УДК 582.34.581.143

Я.Д. ХОРКАВЦІВ, О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 76026

ОСОБЛИВОСТІ ГЕНЕРАТИВНОГО РОЗМНОЖЕННЯ ДОМІНАНТНОГО ВИДУ *BARBULA UNGUICULATA* HEDW. НА ВІДВАЛАХ СІРЧАНОГО ВИДОБУТКУ

Встановлені особливості репродуктивної біології домінантного виду-колоніста *Barbula unguiculata Hedw.* на території відвалу видобування сірки залежно від сезонних змін і експозиції місця зростання. Фенологічні дослідження проведені в серпні-жовтні на північному і південному схилах відвалу. Визначено співвідношення статей, статева продуктивність репродуктивних стадій, обумовлених екологічними умовами девастированої території. Отримані дані є критерієм для визначення особливостей репродуктивного размноження моху на антропогенно трансформированих субстратах і життєвої стратегії при заселенні нових місць зростання.

Ключові слова: фенологія, гаметофори, статеві органи, мохи

Дводомний космополітний вид *Barbula unguiculata* Hedw. є компонентом урбанізованих екосистем, поширення якого ценотично пов'язане з піонерними угрупованнями початкових стадій сукцесій заростання порушених грунтів. У класифікації життєвих стратегій вид належить до групи колоністів: рясно спороносить й розмножується вегетативно, водночас має низьку конкурентну здатність, але швидко захоплює нові порушені субстрати. На відміну від вегетативного розмноження [1], генеративна біологія *B. unguiculata* майже не вивчена.

Завданням дослідження було визначити особливості сезонних змін і пластичності статевого розвитку дводомного виду *B. unguiculata* , які він реалізує залежно від умов нових місцевиростань.

Матеріал і методи досліджень

Зразки *Barbula unguiculata* збирали у серпні–жовтні на північному і південному схилах відвалу № 1 Яворівського ДХП "Сірка" у трьох експозиціях – в основі, середній частині і на вершині схилу. З кожного місця у 3-х дернинках розміром ~3х3 см визначали співвідношення жіночих, чоловічих і стерильних рослин. У 30–50 рандомічно відібраних фертильних рослинах підраховували кількість статевих органів та аналізували репродуктивні стадії розвитку гаметангіїв (андроцеїв і гінецеїв). Кількість статевих органів та стадії їх дозрівання визначали згідно із загальноприйнятими методиками [2, 3].

Результати досліджень та їх обговорення

Порівняльні результати аналізу статевої структури дернинок *B. unguiculata* із північного і південного схилів у серпні та жовтні наведено на рис. 1. Якщо у серпні фертильних рослин було більше на південному схилі, то у жовтні, кількість жіночих рослин зменшилася на обох схилах, а чоловічих – лише на південному (рис. 1).

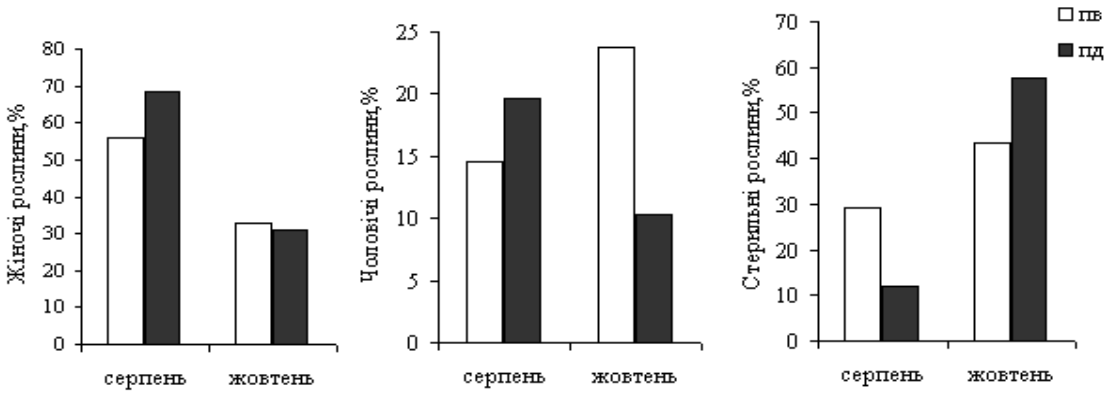

Рис. 1. Співвідношення чоловічих, жіночих і стерильних рослин у дернинках *Barbula unguiculata* на північному та південному схилах

В окремих дернинках *B. unguiculata* у різних місцевиростаннях північного і південного схилів визначено співвідношення статей (табл. 1).

