



Я.Д. ХОРКАВЦІВ, Н.А. КІТ

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, м. Львів, 79005, Україна
morphogenesis@mail.lviv.ua

ОСОБЛИВОСТІ ПРОРОСТАННЯ СПОР МОХІВ ЗАЛЕЖНО ВІД ВОДНОГО СТРЕСУ, рН І ТЕМПЕРАТУРИ

К л ю ч о в і с л о в а: мохи, життєздатність спор, водний потенціал, екологічні фактори

Вступ

На відміну від судинних рослин, високу оводненість мохів забезпечує головню екстрацелюлярна вода, а пойкилогідричність є загальною властивістю бріофітів (Glime, 2006). Нові тенденції в дослідженні толерантності мохів, зокрема їхньої біології, структурних та фізіологічних властивостей, життєвої стратегії в різних, часто екстремальних екологічних умовах, сприяють повнішій оцінці пойкилогідричності (Proctor, 2000, 2001).

Важливим аспектом альтернативної форми адаптації мохоподібних до життя на суші є толерантність вегетативних органів до висушування. Різні види, частіше однорічні, в нестійких місцезростаннях формують банк діаспор — основний матеріал поширення рослин, насамперед у посушливих умовах (Proctor, 2008). Заселення спорами ефективніше, ніж вегетативними пропагулами чи гемами, оскільки спори утворюються в результаті мейозу, вони малі і можуть переноситися вітром на значні відстані. Екологічна роль розмноження бріофітів спорами полягає в їхньому нерівномірному розсіюванні від батьківських © Я.Д. ХОРКАВЦІВ, Н.А. КІТ, 2014

форм, колонізації нових субстратів і потенційній інтраклональній різноманітності виду (Shaw et al., 2011). Це важливо для всіх видів, але особливо для тих, які мають короткий життєвий цикл й обмежену площу заселення.

Проростання спор залежно від екологічних факторів у природних умовах — маловивчене явище (Sundberg, Rydin, 2002). Можливості здійснення таких досліджень вкрай обмежені, тому частіше взаємні екологічні впливи на проростання і ріст мохів вивчають *in vitro* (Wiklund, Rydin, 2004). Ми ще доволі мало знаємо, що відбувається в період від висипання спор з коробочки до формування нових гаметофорів у природних умовах і як взаємовплив екологічних факторів може посилити розвиток і сприяти розселенню виду. Вивчення екофізіологічних особливостей поновлення мохів є підставою для визначення екологічної ролі розмноження спорами, спрямованого на підтримання середовища власного існування.

Метою цього дослідження було визначити толерантність проростання спор мохів до дегідратації залежно від взаємовпливу екофізіологічних чинників — водного дефіциту, температури та кислотності субстрату.

Матеріали та методика досліджень

Для оцінки процесу проростання спор у різних умовах водного дефіциту, температури та рН середовища були відібрані чотири поширені види з різною життєвою стратегією і приуроченістю до екологічних умов: *Ceratodon purpureus* (Brid.) Lindb., *Tortula modica* R.H. Zander (*Pottia intermedia* (Turner) Fűrnr.), *Funaria hygrometrica* Hedw., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. Виконана робота стала одним із подальших етапів дослідження стійкості проростання спор мохів до екстремальних мікрокліматичних умов (Хоркавців, Кіт, 2013).

Водний дефіцит створювали поліетиленгліколем (ПЕГ 6000), додаючи ПЕГ до 0,75 % живильного агаризованого середовища. Для приготування концентрацій ПЕГ використали нелінійну модель, запропоновану N. Money (1989), й отримали розчини ПЕГ від 2,4 % до 15 %, які в живильному середовищі стимулювали осмотичний потенціал — 0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 2,5 — МПа.

Різні значення рН (3, 4, 5, 6, 7) отримували підкисленням живильного середовища Кнопа 0,1 н. розчином HCl або підлужненням 0,1 М розчином NaOH (Wiklund, Rydin, 2004; Паршикова та ін., 2010). Осмотичний тиск визначали в клітинах листків гаметофорів мохів рефрактометричним методом (Гусев, 1960).

У чашки Петрі на бакто-агар із різним водним потенціалом і рН висівали спори мохів та виставляли для пророщування в люмінестат із фотоперіодом 16/8 год, інтенсивністю освітлення 2500 лк і температурою 20° С. В іншому досліді на середовище з різним водним потенціалом висівали спори, попередньо замочені в стерильній воді та витримані 24 год за температури +39° С або –2° С. Спостереження за проростанням спор й утворенням проростків починали на 5-й день після висіву й закінчували на 20-й день, відповідно до завдання досліді.

Для аналізу впливу висушування на проростання спор їх висипали з коробочок у сухі бюкси, які накривали пергаментом і витримували у люмінестаті від 12 до 80 діб. Після висушування спори висівали на бакто-агар і протягом 10–15 днів стежили за їхнім проростанням.

У контрольному варіанті рослини вирощували на агаризованому живильному середовищі Кнопа рН 5,5 без додавання ПЕГ. Водний потенціал середовища без ПЕГ приймали за 0. Усі досліді по-вворювали тричі, дані опрацьовували статистично (Лакин, 1990).

