

## МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ БЕЗСТАТЕВИХ РЕПРОДУКТИВНИХ ОРГАНІВ МОХОПОДІБНИХ

ОКСАНА ЛОБАЧЕВСЬКА

**Анотація.** Визначено основні типи виводкових органів домінантних видів мохоподібних на відвалах гірничовидобувних підприємств. Встановлено особливості морфології, локалізації та генезису спеціалізованих безстатевих пропагу та гем. Проаналізована їх роль у репродуктивній стратегії видів мохів-поселенців.

**Ключові слова:** мохоподібні, розмноження, виводкові пропагули, ризоїдні бульбочки, геми

*Інститут екології Карпат НАН України, вул. Стефаніка, 11, Львів, 79000, Україна; morphogenesis@mail.lviv.ua*

У бріофітів вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду та адаптації до екстремальних й нестійких умов середовища (ЛОБАЧЕВСЬКА 2012; РОНґАМО *et al.* 2006; ROWNTREE *et al.* 2007). Висока регенераційна здатність клітин гаметофіту і різноманітні форми безстатевого розмноження, які були втрачені як примітивні адаптивні ознаки складніше організованими вищими судинними рослинами, у мохоподібних, навпаки, еволюціонували (AWASTHI *et al.* 2010). Структурно-функціональна організація спеціалізованих типів безстатевих пропагул бріофітів стала набагато складнішою, способи і місця їх генезису – різноманітнішими. Розміри і форми клітин, колір, кількість й місця утворення різних типів виводкових органів, їх анатомічні особливості та морфогенез – це важливі діагностичні ознаки у систематиці бріофітів, а також для таксономічних узагальнень (DURING 2001; СЛЕАУІТТ 2002). Зазвичай для видів мохів близьких за мінливістю розмірів та формою спорогонів, деяких ознак гаметофорів, часто відзначають специфічні ознаки виводкових органів, зокрема відмінних за морфологією та локалізацією ризоїдних бульбочок. Це сприяє ідентифікації рослин в стерильному стані, що особливо важливо, коли мохи рідко утворюють спорогони. Аналіз банку діаспор дає можливість з'ясувати їх участь у заселенні

і утворенні мохових угруповань, підтримці та регуляції популяції мохів на порушених та антропогенно змінених територіях. Окрім того, останнім часом виводкові органи все частіше стають об'єктом молекулярних досліджень механізмів стійкості мохоподібних Арктики й Антарктики та культури тканин рідкісних видів бріофлори (СЛЕАУІТТ 2002; СНЕН *et al.* 2008).

У зв'язку з цим метою роботи було визначити основні типи, особливості морфології, локалізації та генезису безстатевих виводкових органів мохоподібних на відвалах гірничовидобувних підприємств. Об'єктом вивчення були мохоподібні породних відвалів Язівського сірчаного родовища Новояворівського гірничо-хімічного підприємства "Сірка" та шахти "Надія" Червоноградського гірничопромислового району. Аналізували природні зразки домінантних видів мохоподібних та їх стерильну лабораторну культуру.

На девастованих територіях сірчаного родовища та шахтних відвалів, як за проективним покриттям, так і за частотою трапляння, переважають верхоплідні дводомні види мохоподібних, для яких характерні статевий диморфізм та значна пластичність розвитку: вони активно розмножуються як спорами, так і утворюють різноманітні виводкові органи. За типом стратегії – це види-поселенці, які переважають

на початкових стадіях первинної сукцесії рослинного покриву, незважаючи на низьку конкурентоспроможність, формують піонерні угруповання завдяки високій репродуктивній активності і швидко захоплюють нові порушені субстрати.

Встановлено, що домінантні дводомні види мохоподібних використовують різноманітні способи вегетативного розмноження: окрім високої регенеративної здатності, фрагментації гаметофіту і відновлення інноваціями, утворюють органи безстатевого розмноження, які на початкових стадіях заселення повністю замінюють або доповнюють статеве розмноження. Як спеціалізовані репродуктивні органи визначено виводкові пропагули (ламкі стебла, ламкі верхівки, виводкові бруньки та підземні ризоїдні бульбочки), які мають апікальну клітину і тому проростають у пагін без утворення протонеми, та геми (опадаючі листки, протонемні й ендогенні геми), які через відсутність апікальної клітини завжди починають ріст з утворення протонеми.

