

Гравізалежна модифікація репродуктивного розвитку мохів

Оксана В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Наталя Я. КИЯК, Ярослава Д. ХОРКАВЦІВ, Надія А. КІТ

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

Lobachevska O.V., Kyiak N.Ya., Khorkavtsiv Ya.D., Kit N.A. **Gravity-dependent modification of reproductive development of mosses.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 488–496.

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

Abstract. The peculiarities of the generative and vegetative reproduction of some species of mosses depending on environmental factors were determined. It was established that different gravireactions of two ecomorphs of *Bryum pseudotriquetrum* depend on climatic conditions of the region. It was shown that the gravity polarizing effect can be an active osmotic regulatory factor for renewal vegetative reproduction and development acceleration of *Leptobryum pyriforme* during seasonal water shortage in natural environment. Under conditions of hypoxia and horizontal clinorotation, alcohol dehydrogenase (ADH) activity is a precondition for more rapid maturation of male gametangia rather than female ones, which provides a higher possibility of fertilization. At the stage of formation of sexual organs in *Bryum argenteum*, increasing sensitivity to the oxidative stress initiated by clinorotation was established. Reversibility of physiological processes after restoring the gravity vector can be considered as adaptation of the reproductive system to imitation of microgravity.

Keywords: gravisensitivity, reproduction, gametangium, mosses

Вступ

Тривалі дослідження гравіморфогенезу бріофітів сприяли детальному експериментальному вивченню гравіреакцій на різних стадіях онтогенезу мохоподібних (Ripetskyj et al., 1998; Demkiv et al., 2009; Lobachevska, Khorkavtsiv, 2014). Встановлено, що гравіреакції є видоспецифічними та змінюються залежно від стадій розвитку гаметофіту й екологічних факторів. Загалом, отримані результати підтвердили роль мохів як експериментальної моделі у дослідженнях гравіморфогенезу і є важливим доповненням для з'ясування участі сили тяжіння в життєвій стратегії бріофітів.

Продовжуються дослідження довготривалого вирощування рослин у Космосі з метою успішної реалізації послідовних генерацій та отримання дозрілого насіння, що обмежено умовами літальних апаратних засобів і мікрогравітації (Kordyum, 2014). Тому важливо проаналізувати найбільш вразливі до стресорного впливу стадії репродуктивного розвитку різних рослин та визначити потенційно стійкі цикли генеративної системи до умов мікрогравітації.

© О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Н.Я. КИЯК, Я.Д. ХОРКАВЦІВ, Н.А. КІТ, 2017

Метою даної роботи було дослідити вплив гравітації на формування органів вегетативного й генеративного розмноження деяких видів мохів, проаналізувати гравічутливість жіночих і чоловічих особин, визначити стійкість різностатевих рослин до гіпоксії та окиснювального стресу в умовах зміненої гравітації.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження були природні зразки та лабораторні культури видів мохів: *Bryum argenteum* Hedw., *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson, *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. Усі зразки відібрано з околиць Львова в однакових кліматичних умовах, окрім *B. pseudotriquetrum*, один зразок якого був зібраний в Антарктиці, а інший – у Львівській області. Всього було проаналізовано 250 рослин.

Лабораторну культуру всіх видів отримували зі спор, які висівали на живильне агаризоване середовище Кнопа в чашки Петрі та вирощували в люмінестаті в контрольованих умовах температури та освітлення (Demkiv et al., 1997).

Листостеблові пагони *B. pseudotriquetrum*, які сформувалися за 20–25 днів на протонемі, перено-

сили на середовище Кнопа з 0,2%-вою глюкозою у вертикально розміщені чашки Петрі, де пагони регенерували, потім витримували впродовж 14 днів у темряві. Спочатку отримували регенеративну вторинну протонему, а ще за 5–7 днів листостеблові пагони. Для аналізу гравічутливості двох зразків *B. pseudotriquetrum* визначали кути згину протонемі і пагонів через 12 год після гравістимуляції.

На 20-денній протонемі *L. pyriforme* у двох варіантах (після гравістимуляції та кліностатування) підраховували кількість ризоїдних бульбочок. Для моделювання мікрогравітації використовували горизонтальний кліностат зі швидкістю 2 об./хв.

У лабораторній культурі *P. patens* і *B. argenteum* проаналізовано статеву структуру й продуктивність: визначено кількість жіночих і чоловічих рослин, статевих органів (жіночих і чоловічих гаметангіїв) та спорогонів за умов сталої дії 1 г і після кліностатування. Для визначення життєздатності спор *P. patens*, що утворилися у лабораторних умовах, їх висівали на агаризоване середовище, підраховували кількість пророслих спор та аналізували ріст і розвиток протонемних дернин.

Для визначення активності алкогольдегідрогенази (АДГ) у *B. argenteum* використали стандартні методики (Porterfield et al.; 2003; Rohozhyn, Rohozhyna, 2016). Для стимуляції гіпоксії чашки з культурами заливали дистильованою водою, а через добу переносили на 12 год на кліностат. АДГ-активність аналізували окремо у жіночих і чоловічих рослин моху після гіпоксії й кліностатування на спектрофотометрі Analytic Jena Specord 210 Plus при $\lambda = 510$ нм.

Для аналізу стану антиоксидантної системи в пагонах *B. argenteum* перед формуванням гаметангіїв і на стадії їхнього утворення визначали вміст пероксиду водню, дієнових кон'югатів (ДК) та малонового діальдегіду (МДГ) за стандартними методиками (Musyenko et al., 2001).

Досліди повторювали тричі, вірогідність різниці між середніми значеннями показників встановлювали за критерієм Стьюдента. Відмінності вважали вірогідними при значенні $p < 0,05$ (Lakyn, 1990).