Результати досліджень та їх обговорення

Високий показник виживання мохів завдяки швидкому поновленню вмісту води (навіть до 500 %) та нормалізації метаболізму після періоду посухи є стратегічною властивістю бріофітів (Proctor, 2008). Незважаючи на те, що бріофіти високотолерантні до висушування, стадія проростання спор й утворення проростків особливо вразлива до нестачі води. В умовах високого водного потенціалу –2,5, –2,0 МПа проростали спори *Ceratodon purpureus*, *Tortula modica*, *Pohlia nutans* і не проростали спори *Funaria hygrometrica* (табл. 1). Нестача води від –1,0 МПа інгібувала проростання 70 % спор *F. hygrometrica*, а водний дефіцит у –1,5 МПа був летальним для їхнього росту. Спори всіх видів проростали на третій–п'ятий день і на десяту добу досягали максимуму. Не було істотної відмінності у швидкості проростання спор між контролем і –0,5 МПа водним потенціалом. У *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* на –2,0 МПа чисельність пророслих спор знизилася до 14–20 %, а на –2,5 МПа у *C. purpureus* і *T. modica* — до 5–7 % (табл. 1). Діапазон стійкості проростання спор був у межах –0,5 — –2,5 МПа, тобто, за винятком *F. hygrometrica*, інші види є стійкішими до низького водного потенціалу. Всі проаналізовані види приурочені до місць з нестачею вологи через непостійне зволоження або майже сухі літні місяці, однак, як свідчать результати дослідження, для *F. hygrometrica* такі обмеження мають нижчі значення. Водночас високий дефіцит води призводив до морфологічних дефектів: спори збільшувались, інколи у п'ять разів, проростки були видозмінені, овальні, у *T. modica* — пластинчасті, ріст неконтрольований, а клітинні поділи — поодинокі.

Якщо судинні рослини у посушливих умовах сформували резистентну стратегію шляхом

Таблиця 1. Кількість пророслих спор мохів залежно від водного потенціалу (%) і рН середовища 5,5

Водний потенціал, — МПа	<i>F. hygrometrica</i>	<i>P. nutans</i>	<i>C. purpureus</i>	<i>T. modica</i>
	Пророслі спори, %			
0	94,0 ± 0,5	95,0 ± 1,2	89,6 ± 2,1	90,0 ± 1,1
0,5	90,5 ± 1,2	95,7 ± 1,1	90,4 ± 1,9	84,5 ± 2,4
1,0	30,6 ± 1,8	68,6 ± 2,0	40,9 ± 2,2	60,3 ± 1,6
1,5	0	60,0 ± 2,0	46,1 ± 1,6	51,6 ± 0,4
2,0	0	14,0 ± 3,1	20,0 ± 1,1	16,4 ± 0,2
2,5	0	0	7,3 ± 1,7	5,1 ± 0,2

розвитку спеціалізованих структур, то мохи витримують посуху як завдяки спеціалізованим і неспеціалізованим вегетативним органам, так і толерантності до висушування. Осмотичний тиск є фізіологічною ознакою стійкості до дефіциту води і в природній популяції мохів він вищий, аніж у лабораторній культурі. Так, осмотичний тиск у клітинах листків природних зразків, які мінливо зазнають впливу екстремальних температур і нестачі води, у *Ceratodon purpureus* становив 28,7 атм, у *Tortula modica* і *Pohlia nutans* — 24,8 атм, у *Funaria hygrometrica* — 13,3 атм. У листках гаметофорів експериментального клону *T. modica* $\pi = 17,5$ атм. У клітинах жилки й основи листка *C. purpureus* і *P. nutans*, а також у верхівкових клітинах молодих листків осмотичний тиск був вищим (30,5 — 34,2 атм), аніж у середній частині листової пластинки, найнижчий — в основі крайових клітин листка (22,0 атм). Осмотичний градієнт посилює поглинальну здатність цитоплазми клітин від верхівки до основи і вздовж жилки листка. Дослідження стійких до висихання пойкилогідричних мохів свідчать, що величина осмотичного тиску не загрожує життєдіяльності клітин, і після зволоження цей показник повертається до вихідної величини разом із відновленням фотосинтетичної активності (Proctor, 2001; Кияк, Баїк, 2011).

Зміни осмотичного тиску в клітинах листків гаметофорів визначено для різних мохоподібних — зокрема, печіночників і листяних мохів, але принципової залежності між збільшенням осмотичного тиску і рівнем посухостійкості мохів не виявлено (Библь, 1965; Proctor, 2001). Наприклад, осмотичний тиск водного моху *Brachythecium revulare* — 24—25 атм, тоді як у мезофітного моху *Plagiothecium denticulatum* — 14,5—17,5 атм (Библь, 1965). Проте для кожного конкретного виду залежність осмотичного тиску від вологості місцезростання цілком очевидна: цей показник у

сухих місцях вищий, аніж у вологих. У будь-якому разі залежність між величиною осмотичного тиску і посухостійкістю не можна розглядати як загальну властивість, однак її можна використати для пояснення деяких випадків. Так, осмотичний тиск за нестачі води може збільшити всмоктувальну силу; нагромадження осмотично активних речовин сприяє захисту цитоплазми від коагуляції і висихання, і попри підвищення водного дефіциту, гальмує в'янення; збільшення осмотичного тиску пов'язують також зі зниженням транспірації (Библь, 1965). За умов експериментально імітованого розчином ПЕГ 6000 водного дефіциту відбувалися морфологічні зміни протонеми *Tortula modica* — фрагментація столону на окремі тонкостінні, короткі клітини, толерантні до висушування та з більшою життєздатністю (Хоркавців, Лобачевська, 2011).