На відвалах видобутку вугілля та сірки спеціалізовані органи безстатевого розмноження знайдено у всіх 9 домінантних видів бріофітів: у дводомних мохів – підземні ризоїдні бульбочки у *Barbula unguiculata* Hedw., *Bryum caespiticium* Hedw., *Br. dichotomum* Hedw. і *Br. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb.; виводкові бруньки в пазухах листків – видозмінені, дуже вкорочені світло-зелені бруньки-пагони у *Br. argenteum* Hedw. і зелено-бурі, яйцеподібні та продовгувато-яйцеподібні бруньки з маленькими листочками у *Br. dichotomum* Hedw., ламкі світло-зелені верхівки у *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. і у дводомних печіночників – короткі, дуже розгалужені світло-зелені виводкові лопати, які легко відриваються, на кінцях слані *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort. і багатоклітинні, майже прозорі, геми у *Marchantia polymorpha* Hedw. та підземні ризоїдні бульбочки в однодомного моху *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils.

Специфічною ознакою більшості мохів-поселенців є підземні ризоїдні виводкові

бульбочки (MALON *et al.* 2006). Деякі види мохів утворюють їх на ранніх стадіях і тому за діагностичними ознаками бульбочок, їх морфологією, поширенням та екологією можна визначити ювенільні рослини. Утворення багатоклітинних ризоїдних бульбочок переважно відзначали для молодих пагонів *B. unguiculata*, зазвичай, на дистальних кінцях головних ризоїдів. Частіше у цього моху визначали округлі бульбочки 120-170 мкм у діаметрі, різних коричневих відтінків – від бурих до червоно-коричневих. У *Br. caespiticium* грушоподібні бульбочки з досить потовщеними стінками закладалися на столонах сильно розгалуженої ризоїдної протонеми, як великі, зрілі з пігментованими клітинними стінками, 195–210 мкм, так й дрібні, світло-зелені, 35–40 мкм. У *Br. pseudotriquetrum* ризоїдні бульбочки (Рис. 1) переважно утворювалися безпосередньо на головних ризоїдних столонах, іноді на їх дистальних кінцях. Багатоклітинні бульбочки моху, сформовані з невеликих потовщених клітин сферичної форми, діаметром 30-50 мкм, прикріплювалися до ризоїда “ніжкою”, переважно з 1-2 ламких видовжених клітин. Молоді, зелені, еліптичні бульбочки *Br. pseudotriquetrum* мали розмір 106-178 × 206-248 мкм, сформовані зрілі, грушоподібної форми з червоно-коричневим забарвленням – 150-170 × 312-484 мкм. Їх знаходили на ризоїдах як стерильних, так і фертильних рослин, здебільшого у чоловічих дернинах. Невеликі за розмірами (55-67 × 76-104 мкм, зрідка до 136 × 142 мкм) з нечітко диференційованими клітинами бульбочки *Br. dichotomum* знаходили переважно в основі стерильних пагонів, на дистальних кінцях ризоїдів або довгих ризоїдних гілках до 50-60 мкм, на ризоїдах одного пагона їх було значно більше (до 12 штук), ніж у інших видів роду *Bryum*. У *L. pyriforme* ризоїдні бульбочки були від округлих до овальних (93-116 × 120-148 мкм), сформовані з 5-6 великих клітин (70 × 80 мкм), переважно на досить довгих ризоїдних гілках (до 290 мкм). Окрім ризоїдів, виводкові бульбочки без хлоропластів знаходили у пазухах листків на

підземних етіолованих пагонах моху.

Ризоїдні бульбочки, які функціонують здебільшого як органи нагромадження поживних речовин, містять більше запасних речовин, ніж одноклітинні спори, і тому є стійкішими до зміни температур і вологості. Значне просторове розповсюдження бульбочок у ризосфері і тривале збереження їх життєздатності у банку діаспор сприяє швидкому розростанню нових рослин й активній колонізації порушених субстратів.

Окрім підземних ризоїдних бульбочок, потенціал видів-поселенців на початку їхнього виживання і локального поширення підвищують протонемні геми. Геми – це нитчасті відгалуження хлоронемі, з чітко диференційованим механізмом відокремлення (DUCKETT & LIGRONE 1992). Оскільки в природних умовах вони менше живучі й толерантні, ніж виводкові бруньки і ризоїдні бульбочки, для дослідження їх морфологічних особливостей та онтогенезу використовували і лабораторну культуру мохів.

У видів *Br. argenteum* і *Br. caespiticium* геми утворювалися на повітряних хлоронемних столонах, тоді як у *B. unguiculata* і *Br. dichotomum* – на хлоронемі, що росла на/або в субстраті, і лише зрідка на повітряних столонах. Більшість хлоронемних клітин, переважно на дистальних кінцях, дедиференціювалася у сферичні, сильно пігментовані виводкові геми. На момент відокремлення виводкових пропагул від протонемі, в місці їх з'єднання утворювалася роздільна клітина (“тмема”), у якої клітинна стінка була майже прозорою, тому легко розривалася (Рис. 2).

