

<https://doi.org/10.15407/knit2021.05.047>

УДК 580.7:581.44 (477)

**Н. Я. КИЯК**, старш. наук. співроб., канд. біол. наук

E-mail: [kyyak\\_n@i.ua](mailto:kyyak_n@i.ua)

**О. В. ЛОБАЧЕВСЬКА**, зав. відділу, канд. біол. наук, старш. наук. співроб.

**Я. Д. ХОРКАВЦІВ**, старш. наук. співроб., канд. біол. наук

Інститут екології Карпат Національної академії наук України

вул. Козельницька 4, Львів, Україна, 790026

## МОРФОФІЗІОЛОГІЧНІ РЕАКЦІЇ ГРАВІЧУТЛИВОСТІ ТА АДАПТАЦІЇ ДО УФ-ОПРОМІНЕННЯ МОХУ *BRYUM CAESPITICIMUM* HEDW. З АНТАРКТИКИ

У роботі вивчали адаптивні фізіологічні реакції моху *Bryum caespiticium* Hedw. з Антарктики на дію УФ-опромінення та гравіморфози як фактор адаптивної пластичності, пов'язаної з умовами середовища. Контролем були рослини *B. caespiticium*, зібрані у Природному заповіднику «Розточчя» (Львівська обл.). У дослідженнях використовували лабораторну культуру, яку вирощували у контрольованих умовах у фітотроні. Пагони опромінювали УФ-променями, генерованими ультрафіолетовою лампою OSRAM інтенсивністю 4 кВт/м<sup>2</sup>, що спричиняла 50 % пригнічення регенерації рослин (ЕД<sub>50</sub>). Фізіологічні показники визначали через 24 год після УФ-опромінення.

Аналізували вплив гравітації на морфологічну форму гаметофітної дернини *B. caespiticium* та взаємодію світла і гравітації у граві/фототропізмі, як прояв адаптивності гравіморфозів. Одним із завдань було дослідити формування гравіморфозів як результат ініціації процесів галузнення клітин і закладання бруньок гаметофорів й оцінити їхню роль у життєвому циклі *B. caespiticium* в екстремальних умовах. Для цього визначали коефіцієнт галузнення гравітропної протонемі, кут нахилу галузок та розвиток бруньок залежно від взаємодії фото/гравітропізму під впливом червоного і синього світла та дію ультрафіолету на гравічутливість.

Досліджено вплив фізіологічно активного червоного і синього світла на активність галузнення та закладання бруньок на гравітропній протонемі антарктичного виду моху *B. caespiticium*. Встановлено, що червоне світло переважно інгібувало гравіперцепцію і гравітропний ріст клітин протонемі, унаслідок чого змінилася реакція на дію гравітації, однак ініціювало високу активність галузнення і, відповідно, іншу морфологічну форму дернини. Після дії синього світла спостерігали інтенсивне закладання бруньок і формування гаметофорів. Отже, гравітаційна сила сприяла морфологічній мінливості та зміні функціональної активності клітин на ювенільній протонемній стадії розвитку, що має важливе значення для виживання моху в екстремальних умовах середовища. Після УФ-опромінення гравічутливість протонемі *B. caespiticium* зменшилася, проте унаслідок стійкості антарктичного зразка моху до тривалої дії УФ-променів гравітропний ріст хоча й був сповільнений, але не заблокований повністю, як у рослин з Львівської обл.

Визначали дію ультрафіолету на антиоксидантну активність, вміст розчинної (вакуолярної) та зв'язаної у клітинній стінці фракції УФ-абсорбувальних компонентів фенольної природи, вміст флавоноїдів і спектрів їхнього поглинання та кількість каротиноїдів й антоціанів у пагонах *B. caespiticium*. У рослинах *B. caespiticium* з Антарктики антиоксидантна активність була в 1.5 рази вищою, ніж у львівській популяції, що підтверджує високий рівень захисту від окиснювального пошкодження. Виявлено, що опромінення активує синтез УФ-абсорбувальних фенольних сполук. У пагонах *B. caespiticium* з Антарктики встановлено більший вміст фенолів, порівняно зі зразками з Львівської області, та суттєве їхнє підвищення під впливом УФ-опромінення. Визначено вищий вміст УФ-абсорбувальних сполук, зв'язаних з клітинною стінкою, порівня-

Цитування: Кияк Н. Я., Лобачевська О. В., Хоркавців Я. Д. Морфофізіологічні реакції гравічутливості та адаптації до УФ-опромінення моху *Bryum caespiticium* Hedw. з Антарктики. *Космічна наука і технологія*. 2021. 27, № 5 (132). С. 47—59. <https://doi.org/10.15407/knit2021.05.047>

но з концентрацією розчинних (вакуолярних) фенольних сполук, як у рослинах з Антарктики, так і у зразках з Львівської області, що свідчить про їхню участь у механізмах захисту клітин від УФ-опромінення.

Показано, що УФ-опромінення індукувало збільшення вмісту флавоноїдів у пагонах обох зразків *V. caespiticium*, однак для рослин з Антарктики концентрація флавоноїдів після дії стресора була в 1.7 разів вищою, ніж у рослин з Львівської області. За спектрами поглинання флавоноїдів визначено флавоноли рутин і кварцетин та флавонол лютеолін в обидвох зразках *V. caespiticium*, які забезпечують ефективно поглинання УФ-променів. Вищий вміст антоціанів і каротиноїдів у пагонах моху з Антарктики як у контролі, так і після впливу УФ-опромінення сприяє захисту від пошкодження та формуванню адаптивного потенціалу.

**Ключові слова:** гравітаційні реакції, УФ-опромінення, феноли, флавоноїди, антиоксидантна активність, мохи, Антарктика.

## ВСТУП

Мікрогравітація та УФ-опромінення — це найважливіші стресові чинники, які впливають на живі організми в умовах відкритого космосу. Тому дослідження, спрямовані на вивчення природи стійкості рослин до їхнього впливу, необхідні для розуміння процесів пристосування до абіотичних стресів та розроблення стратегії виживання в космосі [14, 20—22, 42]. Рослини з екстремальних кліматичних умов найбільш придатні для таких досліджень [15, 34, 38].

Для вивчення природних механізмів адаптації рослин до УФ-опромінення унікальним середовищем є Антарктика. Стійкість мохоподібних Антарктики до дії абіотичних стресових факторів можна назвати унікальною, оскільки в екстремальних кліматичних умовах Антарктики бріофіти становлять 40 % флори. Морфологічна і функціональна структура мохів є зручним об'єктом для досліджень природи адаптивних захисних реакцій, стійкості до низьких температур, ультрафіолету, короткого вегетаційного періоду й особливостей фотосинтетичної активності [8, 24, 33, 41]. Мохи адаптувалися до широкого діапазону освітлення, ростуть як при високому рівні інсоляції (близько 100 ккал/см<sup>2</sup> на рік, майже як на екваторі), так і на дні глибоководних антарктичних озер (наприклад, рослини *Plagiothecium orthocarpum* Mitten.) [34, 38].

Одним із основних стресових чинників екосистеми Антарктики є ультрафіолетове опромінення. Підвищений рівень ультрафіолетової радіації як результат виснаження стратосферного озонового прошарку (100...137 Добсонів) спричинює пошкодження рослин, хоча у багатьох антарктичних видів унаслідок тривалої дії фактора еволюційно сформувалися механізми захисту від

впливу ультрафіолету, які пом'якшують або нівелюють його ефект [4].

У здатності мохів пристосовуватися до умов мікросередовища значна роль належить гравітації. Завдячуючи силі тяжіння збільшуються варіації гравіморфогенезу і рівень фенотипної пластичності гаметофіту [19, 26]. Приуроченість мохів до стресових кліматичних умов є результатом розмаху морфологічних властивостей, зокрема щільності дернини, густоти пагонів, облісненості стебел, особливостей вегетативного розмноження.