Результати та обговорення

Аналіз репродуктивного розвитку деяких видів мохів завершує цикл робіт про вплив земного тяжіння на онтогенез бріофітів (Demkiv et al., 2009; Lobachevska, Khorkavtsiv, 2014; Khorkavtsiv et al., 2016). Як правило, більшість мохів розмножується

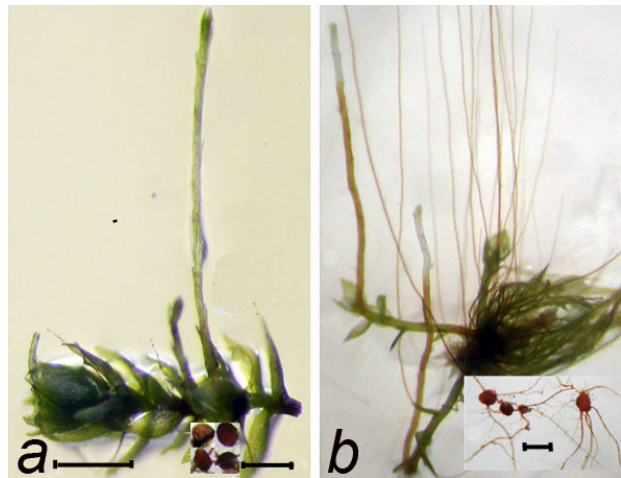


Рис. 1. Дві екоморфи *Bryum pseudotriquetrum* з різною гравічутливістю органів гаметофіту: *a* – антарктична, з гравічутливими пагонами, в основі яких утворилися бульбочки; *b* – львівська, з гравічутливою протонемою й менш чутливими пагонами та ризоїдними бульбочками на протонемних столонах. Масштаб: *a*, *b* – 1,5 см, на врізках *a*, *b* – 400 мкм

Fig. 1. Two ecomorphs of *Bryum pseudotriquetrum* with different gravisensitivity of gametophyte organs: *a* – Antarctic, with gravisensitive shoots, which formed brood tubers at the base; *b* – Lviv, with gravisensitive protonemata, less sensitive shoots and rhizoid tubers on protonemata stolons. Bar: *a*, *b* – 1,5 cm; bar on the inserts – 400 μ m

вегетативно й генеративно. Однак, статеве розмноження та розсівання спор мохів часто обмежене кліматичними умовами, і тоді безстатєва репродукція стає визначальною стадією життєвої стратегії та ефективним механізмом швидкого локального заселення й закріплення моху на певній території (Glime, 2006; Frey, Kürschner, 2010).

Установлено, що гравічутливість органів гаметофіту двох зразків *Bryum pseudotriquetrum* із кліматично відмінних природних локалітетів (Антарктики і Львівської обл.) відрізняється. Зазвичай для багатьох видів мохів гравічутливою є ювенільна стадія – протонема, тоді як пагони можуть і не проявляти тропізму. Проте, у культури *B. pseudotriquetrum* зі зразка з Антарктики гравічутливими були пагони (рис. 1, *a*), а в такої з околиць Львова гравітропно росла протонема, причому пагони менше реагували на гравітацію (рис. 1, *b*). Після гравістимуляції в пазухах листків пагонів антарктичної екоморфи моху утворювалися численні ризоїдні бульбочки, а у львівської – вони формувалися на видовжених ризоїдних столонах (рис. 1, *a*, *b*).

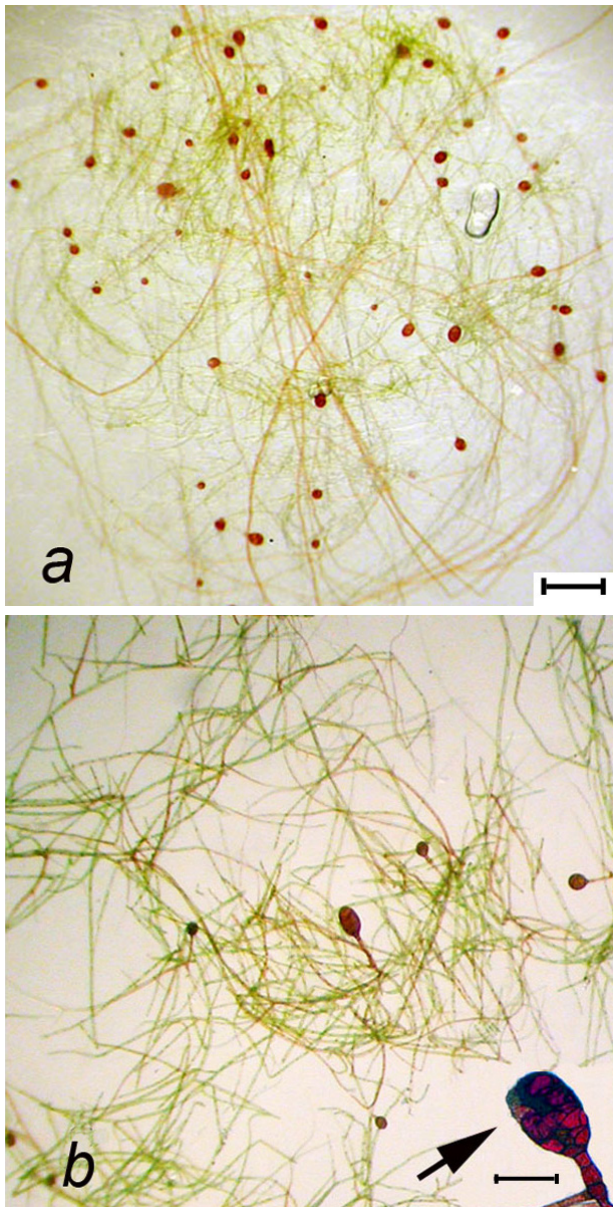


Рис. 2. Протонема *Leptobryum pyriforme* з виводковими тільцями: більша їхня кількість на протонемі під час гравістимуляції (а), ніж без такої (б); стрілкою вказано на виводкове тільце моху. Масштаб: а, б – 500 мкм, на врізці б – 100 мкм