Безперечно, успішне проростання спор і виживання мохів насамперед залежать від вологості, проте для різних видів і на різних субстратах істотне значення має взаємний вплив вологості і рН (Sundberg, Rydin, 2002). У стійкіших до водного дефіциту видів *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* визначали життєздатність за різних умов температурного і водного режиму та кислотності субстрату. Результати проростання спор *C. purpureus* і *T. modica* на середовищі з різним водним потенціалом і значеннями рН наведені на рисунках 1, 2. Висока вологість сприяла проростанню спор обох видів на субоптимальних значеннях рН (рис. 1). За водного потенціалу 0, -0,5 МПа спори *C. purpureus* проростали на кислому середовищі — рН 3—4, а проростки чутливішої *T. modica* утворювалися лише на рН 4 (рис. 1). Зниження ψ_w до -1,5 МПа інгібувало проростання спор *C. purpureus* на рН 4 майже до 10 %, а спори *T. modica* гинули. Отже, вища зволоженість сприяла проростанню спор на оптимальних рН 3, 4 і навпаки.

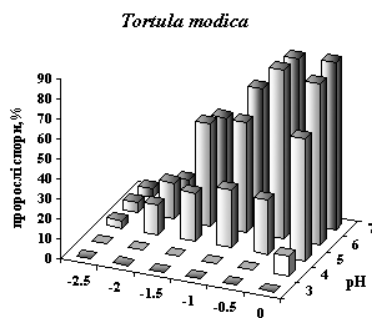
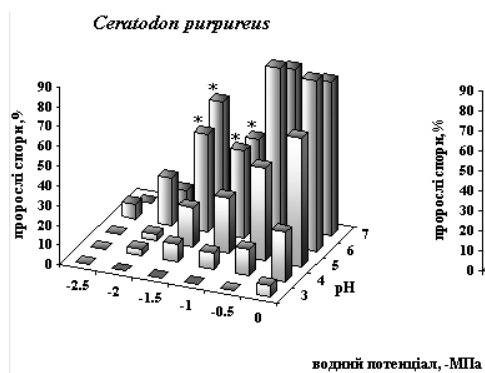


Рис. 1. Відсоток пророслих спор *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* залежно від водного потенціалу і рН; * позначено різницю між ψ_w -1,5 і -1,0

Fig. 1. Percentage of germinated spores of *Ceratodon purpureus* and *Tortula modica* depending on water potential and pH; the difference is marked between ψ_w -1.5 and -1.0 MPa

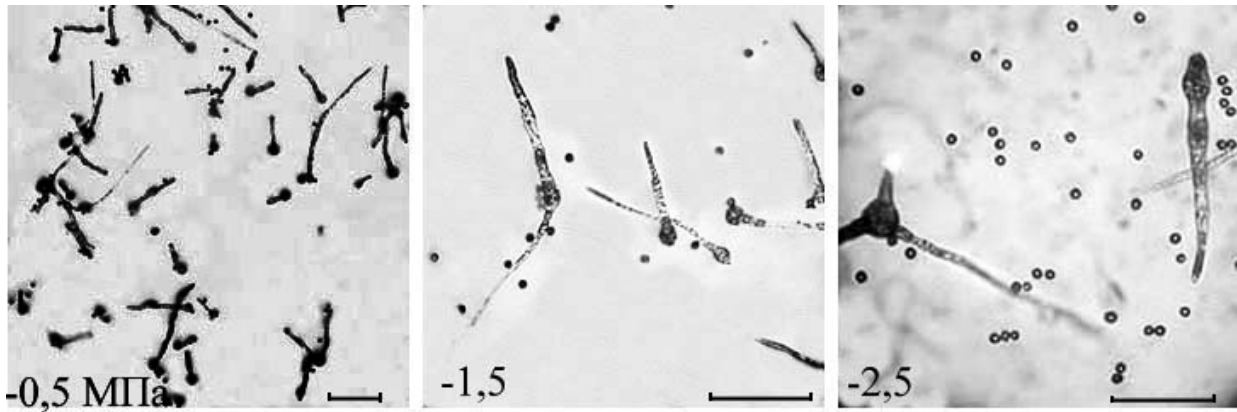


Рис. 2. На живильному середовищі з різним значенням водного потенціалу пророслі та непророслі спори *Ceratodon purpureus*; штрих = 150 мкм

Fig. 2. Germinated and not germinated spores of *Ceratodon purpureus* on nutrient medium with various meanings of water potential; bar = 150 μm

