

АДАПТАЦІЯ БРІОФІТІВ ДО ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ НА ТЕРИТОРІЇ ВІДВАЛУ В МІСЦЯХ ВИДОБУТКУ СІРКИ

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу в місцях видобутку сірки. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 566—573.

Викладено результати досліджень адаптивних реакцій мохів із різною чутливістю до дефіциту вологи — *Bryum argenteum* Hedw. і *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp на території відвалу в місцях видобутку сірки. За несприятливого гідротермічного режиму у пагонах мохів виявлено збільшення загальної антиоксидантної активності низькомолекулярних антиоксидантів і нагромадження осмотично активних речовин — розчинних вуглеводів та вільного проліну. Толерантніші до водного стресу рослини *B. argenteum* характеризуються значною пластичністю компонентів осморегуляторної системи й антиоксидантної активності протягом вегетаційного сезону. Показано, що адаптація до водного стресу може реалізуватися з участю епігенетичних систем.

Ключові слова: водний дефіцит, цукри, пролін, антиоксидантна активність, сезонні зміни, флуоресценція ДНК, бріофіти

Вступ

Водний режим має важливе значення для рослин, їхньої пристосованості до умов існування, оскільки впливає на ріст, метаболічну активність, інтенсивність процесів газообміну. У зв'язку зі специфікою організації гаметофіту мохів (невеликі розміри, примітивна провідна система, відсутність коренів та ін.) цій групі рослин притаманні певні особливості водного режиму (Baisheva, 2007). Більшість мохів є ектогідричними, їхній гаметофіт поглинає воду з розчиненими мінеральними речовинами всією поверхнею, а листки переважно одношарові, тому добре адаптовані до такого способу поглинання. Відсутність кутикули та продихів сприяє вільному водо- та газообміну крізь клітинні стінки. Тобто бріофіти, на відміну від судинних рослин, не мають ефективної системи регуляції водного режиму, гідратура їхніх клітин цілковито залежить від зовнішніх умов. Ці рослини пристосовані до значних втрат вологи та висихання, здатні до швидкої регідратації, що є свідченням високої толерантності до тривалих періодів водного стресу.

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, що синтезуються у відповідь на втрату вологи рослинним організмом унаслідок дії водного, осмотичного та низькотемпературного стресів (Proctor

et al., 2007; Lobachevska, 2008; Kyyak, Bun'o, 2012). Водночас показано відмінності в реакції толерантних і чутливих до дефіциту вологи видів бріофітів на однакові стресові навантаження (Wu et al., 2012; Khorkavtsiv, Kit, 2013).

Здатність накопичувати осмотично активні речовини чималою мірою визначає стійкість рослин до стресів, причому найстійкішими вважають ті з них, які водночас нагромаджують сполуки різних типів — сахарозу, моноцукри, органічні кислоти й амінокислоти (Glime, 2007). Збільшення концентрації розчинних вуглеводів, що супроводжується підвищенням осмотичного потенціалу клітини, є одним із найважливіших механізмів адаптації бріофітів до водного дефіциту. Відомо, що цукри (насамперед сахароза та рафіноза) приєднуються до полярних кінцевих груп фосфоліпідів мембран і таким чином стабілізують мембранну структуру клітин мохів за умов осмотичного стресу (Zivkovic et al., 2005).

Дослідження метаболічних змін, які відбуваються під час онтогенезу рослин унаслідок пристосування до екологічних стресів, актуальні для розуміння адаптивної стратегії толерантних видів, зокрема мохів, які першими заселяють девастовані території та беруть активну участь у ренатуралізації антропогенно трансформованого середовища. У зв'язку з цим нашою метою була оцінка адаптивних реакцій мохів, які мають різну чутливість до дефіциту вологи — *Bryum argenteum* Hedw. і *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp., зібраних на території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища, підпо-

рядкованого Новояворівському державному гірничо-хімічному підприємству (ДГХП) «Сірка». Тут мохоподібні оселилися одними з перших і з часом сформували рясні, багатовидові обростання. Для відвалів після сірчаного видобутку характерні контрастні кліматичні умови (нестабільний водний і температурний режими, 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 методика досліджень

На території відвалу № 1 зразки мохів *Bryum argenteum* і *Amblystegium serpens* збирали на двох дослідних трансектах північної експозиції (схил і вершина) впродовж вегетаційного сезону 2014 р. Для аналізу використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Для визначення вмісту розчинних вуглеводів застосовували метод У. Дюбойса (Pleshkov, 1976). Оптичну густину розчинів вимірювали на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 490 нм. Вміст цукрів виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Пролін екстрагували та визначали із застосуванням нінгідринового реактиву за методом Л. Бейтса зі співавторами (Bates et al., 1973). Проби фотометрували за довжини хвилі 520 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus. Вміст вільного проліну виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Загальну антиоксидантну активність низькомолекулярних антиоксидантів оцінювали в реакції рослинного екстракту з розчином радикала — 1,1-дифеніл-2-пікридилгідразилом (ДФПГ) за методом В. Бранд-Вільямса зі співавторами (Brand-Williams et al., 1995). Проби фотометрували за довжини хвилі 517 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus. Загальну антиоксидантну активність виражали у відсотках зменшення кількості ДФПГ (таблиця).

