами оцінювали за критерієм Стьюдента; вірогідними вважали зміни при $P \leq 0,05$ [17].

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

Аналізували вплив 0,1–100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ або $CdCl_2$ на активність регенераційної здатності пагонів моху *D. aduncus*. Встановлено, що регенераційна здатність гаметофорів піщаних і водних культур *D. aduncus*, яку оцінювали за індексом толерантності, відрізнялася залежно від вмісту металів у середовищі (рис. 1).

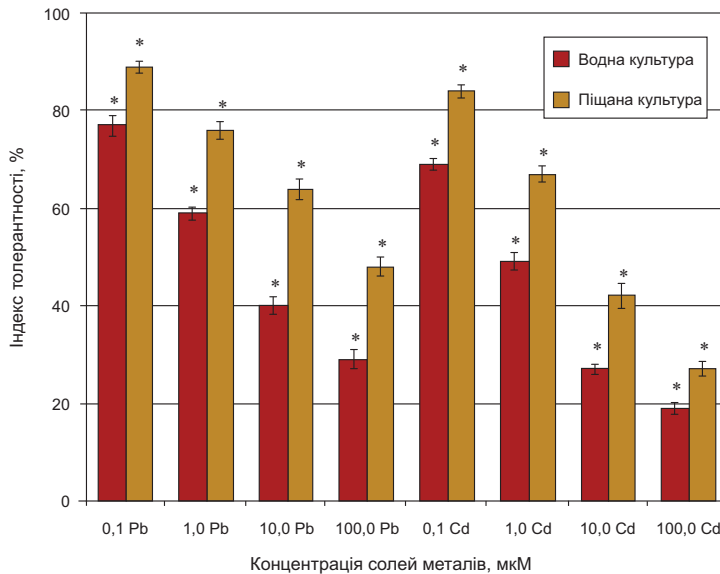


Рис. 1. Вплив важких металів на індекс толерантності моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (контроль прийнято за 100%). (*), $p \leq 0,05$

Fig. 1. Influence of heavy metals on the tolerance index in the *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. moss (control variant top 100%). (*), $p \leq 0,05$

Утворення і ріст регенерантів піщаних і водних культур моху найактивніше відбувалося у контролі: листкостеблові пагони регенерували вже на 4–5-ту добу, а максимальну їхню кількість спостерігали на 12–14-ту добу. До кінця першого місяця від початку регенерації утворювалися дернинки моху з численними гаметофорами. Високий відсоток регенерантів моху утворювався на середовищах із низьким вмістом азотнокислого свинцю (0,1–1,0 мкМ) і хлористого кадмію (0,1 мкМ). У таких умовах на протонемних регенерантах швидко формувалися бруньки пагонів. Крім того, у дослідних варіантах *D. aduncus* частіше, ніж у контролі, пагони росли ортотропно вгору, що, очевидно, можна розглядати як негативний хемотаксис на токсичну дію важких металів.

Токсичність Cd^{2+} , яку ми оцінювали за пригніченням регенеративної здатності пагонів, була вищою, ніж Pb^{2+} . Очевидно, це пов'язано з тим, що кадмій у випадку взаємодії з біополімерами утворює значно стійкіші сполуки, ніж інші важкі метали, і в разі взаємодії з цими сполуками його каталітичні властивості посилюються [29]. У результаті цього високі концентрації Cd^{2+} виявилися токсичнішими, ніж Pb^{2+} .

У контролі на піщаному поживному середовищі культури моху розросталися у потужні дернинки зі сильно розгалуженими стеблами, листки мали чітко окреслені вухка (групи клітин у кутах основи листків). У контролі в умовах водної культури стебла моху були видовжені, слабо галузилися, листки були видовжені та звужені

з малопомітними дрібними вушками при їх основі. На середовищах із важкими металами піщані культури *D. aduncus* утворювали дернинки з тонкими, світло-жовтими помірно-розгалуженими стеблами і дрібними листками, в основі яких спостерігали невеликі з розширеними клітинами вушка. У водних культур моху під впливом важких металів пагони були видовжені та краще галузилися, ніж у контролі, з видовженими листками і дрібними вушками. Виявлені нами ростові зміни моху *D. aduncus* можна трактувати як модифікаційні зміни, що залежать від вмісту важких металів у середовищі та умов культури, а також як прояв фенотипної пластичності моху, що сприяє його поширенню в різноманітних екологічних умовах.

