

Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae*, *Bryophyta*) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини

Оксана В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Роман Р. СОХАНЬЧАК

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
ecomorphogenesis@gmail.com

Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. **Reproductive strategy of the alien moss *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae*, *Bryophyta*) in areas of mining enterprises in Lviv Region.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 46–55.

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

Abstract. Features of reproductive capacity of the alien moss *Campylopus introflexus* in anthropogenic areas (dumps of coal mines, underground sulfur smelting and former peat quarry) of Lviv Region were investigated. In 10 studied localities the following parameters of the moss development have been analyzed: number and ratio of male, female plants and those without gametangia; productivity of fertile plants; in addition, the forming activity of specialized asexual propagules and sporogonia has been also assessed. The high potential of the moss for generative and vegetative regeneration, significant variability of phenotypical sex ratio of bisexual moss turfs, mostly prevailed by females, were observed. Male plants have more opportunities to spread by brood or shoot tips breaking off and to colonize new areas, producing a large number of unisexual moss turfs and different sex ratio of mature fertile individuals. The higher productivity of male plants was found in more humid localities, while open sunny habitats are favourable for female individuals. It was established that stress conditions in the devastated areas of mining enterprises significantly affect the development of sporophyte and vitality of *C. introflexus* spores. In the moss capsules from the localities of coal dumps, there were up to 85% of abortive spores. The active forming of specialized brood organs, namely the breaking off shoot tips during autumn and spring periods and reproduction by fragments of shoots and turfs, have been observed in all localities.

Keywords: *Campylopus introflexus*, alien moss species, fertile specimens, brood propagules

Вступ

За останні століття людська діяльність (господарська, торгівля, туризм) спричинила значні зміни рослинного покриву, зокрема проникнення у рослинні угруповання алохтонних видів. Це у свою чергу призвело до модифікації популяцій видів природної флори, порушення екосистемних зв'язків, локального витіснення аборигенних видів, зменшення їх видового різноманіття та проєктивного покриття. За оцінкою Конвенції з біологічного різноманіття (Convention..., 1992) інвазії неаборигенних організмів є другою за значенням загрозою для біорізноманіття на світовому рівні після безпосереднього знищення місць існування. Одним із важливих завдань вивчення інвазійних видів є знаходження первинних осередків потрапляння нових видів рослин на територію та аналіз

умов, які можуть призвести до надмірного збільшення чисельності їхніх особин. Тому оцінка динамічних тенденцій у поширенні інвазійних видів рослин та їхнього впливу на фіторізноманіття дає змогу визначити проблемні види та розробити заходи обмеження їхнього поширення й контролю.

Адвентивні види бріофітів, які натуралізувалися в Європі, *Orthodontium lineare* Schwägr. і *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. характеризуються широкою амплітудою пристосувань до чинників природного середовища, високою екологічною пластичністю і значним потенціалом до свого поширення (Frahm, 2005; Hassel, Söderström, 2005; Hasse, 2007; Klinck, 2010). Швидке поширення адвентивних видів призводить до втрати регіональної специфіки бріофлори й уніфікації рослинних угруповань на великих територіях.

Campylopus introflexus є адвентивним видом моху в Європі та Північній Америці. Він походить з Пів-

денної півкулі: первинний ареал охоплює південну частину Південної Америки, Африки й Австралії, Нову Зеландію та деякі острови Тихого, Атлантичного, Індійського океанів (Hassel, Söderström, 2005). В Європі його вперше виявили в 1941 р. у графстві Сассекс (Великобританія), звідки мох швидко поширився по всій Західній Європі. За межами Європи *C. introflexus* уперше виявлено в 1975 р. в західній частині Північної Америки – Каліфорнії (Frahm, 1980), тепер вид поширений від Каліфорнії до Британської Колумбії (Hassel, Söderström, 2005; Klinck, 2010).

Гіпотеза "порожньої ніші" (Hierro et al., 2005), згідно з якою чужорідні рослини утилізують ресурси, що не використовуються аборигенними видами, лише частково стосується *C. introflexus*. Автохтонний вид *Polytrichum piliferum* Hedw. є прямим конкурентом інвазійного виду моху, хоча екологічні ніші обох мохів співпадають не повністю. *Polytrichum piliferum* поширюється підземними ризоїдами і тому має переваги на рухомих субстратах (пісковиках, кам'янистих розсипах), тоді як у *C. introflexus* переважає розмноження наземними виводковими пропагулами здебільшого на осілих, збагачених органікою пісках. На ділянках з домінуванням *C. introflexus* ріст і розвиток дернин *P. piliferum* пригнічується, тоді як сам адвентивний мох не зазнає негативного впливу, про що свідчить його підвищена конкурентна спроможність (Hasse, Daniëls, 2006).

Дані про особливості пристосувань *C. introflexus* до мікрокліматичних і едафічних умов та його поширення на антропогенно порушених територіях відсутні. В іноземній літературі переважно наведено результати дослідження екології моху в умовах природного середовища (Frahm, 2005; Hassel, Söderström, 2005; Hasse, 2007; Klinck, 2010). Тому вивчення мінливості екологічних параметрів місцезростань моху та особливостей його заселення на девастованих територіях є важливим як для встановлення можливостей розмноження та пристосувань адвентивних видів, так і для природи формування стійкості бріофітів.

Мета роботи – дослідити особливості репродуктивної стратегії адвентивного моху *C. introflexus*: репродуктивної здатності, статеві структури та розвитку фертильних рослин залежно від впливу екологічних чинників на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були дернини моху *Campylopus introflexus* з відвалів вугільних шахт (в околицях м. Соснівка Сокальського р-ну), територій, де здійснювалася підземна виплавка сірки (в околицях смт Немирів Яворівського р-ну) та колишнього торфокар'єру (околиці смт Лопатин Радеківського р-ну) Львівської області.