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом та обчислювали у відсотках від ваги абсолютно сухої речовини (Mineev, 1979). Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали за допомогою люксметра Ю 116.

В експерименті водний дефіцит створювали додаванням до агаризованого середовища Кнопа поліетиленгліколю (ПЕГ) у концентраціях 1, 2, 3 і 4 %. Спори мохів висівали в стерильних умовах у

чашки Петрі на бакто-агар із різним умістом ПЕГ і вирощували в люмінестаті за контрольованих показників освітлення (2,5–3,0 тис. лк), температури (+20–22° С) та вологості (85–90 %). Спостерігали за характером проростання спор під мікроскопом «Primo Star» безпосередньо в чашках Петрі, не порушуючи стерильності матеріалу. Динаміку проростання спор визначали за підрахунком відсотка пророслих спор упродовж перших двох тижнів після посіву.

Інгібітор метилювання ДНК 5-азациитидин додавали в агаризоване середовище після стерилізації в концентрації 50 мкмоль/л. Регенеранти (фрагменти пагонів) моху *A. serpens* вирощували на середовищі з інгібітором протягом 10 днів, потім переносили на середовище Кнопа для подальшої регенерації й отримання гаметофорів. Контролем слугували рослини, які вирощували на середовищі Кнопа без додавання 5-азациитидину. Через 20 днів гаметофори відсаджували на бакто-агар із різними концентраціями ПЕГ, де вони росли впродовж двох тижнів і надалі рослини використовували для аналізу ядерної ДНК.

Для оцінки вмісту ядерної ДНК застосували методику флуоресцентного фарбування барвником DAPI (4',6'-діамідино-2-фенілндол) (Chazotte, 2011). Інтенсивність флуоресценції ДНК вимірювали в клітинах листків на моторизованому флуоресцентному мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss).

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично (Plokhinskij, 1970).

Результати досліджень та їх обговорення

Досліджено фізіологічні реакції мохів *B. argenteum* та *A. serpens* із різною толерантністю до водного дефіциту. Ці види відрізняються своєю водоутримувальною здатністю та приурочені до різних оселищ на території відвалу після видобутку сірки з доволі відмінними мікрокліматичними умовами. Рослини *A. serpens* ростуть у мікророзниженнях рельєфу, на вологих і затінених ділянках, тому менше залежні від водного дефіциту: навіть у посушливі літні місяці відносна вологість у пагонах була нижчою 38–45 %. Для цього виду характерна життєва форма плетива, що теж засвідчує схильність до умов із помірним водним дефіцитом. Дернини *B. argenteum* трапляються на відкритих місцях, де отримують надлишок світлової енергії. Росли-

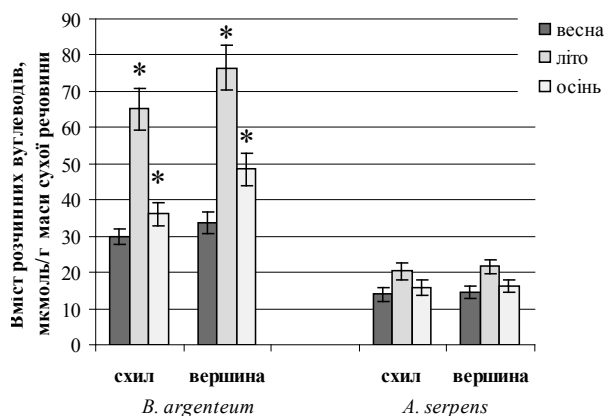


Рис. 1. Вміст розчинних вуглеводів у пагонах *Bryum argenteum* і *Amblystegium serpens* протягом вегетаційного сезону; * — різниця між зразками одного виду моху в межах дослідної трансекти статистично достовірна при $p < 0,05$

Fig. 1. Content of the soluble carbohydrates in *Bryum argenteum* and *Amblystegium serpens* shoots during the vegetative season; * — difference between samples of the same moss species within research transect statistically significant at $p < 0.05$

ни цього виду мають життєву форму низької пухкої дернини, яка сприяє кращому доступу вологи та запобігає надмірному перегріванню пагонів. У весняні місяці в місцезростаннях *B. argenteum* зафіксований найсприятливіший гідротермічний режим (температура на поверхні субстрату становила $+14,2$ – $+21,5^{\circ}\text{C}$, 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 в діапазоні $+21,1$ – $+36,8^{\circ}\text{C}$, а на вершині відвалу підвищувалася до $+40,5^{\circ}\text{C}$, інтенсивність світла — 100–110 тис. лк, вологість субстрату зменшувалася до 4,8–14,2 %. Існування рослин у таких умовах суттєво залежало від механізмів, які захищають організм від висихання та фотоінгібування.