Ультрафіолетове опромінення індукує у клітинах «окиснювальний стрес», до якого чутливі, зокрема, ліпіди мембранних структур і хлорофіл у тилакоїдах хлоропластів. Запобігають цьому пошкодженню УФ-абсорбувальні сполуки фенольної природи (УФ-АС). Накопичення УФ-АС є найпоширенішою реакцією судинних рослин Антарктики на вплив ультрафіолету [30]. Не завжди є пряма залежність між накопиченням УФ-АС та толерантністю до УФ-опромінення, але доведеним є той факт, що вони можуть суттєво зменшити проникнення ультрафіолету у клітину, екрануючи його промені, а також забезпечити захист від вільнорадикальних реакцій, індукованих УФ-опроміненням. Цю роль виконують флавоноїди, що функціонують як УФ-поглинальні молекули і антиоксиданти [40]. Основний механізм фотопротекторної функції флавоноїдів забезпечується високою поглинальною здатністю в УФ-спектрі та легкою електронною й енергетичною передачею [12]. Вміст та локалізація УФ-абсорбувальних сполук фенольної природи значно менше вивчені у бріофітів, порівняно з судинними рослинами. Відомо, що УФ-АС судинних рослин локалізовані у трихо-

мах й епікутикулярному воску листкових пластинок, у цитозолі, хлоропластах, ядрі, вакуолях, клітинній стінці, ендоплазматичному ретикулімі [43]. У клітинах мохів ці сполуки виявлені у клітинній стінці та вакуолях [13, 31].

Одним із завдань дослідження було визначити гравіморфози антарктичного моху *Bryum caespitium* Hedw. як результат ініціації процесів галуження клітин протонеми й закладання бруньок гаметофорів під впливом світла і гравітації та з'ясувати їхнє адаптивне значення у життєвому циклі *B. caespitium* в екстремальних умовах Антарктики. Важливою частиною роботи було дослідження впливу УФ-опромінення на вміст розчинної (вакуолярної) та зв'язаної у клітинній стінці фракції УФ-абсорбувальних компонентів фенольної природи, кількість флавоноїдів і спектри їхнього поглинання та концентрації світлозахисних пігментів (антоціанів і каротиноїдів) у пагонах моху *B. caespitium* з Антарктики.

#### ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Об'єктом досліджень був мох *Bryum caespitium*, зразки якого відбирали у прибережній Антарктиці (24-та Українська антарктична експедиція 2019 р.). Для порівняльних досліджень рослини *B. caespitium* збирали в Природному заповіднику «Розточчя» (Львівська обл.).

Протонему антарктичного виду *Bryum caespitium* отримували регенерацією пагонів на 0.75 % агаризованому середовищі Кнопа II та вирощували протягом двох-трьох тижнів у фітотроні в контрольованих умовах освітлення  $70 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ , при температурі  $20 \dots 22 \text{ }^\circ\text{C}$  і відносній вологості  $85 \dots 90 \%$ . Препарувальною голкою знімали клубки протонеми, а також окремі пагони і переносили їх у чашки Петрі на агаризоване середовище Кнопа з 0.2 %-ю глюкозою. Для гравістимуляції чашки ставили вертикально у темряву і через 7...10 днів отримували гравітропну вторинну протонему, яка була об'єктом досліджень. Порівнювали гравічутливість листостеблових пагонів *B. caespitium* обох зразків до УФ-випромінювання. Пагони опромінювали УФ-променями, генерованими ультрафіолетовою лампою OSRAM з інтенсивністю  $4 \text{ кВт/м}^2$ , що спричиняла 50 % пригнічення реге-

нерації рослин ( $\text{ED}_{50}$ ). Для визначення кутів гравітропного згину чашки повертали під кутом  $90^\circ$  до площини поверхні і через 18 год вимірювали кут нахилу латеральних галузок щодо головного столона.

Монохроматичне світло отримували від двох джерел світла: ртутної лампи СВД-120А і 100 Вт лампи розжарення. Зі світлового потоку ртутної лампи за допомогою світлофільтра СС-5 отримали освітлення  $\lambda = 450 \text{ нм}$ . Світло  $\lambda = 660 \text{ нм}$  виділяли із світлового потоку лампи розжарення за допомогою інтерференційного світлофільтра КС-10. Інтенсивність червоного і синього світла вирівнювали до  $5.0 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ , нейтрального до  $15.0 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$  за допомогою спектродіометра Li-Cor Li-1800 (USA). Гравітропну протонему *B. caespitium* насвітлювали 4 год світлом, переносили чашки у темряву, а через 24 год визначали коефіцієнт галуження і кут нахилу галузок та слідкували за процесом формування бруньок. Контролем була негравістимульована протонема, яку аналізували аналогічно.

Вміст фізіолого-біохімічних показників у пагонах *B. caespitium* визначали через 24 год після впливу УФ-опромінення. Антиоксидантну активність оцінювали у реакції рослинного екстракту з розчином радикалу — 1.1-дифеніл-2-пікридилгідразилом (DPPH) за методом В. Бранд-Вільямса [6]. Оптичну густину суміші визначали на спектрофотометрі «Specord 210 Plus» ( $\lambda = 517 \text{ нм}$ ). Антиоксидантну активність виражали як відсоток інгібування DPPH і на основі розрахованих відсотків інгібування будували графік залежності величин інгібування забарвлення DPPH від концентрації екстракту. За графіком визначали концентрацію екстракту, котра спричиняла 50 % інгібування забарвлення вільного радикалу ( $\text{ЕК}_{50}$ ). Як позитивний контроль використовували водний розчин аскорбінової кислоти у діапазоні концентрацій  $0.025 \text{—} 1.000 \text{ мг/мл}$ .

Для отримання фракції розчинних фенолів  $50 \dots 100 \text{ мг}$  рослинного матеріалу екстрагували у метанолі протягом 1 год при кімнатній температурі у темряві, потім центрифугували ( $12000 \text{ об/хв}$ , 15 хв) [36]. Супернатант використовували для спектрофотометричного аналізу вмісту розчинних фенолів, а осад — для отри-

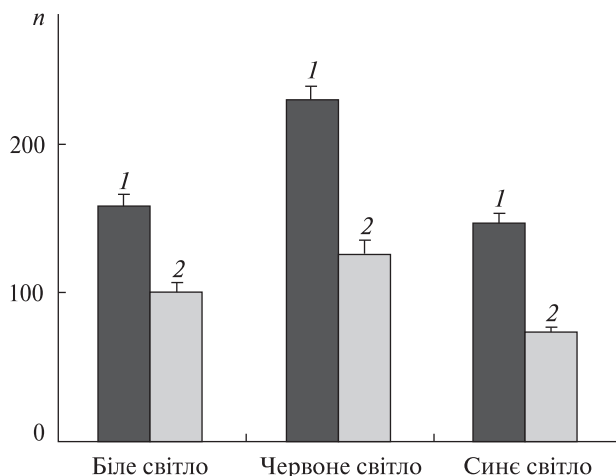



Рис. 1. Галуження клітин протонеми *Bryum caespitium* після гравістимуляції і освітлення: 1 — гравітропна протонема, 2 — контроль

Таблиця 1. Кількість *n* галузок гравітропної протонеми *Bryum caespitium*, що утворилися на 10 гравітропних столонах і продовжували рости під кутами  $\theta = 90^\circ$  та  $40...50^\circ$  після 4-год освітлення різним світлом

Варіанти освітлення	Кількість галузок <i>n</i>	
	$\theta = 90^\circ$	$\theta = 40...50^\circ$
Біле світло	105.0 ± 0.8	52.0 ± 1.8
Червоне світло	151.0 ± 2.8	75.0 ± 2.1
Синє світло	94.0 ± 2.3	57.0 ± 1.9



мання фракції фенолів, зв'язаних з клітинною стінкою [37].