Упродовж 2015–2016 рр. з кожного досліджуваного локалітету в 10–15 випадково відібраних дернинах розміром 3 × 3 см визначали кількість і співвідношення чоловічих, жіночих та стерильних рослин (без гаметангіїв), відсоток фертильних пагонів, їхню продуктивність, а також оцінювали активність утворення спеціалізованих безстатевих пропагул (Shaw et al., 1993). Відсоток спорогонів вираховували як частку від кількості жіночих рослин у дернинах. Число проаналізованих пагонів у мохових дернинах локалітету змінювалося залежно від їхньої щільності та проективного покриття.

Умови субстратів на порушених територіях визначали за загальноприйнятими методиками: температуру, вологість за Є.В. Аринушкіною (Arynushkina, 1970), інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю-116. Одержані цифрові результати опрацьовували статистично (Plokhinskij, 1970).

Результати та обговорення

Уперше для флори України *Campylopus introflexus* виявили на рекультивованому відвалі діючої шахти "Надія" в околицях м. Соснівки Львівської обл. (Lobachevs'ka, Sokhan'chak, 2010). У 2010 р. на відпрацьованих торфокар'єрах О.Т. Кузярін також виявив ще 2 локалітети *C. introflexus* – в околицях смт Лопатин (Радеківський р-н) та смт Олесько (Буський р-н) Львівської обл. (Kuzyarın, 2012). Аналізували особливості репродукції *C. introflexus* лише у дернинах із торфокар'єру в околицях смт Лопатин, оскільки поблизу смт Олесько невелика мохова дернина перебуває у загрозовому стані через постійне весняне випалювання надземної фітомаси.

Дещо пізніше під час детального вивчення видового складу бріофітних угруповань на техногенно трансформованій території Червоноградського гірничопромислового району поблизу м. Соснівки було знайдено ділянки з домінуванням моху в підніжжі, на схилі та вершині природно заросло-

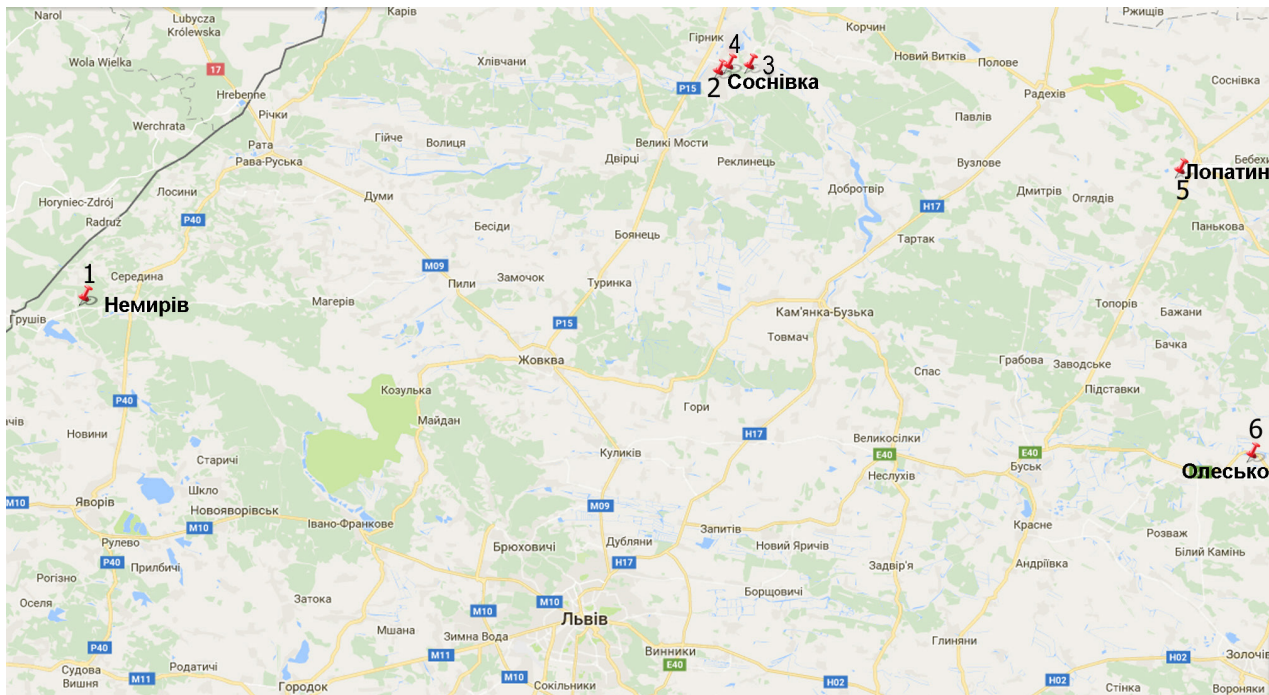


Рис. 1. Розміщення локалітетів моху *Campylopus introflexus*: 1 – територія в околицях смт Немирів Яворівського р-ну, де здійснюється підземна виплавка сірки та околиці м. Соснівка Сокальського р-ну; 2 – відвал вугільної шахти "Візейська"; 3 – відвал вугільної шахти "Надія"; 4 – відвал Центральної збагачувальної фабрики "Червоноградська"; 5 – колишній торфокар'єр, околиці смт Лопатин Радехівського р-ну; 6 – так само, околиці смт Олесько Буського р-ну Львівської обл.

Fig. 1. Position of localities of the moss *Campylopus introflexus*: 1 – area near Nemyriv village, Yavoriv District where underground sulfur smelting was carried out and near Sosnivka town, Sokal District: 2 – Vizeyska Mine dump; 3 – Nadiya Mine dump; 4 – Chervonohradska Central concentrating mill; 5 – former peatery near Lopatyn village, Radekhiv District; 6 – former peatery near Olesko village, Busk District (Lviv Region)

го відвалу недіючої шахти "Візейська" та невеликі окремі мохові дернини на терасі сформованого п'ятиярусного відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) "Червоноградська" (Karpinets' et al., 2013, 2014). Окрім того, наприкінці 2014 р. І.В. Рабик знайдено локалітет *C. introflexus* в околицях смт Немирів Яворівського р-ну Львівщини на території, де здійснюється підземна виплавка сірки (Zubel et al., 2015). Розміщення досліджуваних локалітетів моху подано на рис. 1.