Проаналізовано вміст розчинних вуглеводів у пагонах мохів протягом вегетаційного сезону. В рослинах *A. serpens* визначено невисоку концентрацію цукрів упродовж весняно-осіннього періоду (13,9–16,3 мкмоль/г маси сухої речовини (с.р.)) та незначне їх збільшення в літні місяці (до 21,6 мкмоль/г маси с.р.) (рис. 1).

Вміст осмотично активних речовин суттєво не залежав від експозиції рослин на схилах відвалу. У пагонах *B. argenteum* зафіксовано вище накопичення розчинних вуглеводів: їхній сумарний

вміст у весняні й осінні місяці становив 29,8–48,6 мкмоль/г маси с.р., у червні-липні зростав майже вдвічі. Також відзначено залежність концентрації цих осмопротекторів у пагонах *B. argenteum* від умов місцезростань на відвалі, оскільки вищий вміст вуглеводів відзначено в рослинах із вершини відвалу, де несприятливіші умови водозабезпечення.

Із літературних джерел також відомо про зміну вуглеводного обміну в мохів у бік нагромадження цукрів. Зокрема, у *Syntrichia caninervis* Mitt. і *Plagiomnium acutum* (Lindb.) T.J. Кор. виявлено значне збільшення загального вмісту розчинних вуглеводів у відповідь на дефіцит вологи (Li et al., 2009; Wu et al., 2012). Відомо, що в багатьох видів мохів основну осмопротекторну роль відіграє сахароза. Наприклад, у гаметофіті стійкого до висушування моху *Tortula ruralis* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. вміст сахарози становив майже 10 % від загальної маси сухої речовини, і ця кількість не змінювалася ні в процесі висушування рослини, ні під час регідратації (Glime, 2007). У рослинах *Dicranum majus* Turner, *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm., *Polytrichum commune* Hedw., *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp. і *Tortula ruraliformis* (Besch.) W. Ingham в умовах осмотичного стресу концентрація сахарози досягла 40 % від валового вмісту розчинних вуглеводів (Smirnoff, 1992). На підставі цих результатів можна підсумувати, що досліджувані види мохів упродовж вегетаційного сезону мають неоднакову спрямованість вуглеводного обміну. Рослинам *B. argenteum* властива значна пластичність обмінних процесів, які за стресових впливів зміщені у бік накопичення розчинних вуглеводів, 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 всієї кількості амінокислот виділяють групу «стресових», які беруть участь у загальній відповіді рослинного організму на стрес. До них належать аланін, фенілаланін, аміномасляна кислота та пролін (Ashraf, Foolad, 2008). Кількість вільного проліну у пагонах досліджуваних видів мохів змінювалася упродовж вегетаційного сезону та суттєво зале-

Вміст вільного проліну та загальна антиоксидантна активність у пагонах мохів *Bryum argenteum* й *Amblystegium serpens* протягом вегетаційного сезону

Місце збору рослин на відвалі	Вміст вільного проліну, мкмоль/г маси сухої речовини			Загальна антиоксидантна активність, % зменшення кількості ДФПГ		
	весна	літо	осінь	весна	літо	осінь
<i>Bryum argenteum</i>						
схил	0,36±0,02	0,61±0,03*	0,38±0,02	40,8±2,5	63,2±5,5*	51,2±4,2*
вершина	0,40±0,03	0,64±0,06*	0,42±0,03	45,3±3,2	69,0±4,7*	58,3±3,1*
<i>Amblystegium serpens</i>						
схил	0,12±0,01	0,21±0,01*	0,16±0,01*	29,6±1,4	31,4±1,5	29,4±2,1
вершина	0,11±0,01	0,22±0,02*	0,14±0,01	28,1±1,7	33,2±1,8	30,2±1,8

Примітка: * — різниця між зразками одного виду моху в межах дослідної трансекти статистично достовірна при $p < 0,05$.

жала від їхніх видових особливостей (таблиця). В *A. serpens* його вміст був невисоким і доволі стабільним: у весняно-осінній період зафіксовано 0,12–0,16 мкмоль/г маси с.р. проліну та збільшення концентрації в літні місяці до 0,22 мкмоль/г маси с.р. У пагонах *B. argenteum* відзначено значну пластичність нагромадження цієї амінокислоти залежно від мікрокліматичних умов: її більший вміст протягом усього періоду вегетації порівняно з *A. serpens* і суттєве посилення акумуляції до 0,64 мкмоль/г маси с.р. улітку.