В умовах лабораторної культури у ланцюговоподібних гемах, що виникали з клітин хлоронемного типу, окремі сегменти були циліндричними (*Br. argenteum*, *Br. caespiticium*) або майже округлими (*B. unguiculata*), у поодиноких випадках вони мали булавоподібну або веретеноподібну форму (*Br. dichotomum*, *B. unguiculata*) внаслідок здуття клітин посередині або над серединою, що пов'язано з відкладенням запасних речовин. У *Br. argenteum* спостерігали утворення численних ланцюговоподібних

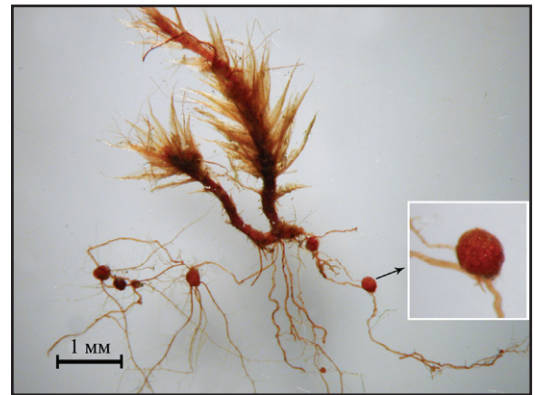


Рис. 1. Підземні бульбочки на головних ризоїдних столонах *Bryum pseudotriquetrum*.

Fig. 1. Underground tubers on main rhizoid stolons of *Bryum pseudotriquetrum*.



Рис. 2. Пігментовані ланцюговоподібні геми *Bryum dichotomum* з продовгуватими тмемами (позначено стрілками) на дистальних кінцях протонемі.

Fig. 2. Pigmented chain-like gemmae of *Bryum dichotomum* with elongated tmemata (marked by arrows) on distal ends of protonema.

гем на кінцях повітряної, рясно, вялоподібно розгалуженої хлоронемі, тоді як у *B. unguiculata* – від ланцюговоподібних до різної форми сферичних тілець з коротких, майже округлих, сильно пігментованих клітин, як на дистальних кінцях протонемі, так і на її бічних галузіннях.

Отже, на девастованих територіях мохоподібні проявляють значну пластичність розвитку і репродуктивної стратегії, передовсім завдяки різноманітним можливостям вегетативного розмноження.

### Використані джерела

- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. 2012.** Репродуктивна стратегія мохоподібних на девастованих територіях видобутку сірки (Львівська область). *Укр. ботан. журн.* **69**: 406–416.
- AWASTHI V., NATH V., ASTHANA A.K. 2010.** Effect of some physical factors on reproductive behaviour of selected bryophytes. *Internat. J. of Plant Reprod. Biol.* **2** (2): 141–145.
- CHEN Y., GUO S., CAO T. 2008.** Asexual reproduction of moss and its applications. *Chin. J. Ecol.* **27** (6): 993–998.
- CLEAVITT N.L. 2002.** Stress tolerance of rare and common moss species in relation to their occupied environments and asexual dispersal potential. *J. Ecol.* **90**: 785–795.
- DURING H.J. 2001.** Diaspore banks. *Bryol.* **104**: 92–97.
- DUCKETT J.G., LIGRONE R. 1992.** A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses. *J. Bryol.* **17**: 335–354.
- MALLON R., REINOSO J., RODRIGUEZ-OUBICA J. et al. 2006.** *In vitro* development of vegetative propagules in *Splachnum ampullaceum*: brood cells and chloronematal bulbils. *Bryol.* **109**: 215–223.
- ПОНЬЖАМО М., ЛААКА-ЛІНДБЕРГ С., ОВАСКАЙНЕН О. et al. 2006.** Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol. Ecol.* **20**: 415–430.
- ROWNTREE J.K., DUCKETT J.G., MORTIMER C.L. et al. 2007.** Formation of specialized propagules resistant to desiccation and cryopreservation in the threatened moss *Ditrichum plumbicola* (Ditrichales, Bryopsida). *Ann. Bot.* **100**: 483–496.

### MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF BRYOPHYTES ASEQUAL ORGANS

Oksana Lobachevska

**Abstract.** The main types of brood organs of dominant bryophyte species on dumps of the mining factories were determined. The special features of morphology, localization and genesis of specialized asexual propagula and gemmae were detected. The analysis of their role in reproductive strategy of colonist species was conducted.

**Key words:** bryophytes, reproduction, brood propagules, rhizoid tubers, gemmae

*Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine, 11 Stefanyk str, Lviv, 79000, Ukraine; morphogenesis@mail.lviv.ua*