

ПОТЕНЦІАЛ ЕКСПАНСИВНОСТІ ОДНО- ТА ДВОДОМНИХ ПІОНЕРНИХ ВИДІВ МОХІВ НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ЗАЛЕЖНО ВІД ЇХ СТАТЕВОЇ СТРУКТУРИ ТА РЕПРОДУКТИВНОЇ СТРАТЕГІЇ

ОКСАНА ВАСИЛІВНА ЛОБАЧЕВСЬКА

НАТАЛІЯ ЯРОСЛАВІВНА КИЯК

РОМАН РОМАНОВИЧ СОХАНЬЧАК

Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Соханьчак Р.Р. Потенціал експансивності одно- та дводомних піонерних видів мохів на девастованих територіях залежно від їх статевої структури та репродуктивної стратегії // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2016. – Том 7(14), № 1. – С. 39-51. – ISSN 2220-3087.

Визначено спектри статевих типів та життєвих стратегій мохоподібних на породних відвалах Язівського родовища сірки Новояворівського гірничо-хімічного підприємства “Сірка” і Червоноградського гірничопромислового району (м. Соснівка) та на забруднених нафтою територіях у м. Борислав. Установлено, що на початкових стадіях бріофітної сукцесії домінують верхоплідні дводомні види-поселенці завдяки високій активності безстатевого та статевого розмноження.

Різна продуктивність та здатність до розмноження фертильних рослин мохів-поселенців спричиняють високий рівень репродуктивної мінливості й стійкості на девастованих територіях. З'ясована участь спеціалізованих безстатевих пропагул і спор як важливої фази життєвого циклу дводомних видів мохів у реалізації життєвої стратегії толерантності до екстремальних умов девастованих територій.

Проаналізовано роль ризоїдних бульбочок у реалізації життєвої стратегії толерантності мохів до екстремальних умов природного середовища завдяки швидкому просторовому розповсюдженню і тривалому часу збереження банку життєздатних діаспор. Утворені в таких умовах ризоїдні бульбочки функціонують, передовсім, як органи нагромадження поживних речовин, які є стійкішими до зміни температур і вологості, містять більше запасних речовин, ніж одноклітинні спори, що сприяє утворенню більшої кількості нових рослин й активнішому заселенню порушених субстратів.

На території Бориславського нафтового родовища відзначено низьку генеративну здатність *Bryum argenteum* Hedw., проте у стерильних дернинах моху встановлено значне збільшення кількості виводкових бруньок у пазухах листків. Визначено істотно більшу швидкість росту регенерантів з виводкових бруньок моху на середовищах із підвищеними концентраціями ПЕГ, порівняно з контролем, що може свідчити про формування адаптивних реакцій у *B. argenteum* як до нафтового стресу, так і до дефіциту вологості.

Встановлено, що у воді спори *B. argenteum* із шахтних відвалів набагато швидше втрачали здатність до проростання, ніж у сухому стані, тоді як виводкові бруньки завдяки толерантності до посушливих умов зберігали життєздатність майже на одному рівні як у воді, так і в сухому стані.

Ключові слова: мохоподібні, девастовані території, виводкові органи, життєва стратегія

Припинення техногенної деградації земель та відновлення девастрованих територій, які утворилися внаслідок видобування корисних копалин, є однією з найважливіших екологічних проблем і потребує невідкладного вирішення. Фітомеліорація девастрованих земель ускладнена втратою потенціалу родючості, зменшенням водопроникливості технозему, складним мікрорельєфом порушеної поверхні та високим ступенем напруження екологічних факторів.

Участь мохоподібних у формуванні рослинного покриву та відновленні біотичного різноманіття на техногенних територіях часто недооцінюється. На майже непридатних для заселення судинними рослинами технозомах роль піонерних видів мохоподібних полягає у тому, що вони унаслідок накопичення наземних запасів вуглецю і поживних речовин у нерозкладених мертвих тканинах, змінюють кислотність і вологість субстрату. Моховий покрив затримує пил, дрібнозем і рослинні фрагменти, а завдяки толерантності домінуючих видів мохів до чинників техногенно трансформованого середовища, нейтралізує токсичність його забруднення. Оскільки у життєвій стратегії бріофітів важливу роль відіграє значна пластичність розвитку, реалізація, окрім статевого, різноманітних можливостей вегетативного розмноження та утворення різних типів спеціалізованих безстатевих репродуктивних пропагул (During, 2001; Cleavitt, 2002; Pohjamo et al., 2006), вивчення особливостей мінливості співвідношення фертильних рослин, статевого диморфізму та чергування вегетативного й статевого поколінь дає можливість з'ясувати прояви адаптогенезу до екстремальних і нестійких умов середовища, що сприяє заселенню і формуванню мохових угруповань, підтримці та регуляції популяції мохів на девастрованих територіях.