Fig. 2. Protonema of *Leptobryum pyriforme* with brood bodies: а – more numerous brood bodies on gravitropic protonema, than on not gravitropically stimulated protonema (b); arrow points the brood body. Bar: а, b – 500 μ m; bar on the insert b – 100 μ m

Таблиця 1. Вплив гравітації на величину кута згину верхівки протонеми та пагонів моху *Bryum pseudotriquetrum* (культури зі зразків з різних кліматичних зон)

Table 1. Influence of gravity on the angle of bending of protonemata apex and shoots of the moss *Bryum pseudotriquetrum* (cultures of moss samples from various climatic zones)

Варіанти дослідів	<i>B. pseudotriquetrum</i> (кут, градуси)	
	Антарктика	околиці Львова
Протонема	0	84,7 \pm 2,1
Пагони	79,3 \pm 4,3	2,8 \pm 0,2

У відповідь на переорієнтацію гравітропної протонеми і пагонів *B. pseudotriquetrum* з вертикального на горизонтальне положення поступово згиналася верхівка протонеми або пагона внаслідок зміщення ростової зони. Величина кута згину верхівок пагонів і апікальних клітин протонеми була показником чутливості рослин до гравітації, яка тривала 12 год (табл. 1).

Отже, встановлено, що протонема й пагони зразків *B. pseudotriquetrum* по-різному реагували на вплив гравітації. Негативний гравітропізм властивий пагонам антарктичної та протонемі львівської екоморфи, тоді як протонема й пагони зразків, відповідно, з Антарктики і околиць Львова не проявляли чіткого тропізму.

Отже, гравічутливість протонеми й гаметофорів *B. pseudotriquetrum* сформувалася залежно від екологічних умов. Мабуть, адаптація до умов короткого вегетаційного періоду Антарктики сприяла підвищенню гравічутливості гаметофорів моху, на яких закладалися органи вегетативного розмноження. Різні гравіреакції набули переваги у життєвій стратегії *B. pseudotriquetrum* у стресових умовах Антарктики, наприклад під час потепління або затоплення. Можна припустити, що лише утворення над субстратом негативно гравітропних гаметофорів дало змогу енергетично забезпечити швидке вегетативне розмноження ризоїдними бульбочками й сприяло виживанню й розмноженню рослин під час короткотривалого весняного періоду Антарктики. Тобто, у відмінних екологічних умовах сформувалися спеціалізовані гравіреакції, що було вирішальним для стратегії виживання, утворення мохового покриву й поширення *B. pseudotriquetrum* у різних кліматичних умовах. У трав'яних рослин, наприклад у *Deschampsia antarctica* Desv., за умов Антарктики сформувалася специфічна атипова структура мезофілу з численними везикулами, що

Таблиця 2. Вплив осмотично активних речовин на гравізальне формування виводкових тілець на 20-денній протонемі *Leptobryum pyriforme*

Table 2. Effect of osmotic active substances on the gravity-dependent formation of brood bodies on 20-day protonema of *Leptobryum pyriforme*

Умови досліду	Кількість виводкових тілець / 1 дернина, шт.		
	після гравістимуляції	після кліностакування	на світлі
Пролін, 1 мМ	70,3 ± 1,3	61,6 ± 3,3	65,4 ± 2,1
ПЕГ, 3 %	84,1 ± 2,7	56,4 ± 3,1	40,2 ± 2,5
ПЕГ, 5 %	18,2 ± 0,9	9,0 ± 0,7	4,6 ± 0,2
Пролін + 5 %-й ПЕГ	50,3 ± 3,1	32,4 ± 1,2	30,7 ± 2,8
Гравітропна протонема	60,8 ± 2,4	37,3 ± 2,9	—
Протонема на світлі (контроль)	—	—	30,4 ± 2,0

екранують УФ-радіацію, та інші морфогенетичні захисні реакції (Tagan et al., 2007). Унаслідок того, що в Антарктиці рослини протягом вегетаційного періоду зазнають тривалого впливу низьких температур, надмірного УФ-опромінення, затоплення (Ozheredova et al., 2015), в них могли розвинути комплексні механізми стійкості до екстремальних факторів, які забезпечили їхнє виживання за таких умов.

Для іншого гравічутливого виду *Leptobryum pyriforme* уперше експериментально встановлено, що розвиток виводкових тілець, які є органами вегетативного розмноження і запасання поживних речовин, явище гравізальне. Після гравістимуляції виводкові тільця *L. pyriforme* утворювалися швидше й удвічі більшої кількості, ніж, якщо протонему не піддавали векторній дії гравітації (рис. 2). Після кліностакування виводкові тільця *L. pyriforme* закладалися із запізненням і в меншій кількості, порівняно з гравістимульованою протонемою дерниною.

Отже, унаслідок різної чутливості стадій онтогенезу й акселерації вегетативного розмноження гравітація модифікує репродуктивну стратегію мохів, сприяючи їхньому виживанню за несприятливих умов.

В екстремальних умовах водного дефіциту вегетативне розмноження спеціалізованими виводковими органами забезпечує не лише локальне поширення моху, полегшуючи поглинання й утримання води, а й підтримку популяції завдяки тривалому збереженню банку життєздатних діаспор (Lobachevska, Rabyk, 2012). За стресових умов посухи осмотично активний пролін сприяє підвищенню водного потенціалу клітин рослин, зменшуючи рівень їхнього пошкодження (Kordyum et al., 2003; Vayner et al., 2014). Визначено взаємовплив

проліну та ПЕГ-6000 на гравізальне утворення виводкових тілець моху *L. pyriforme*, що здебільшого трапляється на зволоженому ґрунті (табл. 2).