У розвитку жіночих статевих органів від серпня до жовтня спостерігався незначний спад. Загальне співвідношення жіночих і чоловічих статей порівняно з серпнем змінилося з 4:1 до 2:1. У результаті запліднення архегоніїв зросла кількість рослин із спорогонами. Отже, у жовтні зменшилася кількість жіночих рослин та їх співвідношення щодо чоловічих. Порівняно з літніми місяцями кількість спорогонів зросла з 22,6% до 27,3%.

Таблиця 1

Оцінка репродуктивності *Barbula unguiculata* на північному і південному схилах відвалу у жовтні, ***n*** – кількість проаналізованих гаметофорів

Місце виростання	Кількість гаметофо-рів, шт.	К-сть ♀ рослин, ***n***, %	К-сть ♂ рослин, ***n***, %	Стерильні гаметофори, ***n***, %	К-сть спорого-нів, ***n***, %
Північний схил:					
основа	116	***26***; 22,5	***6***; 13,8	***74***; 63,7	***10***; 8,6
середина	135	***51***; 37,8	***50***; 37,0	***34***; 25,2	***39***; 28,9
вершина	90	***35***; 38,8	***15***; 16,6	***40***; 44,6	***30***; 33,3
Південний схил:					
основа	101	***24***; 23,8	***12***; 11,8	***65***; 64,4	***18***; 17,8
середина	90	***31***; 34,4	***4***; 4,4	***55***; 61,2	***29*** 32,2
вершина	62	***24***; 38,7	***10***; 16, 1	***28***; 45,2	***21***; 33,8

Відзначено значну мінливість стерильності у дернинках *B. unguiculata*: від зниження влітку до зростання в осінній період (табл. 1). У жовтні, наприклад, стерильних рослин у дернинках *B. unguiculata* було 25% у середній частині схилу і понад 60% в основі як північного, так і південного схилів відвалу. Ймовірно, кількість стерильних рослин у жовтні зросла унаслідок молодого підросту гаметофорів та інновацій і/або завдяки змін мікрокліматичних умов у моховій дернині, наприклад, зниження температури та підвищення вологості.

Між кількістю запліднених архегоніїв в осінній період і утворенням спорогонів установлена пряма кореляція. У жовтні рясно утворилися молоді спорогони із зеленими спорами. Умови всередині дернинки, завдяки високій близькості (0,2 мм) жіночих і чоловічих гаметангіїв у більшості дернин та чисельним парафізам у гаметангіях, сприяли заплідненню архегоніїв.

Аналіз стадій дозрівання архегоніїв та антеридіїв *B. unguiculata* у жовтні наведено у таблиці 2. Більшість фертильних рослин знаходилися на матурній стадії розвитку (52% на південному схилі і 86% на північному). На підставі результатів обстеження мохової дернини,

перерахунку гаметофорів із сформованими андроцеєм і гінецеєм та аналізу стадій розвитку статевих органів показано, що на південному схилі значно більше гаметофорів з архегоніями і антеридіями на ювенільній та іматурній стадіях, ніж з північного (табл. 2). Ступінь варіабельності стадій розвитку статевих органів був високим на обох експозиціях відвалу. Отже, у жовтні, порівняно з літніми місяцями, тривав процес ініціації та формування нових статевих органів *B. unguiculata*.

