

Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Баїк О.Л., Хоркавців Я.Д., Соханьчак Р.Р., Карпінець Л.І., Бойко І.В., Бешлей С.В., Рабик І.В., Щербаченко О.І., Кіт Н.А. Сстійкість та адаптивні структурно-функціональні зміни мохів під впливом абіотичних стресорів в умовах антропогенно трансформованого середовища. Львів, ГАЛИЧ-ПРЕС, 2022. 280 с. ISBN 978-617- 7617-93-7

Рецензована колективна монографія видана за редакцією кандидата біологічних наук О.В. Лобачевської та рекомендована до друку Вченою радою Інституту екології Карпат НАН України. В колективній монографії використані та процитовані практично всі відомі вітчизняні та іноземні літературні джерела з даної тематики. Книга ілюстрована багатьма чорно-білими рисунками, графіками, таблицями, кількома світлинами пагонів та культур мохів тощо. Колективна монографія співробітників відділу екоморфогенезу Інституту екології Карпат є продовженням монографічних публікацій результатів багаторічних досліджень особливостей існування мохів, їх екофізіологічних реакцій адаптації до захисту від впливу екстремальних умов антропогенно трансформованого середовища, їх морфофункціональних пристосувань до агресивних, несприятливих для існування умов на техногенно змінених територіях. Дослідження проводилися на територіях Язівського і Роздільського сірчаних родовищ, породних відвалах вугільних шахт Червоноградського гірничопромислового району, Бориславського нафтогазоконденсатного родовища та на хвостовищах Стебницького гірничо-хімічного підприємства «Полімінерал», розташованих у Львівській області.

Монографія складається зі вступу, семи розділів, підсумків та списку цитованих джерел. У вступі та в розділі «Теоретичні передумови і вибір напрямків досліджень» автори підкреслили важливість мохоподібних як компонента в багатьох типах екосистем, вказали на їх здатність накопичувати достатньо значиму кількість поживних речовин та органічного вуглецю навіть у несприятливих кліматичних та антропогенно змінених умовах. Підкреслюється, що моховий покрив сприяє відновленню ґрунтів, запобігає їх ерозії, відчутно впливає на хімічну реакцію ґрунту, це особливо стосується антропогенно змінених екосистем. Оскільки моховий покрив пришвидшує обмін катіонів у колообігу речовин, створює кращі умови для захисту діаспор вищих судинних рослин, сприяє проростанню та функціонуванню як підземних, так і надземних органів, особливо на ювенільних стадіях розвитку, це ще раз вказує на можливість мохоподібних бути важливим учасником сукцесійних процесів на порушених територіях, особливо тих, на яких відбулися кардинальні зміни хімічного складу поверхневих шарів. Вказується, що в таких умовах мохоподібні виявилися найбільш здатними, порівняно з іншими представниками рослинного світу, в тому числі покритонасінними рослинами, до створення ініціального, піонерного рослинного покриву на порушених територіях. Такими територіями на Львівщині є досить великі девастовані ділянки видобутку сірки, вугілля, нафти, торфу, магнієвих та калійних солей. Аналізуючи дослідження різних біологів попередніх та останніх часів та отримані результати власних досліджень, у монографії підтверджується, що одним з факторів значної результативної

участі мохів у ревіталізації рослинного покриву є їх висока толерантність до висушування. Проте висловлено думку, що тих показників, а саме: тривалість висушування, інтенсивність стресу, викликаного абіотичними чинниками, ступінь втрати води, швидкість втрати води та відносний вміст вологи у рослинах для пояснення механізмів стійкості на прикладі толерантних і чутливих до висушування видів мохоподібних, – недостатньо для обґрунтування механізмів їх стійкості. Автори підкреслюють, оскільки мохоподібні мають різні типи життєвої стратегії, тому виявлення потенціалу їх стійкості та особливостей реакцій адаптації необхідно з'ясувати на усіх рівнях структурно-функціональної організації. Особливо це результативно при проведенні досліджень саме в антропогенно зміненому агресивному середовищі (наявність залишків видобутку сірки, вугілля, нафти, торфу, магнієвих та калійних солей), яке є абіотично-стресовим, причому різної інтенсивності та тривалості дії для усіх організмів.