Істотне накопичення проліну також виявлено у пагонах толерантних до висушування мохів *Plagiomnium acutum* і *Syntrichia caninervis* (Li et al., 2009; Wu et al., 2012), у рослинах *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. та *Rhytidadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. за впливу високих температур, осмотичного стресу та важких металів (Lobachevska, 2008). Тобто нагромадження вільного проліну має переважно неспецифічний характер і є складовою загальних клітинних захисних систем. Посилення синтезу проліну у пагонах мохів за стресових умов пояснюється багатограним захисним біологічним ефектом, який виявляється не лише в осморегуляторній і протекторній, а й в антиоксидантній, енергетичній та інших функціях, що забезпечують підтримку клітинного гомеостазу та його перехід у новий адаптивний стан (Ashraf, Foolad, 2008). Таким чином, однією з адаптивних реакцій бріофітів на водний стрес є зміна метаболізму вільних амінокислот, що призводить до збільшення вмісту «стресової» амінокислоти — проліну.

Слід відзначити, що за несприятливих умов у бріофітів важливими компонентами неспецифічних клітинних захисних систем є низькомолекулярні антиоксиданти. Ці сполуки відіграють вагому

роль у разі температурного й осмотичного стресів, за дії важких металів (Seel et al., 1992; Panda, 2000; Кууак, 2007), тому ми проаналізували загальну антиоксидантну активність низькомолекулярних антиоксидантів, яка визначається антирадикальною активністю аскорбінової кислоти, глутатіону, α -токоферолу, флавоноїдів та інших низькомолекулярних сполук (Adedapo et al., 2008).

З літератури відомо, що бріофіти володіють набагато вищим антиоксидантним потенціалом порівняно з судинними рослинами. Це зумовлено як низькомолекулярними антиоксидантами (флавоноїдами, фенольними сполуками, аскорбатом), які у високих концентраціях містяться в їхніх клітинах, так і активністю ферментних систем (Dey, De, 2012), що є важливою адаптивною реакцією мохів до існування в несприятливих умовах середовища.

Виявлено, що у весняні та осінні місяці антиоксидантна активність у пагонах *B. argenteum* становила 40,8–51,2 % і значно підвищувалася спекотного літа (таблиця). Окрім того, зафіксовано збільшення цього показника в рослинах із вершини відвалу. У пагонах *A. serpens* антиоксидантна активність протягом вегетаційного сезону була значно нижчою (28,1–33,2 %) й істотної різниці між рослинами із дослідних трансект не виявлено.

На підставі отриманих результатів можна дійти висновку, що рослинам *B. argenteum* властивий високий рівень мінливості компонентів осморегуляторної системи (вмісту цукрів і проліну) й антиоксидантної активності. Це, очевидно, зумовлено наявністю потужних систем ендогенної регуляції, котрі нівелюють негативну дію факторів середовища. Відомо, що показники, які мають найбільшу пластичність, здебільшого і забезпечують адаптацію рослин до мінливих екологічних умов (Bongers, Porta, 2006). Окрім того, вважають, що піонерним

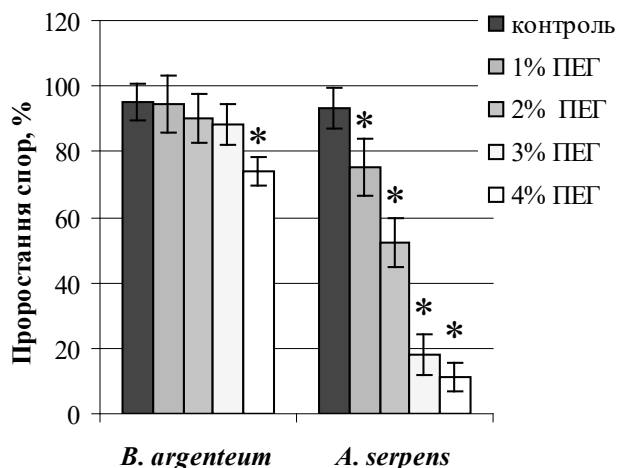


Рис. 2. Проростання спор мохів *Bryum argenteum* й *Amblystegium serpens* на середовищах із поліетиленгліколю (ПЕГ); * — різниця порівняно з контролем статистично достовірна при $p < 0,05$

Fig. 2. Spore germination of mosses *Bryum argenteum* and *Amblystegium serpens* on the medium with polyethylene glycol (ПЕГ); * — difference compared to the control statistically significant at $p < 0.05$

видам (до яких належить *B. argenteum*) властива найвища пластичність морфо-фізіологічних ознак, оскільки вони пристосовуються до дуже гетерогенних умов середовища (Rozendaal et al., 2006). У рослинах *A. serpens* виявлено нижчу мінливість фізіологічних ознак упродовж вегетаційного сезону, що, можливо, зумовлено сприятливішими умовами їхніх місцезростань.