У зв'язку з цим, мета роботи – встановити особливості репродуктивної стратегії мохоподібних на територіях видобутку сірки, вугілля та нафти, визначити особливості статеві структури, розвитку фертильних рослин домінуючих видів мохів та їх стійкості на різних фазах життєвого циклу: безстатевого та статевого розмноження.

Матеріали та методика досліджень

Об'єктом досліджень були мохоподібні техногенно трансформованих територій Червоноградського гірничопромислового району (м. Соснівка Львівської області), породного відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища Новояворівського гірничо-хімічного підприємства "Сірка" і Бориславського нафтового родовища (забруднені нафтою ділянки навколо діючих нафтовидобувних свердловин у м. Борислав). Систематичний аналіз мохоподібних, зібраних маршрутним методом на породних відвалах, здійснювали за Г.Ф. Бачуриною, В.М. Мельничуком (1987, 1988, 1989, 2003), М.С. Ігнатовим, Є.О. Ігнатовою (Ігнатов, Ігнатова, 2003, 2004), В. Баком, Б. Гофінетом (Buck, Goffinet, 2000), Я. Фрамом, В. Фреєм (Frahm, Frey, 2004). Аналіз типів життєвих стратегій бріофітів проводили за системою Г. Дюрінга (During, 1979; Longton, 1998).

Зразки доміантних видів відбирали та аналізували особливості репродуктивної стратегії, їх репродуктивну здатність, статеву структуру та розвиток фертильних рослин. З кожного місцевиростання у 10 випадково відібраних дернинах розміром 3 × 3 см визначали тип і кількість виводкових пропагул (Shaw, Jules, Beer, 1991; Glime, 2006).

Мікрокліматичні та едафічні умови на порушених територіях визначали за загальноприйнятими методиками: температуру, вологість за Є.В. Аринушкіною (Аринушкіна, 1970), інтенсивність освітлення вимірювали люксометром Ю-116.

Для дослідження впливу різних умов водного й температурного режимів на життєздатність діаспор *Bryum argenteum* Hedw. частину спор і виводкових бруньок моху, зібраних на відвалі видобутку сірки, відразу висаджували на агаризоване середовище (контроль), упродовж 30 діб одну пробу діаспор витримували у воді за кімнатної температури, іншу – висушували в термостаті за 36 °С.

Для посіву спор коробочки стерилізували 0,1% розчином сулеми. Діаспори вирощували на 0,75% агаризованому середовищі Кноп II у контрольованих умовах освітлення (2,0-2,2 тис. лк), температури (22-23 °С), вологості (90-95%) і в 16-годинному світловому режимі. Регенераційну здатність моху, розвиток протонеми та пагонів визначали на 10 і 30 доби (не менше 50-ти спор і виводкових бруньок). Отримані культури моху аналізували протягом 5 днів.

Кожен дослід здійснювали у трьохкратній повторності. Одержані цифрові результати опрацьовували статистично (Плохинский, 1970).

Результати досліджень та їх обговорення

Установлено, що на девастованих територіях родовища сірки та шахтних відвалів як за проективним покриттям, так і за частотою трапляння переважають верхоплідні (65,8%) дводомні (63,1%) види мохоподібних, для яких характерний статевий диморфізм та висока пластичність розвитку. Серед 9 доміантних видів бріофітів дводомні мохи становлять 89%, вони активно розмножуються як спорами, так і утворюють різноманітні виводкові органи.

