

ОСОБЛИВОСТІ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ ВОДНОГО РЕЖИМУ У БРЮФІТІВ ІЗ РІЗНОЮ ТОЛЕРАНТНІСТЮ ДО ДЕФІЦИТУ ВОЛОГИ

Н. Кияк

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

Досліджено сезонні зміни показників водного режиму (внутрішньоклітинний осмотичний тиск, нагромадження осмотично активних речовин) у пагонах мохів із різною толерантністю до дефіциту вологи – *Bryum argenteum* та *Brachytecium salebrosum* на території відвалу видобутку сірки.

У листках мохів виявлено апікально-базальний градієнт осмотичного тиску, який посилює поглинання й утримання води за умов недостатнього водозабезпечення. У толерантного до водного дефіциту моху *Bryum argenteum* визначено вищий внутрішньоклітинний осмотичний тиск. Зроблено висновок, що осмотичний тиск може бути індикатором водного режиму мохів із різною толерантністю до дефіциту вологи.

У мохів із різною чутливістю до водного дефіциту встановлено відмінності у нагромадженні розчинних цукрів. У пагонах *Bryum argenteum* визначено більший вміст розчинних вуглеводів протягом вегетаційного сезону та суттєве підвищення їх концентрації у літній період, що забезпечує регуляцію осмотичного тиску та захист субклітинних структур.

За несприятливого гідротермічного режиму у толерантних до дефіциту вологи мохів відбувається значна перебудова метаболізму нітрогеновмісних сполук, що призводить до збільшення у клітинах загальної кількості вільних амінокислот і проліну.

Ключові слова: осмотичний тиск, розчинні вуглеводи, вільні амінокислоти, пролін, мохи.

Толерантність мохів до екологічних факторів середовища зумовила їхнє значне поширення у більшості рослинних угруповань [10]. Водночас бріюфіти – це надзвичайно чутливий компонент, який відображає навіть незначні зміни фізико-хімічних умов середовища, які часто не виявляються на рівні судинних рослин [1].

Водний режим має важливе значення у життєдіяльності рослин, їхній пристосованості до умов існування, оскільки впливає на ріст, метаболічну активність, інтенсивність процесів газообміну. У зв'язку зі специфікою організації гаметофіту мохів (невеликі розміри, слабкий розвиток ризосфери, примітивна провідна система та ін.) ця група рослин має певні особливості водного режиму [1]. Більшість мохів є ектогідрильними, їх гаметофіт поглинає воду з розчинними мінеральними речовинами усюю поверхнею, а листки переважно одношарові, тому добре адаптовані до такого способу поглинання. Відсутність кутикули та продихів сприяє вільному водо- і газообміну крізь клітинні стінки. Тобто бріюфіти, на відміну від судинних рослин, не мають ефективної системи регуляції водного режиму, гідратура їх клітин повністю залежить від зовнішніх умов. Ці рослини пристосовані до значних втрат вологи та висихання і здатні до швидкої регідратації, що є свідченням високої толерантності до тривалих періодів водного стресу. Багато видів епігейних, епілітних і епіфітних мохів у різних екосистемах настільки пристосувалися до нестабільного водного режиму своїх місцезростань, що висихання стало важливою

умовою для їх виживання за дефіциту вологи. Здатність до швидкого висихання – це хороший захист від високої температури, оскільки зневоднений мох стає терmostійким. Фактично, процес зневоднення є нормою реакції багатьох видів мохів, яка сформувалась у філогенезі [20, 32].

Відомо, що в умовах дефіциту вологи у бріофітів захисні функції виконують цукри, вільні амінокислоти, антиоксидантні системи, які зводять до мінімуму негативні наслідки зневоднення, та протеїни – гомологи LEA-білків судинних рослин, які синтезуються у відповідь на втрату вологи рослинним організмом унаслідок дії водного, осмотичного і низькотемпературного стресів [4, 6, 27]. Водночас показано відмінності у реакції толерантних і чутливих до дефіциту вологи видів бріофітів на однакові стресові навантаження [11, 34].

У зв'язку з цим, метою роботи було дослідити сезонні зміни показників водного режиму (внутрішньоклітинний осмотичний тиск, нагромадження осмотично активних речовин) у мохів із різною толерантністю до дефіциту вологи – *Bryum argenteum* Hedw. та *Brachytecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) Schimp. на території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища, підпорядкованого Новояворівському державному гірничо-хімічному підприємству (ДГХП) „Сірка”, де мохоподібні одними з перших оселились і сформували з часом рясні, багатовидові обростання. Для відвалів сірчаного видобутку характерні контрастні кліматичні умови (нестабільний водний і температурний режим, висока інсоляція), тому важливе значення має вивчення механізмів адаптації піонерних видів рослин до мінливих екологічних факторів, які дають їм можливість колонізувати техногенно порушені території.