Для підтвердження неоднакового адаптивного потенціалу досліджуваних видів ми здійснили експериментальний порівняльний аналіз проростання спор обидвох видів мохів в умовах водного дефіциту, спричиненого дією ПЕГ концентрацією 1–4 %. Майже 95 % проростання спор виявлено для *B. argenteum* на контрольному середовищі Кнопа та в умовах помірної дефіциту вологи (1–2 % ПЕГ) (рис. 2). Ріст і розвиток протонемних дернин на цих середовищах відбувався, як у рослин контролю. За впливу вищої дози ПЕГ (4 %) проростання спор знижувалося, протонемні дернини слабше галузилися й утворювали менше бруньок гаметофорів порівняно з контролем.

Вплив дефіциту вологи на проростання спор *A. serpens* був більш вираженим, оскільки пригнічення проростання спор до 52–75 % спостерігалося вже за помірної осмотичного стресу (1–2 % ПЕГ).

Суттєво інгібувався ріст протонемі, виявлено вкорочення та потовщення клітин. За впливу 4 % ПЕГ проростало 11,2 % спор, утворювалися аномальні, сферичної форми клітини протонемі, які далі не розвивалися та гинули. Тобто отримані результати свідчать про значно вищу чутливість рослин *A. serpens* до дефіциту вологи порівняно з *B. argenteum*.

У підвищенні стійкості рослин до стресів різної природи важливу роль відіграє епігенетична регуляція експресії генів, яка завдяки метилуванню ДНК й ацетилюванню—деацетилюванню гістонів діє не лише в індивідуальному розвитку рослин, а й у їхніх реакціях-відповідях на різні абіотичні та біотичні стреси, такі як нестача вологи, засолення, УФ-опромінення, вплив знижених або підвищених температур, важких металів, ураження збудниками хвороб (Chinnusamy, Zhu, 2009).

Для вивчення впливу метилування ДНК, як фактора епігенетичного контролю процесів розвитку, досліджували дію 5-азацитину (інгібітору метилування ДНК) на толерантність рослин до дефіциту вологи. В роботі використали вид моху *A. serpens*, який у наших експериментальних дослідженнях показав високу чутливість до водного дефіциту. На низьких концентраціях ПЕГ візуальної селективної дії 5-азацитину не виявлено, але за наявності 4 % ПЕГ у середовищі (на якому не виживали рослини контролю) майже 20 % експлантів, попередньо оброблених інгібітором метилування, регенерували та дали початок дернинам. Фенотипно такі рослини не відрізнялися від контролю. Можна припустити, що в клітинах моху після дії 5-азацитину знизився загальний рівень метилування ДНК; зумовило активацію окремих генів, імовірно, пов'язаних зі стійкістю до водного дефіциту.

Для кількісної оцінки ядерної ДНК та її функціонального стану в умовах водного стресу в клітинах *A. serpens* проаналізовано флуоресценцію ядерної ДНК і встановлено, що ядра клітин дослідних зразків відрізнялися за інтенсивністю світіння (рисунки 3, 4). У клітинах рослин контролю ядра округлої форми, інтенсивність флуоресценції ДНК становила $196,1 \pm 7,9$ відн. од. Із наростанням осмотичного стресу в середовищі ядра набували більш овальної форми, світіння ДНК — неоднорідності, що свідчило про зміну її функціонального стану. Інтенсивність флуоресценції ДНК знижувалася майже в 2,5 раза. Подібні результати отримано й у

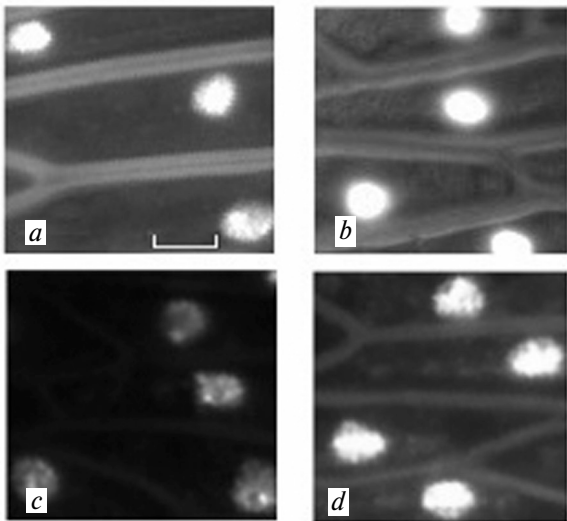


Рис. 3. Флуоресценція ядерної ДНК у клітинах *Amblystegium serpens*: *a* — контроль; *b* — післядія 5-азацитину; *c* — 3 % ПЕГ; *d* — післядія 5-азацитину + 3 % ПЕГ; штрих = 5 мкм