Отримані авторами монографії теоретичні матеріали та результати науково-практичних підходів із використанням комплексного підходу в екофізіологічних та популяційно-онтогенетичних дослідженнях, зокрема вивчення стійкості мохоподібних, є одним зі шляхів з'ясування багаторівневих аспектів стрес-адаптивної стратегії, що підкреслює розуміння мохоподібних як нащадків перших наземних рослин. Це, на нашу думку, може бути ще одним із додаткових наукових матеріалів щодо припущень, що саме предкові форми мохоподібних були першими вищими несудинними рослинами суходолу, тодішні природні умови якого, можливо, якоюсь мірою мали певний ступінь агресивності та нагадували нинішні умови атропогенно трансформованих територій. Ці загальні положення деталізовані, узагальнені та представлені авторськими матеріалами, що отримані в результаті проведення тривалих багаторічних досліджень. Вони структуровані та викладені у відповідних розділах колективної монографії.

Об'єктами досліджень були переважно домінантні види мохоподібних, що були виявлені на девастрованих територіях або використовувалися для ведення лабораторної культури. Це такі види: *Amblystegium serpens*, *Bryum argenteum*, *Barbula unguiculata*, *Brachythecium campestre*, *Brachythecium salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Didymodon rigidulus*, *Didymodon tophaceus*, *Funaria hygrometica*, *Tortula caucasica*, *Ptychostomum imbricatulum* тощо. Для проведення комплексних досліджень використовувалися різноманітні методики, переважно іноземних авторів. Але треба відзначити, що серед використаних є ряд методик, розроблених або удосконалених членами авторського колективу монографії.

У розділі «Фотосинтетична активність домінантних та субдомінантних видів мохів в умовах техногенного середовища» подані результати дослідження сезонної та добової динаміки інтенсивності фотосинтезу, які дали можливість охарактеризувати еколого-фізіологічні особливості мохів, ступінь їх пристосування в розумінні стійкості фотосинтетичного апарату до змін умов навколишнього середовища, тобто від змін світлового, температурного та водного режимів залежно від пори року, від положення місцезростання мохів на відкритих місцях чи на плато та на схилах відвалів сірки. Встановлено цікаву закономірність, що добова динаміка фотосинтезу має вигляд двовершинної кривої з максимумами в ранкові години та в післяобідню пору. Відносно сезонної динаміки виявлено, що максимум фотосинтетичної активності спостерігається у квітні-травні та у другій половині серпня та у вересні. Досліджена динаміка фотосинтезу мохів залежно від експозиції схилів відвалів. Вищі показники інтенсивності відзначені в основах відвалів північної експозиції, значно менші вони на ділянках південної експозиції та на вершинах відвалів. Зроблено підсумок, що синтетичний апарат мохів пристосований до контрастних кліматичних умов території відвалів та має здатність відновлювати інтенсивність фотосинтезу після дії негативних факторів, що дає можливість значно підвищувати інтенсивність продукційного процесу та створення

первинної продукції, зокрема піонерної мохової рослинності, яка є необхідною ланкою для відновлення рослинного покриву взагалі.

Важливі результати були отримані при дослідженні впливу засолення (на хвостосховищі Стебницького ГХП) на інтенсивність фотосинтетичних процесів, що є основою накопичення продукції. Так, у верхоспорогонних мохів *Barbula unguiculata* та *Didymodon rigidulus* інтенсивність асиміляції вуглекислого газу знижувалася значно менше, ніж у бокоспорогонного моху *Brachythecium campestre*. Тут, очевидно, проглядається залежність від особливостей життєвої форми, розташування пагонів та різного типу контактів тіла мохів із засоленим субстратом. Унаслідок тривалого часу дії засолення у мохів відбуваються кількісні та якісні зміни хлоропластів, компонентного складу пігментів тощо, при цьому у верхоспорогонних видів мохів інтенсивність фотосинтезу значно вища, як виявили автори, на 25-33%, ніж у бокоспорогонних. Бажано було б у наступних дослідженнях звернути увагу на відмінності та особливості фотосинтетичних процесів у мохів різних еколого-біологічних та систематичних груп на засолених ділянках, спробувати виявити глибші причини їх відмінностей та подібностей та пов'язати це з еволюційним положенням видів, що досліджуються.