Вміст фенолів визначали на спектрофотометрі «Specord 210 Plus» при довжині хвилі  $\lambda = 765$  нм із використанням реактиву Фоліна — Деніса та калібрувальної залежності за хлорогеновою кислотою [2].

Вміст флавоноїдів визначали спектрофотометрично за реакцією з хлоридом алюмінію при  $\lambda = 420$  нм і калібрувальної залежності за рутином [32]. Спектри поглинання комплексів флавоноїдів з хлоридом алюмінію із екстрактів рослин *B. caespitium* оцінювали на спектрофо-

тометрі «Specord 210 Plus» в діапазоні  $\lambda = 400...700$  нм [32].

Визначення вмісту антоціанів здійснювали спектрофотометрично за модифікованим методом А. Бегса і С. Велмана [31]. Наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 1 %-му спиртовому розчині соляної кислоти та витримували на водяній бані при  $40...45^\circ\text{C}$  протягом 20 хв. Отриманий гомогенат центрифугували, вимірювали оптичну густину фільтрату на довжині хвилі  $\lambda = 530$  нм. Вміст каротиноїдів визначали у 80 %-му ацетоні за методом Д. Арнона [3]. Оптичну густину екстракту вимірювали на спектрофотометрі «Specord 210 Plus» за довжини хвилі 470 нм. Вміст пігментів виражали в мг/г сухої маси.

Отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу з використанням пакету програмного забезпечення Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТИ Й ОБГОВОРЕННЯ

**1. Гравічутливість і гравіморфози антарктичного зразка моху *Bryum caespitium*.** У кліматичних умовах Антарктики для мохів адаптивним резервом є гравітропні реакції, оскільки завдяки силі тяжіння збільшуються варіації гравіморфогенезу і рівень фенотипної пластичності гаметофіту [25]. Морфологічна форма мохів визначається передусім способом галуження та кутом нахилу латеральних гілок і гілок з бруньками відносно вектора гравітаційної сили. Одним із енергетичних джерел для ініціації гравіморфогенезу є світло.

Проаналізовано вплив фізіологічно активного червоного і синього світла на активність галуження та закладання бруньок на гравітропній протонемі антарктичного зразка моху *B. caespitium*. Слід звернути увагу на характер галуження клітин гравітропної протонеми, зокрема кут, під яким галузки закладалися на головному столоні (табл. 1). Після освітлення червоним світлом протонеми *B. caespitium* більшість галузок закладалися і продовжували тривалий час рости під кутом  $90^\circ$ , інші (їх було менше) росли гравітропно. Таким чином, червоне світло переважно блокувало гравіперцепцію і гравітропний ріст клітин протонеми, унаслідок чого змінилися морфологічна реакція на дію гравітації і форма галуження дернини.

Відомо, що низькі інтенсивності синього і червоного освітлення модулювали гравітропний кут, величина якого є результатом взаємодії між граві- і фототропізмом [19]. Для *B. caespiticium* встановлено, що червоне світло ініціювало закладання гілузок та високу активність галушення клітин гравітропної протонеми, порівняно із синім і білим освітленням та негравістимульованою протонемою контролю (рис. 1).

Це підтверджує взаємодію світла і гравітації та її значення для морфологічної диференціації фенотипу гаметофіту. Відновлення гравітропного росту відбувалося повільно, і тривалішу гальмівну дію на гравітропізм мало синє світло. Однак синє світло було стимулятором закладання бруньок на гравітропній протонемі *B. caespiticium* (рис. 2, а). Після червоного освітлення клітини інтенсивніше галузилися, а бруньок було небагато (рис. 2, б).

Відомо, що послідовність чергування червоного та синього освітлення активує закладання бруньок, хоча чіткого роз'яснення, як гравітація впливає на такий процес, немає [9]. Слід вважати, що тригером галушення гравітропної протонеми і утворення на ній бруньок було світло, а гравітація діяла як синергічний фактор завдяки поляризаційному ефекту. Відзначимо, що синє світло індукувало утворення на стеблі і в основі молодих бруньок ризоїдних стolonів, що росли позитивно гравітропно, тобто освітлення синім світлом ініціювало просторову переорієнтацію гравітропізму (рис. 3, а, б).

Отже, гравітаційна сила сприяла морфологічній мінливості та зміні функціональної активності клітин протонеми, що виконує винятково важливу роль у життєвому циклі моху. Фенотип галушення гравітропних стolonів, просторова орієнтація підземної протонеми у природних екстремальних умовах Антарктики — це засіб доступу до світла, джерел живлення і води та взаємодії з ґрунтовою біотою.

Прийомом до короткого вегетаційного періоду Антарктики є формування на верхівці гравітропних стolonів *B. caespiticium* пучка коротких стolonів, які розпадалися на окремі 2-3-клітинні фрагменти і проростали (рис. 3, б). Фрагментація як одна з форм асексуально-

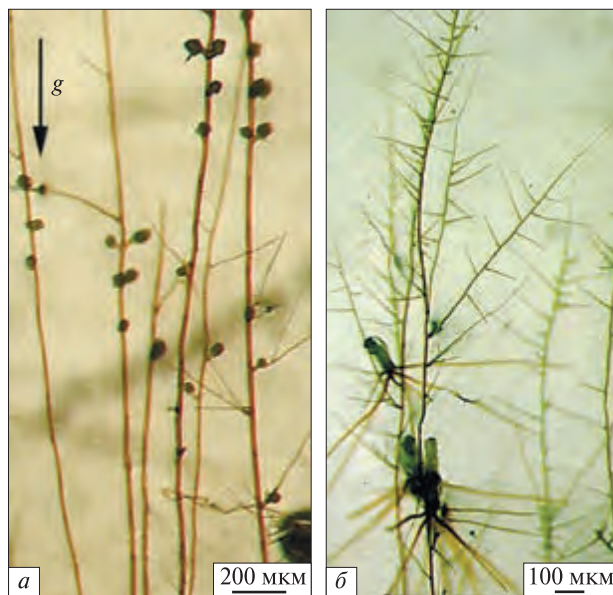


Рис. 2. Утворення бруньок та галушення клітин протонеми *Bryum caespiticium* під впливом синього (а) та червоного (б) світла

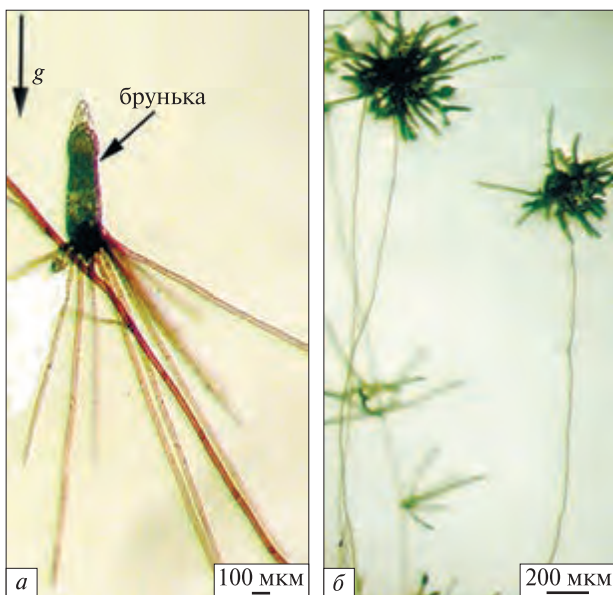


Рис. 3. Гравітропна протонема *B. caespiticium*: а — після освітлення синім світлом в основі бруньки ризоїди росли позитивно гравітропно, б — на верхівці стolonу утворилися пучки розгалуженої протонеми