Fig. 3. Fluorescence of the nuclear DNA complex in the *Amblystegium serpens* cells: *a* — control; *b* — 5-azacytidine aftereffect; *c* — 3 % PEG; *d* — aftereffect of 5 - azacytidine + 3 % PEG; bar = 5 μ m

дослідженнях із судинними рослинами. Наприклад, показано, що вплив водного дефіциту в рослинах *Pisum sativum* L. також призводив до зміни функціонального стану ДНК; це зумовлено гіперметилуванням специфічних ГЦ-сайтів у геномі (Labra et al., 2002).

У наших дослідженнях ефект 5-азацитину проявлявся в інтенсивнішому світінні ядерної ДНК порівняно з контролем, що, імовірно, було результатом деметилування численних сайтів ДНК та їхньої активації.

В умовах дефіциту вологи більшу інтенсивність флуоресценції ядерної ДНК зафіксовано в клітинах гаметофорів, попередньо оброблених 5-азацитином, порівняно з рослинами, необробленими інгібітором. Тобто отримані результати вказують на можливу участь епігенетичних механізмів у підвищенні толерантності рослин *A. serpens* до водного дефіциту. Для докладнішого їх розкриття подальша робота буде спрямована на дослідження післядії 5-азацитину на білковий синтез, вміст осмолітів та активність ферментів антиоксидантного захисту.

Відомо, що інгібітор метилування ДНК сприяв підвищенню стійкості моху *Tortula modica* R.H. Zander до ртуті та пришвидшував проростання спор *Funaria hygrometrica* Hedw. у темря-

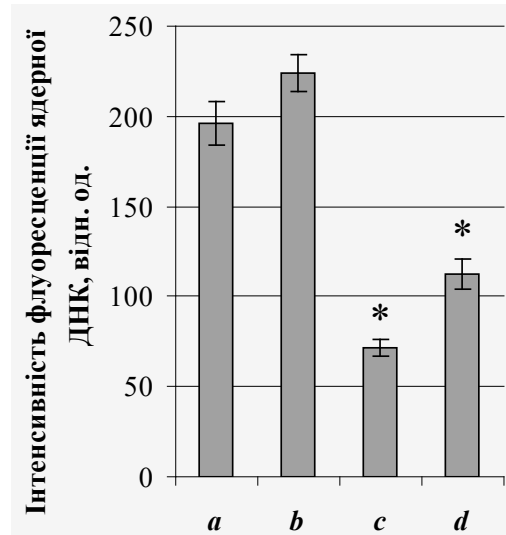


Рис. 4. Інтенсивність флуоресценції ядерної ДНК у клітинах *Amblystegium serpens*. Умовні позначення, як на рис. 3; * — різниця між зразками статистично достовірна при $p < 0,05$

Fig. 4. The fluorescence intensity of the nuclear DNA in the *Amblystegium serpens* cells. Symbols indicate as in Fig. 3; * — the difference between the samples statistically significant at $p < 0.05$

ві (Khorkavtsiv et al., 2008; Khorkavtsiv, Kit, 2013). 5-азацитин стимулював гіпометилування ДНК *Oryza sativa* L. Це спричинювало повне деметилування промоторної ділянки гена резистентності до патогена й вищу стійкість рослин до збудника інфекції *Xanthomonas oryzae* (Akimoto et al., 2007). Тобто епігенетична регуляція є вагомим фактором, що впливає на виживання рослин у стресових природних умовах.

Висновки

На відвалі після видобутку сірки за несприятливого гідротермічного режиму в обох мохів виявлено збільшення загальної антиоксидантної активності низькомолекулярних антиоксидантів і нагромадження в клітинах осмотично активних речовин — розчинних вуглеводів і вільного проліну, які забезпечують регуляцію осмотичного тиску та захист субклітинних структур.

Комплекс неспецифічних захисних реакцій в умовах дефіциту вологи подібний у *B. argenteum* й *A. serpens*. Однак толерантніші до водного стресу рослини *B. argenteum* мають більшу пластичність компонентів осморегуляторної системи й антиоксидантної активності у відповідь на дію стресового

чинника, що сприяє підтриманню гомеостазу організму за несприятливих умов.