На досліджених девастованих територіях гірничодобувних підприємств всього проаналізовано 3407 рослин моху, з яких 2473 фертильні. Встановлено, що у зразках *C. introflexus* з різних місць існування фенотипне статеве співвідношення є надзвичайно мінливим (табл. 1).

У мохових дернинах кількісно переважали жіночі рослини. Незважаючи на те, що для спор більшості видів бріофітів встановлено початкове ста-

тєве співвідношення 1:1, мінливість статевої експресії на пізніших стадіях гаметофіту є загальною для багатьох видів мохів та печіночників, проте феномен диспропорційного проявлення статі досі не з'ясовано. Лабільне вираження статі властиве здебільшого для мохоподібних багаторічників з тривалим життєвим циклом (Bisang, Hedenäs, 2005). Вважають, що зазвичай статеве співвідношення порушується в процесі росту й дозрівання гаметофіту внаслідок статевого диморфізму, пов'язаного з диференціальною абортивністю та проростанням спор, ростом протонеми, розвитком і виживанням гаметофіту залежно від впливу генетичних, біотичних і/або абіотичних чинників (Stark et al., 2010; Bisang, Hedenäs, 2013).

Майже в усіх проаналізованих місцезростаннях *C. introflexus* переважали двостатеві дернини, лише у невеликому за площею локалітеті на терасі відвалу ЦЗФ, серед здебільшого стерильних рослин,

Таблиця 1. Статова структура дернин дводомного моху *Campylopus introflexus*
Table 1. Sex structure of turfs in dioecious moss *Campylopus introflexus*

Локалітет	Кількість рослин, шт.				Відсоток статевих пагонів	Статеве співвідношення (♀:♂)
	♀	♂	стерильні	всього		
Територія, де здійснювалася підземна виплавка сірки в околицях смт Немирів						
галявина	156	20	180	356	49,4	7,8 : 1
узлісся	88	129	325	542	40,0	1:5
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин						
галявина	112	8	30	150	80,0	14 : 1
узлісся	1	326	9	336	97,3	1 : 326
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка						
відвал ЦЗФ						
тераса	0	30	200	230	13,0	-
вершина відвалу шахти "Надія"						
виступ породи	21	137	25	183	86,3	1 : 6,5
під монолітом породи	127	1	25	153	83,7	127 : 1
галявина	151	70	0	221	100	2,2 : 1
відвал шахти "Візейська"						
тераса	429	37	73	539	86,4	11,6 : 1
вершина	374	256	67	697	90,4	1,5 : 1

визначено небагато чоловічих рослин (табл. 1). Більша кількість жіночих рослин у дернинах, мабуть, зумовлена не рідкістю чоловічих особин, а насамперед швидкістю їх диференціації. Розвиток антеридіїв порівняно з архегоніями є значно тривалішим процесом і потребує певних екологічних умов, тому чоловічі особини можуть дозрівати у рослин без гаметангіїв (Newton, 1972; Bowker et al., 2000; Stark et al., 2010). Низький відсоток фертильних пагонів *C. introflexus*, встановлений для місцевостань із несприятливими гідротермічними умовами нестійкого субстрату як на відвалі ЦЗФ, так і на території, де здійснюється підземна виплавка сірки (околиці смт Немирів), може свідчити також і про незначний вік цих дернин (табл. 1, 2).

Відомо, що у мохоподібних ініціація і дозрівання чоловічих та жіночих гаметангіїв потребують різних мікрокліматичних умов, тобто фертильність контролюється і генетично, і фізіологічно (Hedenäs et al., 2010; Groen, 2010; Fisher, 2011; Bisang et al., 2014). Так, для *Marchantia inflexa* Nees & Mont. встановлено залежність експресії статі від умов природного середовища, а саме у придорожніх оселищах утворювалося в 4,7 рази більше чоловічих особин, ніж жіночих, незважаючи на швидший темп розвитку останніх у цих умовах (Brzyski et al., 2013). Виявлено, що у двостатевих дернинах *C. introflexus*

з відвалу шахти "Візейська" на освітлених, багатих на органіку, ділянках вершини значно більше було дернин із переважанням рослин однієї статі (370♀ : 3♂ та 4♀ : 253♂), тоді як у дещо сухіших умовах на терасі в усіх дернинах переважали жіночі особини (див. табл. 1, 2).

Зазвичай жіночі рослини бріофітів значно конкурентоспроможніші внаслідок пришвидшеного росту та більшого проективного покриття, проте чоловічі особини мають більші можливості для поширення та заселення нових територій (див. рис. 2, 3). Такі властивості можуть спричиняти велику кількість одностатевих дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних рослин, насамперед у ксерофітних дводомних бріофітів (Bowker et al., 2000). Високий потенціал *C. introflexus* до вегетативного розмноження спеціалізованими безстатевими пропагулами (виводковими опадаючими верхівками), фрагментами пагонів та листків сприяє утворенню поряд зі змішаними двостатевими дернинами одностатевих, переважно з чоловічих рослин.

Значне переважання чоловічих особин у зразках *C. introflexus* установлено насамперед для локалітетів із підвищеною вологістю, зокрема узлісся в околицях смт Немирів і смт Лопатин та виступу породи на вершині відвалу шахти "Надія" (див.