За типом стратегії – це види-поселенці, які переважають на початкових стадіях первинної сукцесії. Серед них виділено справжні види-поселенці: *Bryum argenteum*, *B. dichotomum* Hedw., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp., *D. varia* (Hedw.) Schimp. і види поселенці-піонери, поширення яких пов'язане з піонерними угрупованнями на порушеній території: *Barbula unguiculata* Hedw., *Didymodon acutus* (Brid.) K.Saito, які мають низьку конкурентну здатність, але швидко захоплюють нові порушені субстрати унаслідок здатності як до вегетативного, так і статевого розмноження. Види мохів з іншим типом життєвої стратегії трапляються у вигляді невеликих дернинок або, частіше, як домішка серед інших видів.

На відвалах видобутку сірки для видів-поселенців установлено високий рівень репродуктивного зусилля: спочатку (1-2 роки) розмноження вегетативними органами, а потім спорами, тоді як на території шахт – переважно завдяки

активному генеративному розмноженню, очевидно, тому, що в значно посушливіших умовах, коли утворюються поодинокі виводкові органи, та за впливу високого рівня техногенного забруднення, зокрема важких металів, лише статеве розмноження може забезпечити достатньо високий рівень генетичної мінливості піонерних видів (Хрянин, 2007).

На відвалі № 1 Язівського сірчаного родовища з 49 видів мохоподібних, визначених для цієї території, спеціалізовані органи безстатевого розмноження знайдено у 6 дводомних і 1 однодомного видів бріофітів: у *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium*, *B. dichotomum*, *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb. і *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. (підземні ризоїдні бульбочки), у пазухах листків *Bryum argenteum*, *B. dichotomum* (виводкові бруньки) та на кінцях слані печіночника *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort. (виводкові лопаті). Установлено, що на відвалі майже всі домінуючі види мохів утворюють підземні ризоїдні бульбочки, окрім *B. argenteum*.

На підставі результатів проведених досліджень та літературних даних на шахтних відвалах Червоноградського гірничопромислового району (м. Соснівка) визначено 56 видів мохоподібних, які належать до двох відділів Marchantiophyta (4 родини, 4 роди, 5 видів) та Bryophyta (27 родин, 32 роди, 51 вид). Органи вегетативного розмноження виявлено в дводомних мохів *Campylopus introflexus* (ламкі верхівки), *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium*, *B. pseudotriquetrum* (підземні ризоїдні бульбочки), у пазухах листків *Bryum argenteum* (виводкові бруньки) та однодомного – *Leptobryum pyriforme* (підземні ризоїдні бульбочки) і *Marchantia polymorpha* Hedw. (багатоклітинні геми).

На техногенних відвалах ясно спороносять дводомні види мохів: *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium*, *B. argenteum*, *Dicranella heteromalla*, *D. varia*, *Ceratodon purpureus*, в яких чоловічі й жіночі рослини, як правило, знаходяться в одній дернинці. Серед однодомних мохів утворення спорогонів відзначено лише для *Funaria hygrometrica*, *Tortula modica* і *Amblystegium serpens*.

Установлено, що поширені на відвалі видобутку сірки види роду *Bryum* Hedw., які утворюють малі спори (8-10 мкм у *B. dichotomum* та 10-13 мкм у *B. argenteum*) з низькою життєздатністю (Daring, 2001), найактивніше розмножуються пропагулами – видозміненими, дуже вкороченими бруньками-пагонами. У *B. argenteum* часто трапляються овальні пазушні виводкові бруньки, а у вологіших місцях – здебільшого у вигляді значно більших кінцевих виводкових гілочок, які легко відламуються. У пазухах верхівкових листків пагонів *B. dichotomum* густо формуються зелено-бурі, яйцеподібні та продовгуватояйцеподібні з маленькими листочками виводкові бруньки, які після опадання швидко розвиваються в нові пагони без розростання протонеми. Виявлено, що на відкритих сонячних місцях відвалу виводкові органи у мохів утворюються не лише на верхівках стерильних рослин. Так, у *B. argenteum* спостерігали значну кількість виводкових тілец на чоловічих рослинах; особливо багато

їх виявлено в змішаних дернинах із чоловічими та жіночими рослинами. Для *B. dichotomum* встановлено, що виводкові бруньки утворюються на верхівках пагонів не лише стерильних, а й фертильних рослин, які, окрім цього, переважно чоловічі, активно розмножуються також підземними ризоїдними бульбочками. Утворення численних виводкових бруньок і ризоїдних бульбочок у *B. dichotomum* на південному схилі відвалу видобутку сірки дає можливість сформувати потужні вегетативні клони й забезпечити його виживання за несприятливих умов літа (високих температур і нестачі вологи).