го розмноження дає можливість одній рослині моху утворити генетично ідентичне потомство і швидко колонізувати значну територію. Надалі на латеральних галузках *B. caespiticium* закладалися бруньки, з яких розвивалися гравічутливі гаметофори, що теж сприяло пластичності виду і швидшому розростанню мохової дернини. Лише гравітропні столони і гаметофори, що росли над субстратом, могли енергетично забезпечити швидке вегетативне поновлення під час короткого весняного періоду. Так, у пазухах листків на гаметофорах антарктичного зразка *Bryum pseudotriquetrum*, а не на протонемі, як у екоморфи зі Львова, закладалися виводкові бульбочки [25]. Набуття компетенції до брунькотворення на верхівці гравітропного столону [9], а також чітко виражена гравічутливість гаметофорів мохів з Антарктики є морфогенетичним проявом гравіморфозів залежно від умов середовища. Такі гравізалежні процеси як активація галузження та кути, під якими закладалися бокові галузки на протонемі, ініціювали зміну морфологічної структури мохової дернини *B. caespiticium*. Мінливість орієнтації росту столонів і гравічутливість гаметофорів сприяли формуванню потужнішої дернини з підвищеною здатністю до тривалого утримання вологи та високою фотосинтетичною продуктивністю.

Ефект УФ-опромінення з інтенсивністю 4 кВт/м<sup>2</sup> на гравічутливість столонів був неоднаковий: в апікальних клітинах протонемі львівського зразка *B. caespiticium* відзначено втрату гравічутливості, очевидно, внаслідок незворотних деструктивних змін, а для столонів

Таблиця 2. Вплив УФ-опромінення на кут гравітропного згину вторинної протонемі моху *Bryum caespiticium* із Антарктики та Львівської області

Варіанти дослідів	Кут гравітропного згину
<i>Рослини з Львівської області</i>	
Контроль (без опромінення)	22.5±2.8°
УФ-опромінення	—
<i>Рослини з Антарктики</i>	
Контроль (без опромінення)	24.6±2.2°
УФ-опромінення	10.3±0.8°

антарктичного зразка зафіксовано зменшення кута гравітропного згину щонайменше удвічі — до 10.3° (табл. 2). Тобто, рослини з Антарктики толерантніші до ультрафіолетового опромінення і завдяки цьому зберегли чутливість до гравітаційної сили.

**2. Адаптивні фізіологічні реакції моху *Bryum caespiticium* на дію УФ-опромінення.** Проаналізовано фізіологічні показники захисту від УФ-опромінення. Відомо, що для бріофітів властивий високий антиоксидантний потенціал завдяки низькомолекулярним антиоксидантам (флавоноїдам, фенольним сполукам, аскорбату, глутатіону), які у значних концентраціях містяться в їхніх клітинах [11]. Це є важливою фізіологічною адаптивною реакцією мохів у несприятливих умовах середовища. Такі антиоксиданти мають особливе значення в умовах температурного та осмотичного стресів, після впливу важких металів та УФ-опромінення [10]. У зв'язку з цим доцільно було проаналізувати антиоксидантну активність (АА) рослинних екстрактів зразків моху з екстремальних умов Антарктики та порівняти з реакцією рослин з помірних широт, наприклад з Львівської області. Порівнювали ефективні концентрації екстрактів (ЕК<sub>50</sub>), котрі спричиняли 50 % інгібування радикалу. Що нижчим є показник ЕК<sub>50</sub>, то вищою є антиоксидантна активність рослин. Як позитивний контроль використовували аскорбінову кислоту (ЕК<sub>50</sub> аскорбінової кислоти 0.06 мг/мл). У рослинах *B. caespiticium* з Антарктики визначено майже у 1.5 раза вищу АА (ЕК<sub>50</sub> = 3.65 мг/мл) порівняно з рослинами з львівської популяції (ЕК<sub>50</sub> = 5.04 мг/мл) (рис. 4). УФ-опромінення індукувало збільшення антиоксидантної активності у рослинах з Антарктики до 2.86 мг/мл, що свідчило про їхній вищий антиоксидантний статус, порівняно з рослинами із Львівської обл.

Для обґрунтування відмінностей АА між досліджуваними зразками *B. caespiticium* було проаналізовано вміст фенольних сполук (ФС), завдяки яким формується стійкість рослин до впливу ультрафіолету. Відомо, що ФС протидіють окиснювальному стресу, оскільки здатні функціонувати як скавенджери вільних радикалів і активних форм кисню, підтримують

внутрішнє середовище клітин у відновленому стані та позитивно впливають на активність антиоксидантних ферментів [28]. Індукція синтезу ФС відбувається у відповідь на вплив УФ-випромінювання та високої інтенсивності освітлення [16].

У пагонах обидвох зразків *B. caespiticium* зафіксовано неоднакові показники вмісту ФС: у зразках з Антарктики в умовах контролю встановлено суттєво більший вміст фенолів, а після УФ-опромінення їхня кількість підвищувалася ще на 35 %, забезпечуючи поглинання шкідливого для рослин ультрафіолетового опромінення (табл. 3). Рослини львівського зразка мали в 1.6 раза менший вміст фенольних сполук у контролі і незначне їхнє підвищення в умовах стресу. Тобто, для рослин *B. caespiticium* з Антарктики властивий більший конститутивний пул фенольних сполук, порівняно з рослинами середніх широт.

За вмістом розчинної (вакуолярної) та нерозчинної (зв'язаної у клітинній стінці) фракцій фенольних сполук в обох зразках моху *B. caespiticium* визначено в 1.5...1.8 разів вищу концентрацію УФ-абсорбувальних фенольних сполук, локалізованих у клітинній стінці. Після УФ-опромінення їхній вміст також підвищувався більшою мірою, ніж розчинних УФ-АС (табл. 3).

Подібні результати були отримані у дослідях з іншими видами мохів. Наприклад, у мохів з Антарктики *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та *Grimmia antarctici* var. *percompacta* E.V. Bartram вміст УФ-АС, зв'язаних з клітинною стінкою,

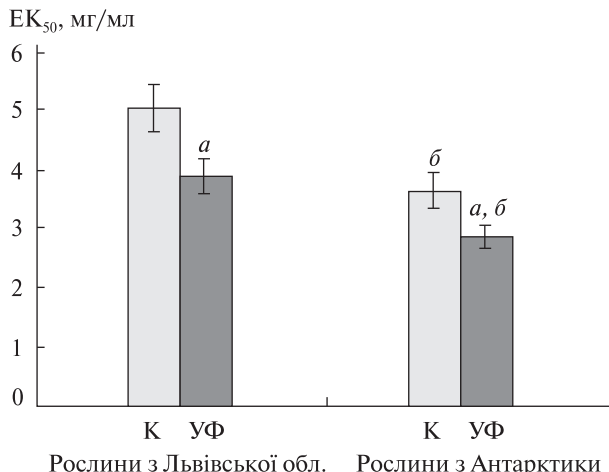


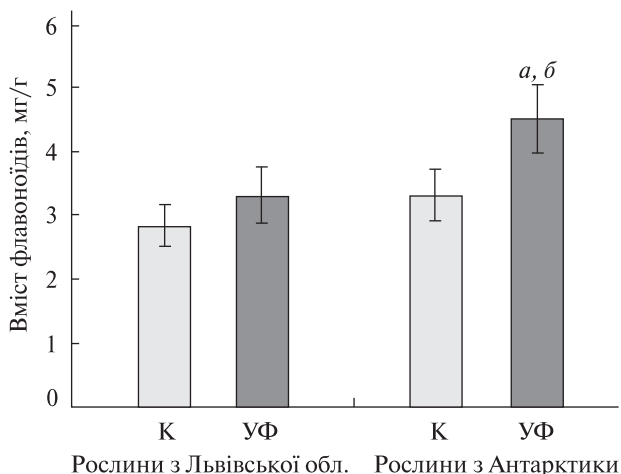
Рис. 4. Антиоксидантна активність рослин *Bryum caespiticium* з Антарктики та Львівської області під впливом УФ-опромінення (a — різниця статистично достовірна (рівень значущості  $P < 0.05$ ) опромінених рослин (УФ) порівняно з контрольними (К); b — різниця статистично достовірна ( $P < 0.05$ ) порівняно з рослинами з Львівської обл.)