Визначено, що після гравістимуляції виводкових тілець утворювалося більше в усіх варіантах досліду (табл. 2). Формування їх на гравітропній протонемі стимулював 3%-вий ПЕГ, порівняно з негравістимульованою протонемою та після кліностакування. Відзначено, що незначна втрата води в субстраті стимулює утворення спеціалізованих органів вегетативного розмноження, проте вплив 5%-вого ПЕГу на формування виводкових тілець *L. pyriforme* був набагато токсичнішим. Його інгібуюча дія зменшувалася завдяки проліну та гравітації (табл. 2). Раніше для *B. argenteum* встановлено, що ПЕГ, АБК та сахароза ініціювали утворення гем на повітряній розгалуженій хлоронемі на світлі (Lobachevska, Rabyk, 2012).

Отже, за умов водного дефіциту поляризуюча дія гравітації може виконувати осморегуляторну функцію та призводити до ініціації відновлення й посилення вегетативного розмноження. У такий спосіб більша всмоктувальна сила численних апікальних клітин гравітропної протонемі до певної міри могла підтримати водний баланс і, очевидно, стимулювати розвиток спеціалізованих виводкових органів. За несприятливих екологічних умов це сприяє підвищенню осмотичного тиску клітин на ранніх етапах розвитку рослин, оптимізує репродуктивну спроможність та забезпечує збільшення мохового покриву.

Моделлю для дослідження генеративного розмноження в умовах зміненої гравітації був одноклітинний вид *Physcomitrella patens*, онтогенетичний цикл якого у лабораторній культурі тривав два місяці. Для моху властива висока гравічутливість та специфічні гравіреакції на різних стадіях розвитку:

Таблиця 3. Оцінка статеві продуктивності моху *Physcomitrella patens*

Table 3. Evaluation of sexual productivity of the moss *Physcomitrella patens*

Умови досліджу	Кількість статевих органів, шт.		Кількість, %	
	архегонії	антеридії	фертильні пагони	спорогони
Контроль	85,2 ± 2,4	230,0 ± 3,5	67,8 ± 1,7	88,6 ± 3,9
Кліноостатування	79,7 ± 1,8	158,6 ± 2,7	59,7 ± 2,1	79,9 ± 4,1

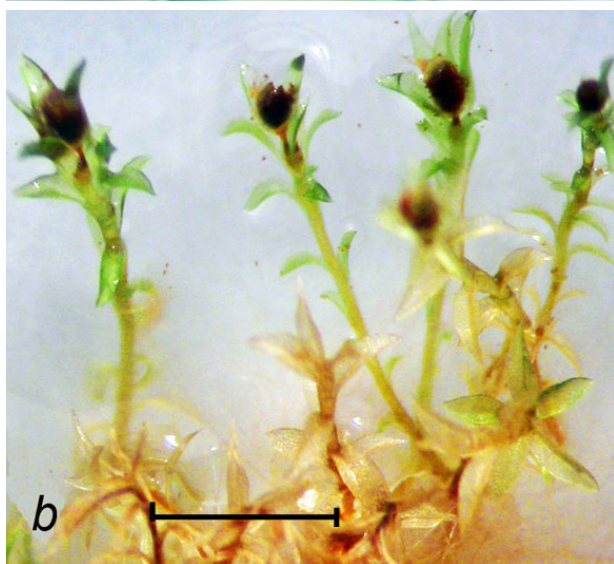
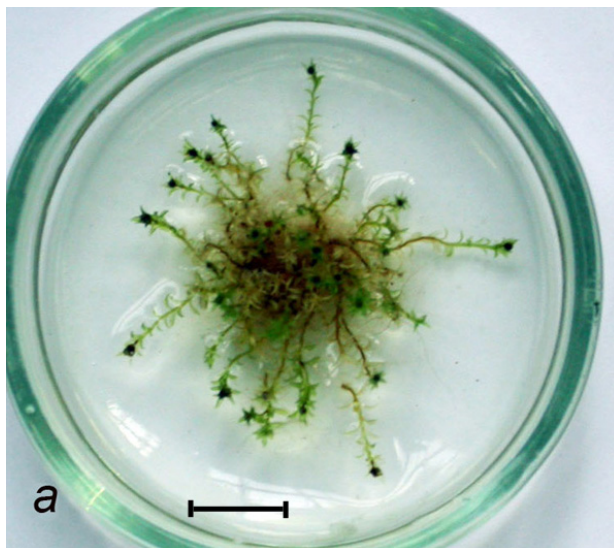


Рис. 3. Дернина *Physcomitrella patens* із зануреними у перихетяльні листки круглястими коробочками: *a* – контроль, *b* – після кліноостатування. Масштаб – 2 мм

Fig. 3. Turf of *Physcomitrella patens* with roundish capsules immersed in perichaetial leaves: *a* – control; *b* – after clinorotation. Bar: 2 mm

Таблиця 4. Статеві структура та продуктивність дводомного виду моху *Bryum argenteum*

Table 4. Sexual structure and productivity of the dioecious species *Bryum argenteum*

Умови досліджу	Кількість фертильних рослин, шт.		Кількість гаметагіїв / 1 пагін, шт.	
	♀	♂	♀	♂
Контроль	95,6 ± 3,2	110	7,2 ± 0,1	11,0 ± 0,2
Кліноостатування	79,4 ± 2,7	125	7,0 ± 0,5	12,4 ± 0,4