Матеріали та методи

На території відвалу № 1 для досліджень були відібрані два види: *Bryum argenteum* та *Brachytecium salebrosum*. Зразки мохів збирали на двох дослідних трансектах відвалу північної експозиції (схил та вершина) упродовж вегетаційного сезону 2014 р. Для аналізу використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Для визначення вмісту розчинних цукрів використали метод У. Дюбойса [8]. Гаметофори гомогенізували у дистильованій воді й інкубували на киплячій водяній бані упродовж 15 хв. Супернатант, отриманий після центрифугування (10 хв, 5000 об/хв), додавали до інкубаційного середовища, що містило 5% розчин фенолу та концентровану сірчану кислоту. Оптичну густину розчину вимірювали на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 490 нм. Вміст цукрів виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Для визначення загального вмісту вільних амінокислот [35] рослинний матеріал гомогенізували в 10% розчині етанолу та центрифугували протягом 15 хв за 4000 об/хв. 1 мл супернатанту додавали до інкубаційного середовища, що містило 1 мл 50 мМ ацетатного буферу (рН 4,7), 3 мл нінгідринового реактиву та 0,1 мл 3% розчину аскорбату. Суміш витримували 15 хв на киплячій водяній бані, після чого охолоджували та доводили розчин до об'єму 10 мл 60% етанолом. Отриманий розчин спектрофотометрували за довжини хвилі 570 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus. Загальний вміст вільних амінокислот обчислювали за калібрувальною кривою та виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Пролін екстрагували та визначали за методом [14]. Зразки масою 0,25 г гомогенізували в 5 мл 3%-ного водного розчину сульфосаліцилової кислоти. Одержаний гомогенат центрифугували протягом 15 хв за 4000 об/хв. До одержаного екстракту (2 мл) додавали 2 мл льодової оцтової кислоти і 2 мл нінгідринового реактиву. Одержаний розчин нагрівали на киплячій водяній бані протягом 1 год. Реакцію призупиняли охолодженням і додавали до кожного зразка по 4 мл толуолу та добре перемішували протягом 20–30 с. Від-

окремлювали шар толуолу і фотометрували за довжини хвилі 520 нм на спектрофотометрі Sperecord 210 Plus. Вміст вільного проліну виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Осмотичний тиск визначали у клітинах листків гаметофорів мохів рефрактометричним методом у градієнті концентрацій сахарози [2].

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом і обчислювали у відсотках від ваги абсолютно сухої речовини [7]. Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках визначали за допомогою люксметра Ю 116.

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично [9].

Результати і їхнє обговорення

На території відвалу видобутку сірки досліджувані види мохів приурочені до різних локалітетів із досить відмінними мікрокліматичними умовами та відрізняються своєю водоутримуючою здатністю. Рослини *Brachytecium salebrosum* ростуть у мікропониженнях рельєфу, у вологих і затінених ділянках, де вологість субстрату навіть у спекотний літній період становила 32,5–38,7%, а інтенсивність світла не перевищувала 70 тис. лк, тому менше залежні від водного дефіциту. Дернини *Bryum argenteum* трапляються на відкритих місцях, де отримують надлишок світлової енергії. У весняні місяці у місцезростаннях бріума зафіксований найсприятливіший гідротермічний режим (температура на поверхні субстрату становила +14,2 ... +21,5°C, інтенсивність світла 70–80 тис. лк, а вологість субстрату 46,2–58,4%). Натомість у літній період амплітуда мінливості середніх температур на поверхні субстрату була у діапазоні +21,1 .. +36,8°C, а на вершині відвалу підвищувалася до +40,5°C, інтенсивність світла – 100–110 тис. лк, а вологість субстрату зменшувалася до 4,8–14,2%. Існування рослин у таких умовах суттєво залежало від механізмів, які захищають організм від висихання та фотоінгібування.