В екстремальних умовах на вершині відвалу (високої температури і підвищеної сонячної радіації) *Bryum caespiticium* і *Barbula unguiculata* майже не утворюють спорогонів (лише 3-10% від загальної кількості пагонів), життєздатність та поновлення мохових дернин компенсуються утворенням великої кількості підземних ризоїдних бульбочок у вигляді недорозвиннутих, з пригніченим розвитком бруньок із значним запасом крохмалю і білків, які завдяки специфічній будові клітинної стінки є стійкими до змін температури та посухи (Glime, 2006).

На вершині відвалу шахти “Надія” однодомний мох *Leptobryum pyriforme* знайдено на породі, що горить протягом 2010-2012 років, виділяючи токсичні кислі випари. Температура субстрату поблизу дернин моху сягає 60 °С, рН = 5,25. У таких нестабільних умовах температури, високої інсоляції (85 тис. лк) і зволоження субстрату (20,0%) *L. pyriforme* утворював дернини не лише з численними спорогонами й життєздатними спорами, а й із великою кількістю безстатевих виводкових органів. Окрім підземних ризоїдних бульбочок, переважно на досить довгих (до 290 мкм) ризоїдних гілках, виводкові бульбочки без хлоропластів знаходили у пазухах листків на підземних етіюльованих пагонах. Оскільки у малих коробочках *L. pyriforme* утворюється небагато великих спор (15-17 мкм), які поширюються на незначні віддалі, очевидно, масове утворення виводкових органів сприяє виживанню моху та його збереженню в екстремальних умовах шахтних відвалів.

Сформовані в несприятливих умовах техногенно трансформованого середовища ризоїдні бульбочки функціонують здебільшого як органи нагромадження поживних речовин, які є стійкішими до зміни температури і вологи, містять більше поживних речовин (Cleavitt, 2002; Pohjamo et al., 2006), ніж одноклітинні спори. Це сприяє утворенню великої кількості нових рослин і активнішій колонізації порушених субстратів. Із виводкових бруньок швидше, ніж на столонах зі спор, формуються гаметофори, що зменшує тривалість їх розвитку та є ефективним способом розмноження видів-поселенців.

На підставі результатів аналізу видового складу мохів на забруднених нафтою територіях навколо діючих нафтовидобувних свердловин у м. Борислав визначено 30 видів. Установлено, що на цій території переважають дводомні види мохів (18 видів), які є стійкими до впливу нафти, більшості з них властиві різні способи розмноження.

Безпосередньо біля джерела нафтового забруднення – на платформах діючих нафтовидобувних свердловин та на ґрунті біля платформ визначено 7 видів мохів-поселенців – *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Ceratodon purpureus*, *Barbula unguiculata*, *Amblystegium serpens* та *Dicranella heteromalla*. Найчастіше тут трапляються дернини *Bryum argenteum*.

Для *B. argenteum* характерне і статеве, і вегетативне розмноження, однак на нафтозабрудненій території відзначено 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).

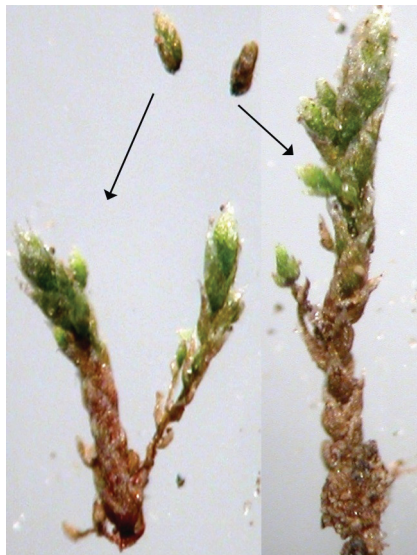


Рис. 1. Виводкові бруньки у пазухах листків на стерильних пагонах *Bryum argenteum* Hedw.