У пагонах водних культур моху під впливом 0,1–10,0 мкМ концентрацій азотно-кислого свинцю і 0,1–1,0 мкМ хлористого кадмію спостерігали зміну забарвлення листків (точкові хлорози), індекс толерантності становив 77%, 59%, 40% і 69%, 49% відповідно (рис. 1). У пагонах піщаних культур під впливом вказаних концентрацій важких металів спостерігали менші зміни ростової активності – індекс толерантності становив 89%, 76%, 64% і 84%, 67% відповідно. Азотнокислий свинець у концентраціях 10,0–100,0 мкМ і хлористий кадмій – 1,0–10,0 мкМ спричиняли зниження регенераційної здатності пагонів моху в усіх дослідних варіантах. Пагони піщаних культур *D. aduncus* за вмісту 100,0 мкМ Pb^{2+} і 10,0 мкМ Cd^{2+} регенерували краще, ніж водних культур, однак дернинки формувалися витягнутими протонемними столонками, що слабо галузилися і зрідка утворювали бруньки гаметофорів. У пагонах водних культур моху під дією таких самих концентрацій важких металів спостерігалось значне гальмування регенерації пагонів із подальшим їх відмиранням, що може свідчити про вищу чутливість водної культури мохів до впливу металів.

Мохам властива висока здатність усіх органів, тканин або навіть поодиноких клітин гаметофіта чи спорофіта до регенерації, тому вегетативне розмноження відіграло важливу роль у виживанні та розповсюдженні цих рослин [9; 13]. Вегетативне розмноження мохів надає їм важливої переваги: завдяки високій регенеративній здатності їх цикл розвитку скорочується та багаторазово повторюється у різних умовах, тобто практично сприяє толерантності до дії важких металів [25]. Активне вегетативне поновлення *D. aduncus* забезпечує його експансію в разі недостатнього утворення спор або в умовах цілковитої їхньої відсутності. У природних умовах гігро-гідрофітний мох *D. aduncus* росте зануреним у воду або на перезволоженому ґрунті й дуже швидко реагує на будь-які зміни умов середовища, особливо вологості, утворюючи різноманітні екологічні, географічні, сезонні та ювенільні форми [18].

Отримані результати дають підстави стверджувати про вищу чутливість до впливу важких металів зразків моху, вирощених в умовах водних культур, ніж в умовах піщаних культур. Однак в обох випадках з підвищенням концентрації важких металів у субстраті спостерігалось гальмування ростових процесів моху *D. aduncus*, про що свідчило зниження індексу толерантності.

Одним із найчутливіших до дії токсичних речовин фізіологічним процесом є фотосинтез [2; 6; 21]. Проникаючи у клітини, іони важких металів негативно впливають на фізіологічні процеси і життєдіяльність рослин [27]. Результати аналізу інтенсивності люмінесценції хлорофілу у листках піщаних і водних культур моху *D. aduncus* в умовах інтоксикації Pb^{2+} і Cd^{2+} засвідчили її зниження, порівняно з контролем (рис. 2).

Виявлено, що у листках *D. aduncus* насамперед зазнають хлорозу клітини з найвищою поглинальною здатністю – поблизу крайової зони (облямівки), жилки і в основі листка. Звідси хлороз поширюється на інші клітини листової пластинки. Поширення некрозів, відмирання листків і самих пагонів моху відбувалося

акропетально [24]. Важкі метали індукували хлороз листків і пришвидшували побуріння клітин листків *D. aduncus* пропорційно до їхнього вмісту у середовищі. Таким чином, інгібування ростових процесів піщаних і водних культур *D. aduncus* під впливом підвищених концентрацій важких металів супроводжувалося зниженням стійкості пігментної системи. Деякі автори вважають, що інтенсивність фотосинтезу знижується внаслідок пригнічення біосинтезу та посилення процесу деструкції хлорофілу [3; 6], інші припускають, що під впливом стресових чинників передусім гальмується утворення хлоропластів [4; 27]. Показано, що важкі метали інгібують біосинтез хлорофілу на рівні утворення 5-амінолевуленової кислоти, а також пригнічують синтез протохлорофілідредуктази [15; 23].