Внутрішньоклітинний осмотичний тиск є показником життєдіяльності рослинного організму та його пристосованості до екологічних умов середовища, оскільки з ним пов'язані всі основні життєві процеси рослини – дихання, фотосинтез, клітинний метаболізм та ін. Якщо більшість судинних рослин адаптувалася до посушливих умов шляхом формування спеціалізованих структур та внутрішньоклітинних механізмів і здатні утримувати водний потенціал у клітинах у певних межах, то мохи можуть втрачати воду до рівня 5–10% від маси сухої речовини, водний потенціал у клітинах може досягати –100 МПа, і, водночас, ці рослини здатні легко відновлюватися у процесі регідратації [26, 27]. Без сумніву, такі особливості водного режиму мохів можуть забезпечуватися фізіологічними механізмами і, насамперед, комплексом осмопротекторів різної природи, які регулюють осмотичний тиск у клітинах.

Встановлено, що в досліджуваних видів мохів внутрішньоклітинний осмотичний тиск відрізнявся упродовж вегетаційного сезону. У літні місяці осмотичний тиск у клітинах листків *Bryum argenteum* становив 28,2–36,3 атм (що характерно для ксерофітів), незалежно від експозиції на схилах відвалу, що сприяло засвоєнню вологи рослинами (рис. 1). Натомість, у *Brachytecium salebrosum* навіть у спекотний період осмотичний тиск не піднімався вище 20,2±0,6 атм. У рослинах обидвох видів виявлено його градієнтний розподіл у листках. У молодих листках *Bryum argenteum* вищі значення тиску (36,3±0,9 атм) визначено у клітинах апікальної частини листка, крайовій зоні та ділянці центральної жилки, нижчий осмотичний тиск зафіксований у клітинах базальної частини й основи листка (24,7±0,8 атм). Осмотичний градієнт посилює поглинальну здатність цитоплазми клітин від основи до верхівки і вздовж жилки листка за умов недостатнього водозабезпечення. У

весняно-осінній період за сприятливішого гідротермічного режиму осмотичний тиск клітинного соку в листках *Bryum argenteum* частково зменшувався до 23,2–26,4 атм, градієнт тиску в листках зберігався. У клітинах *Brachytecium salebrosum* сезонних змін осмотичного тиску не виявлено, очевидно, через приуроченість рослин цього виду до мезофітних місцезростань із досить вирівняними екологічними умовами. Отримані результати свідчать, що осмотичний тиск може бути індикатором водного режиму мохів із різною толерантністю до дефіциту вологи.

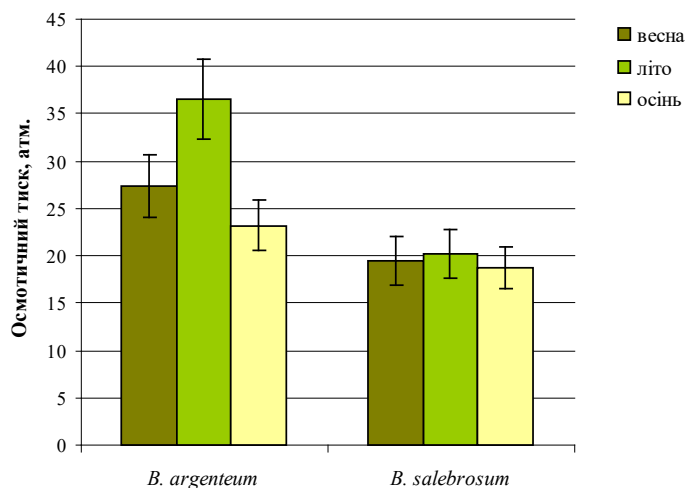


Рис. 1. Осмотичний тиск у клітинах *Bryum argenteum* і *Brachytecium salebrosum* протягом вегетаційного сезону.

Регуляція осмотичного тиску в клітинах здійснюється розчинними сполуками, які підтримують осмотичну рівновагу між цитоплазмою і вакуолею. Здатність накопичувати осмотично активні речовини значною мірою визначає стійкість рослин до стресів, причому найстійкішими вважають ті з них, які одночасно нагромаджують сполуки різних типів – сахарозу, моноцукри, органічні кислоти й амінокислоти [20].

Збільшення концентрації розчинних вуглеводів, що супроводжується підвищенням осмотичного потенціалу клітини, є одним із найважливіших механізмів адаптації бріофітів до водного дефіциту. Розчинні цукри (насамперед, сахароза та рафіноза) приєднуються до полярних кінцевих груп фосфоліпідів мембран і таким чином стабілізують мембранну структуру клітин мохів в умовах осмотичного стресу [36]. Окрім того, високі концентрації цукрів у клітині забезпечують вітрифікацію цитоплазми та мембан, що надає клітинним структурам стабільності й мінімізує денатурацію білків [21, 25].