Таблиця 2

Репродуктивна фенологія статевих рослин *Barbula unguiculata* залежно від експозиції схилу у жовтні, ***n*** – кількість проаналізованих гаметофорів

Схил відвалу	Загальна к-сть гаметофорів	Фертильні гаметофори, ***n***, %	Стадії розвитку		
			Ювенільна	Іматурна	Матурна
	Гаметофори з архегоніями, %				
Північний	341	***112***; 32,8	5,4	9,8	84,8
південний	253	***79***; 31,2	17,7	30,3	52,0
	Гаметофори з антеридіями, %				
Північний	341	***71***; 20,8	7,5	6,2	86,3
південний	253	***26***; 10,3	23,0	11,6	65,4

Установлено особливості статевої продуктивності чоловічих і жіночих гаметангіїв *B. unguiculata* (табл. 3). Завершальною стадією розвитку статевих органів було утворення спорогонів, яких у жовтні було більше на південному схилі.

Таблиця 3

Оцінка статевої продуктивності гаметофорів *B. unguiculata* (жовтень)

Експозиція схилу	Фертильні гаметофори	Кількість ♀, шт.	Кількість ♂, шт.	Кількість архегоніїв в 1 гінецеї, шт.	Кількість антеридіїв в 1 андроцеї шт.	Кількість спорогоніїв, %
Північна	193	365	967	3,3±0,2	11,9±0,6	23,6
Південна	105	199	194	2,5±0,1	7,5±0,1	27,9

Бріофіти є піонерами заростання порушених субстратів з ознаками експлерентів і оцінка їх репродуктивного потенціалу розглядається як обов'язкова умова моніторингу сукцесійних процесів в умовах трансформованого середовища. *B. unguiculata* екологічно пластичний вид, трапляється на субстратах різноманітного походження або навіть кристалічних породах печер [4]. Тривалість гаметогенезу впродовж року є досить мінливою, тоді як початкові стадії розвитку спорофіту і мейоз, переважно, приурочені до осінньо-весняного періодів з підвищеною вологістю і, частіше, вже першого року життя. Результати проведених досліджень розвитку *B. unguiculata* протягом літа–осені свідчать про високу мінливість стадій дозрівання статевих органів та співвідношення фертильних рослин. Як у літні місяці, так і восени ювенільні стадії траплялися рідко, в гаметангіях переважали матурні архегонії та антеридії, змінювалася статева пропорція. Фенологія репродуктивних органів різних видів мохоподібних досліджується багатьма дослідниками [2, 5]. Знання репродуктивної біології мохів, які поселяються на техногенних порушених субстратах має й практичне значення. Зокрема, можна зробити низку припущень про здатність окремих видів до розселення, ефективність потоку генів для внутрішньовидової мінливості мохів та особливості формування рослинних угрупувань.

З огляду літератури важливими і пізнавальними є експериментальні дослідження статевого диморфізму мохів [5]. Установлено, що всі спорангії дводомного виду *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. утворювали жіночі і чоловічі спори, при тому хромосомна статева детермінація відповідала співвідношенню 1:1. За відсутності стресових факторів це співвідношення можна екстраполювати на природну популяцію одностатевих видів. Однак,

дослідження співвідношення статей у гаметофітній популяції мохів помірних кліматичних умов не завжди відповідає 1:1 [2]. У природній популяції *C. purpureus* збільшувалася кількість чоловічих рослин, хоча експериментальні дослідження свідчили про незначні відхилення у співвідношенні статей – 1:1, однак індивідуальні гаметофори виявляли різні пропорції [6]. З огляду на це, автори допускають, що рівнозначний відсоток статей є оптимальним і, очевидно, у природі роль селекції якраз полягає у підтриманні пропорційної рівноваги між жіночими і чоловічими особинами у популяції.

Показано також, що спори мохів проростають неодночасно, а надалі гаметофори з окремої пророслої спори дводомних видів утворюють жіночі і чоловічі гаметангії у співвідношенні 3:2 [5]. Детермінація статей частіше зумовлена процесами мейозу, ніж сингамії, і вже на стадії проростання спор розпочинається їх диференціація.