Активация проростання спор починалася на рН 5 і корелювала із вмістом води. До нестачі води ($-2,5$ МПа) і кислотності чутливішими були спори *Ceratodon purpureus*, 10–15 % яких проросли лише на рН 6, а 5–7 % спор *Tortula modica* — на рН 5, 6, 7, однак із запізненням на 10–20 діб. Особливістю *C. purpureus* слід вважати те, що на рН 6, 7 і нижчому водному потенціалі ($-1,5$ МПа) спори проростали краще, ніж на вищому $-1,0$ МПа (рис. 1). Час проростання також може свідчити про толерантність спор до низького вмісту води та їхню життєздатність. Отже, поєднання несприятливих умов водного потенціалу і кислотності субстрату є високотоксичним для спор мохів, але за великого значення $\psi_{\text{в}}$ спори можуть проростати на кисліших субстратах. Тобто в природному середовищі за високого зволоження і кислотності субстрату з'являється обмежене в часі вікно для успішної колонізації субстрату і поширення мохів у стресових умовах. На нейтральному рН спори краще проростали на нижчому зволоженні ($-0,5$ МПа), ніж на вищому (рис. 1). До того ж, за водного дефіциту спори життєздатніші від фрагментів гаметофорів, тому поширення спорами ефективніше для заселення, ніж вегетативне розмноження.

Відповідно експериментальну модель проростання спор можна подати таким чином: за нелімітованого вмісту води і рН середовища 5,5 проростало 50 % спор *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* упродовж 10 діб, на рН 4—15 % спор *T. modica* і 20 % *C. purpureus*, на дуже кислому середовищі (рН 3) проростало 5 % спор *C. purpureus*; кількість пророслих спор через 25 діб збільшувалася до

25 %. Тривалість проростання 50 % спор *T. modica* і *C. purpureus* на рН 6 і 7 скорочувалася до трьох днів, а на рН 4 і 5 — до п'яти. Низький вміст води $\psi_{\text{в}} -2,5$ і рН 3, 4 виявилися несумісними для проростання спор *C. purpureus* і *T. modica*.

Проростки та протонема були чутливішими до кислих рН — 4 і 5, ніж спори, особливо на низькому водному потенціалі. Так, проростки *Tortula modica* гинули на $\psi_{\text{в}} -1,0$ МПа, але на рН 6 і 7 та $\psi_{\text{в}} -2,0$ МПа клітини ділилися (1–2 мітози/добу), протонема *Ceratodon purpureus* і *T. modica* повільно росла й утворювала дернинку. Істотніший вплив рН на ріст протонеми, ніж на проростання спор, встановлено для видів *Splachnum* Hedw. (Cameron, Wyatt, 1989), так само *Sphagnum* Hedw. й інші бріюфіти схильні до середовища з нижчими значеннями рН. Важко визначити роль кислого рН для більшої території, але можна стверджувати його безпосереднє значення в мікросередовищі (Haraguchi, 1996).

Експериментальні дослідження одночасного впливу водного потенціалу і рН на проростання спор мохів, до певної міри, можна використати для пояснення впливу стресових факторів у природних умовах. Наприклад, з'ясовано, що вологість обмежує життєздатність спор *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* на кислому рН і з мінімальним значенням водного потенціалу для проростання спор на рН 3–4 є $\psi_{\text{в}} -0,5$ МПа. Отже, незважаючи на приуроченість переважно до лужних субстратів (6,1–6,8), ці види можуть поселятися в мікроумовах кислого рН, причому *T. modica* на кислому середовищі має більше шансів вижити, ніж

C. purpureus. Підтвердженням є те, що на південних схилах відвалів після сірчаного видобутку, за низької вологості і слабокислого рН 5,5–6,0, дернина *T. modica* утворювала спорогони, натомість жодного разу не знаходили дернин *C. purpureus* (Хоркавців, Кіт, 2013). Зазвичай *C. purpureus* і *T. modica* швидко колонізують порушені субстрати і не ростуть на сильно кислих рН (3, 4) за низької зволоженості субстрату, краще переносять низькі температури, ніж високі, але добре приживаються в мікроумовах з високою водоутримувальною здатністю і низьким рН. Інші види, наприклад *Pohlia nutans*, росте на торф'яному ґрунті, поміж куртин сфагнів і рН 3, а *Buxbaumia viridis*, незважаючи на кисле рН, оселяється на вологій деревині (Wiklund, Rydin, 2004).