Таблиця 2. Мікрокліматичні умови й едафічні властивості субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (n = 10)*
Table 2. Microclimatic conditions and edaphic characteristics of substrates under *Campylopus introflexus* turfs (n = 10)*

Локалітет	Місяць відбору зразків	Мікрокліматичні умови**			Едафічні властивості субстрату**	
		Температура повітря, °С	Відносна вологість повітря, %	Мінливість інтенсивності освітлення, тис. лк	Температура, °С	Вологість, %
Територія, де здійснювалася підземна виплавка сірки в околицях смт Немирів						
галявина	квітень	16,4–17,9	48,9–52,3	25,0–40,0	14,6–17,4	10,8–15,7
	липень	29,7–32,3	24,8–26,9	65,0–80,0	26,0–28,8	6,6–7,2
	жовтень	11,3–14,2	51,5–56,7	25,0–35,0	11,2–14,9	11,1–15,9
узлісся	квітень	15,9–17,5	50,5–55,0	20,0–35,0	14,2–17,6	12,4–16,3
	липень	27,4–29,0	30,4–34,1	45,0–60,0	24,2–27,8	6,4–6,8
	жовтень	10,8–13,6	53,2–57,6	20,0–30,0	10,5–13,6	11,9–14,8
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин						
галявина	квітень	19,4–22,8	40,0–44,3	25,0–40,0	18,9–21,2	38,2–41,6
	липень	23,5–27,2	30,8–33,3	70,0–85,0	22,2–24,2	11,5–16,3
	жовтень	19,1–22,6	50,5–55,0	35,0–45,0	10,8–12,5	34,8–37,9
узлісся	квітень	18,2–22,9	44,0–47,2	25,0–35,0	15,5–17,2	40,3–46,7
	липень	23,1–26,3	50,3–54,1	30,0–45,0	21,2–24,8	11,8–16,6
	жовтень	18,8–22,4	51,2–54,8	20,0–35,0	10,2–11,9	32,4–36,7
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка						
відвал ЦЗФ						
тераса	квітень	14,7–17,3	50,5–55,7	30,0–40,0	16,5–18,1	16,7–18,9
	липень	28,6–32,1	32,3–35,1	65,0–75,0	21,5–25,9	5,8–15,1
	жовтень	9,9–12,4	68,2–73,6	30,0–45,0	11,3–15,6	16,4–19,6
вершина відвалу шахти "Надія"						
виступ породи	квітень	22,8–26,4	39,2–42,7	50,0–60,0	20,1–22,5	38,5–41,1
	липень	30,8–34,7	20,2–23,8	85,0–95,0	29,6–31,3	4,6–17,7
	жовтень	18,0–20,5	51,3–55,1	40,0–55,0	19,8–22,4	29,4–31,2
під монолітом породи	квітень	23,9–25,7	44,6–48,1	30,0–40,0	16,7–18,0	32,2–36,0
	липень	31,6–35,5	25,5–27,6	85,0–100,0	30,6–33,1	2,0–4,7
	жовтень	16,8–18,4	47,6–52,0	20,0–35,0	15,3–18,1	25,0–28,2
галявина	квітень	24,0–26,7	36,5–38,1	40,0–60,0	15,9–17,8	28,7–30,2
	липень	33,6–38,2	16,7–25,3	90,0–100,0	30,8–32,4	8,9–10,7
	жовтень	17,4–19,2	58,9–61,1	45,0–65,0	16,6–18,3	26,3–28,8
відвал шахти "Візейська"						
тераса	квітень	22,5–28,0	32,6–36,2	25,0–35,0	19,0–21,3	38,8–42,1
	липень	33,2–36,0	25,1–28,4	60,0–75,0	27,8–30,0	13,5–17,4
	жовтень	11,9–15,4	48,3–54,6	15,0–25,0	12,6–15,8	31,1–34,7
вершина	квітень	23,8–28,4	30,8–34,1	25,0–40,0	16,6–17,7	39,3–45,4
	липень	34,4–38,3	26,6–29,5	80,0–95,0	28,5–31,2	12,9–18,5
	жовтень	13,8–16,2	49,1–51,4	25,0–35,0	14,8–17,1	27,3–29,5

* Похибка вимірювань не перевищувала 15%; ** наведено діапазони вимірювань.

табл. 1, 2). На заростаючому торфокар'єрі смт Лопатин у значно щільніших мохових дернинах визначено найбільшу статеvu продуктивність чоловічих рослин за кількістю андроцеїв і антеридіїв, тоді як на виступі породи на шахтному відвалі андроцеїв було в 2,5 рази менше (табл. 3), проте утворювалося більше виводкових опадаючих верхівок (рис. 3). Переважання чоловічих рослин часто пов'язують із впливом екологічних стресів: низькою інтенсив-

ністю освітлення, надлишком/нестачею вологи, недостатнім живленням, несприятливими погодними умовами (Stark et al., 2005; Groen et al., 2010). Встановлено, що на прояв статі в однодомного моху *Tetraphis pellucida* Hedw. впливає густина пагонів — чоловічі органи домінують у щільніших дернинах (Kinmeget, 1991). У *Marchantia inflexa* чоловічі рослини утворюються швидше й більше, порівняно з жіночими, проте вони, як правило, мають

нижче виживання в умовах нестачі вологи (Stieha et al., 2014).

За результатами численних досліджень, більшість бріофітів у ході еволюції стали оптимізувати статеве співвідношення залежно від природних умов, у яких вони ростуть, тобто їхній філогенез визначає співвідношення статей, а не сучасні умови їхнього місцезростання (Bisang, Hedenäs, 2005; 2014).

У *C. introflexus* репродуктивні органи виникають на верхівках основних або коротких бічних гілок (див. рис. 2). Сукупність чоловічих статевих органів – антеридіїв, покривних, або перигоніальних, листків та клітинних ниток – парафіз утворюють брунькоподібний андроцей. На верхівці чоловічих рослин моху зазвичай формувалися від 2 до 13 андроцеїв із 3–12 антеридіями (табл. 3, рис. 4). Найбільшу продуктивність чоловічих особин встановлено у зразках моху з торфокар'єру в околицях смт Лопатин (21–23 андроцеїв з 7–21 антеридіями) та з виступу породи на вершині відвалу шахти "Надія" (7–20 андроцеїв з 6–16 антеридіями).

На верхівках жіночих рослин утворюється також декілька (від 1 до 5) гінецеїв, перихеціальні листки яких здебільшого сильно загорнуті та значно більше видовжені в шилоподібну верхівку, порівняно з перигоніальними листками (рис. 4, 5).