Адаптація мохів до водного дефіциту може реалізуватися з участю епігенетичних систем.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adedapo A., Jimoh F., Afolayan A., Masika P. Antioxidant activities and phenolic contents of the methanol extracts of the stems of *Acokanthera oppositifolia* and *Adenia gum-mifera*, *Complementary and Alternative Medicine*, 2008, **8**(54), pp. 46–254.
- Akimoto K., Katakami H., Kim H.-J. Epigenetic inheritance in rise plants, *Ann. of Bot.*, 2007, **100**, pp. 205–217.
- Ashraf M., Foolad M.R. Role of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance, *Environmental and Experimental Botany*, 2008, **59**, pp. 206–216.
- Baisheva E.Z. *Uspechi sovremennoj biologii*, 2007, **127**(3), pp. 316–333. [Байшева Э.З. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны // *Успехи современной биол.* — 2007. — **127**(3). — С. 316–333].
- Bates L.S., Waldern R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant Soil*, 1973, **39**, pp. 205–207.
- Bongers F., Popma J. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species, *Oecologia*, 2006, **75**(4), pp. 625–632.
- Brand-Williams W., Cuvelier M.E., Berset C. Use of free radical method to evaluate antioxidant activity, *Lebensm. Wiss. Technol.*, 1995, **28**, pp. 25–30.
- Chazotte B. Labeling Nuclear DNA Using DAPI. In: *Cold Spring Harbor Protocols*, NY: Cold Spring Harbor Press, 2011, pp. 83–86.
- Chinnusamy V., Zhu J.-K. Epigenetic regulation of stress responses in plants, *Plant Biology*, 2009, **12**, pp. 1–7.
- Dey Abhijit A., De Nath J. Antioxidative Potential of Bryophytes: Stress Tolerance and Commercial Perspectives: A Review, *Pharmacologia*, 2012, **3**(6), pp. 1246–1258.
- Glime J.M. *Physiological Ecology*. In: *Bryophyte Ecology*, 2007, vol. 1, available at: <http://www.bryocol.mtu.edu/> (accessed 15.08.2015).
- Khorkavtsiv Ya.D., Ripetskij R.T., Kit N.A. In: *Biologhija kletok rastenij in vitro i biotekhnologija: sb. tezisov dlja IX mezhdunar. konf.*, Moscow: MNU, p. 432. [Хоркавців Я.Д., Рипецкий Р.Т., Кит Н.А. Стабильность клеточной дифференцировки проростков мха *Funaria hygrometrica* Hedw. / *Биология клеток растений in vitro и биотехнология: сб. тезисов для IX междунар. конф.* — М., 2008. — С. 432].
- Khorkavtsiv Ya.D., Kit N.A. *Ukr. Bot. J.*, 2013, **70**(1), pp. 81–87. [Хоркавців Я.Д., Кит Н.А. Про стійкість проростання спор і регенерації листків мохів до сполук ртуті та сірки // *Укр. ботан. журн.* — 2013. — **70**(1). — С. 81–87].
- Kuyak N.Ya. *Chornomors'k. botan. zhurn.*, 2007, **3**(1), pp. 56–64. [Кияк Н.Я. Особливості накопичення іонів свинцю та їх вплив на стан прооксидантно-антиоксидантної системи у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. // *Чорноморськ. ботан. журн.* — 2007. — **3**(1). — С. 56–64].
- Kuyak N.Ya., Bun'о L.V. *Biologhichni studiji*, 2012, **6**(3), pp. 165–176. [Кияк Н.Я., Буньо Л.В. Механізми пристосування моху *Vrium argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // *Біол. студії.* — 2012. — **6**(3). — С. 165–176].
- Labra M., Ghiani A., Citterio S., Sgorbati S., Sala F., Van-nini C., Ruffini-Castiglione M., Bracale M. Analysis of Cytosine Methylation Pattern in Response to Water Deficit in Pea Root Tips, *Plant Biology*, 2002, **4**(6), pp. 694–699.
- Li Y., Sperry John S., Shao M. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance, *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **66**, pp. 341–346.
- Lobachevska O.V. *Chornomors'k. botan. zhurn.*, 2008, **4**(2), pp. 230–236. [Лобачевська О.В. Вміст вільного проліну та активність антиоксидантного захисту у мохоподібних за стресових умов // *Чорноморськ. ботан. журн.* — 2008. — **4**(2). — С. 230–236].
- Mineev V.H. *Praktykum po ahrokhymyi*, Moscow: Izd-vo MGU, 1979, 304 pp. [Минеев В.Г. *Практикум по агрохимии.* — М.: Изд-во МГУ, 1979. — 304 с.].
- Panda S.K. Heavy metal phytotoxicity induces oxidative stress in moss, *Taxithelium* sp., *Curr. Sci.*, 2000, **84**, pp. 631–663.
- Pleshkov V.P. *Praktykum po byokhymyi rastenyi*, Moscow: Kolos, 1976, 129 pp. [Плешков В.П. *Практикум по биохимии растений.* — М.: Колос, 1976. — 129 с.].
- Plokhinskij N.A. *Vyometryua*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 367 pp. [Плохинский Н.А. *Биометрия.* — М.: Изд-во МГУ, 1970. — 367 с.].
- Proctor M.C.F., Oliver M.J., Wood A.J., Alpert P., Stark L. R., Cleavitt N.L., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review, *Bryologist.*, 2007, **110**(4), pp. 595–621.
- 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, **20**, pp. 207–216.
- Seel W.E., Hendry G.A.F., Lee J.A. The combined effects of desiccation and irradiance on mosses from xeric and hydric habitats, *J. Exper. Bot.*, 1992, **43**, pp. 1023–1030.
- Smirnoff N. The carbohydrates of bryophytes in relation to desiccation tolerance, *J. Bryology*, 1992, **17**, pp. 185–191.
- Wu N., Zhang Y.M., Downing A., Zhang J., Yang Ch. Membrane stability of the desert moss *Syntrichia caninervis* Mitt. during desiccation and rehydration, *J. of Bryology*, 2012, **34**(1), pp. 1–8.
- Zivkovic T., Quartacci M.F., Stevanovic B., Marinone F., Navari-Izzo F. Low-molecular weight substances in the poikilohydric plant *Ramonda serbica* during dehydration and rehydration, *Plant Sci.*, 2005, **168**, pp. 105–111.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 07.09.2015 р.