Стерильність пагонів *B. argenteum* у несприятливих умовах існування може бути зумовлена пригніченням розвитку гаметангіїв, відхиленням у співвідношенні статей, поширенням одностатевих клонів і малим відсотком статевих змішаних дернин у зв'язку з меншою кількістю чоловічих гаметангіїв (Stark, McLetchie, Eppley, 2010; Лобачевська, 2012). Ураховуючи хромосомний механізм детермінації статі, статеве співвідношення у потомстві дводомних видів повинно бути 1:1. Однак, у мохів на видовому й популяційному рівнях

досить часто відзначають різні частоти обидвох статей чи відсутність особин однієї статі (Stark, McLetchie, Eppley, 2010). Порушення співвідношення і просторова ізоляція статей мають негативний вплив на генеративне розмноження рослин. Аналізуючи розподіл статей у дернинах *B. argenteum* встановлено, що в умовах нафтового забруднення у дернинах моху наявні і чоловічі, і жіночі рослини, але істотно переважають останні. У дернинах *B. argenteum* з м. Львів співвідношення жіночих і чоловічих пагонів становило, в середньому, 1,5:1, тоді як у зразків із м. Борислав було в межах 3:1, що є свідченням чутливості чоловічих рослин до негативного впливу нафтового забруднення (рис. 2).

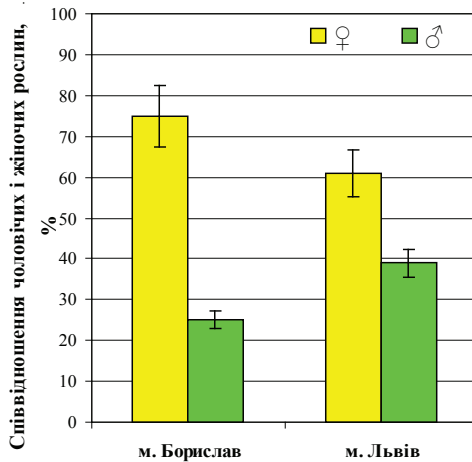


Рис. 2. Співвідношення чоловічих і жіночих рослин у дернинах *Bryum argenteum* Hedw. із різних місцевиростань.

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 (Longton, 1972). У Північній Америці на тихоокеанському узбережжі в дернинах *Plagiochilium mayebarae* S. Hatt., *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle та *T. lepidozoides* S. Hatt. & Inoue чоловічі особини також не розвиваються (Glime, 2006). В умовах експерименту в деяких видів мохів роду *Macromitrium* Brid. (*Orthotrichaceae*) встановлено більшу чутливість чоловічих особин до температурного стресу (Une, 1985). Припускається, що пригнічення розвитку чоловічих особин мохів у несприятливих умовах існування зумовлене впливом різноманітних стресових чинників на ранніх стадіях їх формування – між мейозом і початковими стадіями розвитку протонеми (Newton, 1982; Newton, Mishler, 1994).

Підтвердженням важливої ролі вегетативного розмноження мохів у не-

сприятливих умовах існування стали наші дослідження впливу водного дефіциту на розмноження *B. argenteum*, оскільки відомо, що нафтове забруднення середовища створює умови водного дефіциту для багатьох рослин, у тому числі й для мохів (Кияк, Буньо, 2012). 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 визначено для спор моху з м. Борислав і м. Львів у контролі (середовищі Кноп-II) та на низьких концентраціях ПЕГ (1-3%). Встановлено, що в умовах вищих доз ПЕГ (4-5%) проростання спор моху з нафтозабрудненої території зменшувалося до 65-50%, а в рослин контролю – до 46-20%, причому під впливом 5% ПЕГ регенеранти контролю гинули на стадії протонеми (табл. 1).

Таблиця 1.

Вплив водного дефіциту на проростання спор та регенераційну здатність виводкових бруньок *Bryum argenteum* Hedw. із різних місцевиростань

Середовище росту рослин	Зразки <i>B. argenteum</i> із м. Львів		Зразки <i>B. argenteum</i> із м. Борислав	
	Проростання спор, %	Регенерація бруньок, %	Проростання спор, %	Регенерація бруньок, %
Контроль (середовище 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

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

Отже, отримані результати засвідчують, що важливу роль у виживанні моху на нафтозабруднених територіях відіграє вегетативне розмноження, яке доповнює або ж, в 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 представлено у бріофітів. Більше цього, багато дослідників показали, що

види мохів, яким характерна низька генеративна здатність, іноді можуть заселяти значні площі, навіть більші, порівняно з видами, що рясно спороносять (Лобачевська, Улична, Демків, 1986; Selkirk et al., 2008).