Рис. 2. Жіночі (a) і чоловічі (b) рослини *Campylopus introflexus* з гаметангіями

Fig. 2. *Campylopus introflexus* female (a) and male (b) plants with gametangia

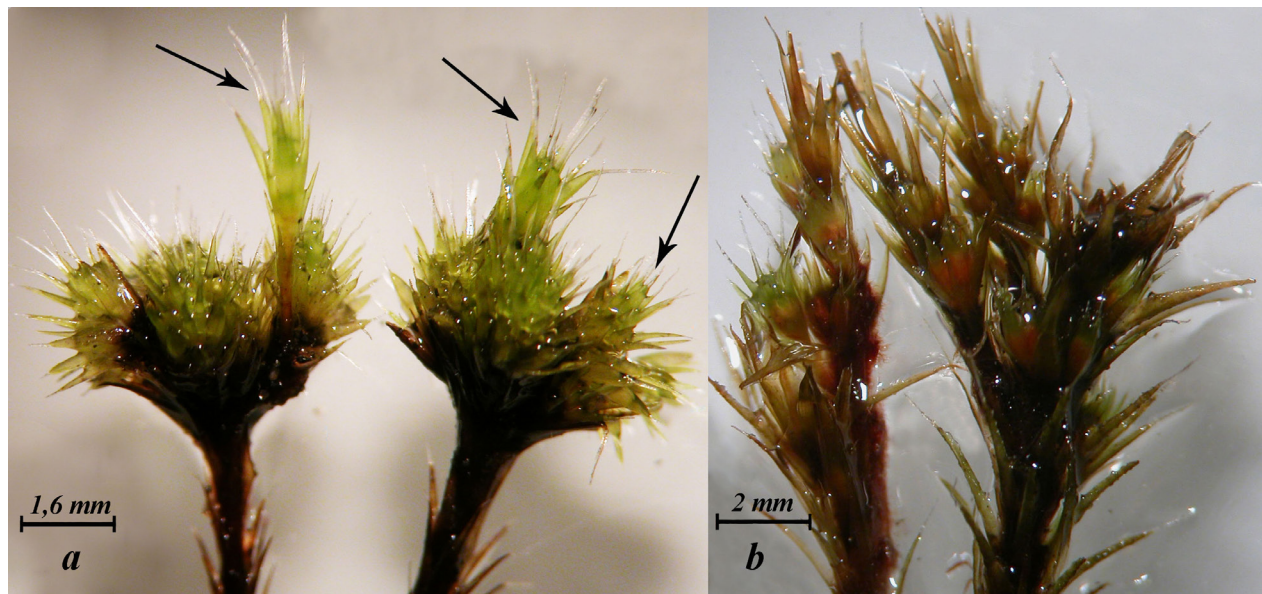


Рис. 3. Чоловічі рослини *Campylopus introflexus*: a – з виводковими опадаючими верхівками (виступ породи на вершині відвалу шахти "Надія"); b – із численними гаметангіями (галявина торфокар'єру біля смт Лопатин)

Fig. 3. *Campylopus introflexus* male plants: a – with breaking off brood shoot tips (from rock ledge at the top of Nadiya Mine dump); b – with numerous gametangia (from a glade of the former peat quarry near Lopatyn village)

Таблиця 3. Оцінка статевої продуктивності фертильних рослин *Campylopus introflexus*
 Table 3. Evaluation of reproductive productivity of *Campylopus introflexus* fertile plants

Локалітет	Кількість				
	гінецеїв на 1 жіночій рослині, шт.	архегоніїв в 1 гінецеї, шт.	андроцеїв на 1 чоловічій рослині, шт.	антеридіїв в 1 андроцеї, шт.	спорогонів, %
Територія, де здійснювалася підземна виплавка сірки в околицях смт Немирів					
галявина	2,7 ± 0,3	7,5 ± 0,6	4,9 ± 0,4	10,8 ± 0,6	85,6
узлісся	2,0 ± 0,6	6,4 ± 0,4	6,1 ± 0,8	11,8 ± 0,9	0
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин					
галявина	1,7 ± 0,3	4,9 ± 0,4	22,0 ± 0,6	13,0 ± 1,2	0
узлісся	0	0	20,4 ± 1,7	9,0 ± 0,5	0
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка					
відвал ЦЗФ					
тераса	0	0	2,4 ± 0,5	7,3 ± 0,5	0
вершина відвалу шахти "Надія"					
виступ породи	2,1 ± 0,5	7,2 ± 0,4	8,5 ± 0,7	12,7 ± 1,1	51,9
під монолітом породи	4,4 ± 0,5	4,2 ± 0,2	9,0 ± 0,1	9,0 ± 0,1	30,0
галявина	2,1 ± 0,2	4,8 ± 0,3	7,3 ± 0,5	10,9 ± 0,6	89,5
відвал шахти "Візейська"					
тераса	4,3 ± 0,5	6,5 ± 0,4	3,3 ± 0,3	10,6 ± 0,5	93,1
вершина	3,9 ± 0,3	5,0 ± 0,3	11,3 ± 1,1	9,1 ± 0,6	95,7

Статева продуктивність гінецеїв набагато нижча, порівняно з андроцеями. Максимальну продуктивність жіночих рослин визначено у зразках моху з тераси відвалу шахти "Візейська" і дещо меншу – з галявини біля смт Немирів (табл. 3).