Проаналізовано вміст розчинних цукрів у пагонах мохів протягом вегетаційного сезону. У *Brachytecium salebrosum* визначено невисоку концентрацію розчинних вуглеводів (13,9–16,3 мкмоль/г маси сухої речовини) у весняно-осінній період і незначне їх збільшення у літні місяці (до 21,6 мкмоль/г маси сухої речовини) (рис. 2). Вміст осмотично активних речовин не залежав від експозиції рослин на схилах відвалу. У пагонах *Bryum argenteum* зафіксовано вищу інтенсивність вуглеводного обміну: сумарний вміст цукрів у весняні та осінні місяці становив 29,8–48,6 мкм/г маси сухої речовини, у червні-липні підвищувався майже утричі. Також відзначено залежність вмісту цих осмопротекторів у пагонах *Bryum argenteum* від умов місцезростань на відвалі, оскільки вищі концентрації вуглеводів були визначені у рослинах з вершини відвалу, де несприятливіші умови водо-

забезпечення. З літературних джерел також відомо про зміну вуглеводного обміну у мохів у бік нагромадження розчинних цукрів. Зокрема, у *Syntrichia caninervis* Mitt. та *Plagiomnium acutum* (Lindb.) T.J.Kop. виявлено значне збільшення загального вмісту розчинних вуглеводів у відповідь на дефіцит вологи [23, 34]. У пагонах толерантного до висушування моху *Polytrichum formosum* Hedw. на початкових етапах стрес-реакції зафіксовано істотне зменшення концентрації крохмалу і швидкий його ресинтез під час регідратації, що є важливим пристосуванням до мінливого гідротермічного режиму [28]. Показано, що під впливом висушування у моху *Atrichum androgynum* (Mu. l.Hal.) A. Jaeger абсцизова кислота індукувала нагромадження розчинних вуглеводів [24]. Встановлено, що у багатьох видів мохів основну осмопротекторну роль відіграє сахароза. Наприклад, у гаметофіті стійкого до висушування моху *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al. вміст сахарози становив майже 10% від загальної маси сухої речовини і ця кількість не змінювалася ні в процесі висушування рослини, ні під час регідратації [20]. У рослинах *Dicranum majus* (Zett.) Hag., *Hookeria lucens* (Hedwig) J. E. Smith, *Polytrichum commune* Sw., *Racomitrium lanuginosum*, Lindb., *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp. і *Tortula ruraliformis* (Besch.) Ingh. в умовах осмотичного стресу концентрація сахарози досягала 40% від валового вмісту розчинних вуглеводів [30].

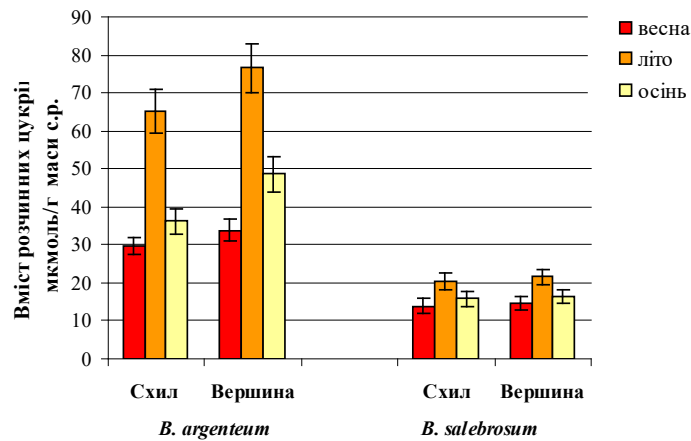


Рис. 2. Вміст розчинних цукрів у пагонах *Bryum argenteum* і *Brachytecium salebrosum* протягом вегетаційного сезону.

На підставі цих результатів можна підсумувати, що бріофіти з різною чутливістю до водного дефіциту мають неоднакову спрямованість вуглеводного обміну. Толерантним видам властива більша пластичність обмінних процесів, які у стресових умовах зміщені у бік накопичення редукованих цукрів, що сприяє швидкій адаптації до мінливих умов існування. Особлива роль у протекторно-адаптивних механізмах належить нітрогеновмісним сполукам, насамперед, пулу вільних амінокислот. Важливість цих осмопротекторів зумовлена поліфункціональністю дії, оскільки вони забезпечують регуляцію осмотичного тиску, детоксикацію вільних радикалів, стабілізацію енергетичного метаболізму. Із загальної кількості амінокислот виділяють групу «стресових», які беруть участь у загальній відповіді рослинного організму на стрес. До них належать аланін, фенілаланін, аміномасляна кислота і пролін [13]. Проаналізовано сумарний вміст вільних амінокислот у пагонах досліджуваних видів. За сприятливого гідротермічного режиму їхня концентрація була подібною: у *Bryum argenteum* становила 0,76–0,83 мкмоль/г маси сухої речовини, у *Brachytecium salebrosum* – 0,62–0,68 мкмоль/г маси сухої речовини (рис. 3).