був майже у дев'ять разів більший, ніж вміст розчинних (вакуолярних) УФ-АС [7]. У печіночника *Jungermannia exsertifolia* Stephani вміст нерозчинних УФ-АС майже у 2.5 раза перевищував вміст розчинних фенольних сполук [13]. Суттєве переважання вмісту зв'язаних з клітинною стінкою УФ-абсорбувальних сполук було виявлено у субарктичних видів *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. та *Polytrichum juniperinum* Hedw., у *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey.

Таблиця 3. Вміст УФ-абсорбувальних фенольних сполук у пагонах моху *Bryum caespiticium* з Антарктики та Львівської області (мг/г сухої маси)

Варіанти досліджу	Вміст розчинних УФ-АС, мг/г	Вміст зв'язаних УФ-АС, мг/г	Сумарний вміст УФ-АС
<i>Рослини з Львівської області</i>			
Контроль (без опромінення)	1.06±0.18	1.48±0.22	2.54±0.35
УФ-опромінення	1.25±0.22	2.11±0.33 <sup>a</sup>	3.36±0.42 <sup>a</sup>
<i>Рослини з Антарктики</i>			
Контроль (без опромінення)	1.52±0.16	2.56±0.31	4.08±0.52 <sup>a, b</sup>
УФ-опромінення	1.81±0.25	4.05±0.43 <sup>a, b</sup>	5.86±0.61 <sup>a, b</sup>

Примітка: <sup>a</sup> — різниця статистично достовірна порівняно з контролем (рівень значущості  $P < 0.05$ ); <sup>b</sup> — різниця статистично достовірна порівняно з рослинами з Львівської області ( $P < 0.05$ )



**Рис. 5.** Вплив УФ-опромінення на вміст флавоноїдів у пагонах моху *Bryum caespiticium* з Антарктики та Львівської обл. (a, б – різниця статистично достовірна (рівень значущості  $P < 0.05$ ) порівняно із контролем та зразками з Львівської обл.)

& Scherb. і *Fontinalis antipyretica* Hedw., у восьми видів сфагнових мохів з Норвегії [39]. Тому можна вважати, що УФ-абсорбувальні фенольні сполуки клітинної стінки відіграють ключову роль у захисті клітин від УФ-опромінення.

Після УФ-опромінення в обох зразках моху підвищувався вміст УФ-АС, що свідчило про індукований характер адаптивної відповіді. Це можна пояснити особливостями метаболізму фенольних сполук. Серед фенольних сполук основну роль у поглинанні УФ-променів виконують флавоноїди. Саме вони функціонують у рослинних клітинах як індукібельні протектори [10]. Про це свідчать значні зміни вмісту флавоноїдів у рослинах в умовах підвищених рівнів озону або ультрафіолету. Відомо, що УФ-опромінення активує синтез фенілаланіну та індукує швидке і скоординоване підвищення активності ферментів фенілпропанового шляху біосинтезу, що сприяє утворенню «сонцезахисного щита» з флавоноїдів [16]. Аналізуючи вміст флавоноїдів, виявлено в 1.2 раза більший їхній вміст у рослинах з Антарктики, а УФ-опромінення індукувало їхній синтез як у пагонах *B. caespiticium* з Антарктики, так і у пагонах моху львівської популяції. Однак для рослин антарктичного зраз-

ка визначено в 1.7 раза вищі концентрації флавоноїдів після УФ-опромінення, ніж у рослин *B. caespiticium* з Львівської області (рис. 5).

Флавоноїди представляють велику групу поліфенольних сполук, до яких належать флавоноли (кверцетин, рутин, морін, кемпферол), флаволи (лютеолін, апігенін), флаванони (гесперетин), флаваноли (катехін, епікатехін) та антоціани. Щоби встановити, які флавоноїди відіграють основну роль у захисті від УФ-опромінення, було проаналізовано спектри поглинання екстрактів флавоноїдів у розчині хлориду алюмінію. Як видно на рис. 6, спектри поглинання обидвох зразків *B. caespiticium* подібні. Виявлено максимуми поглинання в ділянці  $\lambda = 420...440$  нм, 470 нм та 670 нм.

Варто відзначити, що взаємодія екстракту флавоноїдів з хлоридом алюмінію призводить до батохромного зміщення максимумів поглинання вихідних реагентів на 66...67 нм [32]. Враховуючи це, перший максимум спектру поглинання, очевидно, відповідає флавонолам рутину та кверцетину, оскільки їхні піки поглинання лежать в ділянці спектру 356 нм та 370 нм відповідно, а їхніх комплексів з  $AlCl_3$  — 422 нм та 437 нм. Вважають, що ці флавоноли є найбільш ефективними відновниками супероксидного радикала серед флавоноїдів [17].

Другий максимум поглинання може відповідати флавону лютеоліну, для якого характерні піки на  $\lambda = 405...420$  нм, а з урахуванням зміщення комплексу з хлоридом алюмінію на  $\lambda = 470$  нм. Пік у довгохвильовій області спектру може відповідати антоціанам. Антоціани, які нагромаджуються у багатьох рослинах після УФ-опромінення, слабше поглинають в УФ-ділянці спектру, порівняно з флавонолами чи флавонами, хоча позитивну кореляцію між їхнім загальним вмістом і зниженням чутливості до УФ-опромінення встановлено у різних дослідженнях [5].

Вважають, що антоціани беруть участь у захисті мембран тилакоїдів в умовах УФ-опромінення, виконуючи функцію оптичного фільтру, який захищає електрон-транспортний ланцюг від високоенергетичних квантів [15]. Їхні антиоксидантні властивості зумовлені високою до-



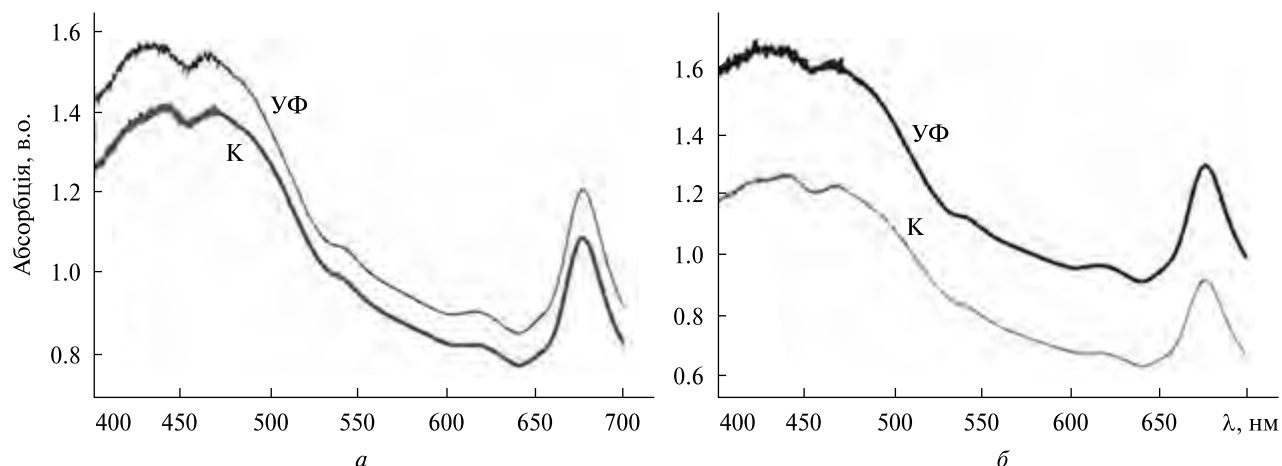


Рис. 6. Спектри поглинання комплексів флавоноїдів з хлоридом алюмінію із екстрактів рослин *Bryum caespiticium*: а — зразок з Львівської обл., б — зразок з Антарктики (К — контроль, УФ — після УФ-опромінення)