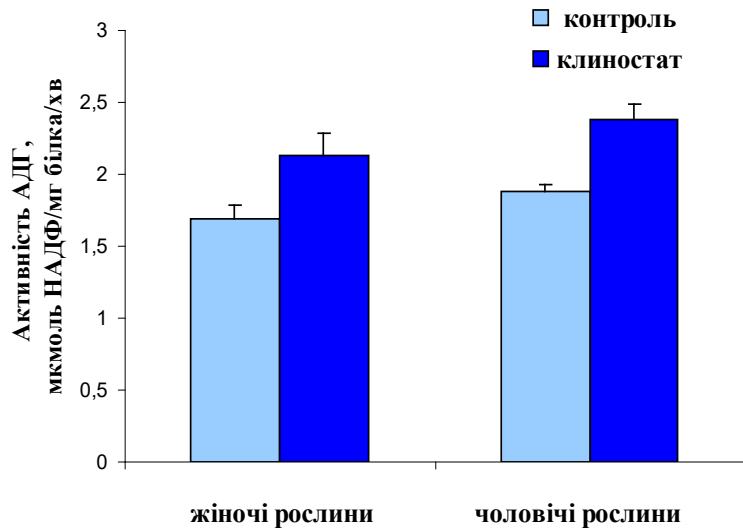
в умовах 1 g *P. patens* утворювала гравітропні протонемні stolони, гравічутливі гаметофори та спіральну дернину (Demkiv et al., 2009). Фенотипні модифікації гравіреакцій, без сумніву, розширили систему адаптації виду до специфічних умов місцезростань, зокрема на вологих переораних ґрунтах.

Гравічутливість *P. patens* визначали в стаціонарних умовах 1 g та після 14-денного горизонтального кліноостатування. Як у контролі, так і після кліноостатування, на пагонах дернини переважали чоловічі голі статеві органи (табл. 3), хоча їхнє утворення затримувалося на 9–10 днів.

Як свідчать наведені у табл. 4 результати аналізу розвитку генеративних органів та статеві структури дводомного виду *Bryum argenteum*, після кліноостатування кількість чоловічих рослин із гаметагіїями збільшувалася, а жіночих зменшувалася, хоча кількість фертильних рослин не змінювалася. Крім того, антеридії закладалися швидше, порівняно з контролем та жіночими рослинами з архегоніями. На відміну від *P. patens*, елімінація векторної дії гравітації виявилася навіть ефективною для чоловічих рослин *B. argenteum* – після кліноостатування архегоніїв у мохових дернинах утворилося менше, а антеридіїв більше. Відомо, що як для однодомних, так і дводомних бріофітів характерною є протандрія – антеридіїв закладається більше і дозрівають вони раніше за архегонії, саме в такий спосіб гарантується більша ймовірність запліднення.

Рис. 4. Активність алкогольдегідрогенази (АДГ) різностатевих рослин *Bryum argenteum* залежно від зміни вектора гравітації

Fig. 4. Alcohol dehydrogenase (ADG) activity of heterosexual plants of *Bryum argenteum* depending on change of the gravity vector



Для *B. argenteum* гравітропізм властивий регенеративній протонемі та спорофіту (Lobachevska, 2006), хоча зазвичай у бріофітів гравічутливими є протонемна дернина зі спор і гаметофори. Встановлено, що швидкість росту й кут гравісгину протонемі, отриманої унаслідок регенерації жіночих гаметофорів, були дещо більшими, ніж у чоловічих. Слід зазначити, що вторинна протонема швидше дедиференціює у хлоронему й каулонему, значно толерантніша до висушування та затримує більше вологи, що сприяє галуженню й утворенню бруньок у несприятливих природних умовах. Окрім того, гравітація індукує морфогенетичні процеси, стимулюючи гравіморфози бруньок на апікальних клітинах вторинної гравітропної протонемі мохів (Ripetskyj et al., 1998). Отже, гравіреакції є видоспецифічними і не виключено, що гравічутливість вторинної регенеративної протонемі *B. argenteum* і *P. patens* може бути адаптивною функцією у життєвій стратегії бріофітів.

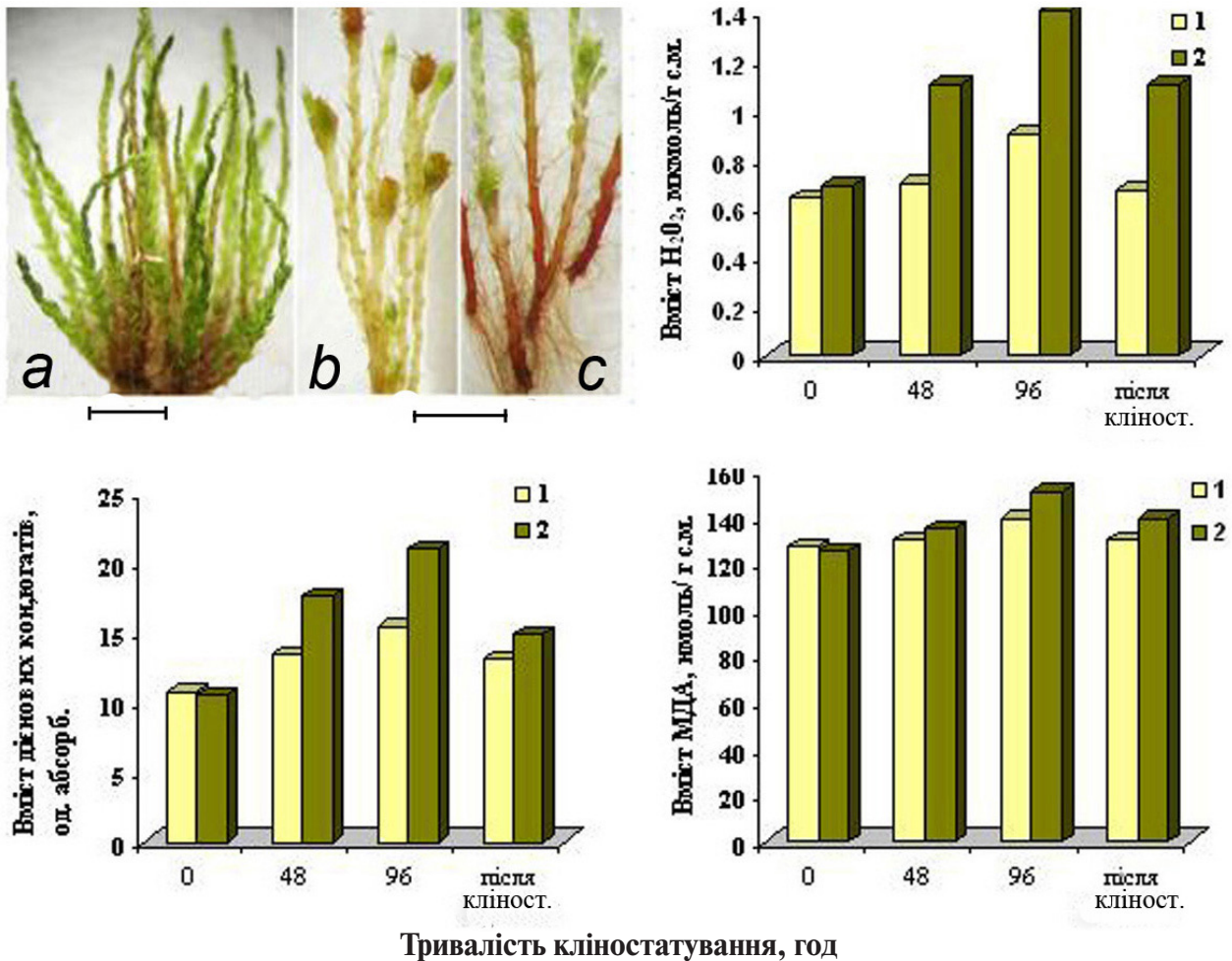
У багатьох видів мохів статеве розмноження можливе лише за наявності водної плівки, тому висока вологість середовища є об'єктивною необхідністю їхньої життєдіяльності (Glime, 2006). Часто рослини моху знаходяться під водою, відчуваючи нестачу кисню. Гіпоксія як стресовий чинник певною мірою нівелюється активністю дегідрогеназ пентозного циклу, зокрема алкогольдегідрогеназою (АДГ).