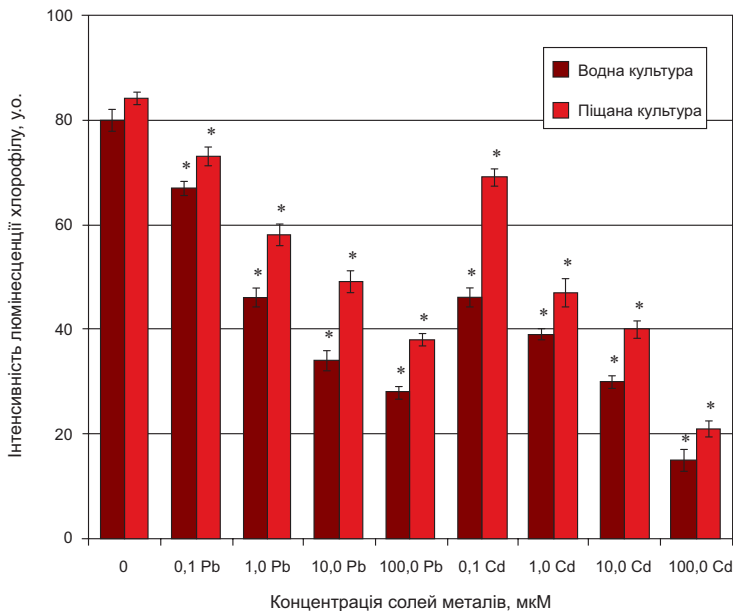


Рис. 2. Вплив важких металів на інтенсивність люмінесценції хлорофілу в листках моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (*), $p \leq 0,05$

Fig. 2. Influence of heavy metals on intensity of the chlorophyll luminescence in the leaf of the *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. moss. (*), $p \leq 0.05$

Рослини мають високу пластичність за зміни чинників навколишнього середовища, завдяки чому вони ефективно функціонують у стресових умовах. Характер захисних реакцій рослин, які здатні забезпечувати детоксикацію АФК, залежить від різновиду, дози, тривалості впливу стресора, чутливості організму та його фізіологічного стану [10]. У відповідь на різні несприятливі впливи у клітинах суттєво зростає вміст ТБК-активних сполук, які є одними з кінцевих продуктів ПОЛ і можуть слугувати показником активності окиснювальних процесів, зумовлених кисневими радикалами [5; 20].

Досліджено вплив іонів свинцю і кадмію на вміст ТБК-активних продуктів піщаних і водних культур гігрогідрофітного моху *D. aduncus*. Отримані результати представлені на рис. 3. Встановлено, що 0,1 і 1,0 мкМ концентрації $Pb(NO_3)_2$ та 0,1 мкМ $CdCl_2$ незначно впливали на вміст ТБК-активних продуктів, а отже й на рівень ПОЛ, порівняно з контролем, як у піщаних, так і у водних культурах моху *D. aduncus*. В умовах впливу 10,0 і 100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ та 1,0–100,0 мкМ $CdCl_2$ спостерігали

істотне зростання вмісту ТБК-активних продуктів у пагонах водних культур, натомість у мохів піщаних культур значне зростання рівня ПОЛ зумовлювали лише 10,0 і 100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ або $CdCl_2$. Отримані результати свідчать про те, що під впливом надлишку важких металів у клітинах *D. aduncus* послаблюються його адаптаційні можливості й посилюється вільнорадикальне окиснення.