За результатами аналізу продуктивності фертильних рослин, більше чоловічих статевих органів утворюється насамперед у вологіших локалітетах, тоді як для розвитку жіночих – сприятливішими є відкриті сонячні місцезростання з оптимальною

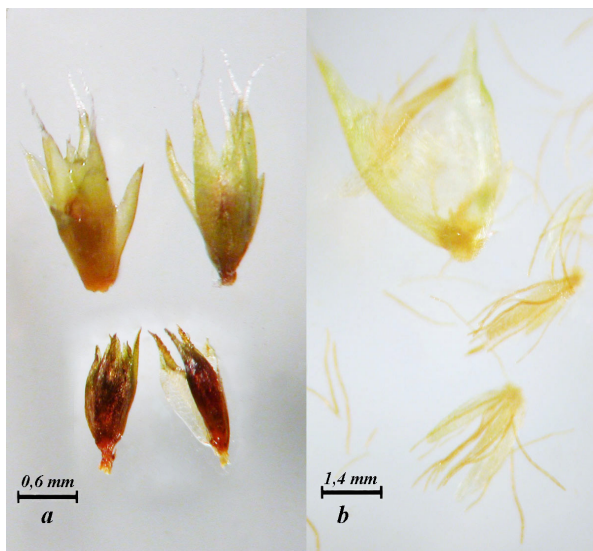


Рис. 4. Ізольовані чоловічі статеві органи *Campylopus introflexus*: *a* – брунькоподібні андроцеї (антеридії, оточені перигоніальними листками); *b* – антеридії з парафізами

Fig. 4. Isolated male reproductive organs of *Campylopus introflexus*: *a* – bud-like androecia (antheridia surrounded by perigonal leaves); *b* – antheridia and paraphyses

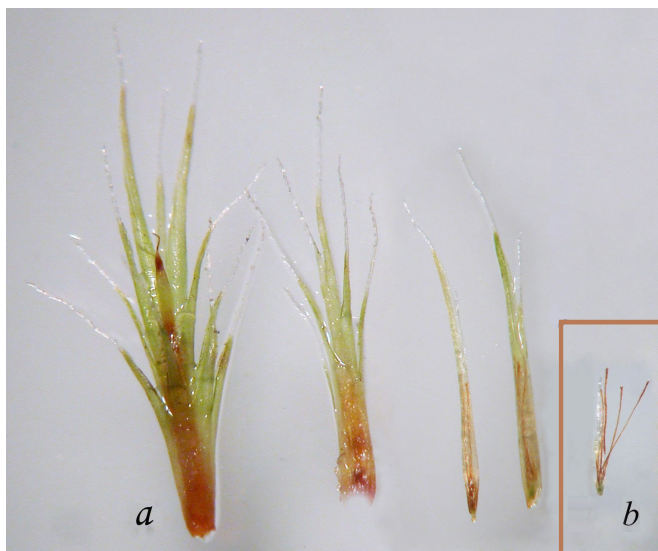


Рис. 5. Гінецеї – архегонії, оточені перихеціальними листками (*a*), та ізольовані архегонії (*b*) *Campylopus introflexus*
 Fig. 5. Gynoecia – archegonia surrounded by perichaetial leaves (*a*) and isolated archegonia (*b*) of *Campylopus introflexus*

вологістю (табл. 2). Найбільший відсоток фертильних рослин встановлено в зразку моху з галявини на вершині відвалу шахти "Надія" (табл. 1). За літературними даними та результатами наших спостережень, *C. introflexus* є геліофітом, який саме на відкритих ділянках утворює двостатеві дернини з високим потенціалом генеративного та вегетативного поновлення.

На відміну від геотермальних місцезростань *C. introflexus* у Вулканічному національному парку м. Ласен (Каліфорнія, США), в яких не було виявлено спорогонів (Erpley et al., 2011), на девастованих територіях для шести з десяти проаналізованих локалітетів відзначено рясне утворення коробочок. Оскільки на верхівці жіночих рослин здебільшого розміщено по декілька гінецеїв, досить часто генеративні пагони утворювали багато спорогонів зі звивистими ніжками – переважно по 1–3 коробочки з кожного гаметангія. Велику кількість спорогонів відзначено в зразках моху з відвалу шахти "Візейська" та галявин на території підземної виплавки сірки й вершини відвалу шахти "Надія" (табл. 3).

Встановлено, що стресові умови на девастованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту *C. introflexus*. Результати аналізу життєздатності спор свідчать про значний відсоток (до 85) абортивності спор моху з локалітетів вугільних відвалів, окрім того, виявлено до 5–10% недорозвинутих спорогонів з аномальними або несформованими, без спор, коробочками. Очевидно, високий рівень забруднення повітря та техноземів на відвалах вугільних шахт (Варанов, 2008) істотно впливає на спорогенез моху. Натомість з території, де здійснюється підземна виплавка сірки, до 95% спор були повністю сформованими і життєздатними (рис. 6).

Відсутність спорогонів відзначено для локалітетів з переважно одностатевими дернинами моху – на нестійких токсичних субстратах з дефіцитом вологи відвалу ЦЗФ та в умовах часткового затінення трав'яно-мохового угруповання колишнього торфокар'єру в околицях смт Лопатин (табл. 2, 3). Значне пошкодження моху та стерильність його пагонів на торфовищі, очевидно, спричинена насамперед інтенсивним рекреаційним навантаженням – періодичним, переважно ранньовесняним випалюванням надземної фітомаси, витоптуванням стежок і побутовим засміченням досліджуваної ділянки.

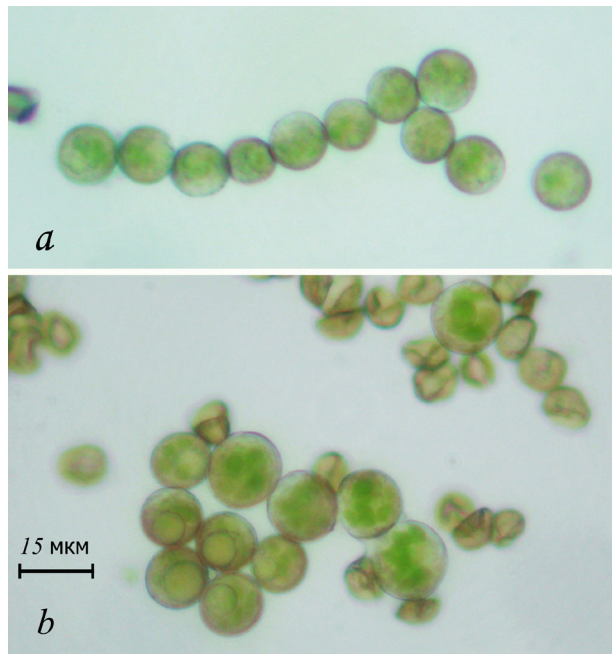


Рис. 6. Spores з коробочок *Campylopus introflexus*, зібраних на території, де здійснювалася підземна виплавка сірки (а) та на галявині вершини відвалу шахти "Надія" (б)

Fig. 6. Spores from capsules of *Campylopus introflexus* collected on the territory of underground sulfur smelting (a) and the glade at the top of Nadiya Mine dump (b)

Окрім спор *C. introflexus* розмножується вегетативним способом унаслідок фрагментації гаметофіту – частинами пагонів і листків, які можуть розноситися вітром, птахами й іншими тваринами та залишатися живими протягом декількох років, а за сприятливих умов відновлювати ріст та розвиток (Hasse, 2007). *Campylopus introflexus* утворює спеціалізовані безстатеві репродуктивні органи – світло-зелені, легко опадаючі верхівкові пропагули (рис. 3), які мають апікальну клітину і тому проростають у пагін без утворення протонемної дернини.