Як правило, лімітуючі фактори не діють поодиночі. Рослини реагують на комплексні взаємовпливи екологічних чинників, їхній ріст і розвиток, наприклад, у посушливих умовах, залежать від сезонних температурних змін, діапазон яких для біологічних систем досить вузький (Proctor, 2008). Пристосування мохів до крайніх температур пояснюється тим, що температурна стійкість і пойкилогідричність мають вирішальне значення в життєвій стратегії, не обмежують їхній життєвий простір навіть там, де температура періодично різко змінюється. Фізіологічні ж реакції рослин на зміни температури прямо залежать від кількості світла і вологості. Так, за температури повітря 30,1° С поверхня сухої подушки *Tortula ruralis* нагрівалася до 54,8° С, а в гумусі під дерниною *Polytrichum piliferum* — навіть до 69,5° С (Библь, 1965). Лишайники, які щільно прилягають до ґрунту, нагріваються інколи більше, ніж поверхня ґрунту. За даними О. Ланге [цит. за Glime, 2006], найвища температура в таломі лишайника *Cladonia furcata var. palmaea* була 66° С, t° ґрунту — 65° С. Найвищу температуру (60° С) визначили у природних умовах в мохових дернинах *Polytrichum piliferum*, *Abietinella abietina* (65° С), *Tortula ruralis* і *Racomitrium canescens* (70,6° С).

У наших кліматичних умовах температура на поверхні ґрунту може сягати 60° С. Отже, в таких місцезростаннях аналогічні температурні величини можна виявити і в дернинах мохів, оскільки сухі мохи мають незначну теплопровідність й можуть сильно нагріватися навіть протягом короткочасного сонячного освітлення.

Щоб дізнатися, як впливає висушування на втрату води і життєздатність спор, ми визначили відсоток пророслих спор *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* після тривалого перебування на відкритому повітрі, t 20° С (рис. 3). Результати аналізу засвідчують високу толерантність обох видів до висушування. Через 60 днів було близько 30 % пророслих спор *C. purpureus* і 10 % *T. modica*, чітка відмінність виявилася на 80-у добу, коли спори *T. modica*, на відміну від *C. purpureus*, не проросли (рис. 3). Можливо, це пов'язано з особливостями життєвого циклу і дозріванням спор *C. purpureus*, зазвичай, навесні, а *T. modica* — восени, відповідно, спостерігаємо триваліше зберігання спор *C. purpureus* у посушливих умовах й адаптацію до них. Після висівання і рознесення дрібних спор на певні відстані від батьківських форм це може підвищити шанси витримати посушливий період і закріпитися на нових субстратах. Тому високий показник виживання мохів завдяки швидкому поновленню відносного вмісту води (навіть до 500 %) та нормалізації метаболізму після періоду посухи, коли водний потенціал міг бути навіть –500 МПа, є стратегічною властивістю бріофітів (Proctor, 2000).

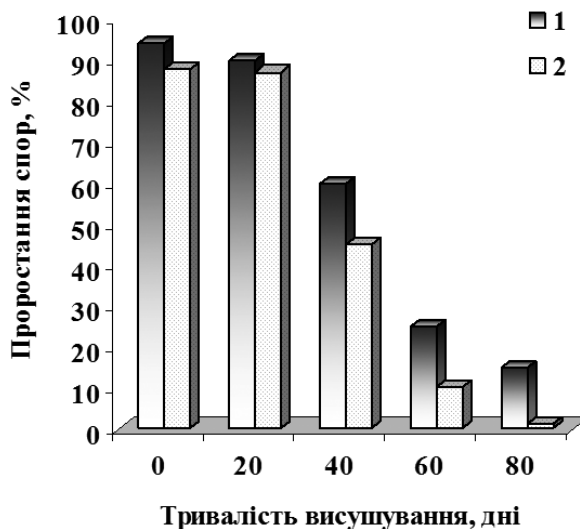


Рис. 3. Проростання спор після висушування на фільтрувальному папері у відкритих чашках Петрі, температура +20° С: 1 — *Ceratodon purpureus*, 2 — *Tortula modica*

Fig. 3. Spores germination after drying on filter paper in closed Petri dishes at 20° C; 1 — *Ceratodon purpureus*, 2 — *Tortula modica*

Проте 80 діб — це відносно короткий період життєздатності спор *Ceratodon purpureus*, порівняно з іншими видами бріофітів, а також папоротей (Lloyd, Klekowski, 1970; Dalen, Söderström, 1999). Життєздатність мохоподібних після висушування залежить від температурних умов, а час виживання толерантних видів лінійно пропорційний до абсолютної величини і вимірюється хвилинами за температури 100°C і місяцями або роками — за 0° С (Tuba et al., 1996). Така фізіологічно обумовлена стійкість органів розмноження мохів до водного дефіциту забезпечує тривале збереження банку спор в екстремальних температурних умовах та життєздатність у післястресовий період.

Активність проростання спор часто корелює з оптимальними для життєздатності проростків температурами й акліматизація мохів до сезонних температурних змін варіює в межах субоптимальних температур січня (–10° С) і серпня (+35° С). Спори *Mnium horrum* і *Plagiomnium undulatum* проростали краще за 20° С, ніж за 10° С (Newton, 1972). R. Glime і P. Acton (1979) визначили вплив різних температур на фотосинтез *Fontinalis duriaei* і показали, що максимальний ріст гаметофорів *F. duriaei* відбувався навесні і пік асимілятів припадав на 5400 лк і 10° С, а в лабораторних умовах за температури понад 20° С ріст уповільнювався. Розвиток рослин залежав від передісторії онтогенезу моху, тобто від життєвої стратегії, яка сприяла адаптації до нових умов.