норною активністю і здатністю стабілізувати та делокалізувати неспарений електрон, що припиняє ланцюгові вільнорадикальні реакції [1]. Показано, що концентрації антоціанів під впливом ультрафіолету збільшувалися у пагонах обох зразків моху, однак показники у *B. caespiticium* з Антарктики були вищими як у контролі, так і після УФ-опромінення, що є свідченням їхнього вищого адаптивного потенціалу (табл. 4).

Слід звернути увагу на мінливість вмісту каротиноїдів у пагонах *B. caespiticium*, оскільки у складі фотосистем ці пігменти не лише виконують роль додаткових світлозбиральних пігментів, а й захищають молекули хлорофілу від фотоокиснення в умовах високої інсоляції та УФ-опромінення [15].

Для рослин *B. caespiticium* з Антарктики визначено вищі показники вмісту каротиноїдів, а після УФ-опромінення у пагонах рослин з Антарктики вміст пігментів істотно збільшувався, порівняно з рослинами львівського зразка, що також є показником нижчої чутливості антарктичного зразка моху до ультрафіолету.

На підставі результатів проведених досліджень можна стверджувати, що підвищені захисні функції гаметофіту моху з різних локалітетів зумовлені конститутивними механізмами стійкості, однак фактори середовища, зокрема Антарктики, сприяли більшій фізіологічній

пластичності та резистентності *B. caespiticium*. У локалітетах Антарктики з високим рівнем УФ-опромінення бріофіти є домінантами серед вищих рослин завдяки адаптивним морфофізіологічним процесам [14]. Показано, що в умовах високої інсоляції (альпійські і субальпійські пояси, полярні регіони) мохи мають вищі пороги чутливості до надлишку освітлення, ніж ті, що ростуть при низьких інтенсивностях світла [30, 35]. Стійкість до сонячного опромінення зумов-

Таблиця 4. Вміст антоціанів та каротиноїдів у пагонах *Bryum caespiticium* з Антарктики та Львівської області (мг/г сухої маси)

Варіанти дослідів	Вміст антоціанів, мг/г	Вміст каротиноїдів, мг/г
<i>Рослини з Львівської області</i>		
Контроль (без опромінення)	2.23±0.19	0.21±0.02
УФ-опромінення	2.91±0.22 <sup>а</sup>	0.27±0.03
<i>Рослини з Антарктики</i>		
Контроль (без опромінення)	3.87±0.42	0.28±0.01
УФ-опромінення	4.56±0.26 <sup>а, б</sup>	0.36±0.02 <sup>а, б</sup>

Примітка: <sup>а</sup> — різниця статистично достовірна порівняно з контролем (рівень значущості  $P < 0.05$ ); <sup>б</sup> — різниця статистично достовірна порівняно із рослинами з Львівської області ( $P < 0.05$ )

лена як морфологічною пластичністю гаметофіту мохів, так і ефективністю функціонування репараційних систем, зокрема систем захисту від окиснювальної деструкції [27].

Визначено, що антиоксидантна активність гаметофіту *B. caespiticium* з Антарктики вища, ніж для львівської популяції моху. Під впливом УФ-опромінення рівень антиоксидантної активності популяції моху з Антарктики підвищувався істотніше, що свідчить про ефективніші захисні механізми, пов'язані з вищим пулом антиоксидантів. Однак і для рослин *B. caespiticium* із Львівської області властиве збільшення антиоксидантної активності після УФ-опромінення, а отже, й стимуляція захисних механізмів.

Характерною особливістю мохів є високий вміст фенольних сполук, які мають визначальне значення для формування стресостійкості рослин [18]. Забарвлення клітинних стінок каулономних столонів та пагонів досліджуваних видів мохів у червоно-коричневий колір здебільшого зумовлене фенольними сполуками, які екранують життєво важливі клітинні структури від пошкоджень, мають фотозахисну дію, підвищуючи у такий спосіб стійкість рослин до ультрафіолету. Важливими компонентами антиоксидантної системи захисту мохів є флавоноїди. Більший вміст флавоноїдів у зразках моху *B. caespiticium* з Антарктики, порівняно з рослинами середніх широт, свідчить про їхню важливу участь у системах захисту та життєдіяльності рослин у стресових умовах УФ-опромінення.

Результати досліджень свідчать про підвищену стійкість мохів з Антарктики до УФ-опромінення, яка формувалася у процесі тривалої адаптації рослин до екстремальних умов і забезпечується високим рівнем антиоксидантної активності та нагромадженням УФ-абсорбувальних фенольних сполук.

## ВИСНОВКИ

Здатність мохів до прояву гравіморфозів розвинулася під впливом критичних умов природного середовища Антарктики унаслідок змін морфологічних процесів і стала передумовою їхньої життєздатності, поширення та домінування у регіоні.

Короткотривале освітлення червоним і синім світлом гравістимульованої у темряві протонеми *Bryum caespiticium* ініціювало утворення граві/фотоморфозів унаслідок активації галуження клітин протонеми та поляризаційної дії гравітації у процесах формування кута гравітропного згину та розвитку бруньок гаметофорів.

Ультрафіолетове опромінення активувало синтез УФ-абсорбувальних фенольних сполук у гаметофітній дернині моху *Bryum caespiticium*. Вміст УФ-абсорбувальних сполук, зв'язаних з клітинною стінкою, був істотно більшим, ніж розчинних (вакуолярних) фенольних сполук у зразках моху з Антарктики і Львівської області, що вказує на їхню специфічну роль у захисті клітин від УФ-опромінення.

На підставі аналізу спектрів поглинання флавоноїдів рослин *Bryum caespiticium* з Антарктики та Львівської області визначені флавоноли рутин та кварцетин і флавонол лютеолін, які забезпечують ефективний захист клітин від УФ-опромінення.

Підвищення концентрації антоціанів і каротиноїдів після УФ-опромінення пагонів *B. caespiticium* з Антарктики свідчить про захисну функцію пігментів від ультрафіолетового пошкодження.