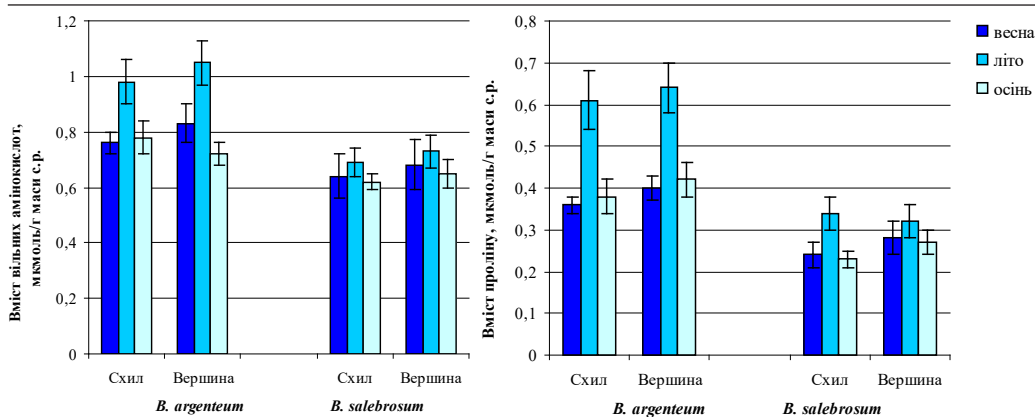


Рис. 3. Вміст вільних амінокислот і проліну в пагонах *Bryum argenteum* та *Brachytecium salebrosum* протягом вегетаційного сезону.

Влітку в посушливий період інтенсивність і спрямованість метаболізму нітрогеновмісних сполук в обидвох видів відрізнялися, оскільки в рослинах *Brachytecium salebrosum* зміни у концентрації вільних амінокислот були незначними, а в *Bryum argenteum* відзначено збільшення їх вмісту. Імовірно, це могло бути зумовлене як нагромадженням цих сполук шляхом синтезу, так і протеазною активністю в умовах осмотичного стресу. Літературні дані свідчать, що помірна дія несприятливого фактора спричинює нагромадження вільних амінокислот переважно шляхом синтезу, проте висока напруженість стресового чинника може призвести до активації протеаз. Припускається, що під впливом вільних радикалів відбувається зняття з ферменту інгібіторного блоку [5]. Окрім того, за умов сильних стресів у клітинах можуть з'являтися денатуровані макромолекули, які розщеплюються протеазами значно легше, ніж непошкоджені молекули білка [17]. Такі зміни метаболізму нітрогеновмісних сполук, які призводять до нагромадження вільних амінокислот і певної стабілізації внутрішньоклітинного середовища, виявлені у рослинах за дії різноманітних стресових чинників, що свідчить про неспецифічність цієї захисної реакції. Однак у клітинах рослин із вищою толерантністю до дефіциту вологи загальна кількість амінокислот є істотно більшою.

Частка «стресової» амінокислоти проліну в сумарній кількості вільних амінокислот також змінювалася упродовж вегетаційного сезону та залежала від видових особливостей мохів. У *Brachytecium salebrosum* її вміст був досить стабільним: у весняно-осінній період зафіксовано 0,23–0,28 мкмоль/г маси сухої речовини проліну та незначне збільшення концентрації у літні місяці (до 0,34 мкмоль/г маси сухої речовини). У пагонах *Bryum argenteum* відзначено значну пластичність нагромадження цієї амінокислоти залежно від мікрокліматичних умов: її більший уміст протягом усього періоду вегетації порівняно з *Brachytecium salebrosum* і значне посилення акумуляції (до 0,62 мкмоль/г маси сухої речовини) улітку. Істотне накопичення проліну також було виявлено у пагонах толерантних до висушування мохів *Plagiomnium acutum* (Lindb.) T.J.Kor. та *Syntrichia caninervis* Mitt. [23, 34], у рослинах *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. та *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. за впливу високих температур, осмотичного стресу та важких металів [6]. Тобто нагромадження вільного проліну має переважно неспецифічний характер і є складовою загальних клітинних захисних систем. Посилення синтезу проліну в пагонах мохів за стресових умов пояснюється багатогранним захисним

біологічним ефектом, який виявляється не лише в осморегуляторній і протекторній, а й також і в антиоксидантній, енергетичній та інших функціях, які забезпечують підтримку клітинного гомеостазу та його перехід у новий адаптивний стан [13]. Показано також, що пролін стабілізує молекули білків. Він добре розчиняється у воді, утворюючи колоїдні полімерні структури, внаслідок чого при взаємодії з молекулами білків не викликає денатурації, що сприяє збереженню їхньої нативної конформації в умовах стресу [34].