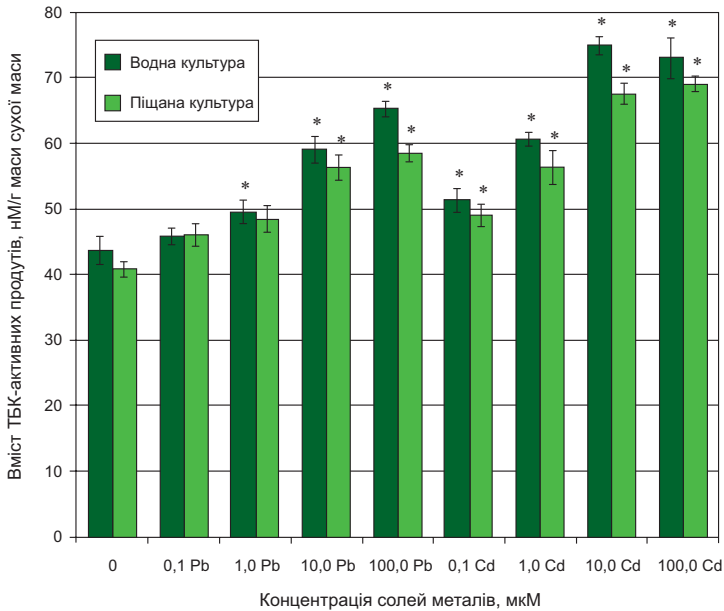


Рис. 3. Вплив важких металів на вміст ТБК-активних продуктів у пагонах моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (*), $p \leq 0,05$

Fig. 3. Influence of heavy metals on the content of TBA-reactive substances in the shoots of the *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. moss. (*), $p \leq 0.05$

Високий рівень процесів ПОЛ у клітинах і тканинах може, з одного боку, свідчити про пошкодження, а з іншого – бути індуктором захисних реакцій [11]. Хоча механізм запуску антиокиснювальних механізмів до кінця не з'ясований, фактом залишається підвищення антиоксидантної активності під впливом наростання інтенсивності окиснювальних процесів у клітині [11; 12]. Варто зазначити, що листкостеблові пагони моху *D. aduncus* мають важливе значення у виживанні та поширенні виду в природному середовищі. Загальний високий рівень окиснювальних процесів у клітинах *D. aduncus* можна пояснити підвищенням його металостійкості, адже в природному середовищі мох здатний нагромаджувати значні концентрації важких металів. Ступінь розвитку ПОЛ у клітинах моху залежав від вмісту металів у середовищі й умов вирощування рослин (піщана та водна культури). Відомо, що суттєва різниця у розвитку ПОЛ спостерігається у рослин із різною сприйнятливістю до впливів: різка активація у чутливих і гальмування у стійких (толерантних) рослин [10]. Зміна активності процесів ПОЛ у піщаній культурі моху *D. aduncus* під впливом важких металів була нижчою, ніж водної культури. Відсутність різкої зміни інтенсивності процесів ПОЛ у піщаній культурі моху під впливом важких металів може свідчити про те, що стресова дія в цих умовах не вийшла за межі фізіологічних реакцій, а адаптивні механізми клітин контролюють розвиток окиснювальних процесів.

АФК є необхідними для росту і розвитку рослинного організму, біогенезу фізіологічно активних речовин, формування імунної відповіді, але їх надлишок зумовлює окиснювальну деградацію мембранних структур клітин [5]. Істотноше зростання вмісту ТБК-активних продуктів під впливом важких металів у водних культур моху *D. aduncus* може свідчити про вищу чутливість їх метаболізму в стресових умовах. Підвищення рівня ПОЛ у клітинах індукує каскад неспецифічних реакцій: зміну проникності й деполаризацію мембран, синтез стресових білків, активацію гідролітичних процесів [11; 20]. Важливим регулятором рівня ПОЛ у клітинах є антиоксидантна система (АОС), до складу якої належать ферменти і низькомолекулярні метаболіти, котрі можуть знешкоджувати високоактивні кисневі інтермедіати або відігравати роль субстратів для окисно-відновних реакцій [1; 11]. Відомо, що стійкість рослин до несприятливих чинників значною мірою визначається співвідношенням рівня ПОЛ і активності компонентів антиоксидантної системи [10].