*Роботу виконано у рамках Цільової комплексної програми НАН України з наукових космічних досліджень на 2018—2022 рр.*

*Автори висловлюють подяку учасникам 24-ї Української антарктичної експедиції 2019 р. за збір біологічного матеріалу.*

REFERENCES

1. Ahmad P., Jaleel C. A., Salem M. A., Nabi G., Sharma S. (2010). Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Crit. Revs Biotechnology*, **30**, № 3, 161—175. DOI: 10.3109/07388550903524243 [in English].
2. Anahita A., Asmah R., Fauziah O. (2015). Evaluation of total phenolic content, total antioxidant activity, and antioxidant vitamin composition of pomegranate seed and juice. *Int. Food Res. J.*, **22**, 1212—1217. <https://doi.org/10.4172/2327-5146.1000164> [in English].
3. Arnon D. (1949). Copper enzymes isolated chloroplasts, polyphenoloxidase in *Betula vulgaris*. *Plant Physiology*, **194**, № 24, 1—15 [in English].
4. Bjorn L. O., Callaghan T. V., Gehrke C. (1998). The problem of ozone depletion in northern Europe. *Ambio*, **27**, 275—279 [in English].
5. Bobo-Garcha G., Davidov-Pardo G., Arroqui, C. (2015). Intra-laboratory validation of microplate methods for total phenolic content and antioxidant activity on polyphenolic extracts, and comparison with conventional spectrophotometric methods. *J. Sci. Food Agric.*, **95**, № 1, 204—209. DOI: 10.1002/jsfa.6706 [in English].
6. Brand-Williams W., Cuvelier M. E., Berset C. (1995). Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. *LWT – Food Science and Technology*, **28**, № 1, 25—30. [https://doi.org/10.1016/S0023-6438\(95\)80008-5](https://doi.org/10.1016/S0023-6438(95)80008-5) [in English].
7. Clarke L. J., Robinson S. A. (2008). Cell wall-bound ultraviolet-screening compounds explain the high ultraviolet tolerance of the Antarctic moss, *Ceratodon purpureus*. *New Phytologist*, **179**, 776—783. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02499.x> [in English].
8. Cruz de Carvalho R., Catalá M., Branquinho C., Marques da Silva J., Barreno E. (2017). Dehydration rate determines the degree of membrane damage and desiccation tolerance in bryophytes. *Physiol. plant.*, **159**, № 3. 277—289. <https://doi.org/10.1111/ppl.12511> [in English].
9. Demkiv O. T., Khorkavtsiv Y. D., Kyyak N. Y., Kit N. A. (2005). Influence of gravity on photomorphogenesis of protonema *Pottia intermedia* (Turn.) Furnr., Pottiales. *Ukr. bot. J.*, **62**, № 3, 329—337 [in Ukrainian].
10. Dmytriiev O. P. Poliakovskiy S. O. (2007). UV-B radiation and plants. *Bull. Kharkiv Nat. Agrarian Univ. Biology ser.*, **1**, № 10, 7—23. [in Ukrainian].
11. Dey A., De J. N. (2012). Antioxidative potential of bryophytes: Stress tolerance and commercial perspectives: A Review. *Pharmacologia*, **3**, 151—159. DOI: 10.5567/pharmacologia.2012.151.159 [in English].
12. Dixon R. A., Paiva N. L. (1995). Stress-Induced Phenylpropanoid Metabolism. *Plant Cell.*, **7**, 1085—1097 [in English].
13. Fabon G., Monforte L., Tomas-Las-Heras R, Nicez-Olivera E, Martinez-Abaigar J. (2012). Dynamic response of UV-absorbing compounds, quantum yield and the xanthophyll cycle to diel changes in UV-B and photosynthetic radiations in an aquatic liverwort. *J. Plant Physiology*, **169**, 20—26. DOI: 10.1016/j.jplph.2011.08.010 [in English].
14. Glime J. M. (2006). Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology. URL: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/> (Last accessed 15.06.2021) [in English].
15. Hollozy F. (2002). Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron.*, **33**, 179—197. DOI: 10.1016/s0968-4328(01)00011-7 [in English].
16. Iqbal Z., Javed M., Gull S., Mahmood M. H.-R., Hai Z. (2019). Total phenolic contents of two varieties of *Crocus sativus* and their antioxidant activity. *Int. J. Biosciences*, **14**, № 3, 128—132. <http://dx.doi.org/10.12692/ijb/14.3.128-132> [in English].
17. Jansen M. A. K., Urban O. (2019). *Plant Responses to UV-B Radiation*. New York: John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0027966> [in English].
18. Jovanovic S. V. (1994). Flavonoids as antioxidants. *J. Amer. Chem. Soc.*, **116**, № 11, 4846—4851. <https://doi.org/10.1021/ja00090a032> [in English].
19. Khorkavtsiv Y. D., Kordyum E. L., Lobachevska O. V., Kyyak N. Y., Kit N. A. (2015). Branching of *Ceratodon purpureus* protonemata effected under altered gravity conditions. *Ukr. bot. J.*, **72**, № 6, 588—595. DOI: <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.06.588> [in Ukrainian].
20. Kordyum E., Borisova T., Krisanova N., Pozdnyakova N., Shevchenko G., Kozeko L., Romanchuk S., Lobachevska O., Charkavtsiv Ya., Kyyak N., Zaimenko N., Ivanytska B., Brykov V., Mischenko L. (2021). Space biology: results and prospects. *Space Res. in Ukraine. 2018—2020*. Kyiv: Akadempriodyka [in English].
21. Kordyum E., Hasenstein K. (2021). Plant biology for space exploration — Building on the past, preparing for the future. *Life Sci. Space Res.*, **29**, 1—7. <https://doi.org/10.1016/j.lssr.2021.01.003> [in English].
22. Kyyak N. Y., Khorkavtsiv Y. D. (2016). Estimation of the oxidative stress in moss *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. depending on the influence of gravity. *Space Sci. and Technol.*, **22**, № 4, 58—66. <https://doi.org/10.15407/knit2016.04.058> [in Ukrainian].
23. Kyyak N. Y., Lobachevska O. V., Rabyk I. V., Kyyak V. H. (2020). Role of the bryophytes in substrate revitalization on a post-technogenic salinized territory. *Biosystems Diversity*, **28**, № 4, 419—425. DOI: <https://doi.org/10.15421/012054> [in English].