Таким чином, однією з важливих адаптивних реакцій бріофітів на водний стрес є трансформація метаболізму вільних амінокислот. Складний багатогранний процес пристосування до дефіциту води включає в себе збільшення загальної кількості амінокислот, що забезпечує осмотичну складову адаптації. Окрім того, виявлено чітку тенденцію збільшення вмісту «стресової» амінокислоти – проліну, що характеризує неспецифічну реакцію клітинного метаболізму у відповідь на стрес.

На підставі отриманих результатів можна підсумувати, що виживання рослин у гетерогенному навколишньому середовищі забезпечується певною пластичністю їхньої організації у відповідь на зміни екологічних чинників, яка має пристосувальний характер, спрямована проти порушень в онтогенезі та забезпечує швидку адаптацію у відповідь на добові й сезонні флуктуації екологічних факторів. Аналіз показників водного режиму досліджуваних видів мохів на території відвалу видобутку сірки свідчить про різний ступінь їхньої пластичності. Ці відмінності значною мірою, можуть бути зумовлені біологічними особливостями, пов'язаними з життєвою стратегією видів. *Bryum argenteum* за життєвою стратегією – поселенець [16], що легко пристосовується до існування в умовах недостатнього зволоження та живлення. Це піонерний вид, який заселяє різноманітні субстрати, у тому числі й антропогенного походження, які іноді мало придатні для життя інших рослин. На території відвалу сірчаного видобутку рослини *Bryum argenteum* ростуть на відкритих сухих ділянках, схильні до фотоінгібування, висихання та швидкого відновлення життєдіяльності у період регідратації. Рослини *Brachytecium salebrosum* мають життєву стратегію “довгоживучого стаєра” [16], приурочені до місць із відносно сприятливими екологічними умовами. На території відвалу трапляються на ділянках із досить стабільним зволоженням і помірним освітленням. Відмінності у життєвій стратегії обох видів чітко проявилися й у фізіологічних реакціях рослин на зміну умов середовища. Рослинам *Bryum argenteum* властивий високий рівень пластичності компонентів осморегуляторної системи (вуглеводного обміну та метаболізму нітрогеновмісних сполук), що, очевидно, зумовлене наявністю потужних систем ендогенної регуляції, котрі нівелюють негативну дію факторів середовища. Відомо, що показники, які мають найбільшу пластичність, переважно і забезпечують адаптацію рослин до мінливих екологічних умов [15]. Крім того, вважають, що піонерним видам властива найвища пластичність морфологічних ознак, оскільки вони пристосовуються до дуже гетерогенних умов середовища [29].

У рослинах *Brachytecium salebrosum* виявлено нижчу мінливість фізіологічних ознак упродовж вегетаційного сезону, що зумовлено сприятливішими умовами їх оселищ. Із літератури відомо, що консервативна, більш стабільна реакція організму характерна для рослин, котрі займають певну вузьку екологічну нішу в уже сформованих рослинних угрупованнях і задовольняються тими залишковими ресурсами, які не використовуються домінуючими видами [33]. Така реакція організму є максимально «економною», оскільки суттєво зменшуються енергетичні витрати, спрямовані на підтримання пластичності метаболічних процесів.

Таким чином, незважаючи на неспецифічність проаналізованих захисних реакцій мохів до водного стресу, виявлено значні відмінності у здатності нагромаджувати осмо-

тично активні речовини у *Bryum argenteum* і *Brachytecium salebrosum*, що може свідчити про генетично детерміновану норму реакції у бріофітів із різною чутливістю до дефіциту вологи.

Внутрішньоклітинний осмотичний тиск свідчить про рівень пристосованості рослин до екологічних умов середовища та може бути індикатором водного режиму мохів із різною толерантністю до дефіциту вологи.

Мохи з різною чутливістю до водного дефіциту мають неоднакову спрямованість вуглеводного обміну. Рослинам *Bryum argenteum* властива більша пластичність обмінних процесів, які у стресових умовах зміщені у бік накопичення розчинних цукрів, що сприяє швидкій адаптації до мінливих умов існування.