Встановлено, що спори втрачали життєздатність залежно від тривалості дії денних та нічних температур (16/10° С). Але цікаво, що спори, витримані за температури 35/20° С, втрачають здатність до проростання за 16/10° С швидше, ніж витримані за 30/15° С, тоді як вологість за всіх t° (35/20° С чи 30/15° С) не впливала на формування проростків. Низькі температури можуть стимулювати стан спокою спор, як і насіння в зимовий період (Библь, 1965; Glime, 2006).

Ми проаналізували вплив температури на життєздатність спор, а показником теплостійкості було їх виживання після добового впливу –2° С і +39° С у середовищі з різним водним потенціалом. Спори *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* виявилися стійкими до низьких показників водного потенціалу і виживали на ψ_b –2,5, –2,0 МПа і температурі –2° С, +39° С (рис. 4). Життєздатність спор чутливої до водного дефіциту *Funaria hygrometrica* була стабільно невисокою в умовах ψ_b від –0,5 до –1,0 МПа і температурі –2° С і +39° С.

Однак за відсутності водного дефіциту і температури +39° С інгібувальний вплив на проростання спор був сильнішим, аніж за –2° С. Кількість пророслих спор за температури –2° С лінійно зростала з підвищенням вологості. Інакше відбувалося проростання спор за +39° С. Відсоток пророслих спор *Tortula modica* був більшим за низького (–2,0 МПа) водного потенціалу, ніж вищого –1,5 МПа. Таку саму тенденцію визначили для *Ceratodon purpureus*:

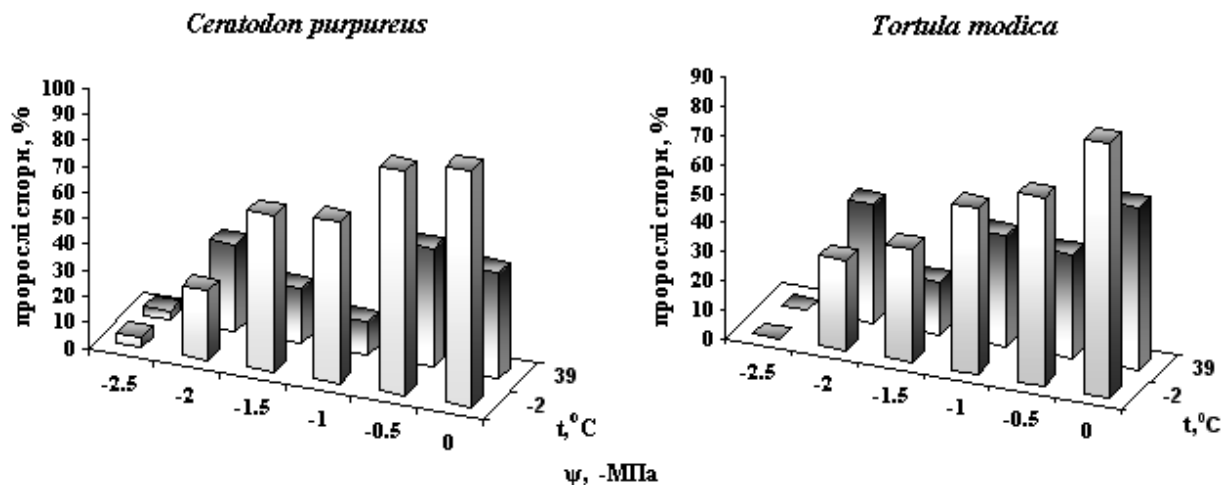


Рис. 4. Проростання спор *Ceratodon purpureus* і *Tortula modica* залежно від водного потенціалу і температури
 Fig. 4. Germination of spores of *Ceratodon purpureus* and *Tortula modica* germination depending on water potential and temperature

42 % проростало на $-2,0$ МПа і 10 % на $-1,0$ МПа. Отже, в екстремальних умовах мохи толерантніші до високих температур у сухих місцях, ніж у вологих. Рівень гідратації відіграє головну роль у температурному режимі мохової дернини. Вода повільно змінює температуру, порівняно з повітрям, тому не дивно, що найвище значення визначено всередині сухої дернини мохів (Wood, 2005). Залежно від кількості вологи у субстраті, зниження температури, як і підвищення, істотно впливало на проростання спор: на низьких значеннях ψ_v часові обмеження збільшувалися до 10–15 діб, порівняно з 3–7 днями на високих ψ_v . Загалом, *T. modica* і *C. purpureus* — толерантні до високих температур, проте більш виражені ознаки посухостійкості та приуроченість до аридних районів властиві *C. purpureus*, аніж *T. modica*. Потенційний фізіологічний вплив температури може виявлятися по-різному: змінами швидкості фотосинтезу, дихання, тривалості репродуктивного циклу, росту, розвитку продуктивності (Tuba et al., 1996; Кияк, Баїк, 2011; Лобачевська, 2011). Температурні зміни також є сигналом та індуктором змін тривалості стадій онтогенезу та життєвого циклу мохів загалом. Сукупно це дає можливість мохоподібним жити за несприятливих умов.