У розділі «Морфологічні адаптаційні пристосування мохів залежно від водного режиму на техногенних змінених територіях» проведено дослідження структурно-функціональної організації мохових дернин на території Червоноградського гірничо-промислового району та на інших змінених територіях. Так, досліджувалися піонерні види мохів із різною життєвою формою, представники з низькою щільною дерниною (*Campylopus introflexus*) та з низькою пухкою дерниною (*Polytrichum piliferum*) і високою пухкою дерниною (*Polytrichum juniperinum*). Встановлено, що морфологічні особливості ектогідричного виду *C. introflexus* з апікально-базальним градієнтом асиміляції вуглеводів сприяють виробленню стійкості до дефіциту вологи, високих темпів ростових процесів та утворенню виводкових органів, що дозволяє цьому адвентивному виду захоплювати нові території завдяки інтенсивному вегетативному розмноженню та поселятися в антропогенно порушених місцях з особливо зниженим рівнем конкуренції з боку місцевих видів. Що ж до ектогідричних із елементами ектогідричності видів *P. piliferum* із пухкою низькою дерниною та *P. juniperinum* із пухкою високою дерниною встановлено, що їх поживні речовини – фотоасимілянти поступають з надземної частини і накопичуються у підземній плагіотропній частині та використовуються для вегетативного розмноження, а це сприяє стійкості видів у антропогенно трансформованих місцезростаннях.

На техногенних відвалах фосфогіпсу, токсичних для біоти, виявлено високий вміст хімічних елементів, зокрема важких металів, як у субстраті, так і в мохах. Відзначена характерна залежність: у місцях із великим вмістом токсичних металів фіксується і значний вміст біогенних елементів – В, Na, Mg, P, K, Ca. Автори монографії простежили тенденцію кореляції між вмістом Ca, Cd і Pb у субстраті та у тілах досліджених мохів *Ceratodon purpureus* та *Ptychostomum imbricatum*. Відмітили також залежність кількості накопичених важких металів у тілах мохів від рівня вологості та ступеня розкладу мохів. Зроблено припущення, що при значних концентраціях біогенних елементів мохи можуть виживати при низькій кислотності субстрату та певній концентрації у ньому токсичних речовин.

У розділі «Активність компонентів прооксидантно-антиоксидантної системи мохів в умовах стресу» досліджували вміст аскорбату та глутатіону як біомаркерів фізіологічного стану рослинних організмів у стресових умовах. Проведено дослідження компонентного складу аскорбатної системи (аскорбінова кислота – дегідроаскорбінова кислота – дикетогідрогенова кислота) та сезонні зміни вмісту даної системи у представників мохів *Bryum argenteum* та *Ptychostomum imbricatum* у мікрокліматичних умовах на відвалах видобутку сірки. В цілому досліджено, що при сприятливих умовах

у мохах рівновага аскорбатного циклу між компонентами зміщується до переважання аскорбінової кислоти. При такому стані рівноваги організм має можливість використувати резерви антиоксидантної системи для стабілізації рівноважного стану прооксидантно-антиоксидантної системи при настанні стресових умов. Влітку підвищується температура, яка на поверхні схилів відвалів сягає понад 37 градусів за Цельсієм, а на вершині перевищує 40 градусів та дуже зростає інтенсивність світла (понад 110 тис. лк.). При цьому відбуваються зміни компонентів: зменшується кількість аскорбату, але збільшується кількість дикетогулонової та дегідроаскорбінової кислоти. Це вказує на зміни в інтенсивності окислювальних процесів, на зміну фізіологічного стану і інтенсивності взагалі усіх процесів життєдіяльності досліджених видів мохів протягом різних сезонів у мінливих умовах навколишнього середовища, що є також пристосуванням до стресових умов території дослідження.