За несприятливого гідротермічного режиму у толерантних до дефіциту вологи видів мохів відбувається значна перебудова метаболізму нітрогеновмісних сполук, що призводить до збільшення у клітинах загальної кількості вільних амінокислот і нагромадження «стресової» амінокислоти – проліну. Це забезпечує регуляцію осмотичного тиску та захист субклітинних структур.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Башишева Э. З. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 3. С. 316–333.
2. Григорюк И. А., Ткачев В. И., Савинский С. В., Мусиенко Н. Н. Современные методы исследований и оценки засухо- и жароустойчивости растений. К.: Науковий світ, 2003. 139 с.
3. Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: АН СССР, 1960. 65 с.
4. Кияк Н. Я., Буньо Л. В. Механізми пристосування моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // Біологічні Студії. 2012. Т. 6. № 3. С. 165–176.
5. Колесниченко А. В., Войников В. К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск: Арт-Пресс, 2003. 196 с.
6. Лобачевська О. В. Вміст вільного проліну та активність антиоксидантного захисту у мохоподібних за стресових умов // Чорноморськ. ботан. журнал. 2008. Т. 4. № 2. С. 230–236.
7. Минеев В. Г. Практикум по агрохимии. М.: Изд-во МГУ, 1989. 304 с.
8. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. 129 с.
9. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
10. Потемкин А. Д. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta — особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений // Ботан. журнал. 2007. Т. 92. № 11. С. 1625–1651.
11. Хоркавців Я. Д., Кім Н. А. Про стійкість проростання спор і регенерації листків мохів до сполук ртуті та сірки // Укр. ботан. журнал. 2013. Т. 70. № 1. С. 81–87.
12. Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* // Plant Physiol. 1949. Vol. 24. P. 1–15.
13. Ashraf M., Foolad M. R. Role of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance // Environ. Exp. Bot. 2008. N 59. P. 206–216.
14. Bates L. S., Waldern R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. P. 205–207.

15. Bongers F., Popma J. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species // *Oecologia*. 2006. Vol. 75. N 4. P. 625–632.
16. During H. J. Life strategies of bryophytes: a preliminary review // *Lindbergia*. 1979. N 5. P. 2–18.
17. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management // *Agronomy for Sustainable Development*. 2009. Vol. 29. P. 185–212.
18. Foyer C.H., Harbinson J. Relationships between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis. The photochemistry of carotenoids. /Eds. Frank H. A., Young A. J., Cordell R. J./ Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. P. 305–325.
19. Gilmore A., Govindjee. How higher plants respond to excess light: Energy dissipation in Photosystem II. Concepts in Photobiology: Photosynthesis and Photomorphogenesis. /Edited by G.S. Singhal, G. Renger, K-D. Irrgang, S. Sopory and Govindjee/ Narosa Publishers: Kluwer Academic Publishers. 1999. P. 513–548.
20. Glime J. M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. 2007. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on March 2008 at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.
21. Hoekstra F. A., Golovina E. A., Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance // *Trends Plant Sci*. 2001. Vol. 6. P. 431–438.
22. Kitao M., Lei T. T., Koike T. et al. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broad-leaf tree species with different successional traits raised under various light regimes // *Plant Cell Environ*. 2000. Vol. 23. P. 81–89.
23. Li Y., Sperry John S., Shao M. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance // *Environ. Exp. Bot*. 2009. Vol. 66. P. 341–346.
24. Mayaba N., Beckett R.P., Csintalan Z., Tuba Z. ABA increases the desiccation tolerance of photosynthesis in the Afromontane understory moss *Atrichum androgynum* // *Ann. Botany*. 2001. Vol. 86. P. 1093–1100.
25. Nagao M., Minami A., Arakawa K. et al. Rapid degradation of starch in chloroplasts and concomitant accumulation of soluble sugars associated with ABA-induced freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens* // *J. Plant Physiol*. 2005. N 162. P. 169–180.
26. Oliver M. J., Velten J., Mischler B. D. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of a primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats // *Integr. Comp. Biol*. 2005. N 45. P. 788–799.
27. Proctor M. C. F., Oliver M. J., Wood A. J. et al. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review // *Bryologist*. 2007. Vol. 110. N 4. P. 595–621.
28. Pressel S., Ligrone R., Duckett J. G. The effects of de- and rehydration on food-conducting cells in the moss *Polytrichum formosum* Hedw.: a cytological study // *Ann. Botany*. 2006. Vol. 98. P. 67–76.
29. Rozendaal D. M. A., Hurtado V. H., Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature // *Functional Ecology*. 2006. Vol. 20. P. 207–216.
30. Smirnov N. The carbohydrates of bryophytes in relation to desiccation tolerance // *J. Bryol*. 1992. Vol. 17. P. 185–191.
31. Thomas D. S., Turner D. W. Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding // *Sci. Hort*. 2001. Vol. 90. P. 93–108.