Крім взаємовпливів кислотності, вологості, температури, можливі взаємодії інших факторів, наприклад, освітлення і CO_2 , від яких залежить ріст *Sphagnum* L. (Haraguchi, 1996) і папоротей (Andressen, Pedersen, 2002). Визначення взаємних впливів екологічних умов може, зокрема, дати відповідь на запитання про динаміку заростання техногенних територій та появу і формування популяцій (Proctor, 2001).

У польових умовах сезонна нестача вологи є звичним лімітувальним фактором проростання спор та регенерації, однак бріофіти здатні отримувати воду з густого туману і роси, зменшуючи рівень висушування. Окрім того, мікроклімат і температура часто є визначальними для швидкості росту і поновлення мохів, оскільки більшість бріофітів, через різкі температурні перепади мають відносно невисокі (-10°C — $+25^\circ\text{C}$) температурні межі фотосинтезу з оптимумом $\sim 20^\circ\text{C}$ (Dilks, Proctor, 1975; Glime, 2006). А на підставі експериментальних досліджень взаємного впливу різних екологічних факторів, їхньої участі у проростанні спор можна передбачити природні комплексні реакції мохоподібних на загрозливих територіях та можливості їх розмноження на нових субстратах.

Висновки

У природних умовах поновленню бріофітів спорами на невеликих ділянках або тимчасових субстратах загрожують недостатня вологість і кислотність субстрату.

Екологічна напруженість, зумовлена низькими значеннями рН та водного потенціалу, гальмує проростання спор і знижує чисельність особин. Взаємовплив між рН і вологістю виявляється і в тому, що в умовах високої вологості спори проростають на низьких значеннях рН, тобто з'являється сприятливий період для самовідтворення мохового покриву на кислих субстратах.

Визначено різну екологічну приуроченість мохоподібних — високу вологолюбність *Funaria hygrometrica*, толерантність до водного дефіциту *Pohlia nutans*, нижчу чутливість до рН субстрату *Ceratodon purpureus*, аніж *Tortula Mopica*, і високу посухостійкість *T. modica* та *C. purpureus*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Библь Р. Цитологические основы экологии растений. — М.: Мир, 1965. — 463 с.
2. Гусев Н.А. Некоторые методы исследования водного режима растений. — Л.: АН СССР, 1960. — 65 с.
3. Кияк Н.Я., Баїк О.Л. Участь бріофітів у відновленні девастованих територій сірчаного видобутку // Біол. студії / Studia Biol. — 2001— 6, № 2. — С. 22—36.
4. Лобачевська О.В. Екологічні особливості та репродуктивна стратегія мохоподібних на антропогенно трансформованих територіях // Наук. зап. Тернопільського держ. пед. ун-ту. Сер. біол. — 201— 2(47). — С. 109—113.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
6. Хоркавіць Я.Д., Кім Н.А. Про стійкість проростання спор мохів та регенерації листків мохів до сполук ртуті і сірки // Укр. ботан. журн. — 2013. — 70, № 1. — С. 81—86.
7. Хоркавіць Я.Д., Лобачевська О.В. Особливості генеративного розмноження домінуючого виду *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку // Наук. зап. Тернопільського держ. пед. ун-ту. Сер. біол. — 2011. — 2(47). — С. 150—155.
8. Войцехівська О.В., Капустян А.В., Косик О.І. та ін. Фізіологія рослин: практикум / За заг. ред. Т.В. Паршикової — Луцьк: Терен, 2010. — 420 с.
9. Andersen T., Pedersen O. Interaction between light and CO_2 enhance the growth of *Riccia fluitans* // Hydrobiologia. — 2002. — 477. — P. 163—170.
10. Cameron R.G., Wyatt R. Substrate restriction in entomophilous Splachnaceae. II. Effects of hydrogen ion concentration on establishment of gametophytes // Bryologist. — 1989.— 92.— P. 397—404.
11. Dalen L., Söderström L. Survival ability of moss diaspores in water an experimental study // Lindbergia. — 1999. — 24. — P. 49—58.
12. Dilks T.J., Proctor M C.F. Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: Assimilation, respiration and freezing damage // J. Bryol. — 1975. — 8. — P. 317—336.