У затоплених зразках *B. argenteum* активність АДГ була вища, порівняно з рослинами, які росли у звичних умовах зволоження. Нами проаналізова-

но ефект кліноостатування на АДГ-активність чоловічих і жіночих рослин *B. argenteum* після гіпоксії (рис. 4).

Установлено, що активність АДГ фертильних рослин відрізняється. Вища ферментативна активність у чоловічих рослин, очевидно, зумовлена більшими енергетичними витратами на формування антеридіїв, яких утворюється значно більше, ніж архегоніїв. Після кліноостатування активність ферменту обох статей підвищувалася приблизно в 1,4 рази. Відомо (Stark et al., 2000), що статевий диморфізм мохів, зумовлений різною швидкістю росту, метаболізмом, біомасою й тривалістю дозрівання гаметангіїв, забезпечується насамперед процесами фотосинтезу та дихання, а більша кількість у дернині чоловічих рослин залежить якраз від їхньої інтенсивності. Очевидно, завдяки активності АДГ за умов гіпоксії відбулася перебудова фізіологічних функцій, що сприяло швидшому утворенню чоловічих рослин з антеридіями та розвитку толерантності моху.

Як свідчать результати експериментальних досліджень та оглядових робіт, мікрогравітація як стресовий чинник ініціює збільшення активності компонентів антиоксидантної системи (Porterfield, 2003; Chebli, Geitmann, 2011; Kordyum, 2014; Nedukha, 2015). Одним з модуляторів метаболізму в умовах стресу є активація пероксидного окислення ліпідів (ПОЛ), яка є першою ланкою у розвитку реакцій, що запускають системи захисту клітин та організму (Kordyum et al., 2003). На сьогодні відсутня інформація про зміни активності антиокси-



Тривалість кліностаування, год

Рис. 5. Вміст перексиду водню, дієнових кон'югатів та малонового дияльдегіду (МДА) у пагонах *Bryum argenteum* залежно від тривалості кліностаування: 1 – перед формуванням статевих органів, 2 – на стадії дозрівання гаметагіїв; дернина без гаметагіїв (a), з антеридіями (b) та архегоніями (c). Масштаб – 2,5 мм

Fig. 5. Content of hydrogen peroxide, diene conjugates and malonic dialdehyde (MDA) in shoots of *Bryum argenteum* depending on clinorotation duration: 1 – before formation of sexual organs; 2 – at the stage of gametangia maturation; turf without gametangia (a), with antheridia (b) and archegonia (c). Bar: 2.5 mm

дантної системи у мохів залежно від сили тяжіння. З цією метою визначили вміст перексиду водню як індуктора антиоксидантної захисної системи та динаміку первинних і кінцевих продуктів ліпопероксидації у гаметофорах *B. argenteum* без гаметагіїв і на стадії формування статевих органів.

Результати аналізу вмісту перексиду водню у гаметофорах свідчать про залежність кількості перексиду від стадій онтогенезу й тривалості кліностаування та вищу чутливість пагонів до зміни гравітації під час формування статевих органів (рис. 5).

У контролі вміст H_2O_2 у гаметофорах з гаметагіїями не відрізнявся від рослин, які не утворювали статевих органів (рис. 5). Однак, вже 48-годинне кліностаування виявилось стресовим чинником, особливо для рослин з гаметагіїями, унаслідок чого різко підвищився вміст перексидів.

Про активацію окисних процесів свідчить істотне збільшення вмісту первинних продуктів – дієнових кон'югатів та незначне підвищення маркера розвитку деструктивних процесів у ліпідній компоненті мембран МДА після 96 год кліностаування (рис. 5).