Супероксиддисмутаза (СОД) наявна в усіх компартментах клітин, де відбуваються окисно-відновні процеси, – хлоропластах, цитозолі й пероксисомах. СОД каталізує реакцію дисмутації супероксидного радикала O_2^- до молекулярного кисню та пероксиду водню і забезпечує первинний захист клітин від окиснювальної деструкції [28]. Показано, що під впливом стрес-факторів (гіпертермія, засолення) відбувалася індукція генів СОД [34].

На підставі аналізу активності СОД у пагонах піщаних і водних культур гігрогідрофітного моху *D. aduncus* виявлено її залежність від різновиду металу і концентрації металу в середовищі та умов вирощування рослин (рис. 4).

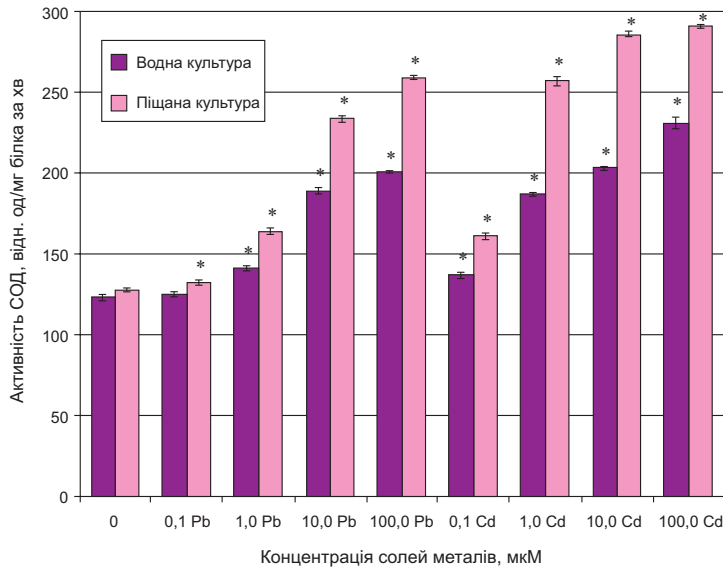


Рис. 4. Вплив важких металів на активність супероксиддисмутази у пагонах моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (*), $p \leq 0,05$

Fig. 4. Influence of heavy metals on the superoxide dismutase activity in the shoots of the *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. moss. (*), $p \leq 0.05$

Виявлено, що активність СОД підвищувалася зі зростанням вмісту важких металів у середовищі, при цьому значення активності ферменту були вищими у піщаних культур моху *D. aduncus*, порівняно з водними. Крім того, вплив кадмію на активність

ферменту був істотнішим, ніж свинцю. Очевидно, в умовах водної культури іони важких металів інтенсивніше проникали в клітини моху, внаслідок чого підвищувалося вільнорадикальне окиснення, про що свідчить вищий вміст ТБК-активних продуктів.

Підвищений рівень ПОЛ у клітинах моху *D. aduncus* активував функціонування антиоксидантної системи, що є одним із важливих механізмів захисту в умовах стресу і визначає толерантність цього виду до токсичного впливу важких металів. Підвищення активності антиоксидантних ферментів під впливом важких металів можна розглядати як захисний механізм, котрий запобігає стресовому вільнорадикальному окисненню та сприяє виживанню моху в несприятливих умовах середовища. Антиоксидантний захист *D. aduncus* під впливом важких металів був ефективний, про що свідчать покази активності СОД.

Виживання рослин у несприятливих умовах середовища можливе в разі підвищення їхньої толерантності, що здійснюється через перебудову комплексу морфоанатомічних і фізіолого-біохімічних захисних механізмів. Чим більше таких механізмів використовує рослина одночасно на різних рівнях біологічної організації, тим вища толерантність організму. Однак в умовах тривалого або досить сильного впливу несприятливих чинників середовища відбуваються значні пошкодження, що можуть призводити до загибелі рослин.

ВИСНОВКИ

Підсумовуючи отримані дані, можна стверджувати, що характер ростових і фізіолого-біохімічних реакцій *D. aduncus* залежав від вмісту важких металів у середовищі й умов вирощування культур. Регенерація листкостеблових пагонів піщаної культури моху була активнішою, ніж зразків водної культури, які чутливіші до токсичної дії свинцю й інтенсивніше поглинають метал зі середовища. Однак із підвищенням концентрації іонів металів у середовищі ростові й метаболічні процеси моху пригнічувалися.