Успішне розповсюдження моху на відвалах та заселення новоутворених ніш відбувається завдяки досить швидкому формуванню щільної дернини внаслідок вегетативного розмноження фрагментами гаметофіту, передусім опадаючими виводковими верхівками стебел увпродовж періоду з підвищеною вологістю осінньо-весняного сезону. Оскільки гаметофіт і спорофіт конкурують за обмежені ресурси рослини, вегетативне розмноження у моху *C. introflexus* частково компенсує обмежену здатність до статевого розмноження, насамперед за умов часово-просторового розмежування статей.

Висновки

Для моху *C. introflexus* на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівщини властива висока репродуктивна здатність, як і в умовах природного середовища. Він активно утворює як статеві, так і нестатеві діаспори. Екологічні чинники по-різному впливають на репродуктивну здатність моху, зокрема статеве співвідношення й продуктивність фертильних рослин. Більша статева продуктивність встановлена для чоловічих рослин у вологіших локалітетах, тоді як відкриті сонячні місцезростання є сприятливішими для формування жіночих особин. Стресові умови на девастованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту й життєздатність спор *C. introflexus*, зокрема, у коробочках моху з шахтних відвалів було виявлено до 85% абортивних спор. Істотне збільшення кількості чоловічих і жіночих рослин визначено в освітлених місцезростаннях, багатих на органіку, з підвищеною вологістю і температурою техногенного субстрату. Окрім статевого розмноження, у репродуктивній стратегії моху клональний ріст спеціалізованими виводковими пропагулами і фрагментами гаметофіту має важливе значення для збереження локалітету, поширення та швидкого заселення нових ділянок.

Подальше поширення *C. introflexus* у нашій країні можливе завдяки високій екологічній пластичності та значному репродуктивному потенціалу. Адвентивний мох зможе заселяти насамперед порушені ділянки, зокрема кислі субстрати, як на природних, так і антропогенно змінених територіях.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Arynushkina E.V. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 488 pp. [Ари-нушкина Е.В. *Руководство по химическому анализу почв*, М.: Изд-во МГУ, 1970, 488 с.].
- Baranov V.I. *Visnyk Lvivskoho un-tu*, Ser. Biol., 2008, 46: 172–178. [Баранов В.І. Екологічний опис породного відвалу вугільних шахт ЦЗФ ЗАТ "Львівсистеменерго" як об'єкта для озеленення. *Вісн. Львів. ун-ту*, Сер. біол., 2008, 46: 172–178].
- Bisang I., Hedenäs L. Sex ratio patterns in dioicous bryophytes revisited. *J. Bryol.*, 2005, 27: 205–219.
- Bisang I., Hedenäs L. Males are not shy in the wetland moss *Drepanocladus lycopodioides*. *Int. J. Plant Sci.*, 2013, 174: 733–739.
- Bisang I., Ehlrlén J., Persson C., Hedenäs L. Family affiliation, sex ratio and sporophyte frequency in unisexual mosses. *J. Linn. Soc. Bot.*, 2014, 174: 163–172.

- Bowker M.A., Stark L.R., McLetchie D.N., Mishler B.D. Sex expression, skewed sex ratios and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *Amer. J. Bot.*, 2000, 87: 517–526.
- Brzyski J.R., Wade T., McLetchie D.N. Reproductive allocation between the sexes, across natural and novel habitats, and its impact on genetic diversity. *Evol. Ecol.*, 2013, 28: 247–261.
- Convention on Biological Diversity*. United Nations, 1992, 28 pp., available at: <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>.
- Eppley S.M., Rosenstiel T.N., Graves C.B., García E.L. Limits to sexual reproduction in geothermal bryophytes. *Int. J. Plant.*, 2011, 172(7): 870–878.
- Fisher K.M. Sex on the edge: Reproductive patterns across the geographic range of the *Syrhropodon involutus* (Calymperaceae) complex. *Bryologist*, 2011, 114: 674–685.
- Frahm J.P. Synopsis of the genus *Campylopus* in North America north of Mexico. *Bryologist*, 1980, 83: 570–588.
- Frahm J.P. A contribution to the *Campylopus* flora of Chile. *Trop. Bryology*, 2005, 26: 39–43.
- Groen K.E., Stieha C.R., Crowley P.H., McLetchie D.N. Sex-specific plant responses to two light levels in the liverwort *Marchantia inflexa* (Marchantiaceae). *Bryologist*, 2010, 113: 81–89.
- Hasse T. *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. *Herzogia*, 2007, 20: 305–315.
- Hasse T., Daniëls F.J.A. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *J. Veget. Sci.*, 2006, 17: 135–146.
- Hassel K., Söderström L. The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and Continental Europe. *J. Hattori Bot. Lab.*, 2005, 97: 183–193.
- Hedenäs L., Bisang I., Korpelainen H., Cronholm B. The true sex ratio in European *Drepanocladus trifarius* (Bryophyta: Amblystegiaceae) revealed by a novel molecular approach. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2010, 100: 132–140.
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, 2005, 93: 5–15.
- Karpinets L.I., Lobachevska O.V., Baranov V.I. In: *Stan i bioriznomanitya ekosystem Shatskoho natsionalnoho pryrodnoho parku: mat. nauk. konf.*, Lviv, 2013, p. 4. [Карпинець Л.І., Лобачевська О.В., Баранов В.І. Зміни мікрокліматичних умов субстратів породних відвалів вугільних шахт за впливу бріофітного покриву / *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: матер. наук. конф. (свт Шацьк, 12–15 вересня 2013 р.)*, Львів, 2013, с. 4].
- Karpinets L., Lobachevska O., Baranov V. *Visnyk Lvivskoho un-tu*, Ser. Biol., 2014, 65: 255–265. [Карпинець Л., Лобачевська О., Баранов В. Вплив бріофітного покриву на умови едафотопу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу. *Вісн. Львів. ун-ту*, Сер. Біол., 2014, 65: 255–265].
- Kimmerer R.W. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. *Bryologist*, 1991, 94: 255–260.
- Klinck J. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. In: *The Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS*,