Встановлено, що впродовж усього періоду кліностатування вміст дієнових кон'югатів на стадії формування статевих органів був на 40–50% вищим, ніж у рослин без гаметангіїв, а збільшення концентрації МДА розпочиналося на 4 добу в двох варіантах досліду (рис. 5). Тобто, під впливом зміненої сили тяжіння збільшився вміст початкових продуктів ПОЛ, а кількість кінцевих метаболітів ліпопероксидації впродовж 2 діб кліностатування зберігалася на рівні контролю. Очевидно, така тривалість гравітаційного стресу ще знаходилася в межах толерантності *B. argenteum* до окиснювальних процесів. Вірогідне збільшення кількості МДА було зафіксовано лише на 4 добу кліностатування, що, очевидно, зумовлено частковим виснаженням ресурсів антиоксидантної системи внаслідок утворення нових радикалів. Значно чутливіші до гравітаційного стресу були пагони на пізнішій стадії розвитку – з гаметангіями, через що, відповідно, інтенсивність оксидантних реакцій була вищою.

Отже, залежно від стадії розвитку рослин і впливу гравітації на диференціацію гаметангіїв змінювалася реакційність системи окиснення *B. argenteum*. Після дистресу активність прооксидантного пулу зменшилася майже до рівня контролю, що є показником зворотності деструктивних процесів, які виникли в зв'язку зі зміною векторної дії гравітації та розвитком толерантності до підвищення окиснювального потенціалу.

Висновки

Генеративне (статева структура і продуктивність) та вегетативне розмноження різних видів мохів є гравізаляжним процесом. Отримані результати є вагомим доповненням для з'ясування природи репродуктивної стратегії й біології розвитку бріофітів в умовах сталої та зміненої векторної дії гравітації.

Формування статевих рослин і органів, переважно чоловічих, є чутливішим до впливу екологічних чинників – зміни гравітації та окиснювального стресу, оскільки потребує значних енергетичних ресурсів.

За умов водного дефіциту поляризуюча дія гравітації оптимізує осморегулюючу функцію клітин, сприяючи розвитку спеціалізованих виводкових органів та акселерації розвитку мохових дернин.

Установлено, що після тривалого кліностатування морфогенетичні й фізіологічні процеси у різних видів мохів повертаються до норми, що свідчить про поступовий розвиток стійкості до імітованої мікрогравітації.

Визначено, що гравіреакції сприяють фенотипній пластичності бріофітів і мають адаптивне значення у життєвій стратегії виду.

Подяки

Висловлюємо подяку к.б.н., с.н.с. І.С. Данилківу за визначення зразків *Bryum pseudotriquetrum*.

Робота виконана в рамках Цільової комплексної програми НАН України з наукових космічних досліджень на 2012–2016 рр.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Chebli Y., Geitmann A. Gravity research on plants: use of single-cell experimental models. *Frontiers in Plant Science*, 2011, 56(2): 1–10. doi: 10.3389/fpls.2011.00056.
- Frey W., Kürschner H. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora*, 2010, 4(20): 1–12. doi: 10.1016/j.flora.2010.04.020.
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Kardash A.R., Chaban Kh.I. *Fiziol. rastenyi*, 1997, 44(2): 205–211. [Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Кардаш А.Р., Чабан Х.И. Взаємодія світла і гравітації в ростових движениях протонемы мхов. *Физиол. растений*, 1997, 44(2): 205–211].
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Pundiak O.I. Hravitatsiya yak formotvorchyi faktor rozvytku mokhiv. In: *Fiziolohiya roslin: problemy ta perspektyvy rozvytku*. Ed. V.V. Morhun, Kyiv: Logos, 2009, vol. 2, pp. 403–408. [Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Пундяк О.И. Гравітація як формотворчий фактор розвитку мохів. В кн.: *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку*. Ред. В.В. Моргун, Київ: Логос, 2009, т. 2, с. 403–408].
- Glime G.M. *Physiological Ecology. Chapter 5 – Ecology of Development*. In: *Bryophyte ecology*, 2006, vol. 1, 268 pp., available at: <http://www.bryoecol.mtu.edu> (accessed 15.08.2015).
- Khorkavtsiv Ya.D., Kordyum E.L., Lobachevska O.V., Kyyak N.Ya., Kit N.A. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 72(6): 588–595. [Хоркавців Я.Д. Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Галуужена протонема *Ceratodon purpureus* в умовах зміненої сили тяжіння. *Укр. бот. журн.*, 2016, 72(6): 588–595].
- Kletochnye mekhanizmy adaptatsii rastenyi k neblagopriyatnym vozdeystviyam ekologicheskikh faktorov v estestvennykh usloviyakh*. Ed. E.L. Kordyum, Kiev: Naukova Dumka, 2003, 290 pp. [*Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях*. Ред. Е.Л. Кордюм, Киев: Наук. думка, 2003, 290 с.].
- Kordyum E.L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity. *Plant Biology*, 2014, 16(1): 79–90. doi: 10.1111/plb.12047.
- Lakyn H.F. *Biomertia*, Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 352 pp. [Лакин Г.Ф. *Биометрия*, М.: Высш. шк., 1990, 352 с.].
- Lobachevska O.V. In: *Naukovi osnovy zberezheniya biotichnoyi riznomanitnosti. Tematychnyy zbirnyk Instytutu ekolohiyi Karpat NAN Ukrainy*, Lviv: Liha-Press, 2006, v. 7, pp. 137–143. [Лобачевська О.В. Нові види