Толерантність рослин до впливу важких металів, а отже, показники росту і стану хлорофілу залежать, передусім, від сукупності фізіологічних і біохімічних механізмів: нагромадження металу у клітинах, утворення ефективних комплексів із різними сполуками й активності антиоксидантної системи. Без сумніву, толерантність моху реалізується завдяки мобілізації внутрішніх резервів організму на подолання дії несприятливих факторів, але тільки у тих випадках, коли організм ще спроможний їх мобілізувати.

1. Барабой В.А. **Перекисное окисление и стресс**. Л.: Наука, 1992. 148 с.
2. Бессонова В.П. **Цитофизиологические эффекты воздействия тяжелых металлов на рост и развитие растений**. Запорожье: Запорож. гос. ун-т, 1999. 208 с.
3. Вінниченко О.М., Долгова Л.Г. Екофізіологічні проблеми фітоценозів та біологічна активність едафотопів в умовах техногенних територій. В кн.: **Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть**. К.: Фітосоціоцентр, 2001. Т. 2: С. 23–36.
4. Горышина Т.К. **Фотосинтетический аппарат растений и условия среды**. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1989. 204 с.
5. Гришко В.Н., Сищиков Д.В. Процеси перекисного окиснення ліпідів та функціонування деяких антиоксидантних ферментативних систем у кукурудзи при дії НФ. **Доп. НАН України**, 2000; 2: 191—195.
6. Гуральчук Ж.З. **Фітотоксичність важких металів та стійкість рослин до їх дії**. К.: Логос, 2006. 208 с.

7. Данилов А.Н., Ладыженская К.И. Модификационная изменчивость мха *Drepanocladus aduncus* (Hedw.). **Советская ботаника**, 1934; 6: 5–27.
8. Демків О.Т., Сытник К.М. **Морфогенез архегоніат**. К.: Наук. думка, 1985. 204 с.
9. Демків Л.О. **Реакція мохів на токсичну дію важких металів**: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.12 „Фізіологія рослин”. Київ, 1996. 22 с.
10. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. **Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях**. Киев: Наук. думка, 2003. 277 с.
11. Колупаев Ю.Є. **Стресові реакції рослин (молекулярно-клітинний рівень)**. Харків, 2001. 173 с.
12. Курчій Б.А. Етилен як ініціатор перекисного окиснення ліпідів тканин проростків озимого жита. **Физиология и биохимия культур. растений**, 2000; 32(5): 386–392.
13. Лобачевська О.В., Улична К.О., Демків О.Т. Особливості відновлення і вегетативного розмноження *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Кор. (Mniaceae, Bryopsida). **Укр. ботан. журнал**, 1986; 43 (3). 30–34.
14. Лобачевська О.В. Демків Л.О., Кардаш О.Р. Вплив свинцю на ріст і розвиток мохів. **Укр. ботан. журнал**, 1992; 49(2): 50–56.
15. Мельничук Ю.П. **Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений**. Киев: Наук. думка, 1990. 148 с.
16. Мусиенко М.М., Паршикова Т.В., Славный П.С. **Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений**. К.: Фитосоциоцентр, 2001. 200 с.
17. Плохинский Н.А. **Биометрия**. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
18. Смирнова З.Н. О значении метода пересадок при изучении полиморфных видов мхов. **Ботан. журнал**, 1948; 33: 466–473.
19. Тарчевский И.А. **Сигнальные системы клеток растений**. М.: Наука, 2002. 292 с.
20. Терек О., Решетило С., Величко О., Яворська Н. Інтенсивність перекисного окиснення ліпідів у паростках сої під дією емістиму С в умовах токсичного впливу іонів свинцю та кадмію. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол**, 2004; 37: 218–221.
21. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. **Устойчивость растений к тяжелым металлам**. Петрозаводск: Карельск. науч. центр, 2007. 170 с.
22. Чевари С., Андял Т., Штрэнгер Я. Определение антиоксидантных параметров крови и их диагностическое значение в пожилом возрасте. **Лабораторное дело**, 1991; 10: 9–13.
23. Чиркова Т.В., Новицкая Л.О., Блохина О.Б. Перекисное окисление липидов и активность антиоксидантных систем при аноксии у растений с разной устойчивостью к недостатку кислорода. **Физиология растений**, 1998; 45(1): 65–73.
24. Щербаченко О.І. Вплив свинцю на ріст і розвиток моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. **Наук. записки Тернопіль. держ. пед. ун-у ім. Володимира Гнатюка. Сер.: Біологія**, 2005; 25 (1–2): 120–123.
25. Щербаченко О.І., Демків О.Т. Особливості реакцій моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. на вплив важких металів. **Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія**, 2007; 2(11): 52–57.
26. Bredford W. A simple method for protein test. **Annal. Biochem**, 1976; 72: 248–252.
27. Choudhury S.D., Panda S.K. Induction of oxidative stress and ultrastructural changes in moss *Taxithelium nepalense* (Schwaegr.) Broth. under lead and arsenic phytotoxicity. **Current Science**, 2004; 87(3): 342–346.
28. Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. **Biochimie**, 2006; 88: 1707–1719.
29. Kirkham M.B. Cadmium in plants on polluted soils: effects of soil factors, hyperaccumulation, and amendments. **Geoderma**, 2006; 137: 19–32.
30. Onianwa P.C. Monitoring atmospheric metal pollution: a review of the use of mosses as indicators. **Environ. Monit. Assess**, 2001; 71(1): 13–50.
31. Panda S.K., Khan M.H. Changes in growth and superoxide dismutase activity in *Hydrilla verticillata* L. under abiotic stress. **Braz. J. Plant Physiol**, 2004; 16(2): 115–118.