В результаті досліджень автори монографії дійшли висновку, що співвідношення вмісту компонентів дослідженого циклу може бути біомаркером (можна доповнити, мабуть, «чітким біомаркером») стану організму мохів у стресових умовах антропогенно змінених територій (на прикладі відвалів видобутку сірки). Щодо мохів, які зростають на територіях в умовах нафтового забруднення, відзначено досить цікавий результат. Рослини моху *Bryum argenteum* в умовах нафтового забруднення виявилися більш стійкими, ніж рослини з контрольних незабруднених місцезростань. Пояснюється це тим, що протягом тривалого зростання в умовах нафтового забруднення (тобто на територіях багаторічного видобування нафти) у мохів виробилися механізми стійкості до дій стресового характеру та неспецифічні реакції захисту, на основі яких відбуваються адаптивні зміни організму моху, його пристосування до різноманітних змін умов середовища існування.

Оскільки пристосування мохоподібних до забрудненого нафтою середовища в районі проведення досліджень відбувається вже дуже давно (Бориславське нафтогазове родовище почали розробляти з 1854 року), бажано було б дослідити не тільки фізіолого-біохімічний аспект цього явища, а ще й молекулярно-генетичний, тобто чи є вплив на генотип, зрозуміло, що з використанням найсучасніших технологій дослідження.

У розділі «Фенотипна пластичність *Ceratodon purpureus* в умовах відвалу шахти «Надія» та цементного забруднення ПАТ «Миколаївцемент» досліджувалися особливості функціонування фотосинтетичного комплексу цього моху, виявлялися кількісні та якісні характеристики пігментів, пов'язаних із анатомо-морфологічними змінами листків тощо. Вибір об'єкту дослідження обумовлений тим, що *C. purpureus* – це відомий рудеральний вид, найпоширеніший в різних умовах природного і антропогенно зміненого середовища та є стійким до різноманітних забруднень. Так було встановлено вміст токсичних елементів Cd, Pb, Ni, Mn у рослинах, що у кілька разів перевищувало гранично допустимі концентрації. Зроблено висновок, що в таких умовах, а особливо у місцях з вищою інтенсивністю освітлення, включаються механізми фотозахисту рослин, зокрема збільшується облиствленість пагонів, видовження листків тощо. Відбувається самозатінення листків як механізму захисту від сонячного випромінювання, при цьому краще зберігається вологість між листками і в дернині та покращується поглинання вуглекислого газу. Підкреслюється, що в умовах цементного забруднення видовження листків, їх клітин та жилки очевидно підсилює поглинання та перенесення речовин в організмі моху та є одним із механізмів посилення стійкості мохів. Тільки з віддаленням місцезростань моху від джерела забруднення зростає кількість жіночих рослин та кількість архегоніїв, що є також показником адаптації до забруднення. Дослідження варіабельності кількісного та якісного складу хлорофілів, каротиноїдів, феофітинів та вмісту антоціанів у клітинах моху в умовах техногенного забруднення протягом усіх сезонів дало можливість з'ясувати, що адаптивна стратегія мохоподібних

на прикладі *Ceratodon purpureus* є багаторівневою, що вказує на необхідність проведення подальших досліджень цього напрямку.