На підставі результатів експериментального дослідження регенераційної здатності спор та виводкових бруньок *Bryum argenteum* з тераси відвалу шахти “Надія” в різних умовах водного й температурного режимів показано, що тривалі висушування і витримання у воді гальмувало проростання діаспор моху й розвиток гаметофорів. Установлено зменшення відсотку проростання спор з 62% (контроль) до 33% під впливом висушування і 25% унаслідок замочування (табл. 2).

Таблиця 2.

Вплив висушування і зволоження на регенераційну здатність спор та виводкових бруньок *Bryum argenteum* Hedw. (n = 150)

Контроль		Трив. впливу, доби	Висушування		Замочування	
спори	виводкові бруньки		спори	виводкові бруньки	спори	виводкові бруньки
93,0±9,9	145,5±7,5	10	76,2±10,1	137,6±15,8	65,9±13,4	138,7±9,7
		30	49,5±11,6	129,4±19,3	37,5±10,0	136,2±3,4

Під впливом висушування збільшувалася кількість непророслих виводкових бруньок до 13,6%, порівняно з 8,8% у воді, проте пришвидшувалося їх проростання та збільшувалася кількість утворених пагонів на 35% (табл. 3). Тобто в стійкіших, адаптованих до посушливих умов, органах вегетативного розмноження швидше активувалися метаболічні процеси навіть за найменшого збільшення вологості субстрату (агару).

Таблиця 3

Утворення пагонів зі спор та виводкових бруньок у *Bryum argenteum* Hedw. після їх висушування та зволоження

Контроль		Трив. впливу, доби	Висушування		Замочування	
спори	виводкові бруньки		спори	виводкові бруньки	спори	виводкові бруньки
220,0±35,5	374,8±29,1	10	149,3±15,9	304,0±19,6	71,3±13,8	357,0±30,1
		30	101,3±21,5	252,0±31,9	64,6±15,3	340,8±37,7

Отже, спори *B. argenteum* виявилися стійкішими до дефіциту води, ніж до її надміру, порівняно з фрагментами пагонів чи виводковими органами, як і в більшості досліджених видів мохів (Dalen, Söderström, 1999). Результати досліджень свідчать, що у воді спори мохів набагато швидше втрачали здатність до

проростання, ніж у сухому стані, тоді як виводкові бруньки адаптованого до посушливих умов *B. argenteum* протягом місяця зберігали життєздатність майже на одному рівні як у воді (78,5% проростання), так і в сухому стані (71,3%).

Висновки

Отже, поєднання різноманітних стратегій безстатевого й статевого розмноження у дводомних мохів-поселенців з утворенням численних діаспор сприяє розселенню бриофітів на гетерогенній техногенно трансформованій території та успішному поширенню повітряними й водними потоками на значні відстані як спорами, так і посухостійкими пропагулами, зокрема виводковими бруньками.

На підставі проведених досліджень можна стверджувати, що на техногенних відвалах домінують верхоплідні дводомні мохи-поселенці, для яких характерна висока пластичність розвитку. Завдяки реалізації різноманітних можливостей статевого й вегетативного розмноження та зменшенню тривалості онтогенезу й віку першої репродукції (переважно до 1 року) мохи утворюють майже суцільний покрив, відтворюючи максимальну кількість нащадків за мінімально стислі терміни. Перевага дводомних видів насамперед полягає у перехресному заплідненні, яке внаслідок швидкого очищення генофонду від шкідливих мутацій і нагромадження корисних змін надає популяції можливість адаптуватися до мінливих умов середовища й сприяє заселенню різноманітніших місцевиростань.

У більшості домінантних дводомних видів мохоподібних завдяки стратегії збереження енергії чергуються періоди безстатевого та статевого розмноження, що забезпечує їм значно більшу життєздатність, репродуктивну та генетичну мінливість.