32. Reimann C., Niskavaara H., Kashulina G. et al. Critical remarks on the use of terrestrial moss (*Hylocomnium splendens* and *Pleurozium schreberi*) for monitoring of airborne pollution. **Environ. Pollut.**, 2001; 113(1): 41–57.
33. Wilkins D.S. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. **New Phytol.**, 1978; 80(3): 623–633.
34. Zenk M.H. Heavy metal detoxification in higher plants: a review. **Gene**, 1996; 17: 21–30.

INFLUENCE OF HEAVY METALS IONS ON GROWTH AND PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL REACTIONS OF SAND AND WATER CULTURES OF MOSS *DREPANOCLODUS ADUNCUS* (HEDW.) WARNST.

O. I. Shcherbachenko

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

The influence of heavy metals ions on regeneration ability of shoots, intensity of the chlorophyll luminescence, on the content of TBA-reactive substances and superoxide dismutase, activity have been investigated in sand and water cultures of the *D. aduncus* moss. It has been shown that the tolerance for heavy metals action depended on growth conditions cultures, kind and concentration of heavy metals. The concentration of the metals being increased, the intensification of free radical oxidation and weakening of adaptive ability took place.

Keywords: moss *Drepanocladus aduncus*, regeneration ability of shoots, tolerance index, intensity of the chlorophyll luminescence, TBA-reactive substances, superoxide dismutase activity, lead, cadmium.

ВЛИЯНИЕ ИОНОВ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА РОСТОВЫЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ПЕСЧАНЫХ И ВОДНЫХ КУЛЬТУР МХА *DREPANOCLODUS ADUNCUS* (HEDW.) WARNST.

О. И. Щербаченко

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

Исследовано влияние ионов тяжелых металлов на регенерационную способность побегов, интенсивность люминесценции хлорофилла, содержание ТБК-активных продуктов и активность супероксиддисмутазы у песчаных и водных культур мха *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. Показано, что толерантность гигрогидрофитного мха зависела от разновидности и концентрации тяжелого металла в питательной среде, а также от условий выращивания культур. С повышением концентрации металла усиливалось свободнорадикальное окисление в клетках мха и снижались его адаптационные возможности.

Ключевые слова: мох *Drepanocladus aduncus*, регенерационная способность побегов, индекс толерантности, интенсивность люминесценции хлорофилла, ТБК-активные продукты, активность супероксиддисмутазы, свинец, кадмий.

Одержано: 10.04.2012