2010, available at: <http://www.nobanis.org> (accessed 04 August 2015).

- Kuzyarin O.T. *Ukr. Bot. J.*, 2012, 69(3): 416–422. [Кузярін О.Т. Нові відомості про поширення адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. в Україні. *Укр. бот. журн.*, 2012, 69(3): 416–422].
- Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(3): 432–437. [Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид моху для флори України. *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(3): 432–437].
- Newton M.E. Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. and *M. undulatum* Sw. in relation to spore germination and vegetative regeneration. *Ann. Bot.*, 1972, 36: 163–178.
- Plokhinskiy N.A. *Biometriya*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 367 pp. [Плохинский Н.А. *Биометрия*, М.: Изд-во МГУ, 1970, 367 с.].
- Shaw A.J., Gaughan J.F. Control of sex-ratios in haploid populations of the moss, *Ceratodon purpureus*. *Amer. J. Bot.*, 1993, 80: 584–591.
- Stark L.R., McLetchie D.N., Eppley S.M. Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae). *Bryologist*, 2010, 113: 788–797.
- Stark L.R., McLetchie D.N., Mishler B.D. Sex expression, plant size, and spatial segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Bryologist*, 2005, 108: 183–193.
- Stieha C.R., Middleton A.R., Stieha J.K., Trott, S.H., McLetchie D.N. The dispersal process of asexual propagules and the contribution to population persistence in *Marchantia* (Marchantiaceae). *Amer. J. Bot.*, 2014, 101(2): 348–356.
- Zubel R., Danylyk I., Rabyk I., Lobachevska O., Soroka M. *Bryophytes of the Roztocze Region (Poland and Ukraine). A checklist of liverworts and mosses*, Lublin: Libropolis, 2015, 146 pp.

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 30.06.2016

Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини. *Укр. бот. журн.*, 2016, 74(1): 46–55.

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаніка, 11, Львів 79005, Україна

Визначено особливості репродуктивної здатності адвентивного моху *Campylopus introflexus* на техногенних територіях, де здійснюється підземна виплавка сірки, відвалах вугільних шахт та колишньому торф'яному кар'єрі у Львівській обл. У десяти досліджених локалітетах дводомного моху проаналізовано кількість і співвідношення чоловічих, жіночих та рослин без гаметангіїв, продуктивність фертильних особин, а також оцінено активність утворення спеціалізованих безстатевих пропагул та спорогонів. Відзначено високий потенціал моху до генеративного та вегетативного поновлення, значну мінливість фенотипного статевого співвідношення у двостатевих мохових дернинах, у яких переважали жіночі особини. Чоловічі рослини мають більші можливості для поши-

рення верхівковими виводковими бруньками і заселення нових територій, що зумовлює велику кількість одностатевих мохових дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних особин. Більшу продуктивність чоловічих рослин виявлено у вологіших локалітетах, тоді як відкриті сонячні місцезростання сприятливіші для формування жіночих особин. Встановлено, що стресові умови на девастованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту й життєздатність спор *C. introflexus*. У коробочках моху з локалітетів вугільних відвалів було до 85% абортивних спор. Для всіх локалітетів відзначено активне утворення спеціалізованих виводкових пропагул – опадаючих верхівок упродовж осінньо-весняного періоду та розмноження фрагментами пагонів та дернин.

Ключові слова: *Campylopus introflexus*, адвентивний вид моху, фертильні особини, виводкові органи

Лобачевская О.В., Соханьчак Р.Р. Репродуктивная стратегия адвентивного мха *Campylopus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на территориях горнодобывающих предприятий Львовской области. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 46–55.

Інститут екології Карпат НАН України
ул. Стефаніка, 11, Львів 79005, Україна

Определены особенности репродуктивной способности адвентивного мха *Campylopus introflexus* на техногенных территориях, где осуществлялась подземная выплавка серы, отвалах угольных шахт и бывшего торфяного карьера во Львовской обл. В десяти исследованных локалітетах двудомного мха проанализированы количество и соотношение мужских, женских и растений без гаметангиев, продуктивность фертильных особей, а также оценена активность образования специализированных бесполой пропагул и спорогонов. Отмечен высокий потенциал мха к генеративному и вегетативному возобновлению, значительная изменчивость фенотипического полового соотношения в двуполой моховых дернинах, у которых установлено преобладание женских особей. Мужские растения имеют большие возможности для распространения верхушечными виводковыми почками и заселения новых территорий, что приводит к росту количества однополых моховых дерновинок и разному половому соотношению зрелых фертильных особей. Большая продуктивность мужских растений обнаружена во влажных локалітетах, тогда как открытые солнечные места произрастания более благоприятны для формирования женских особей. Установлено, что на девастированных территориях горнодобывающих предприятий стрессовые условия существенно влияют на развитие спорофита и жизнеспособность спор *C. introflexus*. В коробочках растений из локалітетов угольных отвалов было до 85% абортивных спор. Во всех локалітетах отмечено активное образование специализированных виводковых пропагул – опадающих верхушек в течение осенне-весеннего периода и размножение фрагментами побегов и дернин.

Ключевые слова: *Campylopus introflexus*, адвентивный вид мха, фертильные особи, виводковые органы