- мохів з гравітропною протонеєю. В кн.: *Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Тематичний збірник Інституту екології Карпат НАН України*, Львів: Ліґа-Прес, 2006, вип. 7, с. 137–143].
- Lobachevska O.V., Rabyk I.V. *Visn. Lviv. un-tu*, Ser. Biol., 2012, 60: 75–88. [Лобачевська О.В., Рабик І.В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку. *Вісн. Львів. ун-ту*, Ser. Biol., 2012, 60: 75–88].
- Lobachevska O.V., Khorkavtsov Ya.D. *Kosm. nauka i tekhnol.*, 2014, 20(5): 55–60. [Лобачевська О.В., Хоркавців Я.Д. Гравічутливість в онтогенезі мохів. *Косм. наука і технол.*, 2014, 20(5): 55–60].
- Musyenko M.M., Parshykova T.V., Slavnyy P.S. *Spektrofotometricheskie metody v praktike fiziologii, biokhimiti i ekologii rasteniy*, Kiev: Phytosociocentre, 2001, 200 pp. [Мусяненко М.М., Паршикова Т.В., Славный П.С. *Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений*, Киев: Фитосоциосентр, 2001, 200 с.].
- Nedukha O.M. *Klitynna obolonka roslyn i factory sere-dovyshcha*. Ed. H.O. Bilyavska, Kyiv: Alterpress, 2015, 289 pp. [Недуха О.М. *Клітинна оболонка рослин і фактори середовища*. Відпов. ред. Н.О. Білявська, Київ: Альгерпрес, 2015, 289 с.].
- Ozheredova I.P., Parnikoza I.Yu., Poronnik O.O., Kozheretska I.A., Demidov S.V., Kunakh V.A. Mechanisms of Antarctic vascular plant adaptation to abiotic environmental factors. *Cytology and Genetics*, 2015, 49(2): 139–145.
- Porterfield D.M., Dreschel T.W., Musgrave E. A ground-based comparison of nutrient delivery technologies originally developed for growing plants in the spaceflight environment. *Hort Technology*, 2003, 10(1): 179–185.
- Ripetskyj R.T., Kit N.A., Chaban C.I. Gravity effects on the growth and development of moss secondary protonemata. *Adv. Space Res.*, 1998, 21(8/9): 1135–1139.
- Rogozhin V.V., Rogozhina T.V. *Praktikum po biokhimiti selskokhozyaystvennoy produkcii*, St. Petersburg: NIORD, 2016, 480 pp. [Рогожин В.В., Рогожина Т.В. *Практикум по биохимии сельскохозяйственной продукции*, СПб.: ГИОРД, 2016, 480 с.].
- Taran N.Yu., Batsmanova L.M., Okanenکو O.A. *Ukr. Bot. J.*, 2007, 64(2): 279–289. [Таран Н.Ю., Батманова Л.М., Оканенко О.А. Адаптаційні реакції *Deschampsia antarctica* Desv. за умов Антарктики на дію оксидного стресу. *Укр. бот. журн.*, 2007, 64(2): 279–289].
- Vayner A.A., Kolupaev Yu.E., Oboznii A.I. *Fiziol. rasteniy i genetika.*, 2014, 46(30): 252–258. [Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Обозный А.И. Влияние экзогенного пролина на содержание пероксида водорода в проростках пшеницы и формирование индуцированной теплоустойчивости. *Физиол. растений и генетика*. 2014, 46(3): 252–258].
- 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 caniner-vis*. *Bryologist*, 2005, 108: 186–193. doi:10.1639/0007-2745(2005)108[0183:SEPSAS] 2.0.CO;2.
- Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д., Кит Н.А. **Граві залежна модифікація репродуктивного розвитку мохів**. *Укр. бот. журн.*, 2016, 74(5): 488–496.
Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
- Визначено особливості генеративного і вегетативного розмноження деяких видів мохів залежно від екологічних чинників. Виявлено відмінні гравіреакції двох екоморф *Bryum pseudotriquetrum*, які сформувалися за різних кліматичних умов. Показано, що поляризуюча дія гравітації може бути активним осморегуляторним чинником для посилення вегетативного розмноження та акселерації розвитку *Leptobryum pyriforme* під час сезонної нестачі води у природному середовищі. В умовах гіпоксії та горизонтального кліностакування активність алкогольдегідрогенази (АДГ) є передумовою швидшого дозрівання чоловічих гаметангіїв, ніж жіночих, що забезпечує вищу ймовірність запліднення. Встановлено підвищену чутливість *B. argenteum* на стадії формування статевих органів до окиснювального стресу, ініційованого кліностакуванням. Зворотність фізіологічних процесів у *B. argenteum* після відновлення гравітаційного вектора можна розглядати як адаптацію репродуктивної системи до умов імітованої мікрогравітації.
- Ключові слова:** гравічутливість, розмноження, гаметангії, мохи
- Лобачевская О.В., Кияк Н.Я., Хоркавцев Я.Д., Кит Н.А. **Гравизависимая модификация репродуктивного развития мхов**. *Укр. бот. журн.*, 2016, 74(5): 488–496.
Інститут екології Карпат НАН України
ул. Стефаника, 11, Львов 79005, Украина
- Изучены особенности генеративного и вегетативного размножения некоторых видов мхов в зависимости от экологических факторов. Установлено, что в разных климатических условиях у двух экоморф *Bryum pseudotriquetrum* сформировались различные гравиреакции. Выявлено, что поляризирующее действие гравитации может быть активным осморегуляторным фактором, влияющим на возобновление вегетативного размножения и усиленного развития *Leptobryum pyriforme* в условиях сезонного недостатка влажности в естественной среде. В условиях гипоксии и горизонтального клиностаирования активность алкогольдегидрогеназы (АДГ) может оказывать большее влияние на созревание мужских гаметангиев, чем женских, что обеспечивает высокую вероятность оплодотворения. Определена повышенная чувствительность *B. argenteum* на стадии формирования половых органов к окислительному стрессу, вызываемого клиностаированием. Обратимость физиологических процессов у *B. argenteum* после возобновления гравитационного вектора можно рассматривать как адаптацию репродуктивной системы к условиям имитированной микрогравитации.
- Ключевые слова:** гравичувствительность, размножение, гаметангии, мхи