У розділі «Бріофіти як модель дослідження епігенетичної природи пристосувань рослин в умовах стресу» викладено отримані матеріали щодо характеристики фенотипової фізіологічної адаптації організмів до виживання в стресових умовах. Підкреслюється, що фенотипна пластичність є епігенетичною, викликає зміни в експресії генів або клітинному фенотипі, які відбуваються без змін основної ДНК. Із цієї точки зору при моделюванні ситуації дистресу досліджувалися захисні реакції клону *Tortula caucasica* до дії ртуті. Визначалася також роль ферменту пероксидази у клонів гаметофітів, які добре адаптувалися до ртуті (фенотипна адаптація) і окремих регенерантів, що вижили в дослідах із вищою концентрацією ртуті (епігенетична адаптація). Проведені дослідження дали підставу розглядати захисні реакції клону *Tortula caucasica* до дії ртуті як спільні механізми генотипної й епігенетичної адаптації при стресі. На думку авторів монографії, отримані результати дослідження дадуть змогу не тільки виявляти епігенетичну адаптацію у природі, а й певну можливість щодо передбачення складу видів мохів при заселенні антропогенно порушених місць.

У розділі «Оцінка взаємозв'язків конститутивної стійкості та індукованих змін мохів з різною життєвою стратегією у стресових умовах техногенного середовища» викладено результати досліджень щодо мінливості вмісту пероксиду водню та вугледів в умовах дегідратації у мохів із різною стійкістю до висушування. Було виявлено, що після висушування мох *Funaria hygrometrica* втрачає до 50% маси, а *Bryum argenteum* – значно менше. Останній вид показує, що для нього характерний не тільки значний рівень збереження вологи, але й інтенсивне відновлення внаслідок регідратації, тобто він стійкіший до висушування. В обох видів унаслідок дегідратації зростає кількість пероксиду водню, а також відбувається накопичення вугледів. Хоча ці мохи проявляють різні екологічні стратегії, проте для них характерні подібні механізми стійкості до висушування, що залежить від їх морфофізіологічних особливостей, які необхідно ще детально досліджувати. Тим більше, що цьому питанню в останнє десятиріччя приділяється значна увага у працях багатьох закордонних дослідників. Досліджувалася роль конститутивних та індукованих адаптивних механізмів у стійкості мохоподібних із території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства «Полімінерал» до засолення, до сольового шоку та сольового стресу. Було виявлено та обґрунтовано, що солетолерантні мохи характеризуються високим конститутивним рівнем розчинних карбогідратів і компонентів глутатіоно-аскорбатного циклу, а види низькосолетолерантні виробили індуковані захисні реакції пристосування до дії стресорів.

На основі багаторічних досліджень та з урахуванням матеріалів, отриманих українськими та закордонними дослідниками, автори монографії узагальнили результати щодо особливостей мохоподібних, які сприяють їх стійкості та пристосуванню до умов існування в місцезростаннях техногенно змінених територій. Це такі особливості (наводимо без змін): «домінування в онтогенезі гаплоїдного покоління; пойкилогідричність і толерантність до висушування; пойкилогідричний пагін як фотосинтезуючий орган; потреба вільної води для статевого розмноження; значна залежність від безстатевого розмноження; відносно повільні темпи еволюції морфологічних ознак; значна фенотипна пластичність; слабший вплив біотичних компонентів на добір бріофітів, аніж абіотичних; малі розміри і заселення мікрооселищ; організація «соціальний організм»; висока частота гомологічної рекомбінації».

Підсумком, зробленим авторами, є цілком обґрунтоване твердження, що рівень стійкості та реакція організмів мохоподібних на вплив абіотичних стресорів в умовах антропогенно зміненого середовища залежить від їх біологічних особливостей та генотипу.

Бажано, щоб рецензовану монографію разом із недавно опублікованою монографією «Роль бріофітного покриву в ревіталізації антропогенно трансформованих територій. Львів: Левада. 2022» цього ж авторського колективу було перекладено англійською мовою та викладено в інтернеті. Результати цих досліджень, виконаних на високому науковому рівні, є значним внеском у розвиток світових фізіолого-біологічних досліджень мохоподібних. Ці фундаментальні праці мають високий науковий рівень та є підсумком багаторічної діяльності української бріологічної школи, заснованої все-світньо відомим українським бріологом, професором А.С. Лазаренком.

Михайло Ф. БОЙКО

Херсонський державний
аграрно-економічний університет
Херсон, Україна
doi: 10.32999/ksu1990-553X/2024-20-1-6