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. Адаптація бриофітов к водному дефіциту на території отвала в местах добычи серы. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 566—573.

Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Стефаника, 11, г. Львов, 79005, Украина

Изложены результаты исследований адаптивных реакций мхов с разной чувствительностью к дефициту влаги — *Bryum argenteum* и *Amblystegium serpens* на территории отвала в местах добычи серы. В условиях неблагоприятного гидротермического режима в побегах мхов выявлено увеличение общей антиоксидантной активности низкомолекулярных антиоксидантов и накопление осмотически активных веществ — растворимых углеводов и свободного пролина. Более толерантные к водному стрессу растения *Bryum argenteum* обладают значительной пластичностью компонентов осморегуляторной системы и антиоксидантной активности на протяжении вегетационного сезона. Показано, что адаптация к водному стрессу может реализовываться с участием эпигенетических систем.

Ключевые слова: водный дефицит, растворимые углеводы, пролин, антиоксидантная активность, сезонные изменения, флуоресценция ДНК, бриофиты.

Kyyak N.Ya., Khorkavtsiv Ya.D. Adaptation of the bryophytes to water deficit in the dump area at sulfur deposit sites. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 566—573.

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Science of Ukraine
11, Stefanyk Str., Lviv, 79005, Ukraine

The article presents results of the investigations of adaptive reactions of the bryophytes with different sensitivity to water deficit, *Bryum argenteum* and *Amblystegium serpens*, in the dump area of sulfur deposits. Under the unfavorable hydrothermal conditions, an increase of total antioxidant activity of low-molecular antioxidants in the moss shoots, as well as accumulation of osmotically active substances, soluble carbohydrates, and free proline, were found. It was established that more tolerant to water stress plants of *Bryum argenteum* have considerably higher plasticity of the osmotically regulated system components and antioxidant activity during the vegetative season. It was shown that epigenetic systems can be involved in adaptation to water stress.

Keywords: water deficit, soluble carbohydrates, proline, antioxidant activity, seasonal changes, DNA fluorescence, bryophytes.

НОВІ ВИДАННЯ

Сіохін В.Д., Александров Б.Г., Черничко В.І., Дубина Д.В., Волох А.М., Машюра О.В., Мальцева І.А., Андрюшенко Ю.О. Оцінка ландшафтного та біологічного різноманіття інтегральними біологічними індикаторами та маркерами / Мелітопольський державний педагогічний університет імені Б. Хмельницького, Інститут морської біології НАН України, Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. — Мелітополь: МДПУ імені Б. Хмельницького, 2014. — 153 с.

Визначено та обґрунтовано ефективність біологічних індикаторів і видів маркерів для контролю за станом біорізноманіття водно-болотних угідь, степових та солончакових наземних ділянок; біорізноманіття гірлових зон малих і середніх річок регіону; острівних біотопічних комплексів; крайових біотопів літорально-прибережної зони Чорного моря; рослинності та її угруповань; водоростей і гідробіонтів щодо діагностування стану водних і наземних екосистем; сезонних та міграційних орнітологічних комплексів на природних і трансформованих територіях з антропогенним навантаженням. Отримані результати можна використати для діагностування умов існування окремих видів і біотичних комплексів і екосистем півдня України, розробки менеджменту природних територій, практичних дій щодо охорони видів і створення регіональних моніторингових програм на видовому й екосистемному рівнях.

Для фахівців у галузі екології, орнітології, екологічного менеджменту, студентів та аспірантів відповідних спеціальностей.