-
- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. – М.: МГУ, 1970. – 488 с.
- Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. – К.: Наук. думка, 1987. – Вип. I. – 180 с.; 1988. – Вип. II. – 179 с.; 1989. – Вип. III. – 176 с.
- Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів України. – К.: Академперіодика, 2003. – Вип. IV. – 255 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. – М.: КМК, 2003. – 608 с. (Arctoa. Том 11, прилож. 1).
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 2: Fontinalaceae – Amblistegiaceae. – М.: КМК, 2004. – 335 с. (Arctoa. Том 11, прилож. 2).
- Кияк Н.Я., Буньо Л.В. Механізми пристосування моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // Біологічні Студії. – 2012. – 6, № 3. – С. 165-176.
- Лобачевська О.В., Улична К.О., Демків О.Т. Особливості відновлення і вегетативного розмноження *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Cop. (Mniaceae, Bryopsida) // Укр. ботан. журн. – 1986. – 46, № 3. – С. 30-34.
- Лобачевська О.В. Репродуктивна стратегія мохоподібних на девастованих території-

- ях видобутку сірки (Львівська область) // Укр. ботан. журн. – 2012. – 69, № 5. – С. 406-416.
- ПЛОХИНСКИЙ Н.А. Биометрия. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
- Хрянин В.Н. Эволюция половой дифференциации у растений // Физиол. раст. – 2007. – 54, № 6. – С. 945-952.
- BUCK W.R., GOFFINET B.J. Morphology and classification of mosses // Bryophyte Biology / Eds. A.J. Shaw, B.J. Goffinet. – Cambridge University Press, 2000. – P. 71-123.
- CLEAVITT N.L. Stress tolerance of rare and common moss species in relation to their occupied environments and asexual dispersal potential // J. of Ecology. – 2002. – Vol. 90, № 5. – P. 785-795.
- DALEN L., SÖDERSTRÖM L. Survival ability of moss diaspores in water. An experimental study // Lindbergia. – 1999. – Vol. 24. – P. 49-58.
- DURING H.J. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review // Lindbergia. – 1979. – № 5. – P. 2-18.
- DURING H.J. Diaspore banks // Bryologist. – 2001. – Vol. 104. – P. 92-97.
- FRAHM J.-P., FREY W. Moosflora. – Stuttgart: Ulmer, 2004. – 537 S.
- GLIME J.M. (2006 onwards). Bryophyte Ecology. [HTTP://WWW.BRYOECOL.MTU.EDU/](http://www.bryoecol.mtu.edu/) (12.05.2012).
- LONGTON R.E. Reproduction of Antarctic mosses in the genera *Polytrichum* and *Psilopilum* with particular reference to temperature // British Antarctic Survey Bulletin. – 1972. – Vol. 27. – P. 51-96.
- 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.
- 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.
- NEWTON A.E., MISHLER B. D. The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses // J. Hattori Bot. Lab. – 1994. – Vol. 76. – P. 127-145.
- 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.
- SELKIRK P.M., SKOTNICKI M.L., NINHAM J., CONNET M.B., ARMSTRONG J. Genetic variation and dispersal of *Bryum argenteum* and *Hennediella heimii* populations in the Garwood Valley, southern Victoria Land, Antarctica // Antarctic Science. – 2008. – Vol. 10, № 4. – P. 423-430.
- SHAW J., JULES E.S., BEER S.C. Effects of Metals on Growth, Morphology, and Reproduction of *Ceratodon purpureus* // Bryologist. – 1991. – Vol. 94, № 3. – P. 270-277.
- STARK L.R., MCLETTCHIE D.N., EPPLEY S.M. Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae) // Bryologist. – 2010. – Vol. 113. – P. 788-797.
- UNE K. Sexual dimorphism in the Japanese species of *Macromitrium* Brid. (Musci: Orthotrichaceae) // J. Hattori Bot. Lab. – 1985. – Vol. 59. – P. 487-513.

ПИОНЕРНЫХ ВИДОВ МХОВ НА ДЕВАСТИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ И РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРАТЕГИИ

О.В. ЛОБАЧЕВСКАЯ, Н.Я. КИЯК, Р.Р. СОХАНЬЧАК

Определены спектры половых типов и жизненных стратегий мохообразных на породных отвалах Язовского месторождения серы Новояворовского горно-химического предприятия “Сера”, Червоноградского горнопромышленного района (г. Сосновка) и на загрязненных нефтью территориях (г. Борислав). Установлено, что на начальных стадиях бриофитной сукцессии доминируют верхоплодные двудомные виды-поселенцы благодаря высокой активности бесполого и полового размножения. Различная продуктивность и способность к размножению фертильных растений мхов-поселенцев способствуют высокому уровню репродуктивной изменчивости и устойчивости на девастированных территориях. Выяснено участие специализированных бесполой пропагулы и спор как важной фазы жизненного цикла двудомных видов мхов в реализации жизненной стратегии толерантности к экстремальным условиям девастированных территорий.