13. Glime G.M. Water relations: conducting structures / Bryophyte ecology // 2006 <http://www.bryoecol.mtu.edu>
14. Glime G.M., Acton D.W. Temperature effects on assimilation and respiration in the *Fontinalis duriaei* // Bryologist. — 1979. — **82**. — P. 382—392.
15. Haraguchi A. Effect of pH on photosynthesis of five *Sphagnum* species in mires in Ochiishi, Northern Japan // Wetlands. — 1996. — **16**(1). — P. 10—14.
16. Lloyd R.M., Klekowski E.J.Jr. Spore germination and viability in *Pteridophyta*: evolutionary significance of chlorophyllous spores // Biotropica. — 1970. — **2**. — P. 129—137.
17. Money N.P. Osmotic pressure of aqueous polyethylene glycols relationship between molecular weight and vapor pressure deficit // Plant Physiol. — 1989. — **9**. — P. 766—769.
18. Newton M.E. Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. & *M. undulatum* Sw. in relation to spore germination and vegetative regeneration // Ann. Bot. — 1972. — **36**. — P. 163—178.
19. Proctor M C.F. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought // Plant Ecology. — 2000. — **15** — P. 41—49.
20. Proctor M C.F. Patterns of desiccation tolerance and recovery in bryophytes // Plant Growth Regul. — 2000. — **35**. — P. 147—156.
21. Proctor M C.F. Physiological ecology // Bryophyte Biology / Ed. B. Goffinet, A.J. Shaw. — Cambridge Univ. Press, 2008. — P. 237—268.
22. Sundberg S., Rydin H. Habitat requirements for establishment of *Sphagnum* from spores // J. Ecology. — 2002. — **90**. — P. 268—278.
23. Tuba Z., Csintalan Zs., Proctor M C.F. Photosynthetic responses of moss *Tortula ruralis* ssp *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significances baseline study at present CO₂ concentration // New Phytologist. — 1996. — **133**. — P. 353—361.
24. Shaw A.J., Szövényi P., Shaw B. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants // Amer. J. Bot. — 2001. — **98**. — P. 352—366.
25. Wiklund K., Rydin H. Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes // Functional Ecol. — 2004. — **18**. — P. 907—913.
26. Wood A.J. Eco-physiological adaptations to limited water environments // Plant Abiotic Stress / Ed. M.A. Jenks and Hasegawaand. — Oxford: Blackwell Publishing, 2005. — P. 1—13.

Рекомендує до друку Надійшла 20.09.2013 р.
С.Я. Кондратюк

Я.Д. Хоркавцив, Н.А. Кут

Институт екології Карпат НАН України, г. Львів

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СПОР МХОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОДНОГО СТРЕССА, pH И ТЕМПЕРАТУРЫ

Экспериментально *in vitro* изучали жизнеспособность одноклеточных спор мхов *Funaria hygrometrica*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Tortula modica*. В качестве критерия способности переносить экстремальные условия среды обитания использовали прорастание спор мхов в зависимости от влажности, кислотности субстрата и температуры воздуха. Установлено, что на низком водном потенциале $\psi_w = -2,5, -2,0$ споры *Funaria hygrometrica* погибли, а жизнеспособность спор остальных видов снижалась до

5—20 %. В зависимости от влажности и pH субстрата споры *Ceratodon purpureus* и *Tortula modica* прорастали на очень кислом pH 3,4 и высокой влажности —0,5 МПа. По мере снижения водного потенциала и повышения кислотности субстрата чувствительнее к изменению условий были споры *Tortula modica*, чем *Ceratodon purpureus*. В условиях высокой влажности и температуры +39° С жизнеспособность спор снижалась значительно больше, чем при температуре —2° С. При повышении температуры и водном дефиците прорастание спор подавлялось, причем слабее на более низком водном потенциале. Итак, решающее значение при размножении мхов спорами имеет взаимодействие экологических факторов, широкая амплитуда влажности и pH субстрата, теплоустойчивость спор. В экстремальных условиях влажности субстрата мхи более устойчивы к высоким температурам в сухих местообитаниях. *Funaria hygrometrica* преобладает на влажных субстратах, на кислых почвах чаще встречается *Ceratodon purpureus*, чем *Tortula modica*, и оба вида устойчивы к высушиванию и высоким температурам.

К л ю ч е в ы е с л о в а: мхи, жизнеспособность спор, водный потенциал, экологические факторы.

Y.D. Khorkavtsiv, N.A. Kut

The Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Science of Ukraine, Lviv

PECULIARITIES OF THE MOSS SPORES GERMINATION UNDER CONDITIONS OF WATER STRESS DEPENDING ON PH AND TEMPERATURE

Viability of unicellular moss spores of *Funaria hygrometrica*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Tortula modica* has been experimentally investigated *in vitro*. Germination of the moss spores depending on humidity, substrate acidity and air temperature has been used as the ability criterion to bear extreme conditions of the external environment. It has been established that on low water potential —2,5, —2,0 the spores of *Funaria hygrometrica* have died, but spores viability of the remaining species has been lowered to 5—20%. Depending on humidity and pH of the substrate, the spores of *Ceratodon purpureus* and *Tortula modica* germinated at very acidic pH 3,4 and high humidity —0,5 МПа. The spores of *T. modica* have been more perceptible to the conditions variability than those of *Ceratodon purpureus* in the process of water potential lowering and increase of the substrate acidity. Under the conditions of high humidity and temperature +39° С, spores viability has decreased much greater than at the temperature —2° С. Under the rising temperature and water deficit, the spores germination was suppressed, being weaker at the lower water potential. Thus, the interaction of ecological factors, the wide amplitude of humidity and substrate pH, and the spores heat resistivity are of decisive significance in the process of moss reproduction. Under the extreme conditions of substrate humidity, mosses are more resistant to high temperatures in dry localities than in the humid ones. *Funaria hygrometrica* prevail on humid substrates, while *Ceratodon purpureus* occurs on acidic soils more often than *Tortula modica*, and both species are resistant to drying and high temperatures.

К e y w o r d s: mosses, viability of spores, water potential, ecological factors.