32. Turetsky M. R. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling // *The Bryologist*. Vol. 106. N 3. P. 395–409.
33. Valladares F., Ferri-Martínez E., Balaguer L. et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? // *The New Phytologist*. 2000a. Vol. 148. P. 79–91.
34. Wu N., Zhang Y. M., Downing A. et al. Membrane stability of the desert moss *Syntrichia caninervis* Mitt. during desiccation and rehydration // *J. Bryol.* 2012. Vol. 34. № 1. P. 1–8.
35. Xiong Z.-T., Liu C., Geng B. Phytotoxic effects of copper on nitrogen metabolism and plant growth in *Brassica pekinensis* Rupr // *Ecotoxicol. Environ. Safety*. 2006. N 64. P. 273–280.
36. Zivkovic T., Quartacci M. F., Stevanovic B. et al. Low-molecular weight substances in the poikilohydric plant *Ramonda serbica* during dehydration and rehydration // *Plant Sci*. 2005. N 168. P. 105–111.

Стаття: надійшла до редакції 30.04.15

доопрацьована 08.09.15

прийнята до друку 17.09.15

PECULIARITIES OF PHYSIOLOGICAL INDEXES OF WATER REGIME IN THE BRYOPHYTES WITH A DIFFERENT TOLERANCE TO WATER DEFICIT

N. Kyyak

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

The seasonal changes of water regime indexes (an intracellular osmotic pressure and accumulation of the *osmotically active* substances) in shoots of the mosses *Bryum argenteum* and *Brachytecium salebrosum* with a different tolerance to water deficit on the area of sulfur deposits dump were investigated.

In the moss leaves the apical-basal gradient of osmotic pressure, which increases absorption and maintenance of water under the unfavorable hydrothermal conditions, was indicated. In the tolerant to water deficit moss *Bryum argenteum* the higher intracellular osmotic pressure was detected. It is concluded that osmotic pressure is the important indicator of water regime of bryophytes with different tolerance to water deficit.

In mosses with different sensitivity to water deficit the differences in accumulation of the soluble sugars were founded. In *Bryum argenteum* shoots higher content of the soluble carbohydrates during the vegetative season and a significant increase in their concentration in summer were determined, which provide osmotic pressure regulation and protection of subcellular structures.

Under the unfavorable hydrothermal conditions in the tolerant to water deficit mosses the considerable rebuilding of the nitrogen-containing compounds metabolism, which leads to an increase in the free aminoacids total contents and proline in the cells, was indicated.

Keywords: osmotic pressure, soluble carbohydrates, free aminoacids, proline, mosses.

ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОДНОГО РЕЖИМА У БРИОФИТОВ С РАЗНОЙ ТОЛЕРАНТНОСТЬЮ К ДЕФИЦИТУ ВЛАГИ

Н. Кияк

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

Исследованы сезонные изменения показателей водного режима (внутриклеточное осмотическое давление, накопление осмотически активных веществ) в побегах мхов с разной толерантностью к дефициту влаги – *Bryum argenteum* и *Brachytecium salebrosum* на территории отвала добычи серы. В листьях мхов обнаружен апикально-базальный градиент осмотического давления, который усиливает поглощение и удержание воды в условиях недостаточного водообеспечения. У толерантного к водному дефициту мха *Bryum argenteum* определено высшее внутриклеточное давление. Сделан вывод, что осмотическое давление может быть индикатором водного режима мхов с различной толерантностью к дефициту влаги.

У мхов с различной чувствительностью к водному дефициту установлены отличия в накоплении растворимых сахаров. В побегах *Bryum argenteum* выявлено большее содержание растворимых углеводов в течение вегетационного сезона и существенное повышение их концентрации в летний период, что обеспечивает регуляцию осмотического давления и защиту субклеточных структур.

В условиях неблагоприятного гидротермического режима у толерантных к дефициту влаги мхов происходит значительная перестройка метаболизма нитрогенсодержащих соединений, что приводит к увеличению общего количества свободных аминокислот и пролина.

Ключевые слова: осмотическое давление, растворимые углеводы, свободные аминокислоты, пролин, мхи.