Проанализирована роль ризоидных клубеньков в реализации жизненной стратегии толерантности мхов к экстремальным условиям среды благодаря быстрому пространственному распространению и длительному периоду сохранения банка жизнеспособных диаспор. Образованные в таких условиях ризоидные клубеньки функционируют, прежде всего, как органы накопления питательных веществ. Они устойчивы к перепадам температур и влаги, содержат больше запасных веществ, чем одноклеточные споры, способствуют образованию большего количества новых растений и активному заселению нарушенных субстратов.

На территории Бориславского нефтяного месторождения выявлена низкая генеративная способность *Bryum argenteum* Hedw., однако в стерильных дерновинах мха установлено значительное увеличение количества выводковых почек в пазухах листьев. Определена существенно более высокая скорость роста регенерантов из выводковых почек мха на средах с повышенными концентрациями ПЭГ, в сравнении с контролем, что может свидетельствовать о формировании адаптивных реакций у *B. argenteum* как к нефтяному стрессу, так и к дефициту влаги.

Установлено, что в воде споры *B. argenteum* с территории шахтных отвалов гораздо быстрее теряли способность к прорастанию, чем в сухом состоянии, тогда как выводковые почки, благодаря толерантности к засушливым условиям, сохраняли почти одинаковую жизнеспособность как в воде, так и в сухом состоянии.

Ключевые слова мохообразные, девастированные территории, выводковые органы, жизненная стратегия

POTENTIAL OF EXPANSIVITY OF THE MONOICIOUS AND DIOECIOUS PIONEER MOSS SPECIES ON THE DEVASTATED AREAS DEPENDING ON ITS SEXUAL STRUCTURE AND REPRODUCTIVE STRATEGIES

O.V. LOBACHEVSKA, N.YA. KYIAK, R.R. SOKHANCHAK

The ranges of sexual types and life strategies of bryophytes on the rock dump of Yaziv sulphur deposit of Novoyavorivsk mining-chemical enterprise “Sirka”, the mine dumps in Chervonograd industrial coal mining region (Sosnivka city) and crude oil-contaminated areas in Boryslav were determined. It was established that on the initial stages of bryophyte succession acrocarpous dioecious colonist-species prevail due to high activity of vegetative and generative reproduction.

The different productivity and capacity for reproduction cause the high level of reproductive variability and stability of the fertile plants of moss-colonists under conditions of devastated areas. The participation of specialized sexual propagules and spores 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 areas was revealed.

The role of rhizoidal tubers in the realization of bryophytes tolerance life strategy to extreme conditions of natural environment on devastated territories due to fast spatial spreading and a long time bank conservation of viable diaspores was analysed. Rhizoidal tubers, formed under such conditions,

function mainly as organs of nutritious substances accumulations, are more stable to temperature and moisture changes, contain more reserve substances than unicellular spores promoting the formation of larger number of new plants and more active colonization of destroyed substrates.

Low generative capacity of *Bryum argenteum* Hedw. under conditions of the crude oil pollution, but a significant increase in the brood buds number in the leaf axils in the sterile moss turf was detected. It was determined significantly higher rate of the regenerants growth from the moss brood buds was determined on the mediums with increased concentrations of the polyethylene glycol, compared with the control, which may indicate the formation of adaptive responses in *B. argenteum* both to oil stress and moisture deficiency. Oil contamination causes the deviation in sex ratio in the *B. argenteum* turf and results in the essential decrease in male plants amount.

It was established that in the water spores of *B. argenteum* from the mine dumps more quickly lost their ability to germinate than in dry condition, while brood buds due to tolerance to the dry conditions maintained viability almost at the same level both in the water and under dry conditions.

Key words: bryophytes, devastated areas, brood body, reproduction, life strategy

Надійшла 07.06.2016

Прийнята до друку 13.09.2016

ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

LOBACHEVSKA O.V. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

Кияк Н.Я. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

КУУЯК N.YA. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

СОХАНЬЧАК Р.Р. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

СОКНАНЧАК R.R. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com