24. Lobachevska O., Kyjak N., Khorkavtsiv O., Dovgalyuk A., Kit N., Klyuchivska O., Cove D. (2005). Influence of metabolic stress on the inheritance of cell determination in the moss. *Pottia intermedia*. *Cell Biology Int.*, 29, № 3, 181—186. <https://doi.org/10.1016/j.cellbi.2005.02.001> [in English].
25. Lobachevska O. V., Kyyak N. Y., Kordyum E. L., Khorkavtsiv Y. D. (2021). The role of gravimorphoses in moss adaptation to extreme environment. *Ukr. Bot. J.*, 78, № 1, 69—79. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.01.069> [in English].
26. Lobachevska O. V., Kyyak N. Y., Rabyk I. V. (2019). Ecological and physiological peculiarities of bryophytes on a post-technogenic salinized territory. *Biosystems Diversity*, 27, № 4, 342—348. <https://doi.org/10.15421/011945> [in English].
27. Medina R., Liu Y., Li-Song W., Shuiliang G., Hylander K., Goffinet B. (2015). DNA based revised geographic circumscription of species of *Physcomitrella* (*Funariaceae*): *P. patens* new to East Asia and *P. magdalenae* new to East Africa. *Bryologist*, 118, № 1, 22—31. <http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745-118.1.022> [in English].
28. Michalak A. (2010). Phenolic Compounds and Their Antioxidant Activity in Plants Growing under Heavy Metal Stress. *Polish J. Environmental Studies*, 15, 523—530 [in English].
29. Newsham K. K. (2010). The biology and ecology of the liverwort *Cephaloziella varians* in Antarctica. *Antarct. Sci.*, 22, 131—43. DOI: 10.1017/S0954102009990630 [in English].
30. Newsham K. K., Robinson S. A. (2009). Responses of plants in Polar Regions to UV-B exposure: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 15, № 11, 2574—2589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01944.x> [in English].
31. Nikolaichuk V. I., Belchhazi V. Y., Bilyk P. P. (2000). Special workshop on plant physiology and biochemistry. Uzhhorod [in Ukrainian].
32. Pękal A., Pyrzynska K. (2014). Evaluation of aluminium complexation reaction for flavonoid content assay. *Food Analytical Methods*, 7, 1776—1782. <https://doi.org/10.1007/s12161-014-9814-x> [in English].
33. Pizarro M., Rodrigo A., Contreras H., Köhler G., Zúñiga E. (2019). Desiccation tolerance in the Antarctic moss *Sanionia uncinata*. *Biological Res.*, 52, № 46, 1—11. <https://doi.org/10.1186/s40659-019-0251-6> [in English].
34. Robinson S. A., Wasley J., Tobin A. K. (2003). Living on the edge — plants and global change in continental and maritime Antarctica. *Global Change Biology*, 9, № 12, 1681—1717. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00693.x> [in English].
35. Robinson S. A., Waterman M. J. (2014). Sunsafe bryophytes: Photoprotection from excess and damaging solar radiation. *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants. Advances in Photosynthesis and Respiration (Including Bioenergy and Related Processes)*. Eds D. Hanson, S. Rice. Dordrecht: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-6988-5\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-007-6988-5_7) [in English].
36. Schnitzler J. P., Jungblut T. P., Heller W., Koerlein M., Hutzler P., Heinzmann U., Schmelzer E., Ernst D., Langebartels C., Sandermann H. (1996). Tissue localization of UV-B-screening pigments and of chalcone synthase mRNA in needles of *Scots pine* seedlings. *New Phytol.*, 132, 247—258. [in English].
37. Semerdjieva S. I., Phoenix G. K., Hares D., Gwynn J. D., Callaghan T. V., Sheeld E. (2003). Surface morphology, leaf and cuticle thickness of four dwarf shrubs from a subArctic heath following long-term exposure to enhanced levels of UV-B. *Physiol. plant.*, 117, 289—294 [in English].
38. Smith R. I. (2005). The bryophyte flora of geothermal habitats on Deception Island, Antarctica. *J. Hattori Botanical Laboratory*, 46, 233—248 [in English].
39. Soriano G., Fabón G., Monforte L., Séneca A., Söderström L., Martínez-Abaigar J., Núñez-Olivera E. (2013). Ultraviolet absorption capacity of sphagnum species from norwegian peatlands. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, 40, 1—10. URL: <https://www.researchgate.net/publication/259460785> [in English].
40. Sroka Z. (2005). Antioxidative and antiradical properties of plant phenolics. *J. Biosciences*, 60, 833—843. DOI: <https://doi.org/10.1515/znc-2005-11-1204> [in English].
41. Stark L. R. (2017). Ecology of desiccation tolerance in bryophytes: A conceptual framework and methodology. *The Bryologist*, 120, № 2, 130—165. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-120.2.130> [in English].
42. Zabel P., Bamsey M., Schubert D., Tajmar M. (2016). Review and analysis of over 40 years of space plant growth systems. *Life Sci. Space Res.*, 10, 1—16. DOI: 10.1016/j.lssr.2016.06.004 [in English].
43. Zhao J., Dixon, R. A. (2013). MATE transporters facilitate vacuolar uptake of epicatechin 3'-O-glucoside for proanthocyanidin biosynthesis in *Medicago truncatula* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21, 2323—2340. DOI: 10.1105/tpc.109.067819 [in English].

Стаття надійшла до редакції 15.06.2021  
 Після доопрацювання 15.06.2021  
 Прийнято до друку 30.08.2021

Received 15.06.2021  
 Revised 15.06.2021  
 Accepted 30.08.2021

N. Kyyak, Senior Researcher, Cand. Sci. in Biol.

E-mail: kyyak\_n@i.ua

O. Lobachevska, Head of Department, Senior Researcher, Cand. Sci. in Biol.

Y. Khorkavtsiv, Senior Researcher, Cand. Sci. in Biol.

Institute of Ecology of the Carpathian of National Academy of Sciences of Ukraine

4, Kozelnytska Str., Lviv, 79026 Ukraine

#### MORPHO-PHYSIOLOGICAL REACTIONS OF GRAVISENSITIVITY AND ADAPTATION TO UV IRRADIATION OF THE MOSS *BRYUM CAESPITICIMUM* HEDW. FROM ANTARCTICA

The adaptive physiological reactions of the moss *Bryum caespiticium* Hedw. from Antarctica to the influence of UV radiation and gravimorphoses as a factor of adaptive plasticity, associated with environmental conditions, were studied. As a control, *B. caespiticium* plants were collected in the Nature Reserve “Roztochchia” (Lviv region). In investigations, we used a sterile laboratory culture of mosses grown under controlled conditions in a phytotron. Moss shoots were irradiated with UV rays generated by an ultraviolet lamp OSRAM with an intensity of 4 kW/m<sup>2</sup>, which caused 50 % inhibition of plant regeneration (ED<sub>50</sub>). Physiological parameters were determined 24 h after exposure to UV radiation.

The influence of gravity on the morphological form of *B. caespiticium* gametophyte turf and the interaction of light and gravity in gravi-/phototropism as a manifestation of gravimorphoses adaptability were analyzed. One of the objectives was to investigate the formation of gravimorphoses as a result of the initiation of cells' branching processes and the formation of gametophore buds and to evaluate their role in the life cycle of *B. caespiticium* under extreme conditions. For this, we determined the branching coefficient of the gravitropic protonema, the inclination angle of the branches and the buds' development depending on the interaction of photo- and gravitropism, under the influence of red and blue light, and the effect of UV on gravisensitivity.

The influence of physiologically active red and blue light on the branching activity and bud formation on the gravitropic protonema of the Antarctic moss *B. caespiticium* was investigated. It was found that red light mainly inhibited graviperception and gravitropic growth of protonemata cells, resulting in a change of the response to gravity, but initiated high branching activity and, accordingly, another morphological form of turf. After the influence of the blue light, intensive bud formation and gametophore development were observed. Thus, gravitation promoted morphological variability and changes in the functional activity of cells at the juvenile stage of the protonemata development, which is important for the survival of the moss under extreme environmental conditions. After UV irradiation the gravisensitivity of the *B. caespiticium* protonemata decreased. However, due to the resistance of the moss sample from Antarctica to the prolonged influence of UV rays, gravitropic growth was not completely blocked, as in plants from the Lviv region.

The effect of the ultraviolet irradiation on the antioxidant activity, the content of soluble (vacuolar) and cell wall-bound fractions of UV-absorbing phenolic components, flavonoids content and their absorption spectra, as well as the amount of carotenoids and anthocyanins in *B. caespiticium* shoots, were determined. It was established that *B. caespiticium* plants from Antarctica have 1.5 times higher antioxidant activity compared to plants from the Lviv region, which confirms the high level of protection against oxidative damage. UV irradiation activates the synthesis of UV-absorbing phenolic compounds in mosses. The shoots of *B. caespiticium* from Antarctica defined a higher content of phenols compared to samples from the Lviv region and their significant increase under the influence of UV radiation. The content of UV-absorbing compounds bound with the cell wall was higher than the concentration of soluble phenolic compounds, both in plants from Antarctica and in samples from the Lviv region, which indicates their participation in the mechanisms of cells protection from UV radiation. It was shown that the influence of UV irradiation induced an increase of flavonoids' content in the shoots of both samples of *B. caespiticium*, but for plants from Antarctica, the concentration of flavonoids after stress was 1.7 times higher than in plants from the Lviv region. The absorption spectra of flavonoids revealed flavonolsrutin and quercetin and flavonoluteolin in both samples of *B. caespiticium*, which provide effective cells absorption of UV rays. The higher content of anthocyanins and carotenoids in moss shoots from Antarctica both in the control sample and after the exposure to UV radiation promote the protection against damage and formation of the adaptive potential.

**Keywords:** gravi-dependent growth reactions, UV irradiation, phenols, flavonoids, antioxidant activity, mosses, Antarctica.