Висновки

На зміщення у співвідношенні статей у мохів впливають події, які відбуваються під час або після мейозу, і/або під час проростання спор. Жіночі рослини, як правило, переважають над чоловічими, хоча гаметофори, які не утворюють жодних гаметангіїв, трапляються у багатьох популяціях. Інколи стерильних рослин або й дернин більше, аніж фертильних. Тому в багатьох випадках не встановлено, чи фенотипне співвідношення статей, яке є проявом їх сексуальності у природі, точно відображає ті процеси, що визначають співвідношення жіночих і чоловічих рослин у популяції [6]. Наші спостереження впродовж лише трьох місяців підтверджують статеву гетерогенність природної популяції *B. unguiculata*. Це й високий відсоток нерепродуктивних гаметофорів, і зростання кількості жіночих статевих органів порівняно з чоловічими і залежність розвитку антеридіїв і архегоніїв від сезонних кліматичних змін. Лише на підставі детальних досліджень особливостей генеративного розмноження мохів з різною життєвою стратегією можна буде з'ясувати механізми контролю співвідношення статей і визначити життєву стратегію репродукції окремих видів бріофітів.

1. *Хоркавців Я. Д.* Ризоїдальні бульбочки моху *Barbula unguiculata* Hedw. (Pottiaceae) / Я. Д. Хоркавців, К. О. Улична // Укр. ботан.журн. –1995. – № 3. – С. 399–404.
2. *Longton R. E.* Sexual reproduction in bryophytes in relation to physical factors of the environment / R. E. Longton // Bryophyte development physiology and biochemistry [eds. R.N. Chopra, S.C. Bhatla]. – Boca Raton (Florida, USA) : CGC Press, 1990. – P. 139–166.
3. *Лобачевська О.* Репродуктивна фенологія моху *Orthotrichum obtusifolium* Brid. / О. Лобачевська // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип. 36. – С. 215–219.
4. *Glime G. M.* Bryophyte ecology (2006) / G. M. Glime // [Електронний ресурс]. Режим доступу до видання : http: // www.bryoecol.mtu.edu.
5. *Shaw J. A.* Control of sex rations in haploid populations of the moss, *Ceratodon purpureus* / J. A. Shaw, J. F. Gaughan // Am. J. Bot. – 1993. – Vol. 80, № 5. – P. 584–591.
6. *Shaw J. A.* Life-history variation in gametophyte populations of the moss *Ceratodon purpureus* (Ditrichaceae) / J. A. Shaw, S. C. Beer // Am. J. Bot. – 1999. – Vol. 86. – P. 512–521.

Робота виконана за фінансової підтримки Українського науково-технологічного центру (проект № 5032).

Я.Д. Хоркавцив, О.В. Лобачевская
Институт экологии Карпат НАН Украины, Львов

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕРАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ДОМИНАНТНОГО ВИДА *BARBULA UNGUICULATA* HEDW. НА ОТВАЛАХ ДОБЫЧИ СЕРЫ

Установлены особенности репродуктивной биологии доминантного вида-колониста *Barbula unguiculata Hedw.* на территории отвала добычи серы в зависимости от сезонных изменений и экспозиции мест произрастания. Фенологические исследования проведены в августе-октябре на северном и южном склонах отвала. Определены соотношения полов, половой продуктивности и репродуктивных стадий, обусловленных экологическими условиями девастированной территории. Полученные данные являются критерием для определения особенностей репродуктивного размножения мха на антропогенно трансформированных субстратах и жизненной стратегии при заселении новых мест произрастания.

Ключевые слова: фенология, гаметофоры, половые органы, мхи

Ya.D. Khorkavtsiv, O.V. Lobachevska
Instutute of Ecology of the Carpathians of National Academy of Science of Ukraine, Lviv

THE PECULIARITIES OF REPRODUCTIVE BIOLOGY OF DOMINANTS MOSS *BARBULA UNGUICULATA* HEDW. ON THE DUMP OF SULPHUR DEPOSITS

The peculiarities of reproductive biology of dominant colonial species *Barbula unguiculata* depending on seasonal changes and light exposition were established on the territory of sulphur deposition. Phenological investigations have been realising since August till October on the north and south slopes of the dump. The changes of sex ratio, sexual productivity and reproductive stages depending on ecological conditions on the devastated territory were determined. Obtained data could serve as criteria for determining of the peculiarities of sexual reproduction on anthropogenical transformed territories and the life strategy of settling of new sites.

Keywords: phenology, gametophytes, sex organs, mosses

Рекомендує до друку
М.М. Барна

Надійшла 20.02.2011