

## Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища

ОКСАНА ВАСИЛІВНА ЛОБАЧЕВСЬКА

LOBACHEVSKA O.V. (2013). **Bryophytes as a model for the study of ecophysiological adaptation to environmental conditions.** *Chornomors'k. bot. z.*, **10** (1): 48-60. doi: 10.14255/2308-9628/14.101/6.

It was established 11 typical features of adaptive strategy of the bryophytes as descendants of the first embryophytes, which represent gametophytic direction of the higher plants' evolution. Each of the feature of strategy is briefly described and noted different from the vascular plants biological, morphological, physiological and genetic characteristics of adaptation. It was shown that poikilohydry and desiccation tolerance are one of the determinative features of ecophysiological adaptation of bryophytes.

*Key words: bryophytes, gametophyte, ecophysiological adaptation, poikilohydry, desiccation tolerance*

ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2013). **Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **10** (1): 48-60. doi: 10.14255/2308-9628/14.101/6.

Встановлено 11 характерних ознак адаптаційної стратегії мохоподібних як нащадків перших ембріофітів, які представляють гаметофітний напрям еволюції вищих рослин. Коротко охарактеризовано кожен з ознак стратегії та відзначено відмінні від судинних рослин біологічні, морфологічні, фізіологічні та генетичні особливості адаптації. Показано, що пойкилогідричність і толерантність до висушування є одними з визначальних ознак екофізіологічної адаптації мохоподібних.

*Ключові слова: мохоподібні, гаметофіт, екофізіологічна адаптація, пойкилогідричність, толерантність до висушування*

ЛОБАЧЕВСКАЯ О.В. (2013). **Мохообразные как модель исследования экофизиологической адаптации к условиям природной среды.** *Черноморск. бот. ж.*, **10** (1): 48-60. doi: 10.14255/2308-9628/14.101/6.

Установлено 11 характерных признаков адаптационной стратегии мохообразных как потомков первых эмбриофитов, которые представляют гаметофитное направление эволюции высших растений. Кратко охарактеризованы каждый из признаков стратегии и отмечены отличные от сосудистых растений биологические, морфологические, физиологические и генетические особенности адаптации. Показано, что пойкилогидричность и толерантность к высушиванию являются одними из определяющих признаков экофизиологической адаптации мохообразных.

*Ключевые слова: мохообразные, гаметофит, экофизиологическая адаптация, пойкилогидричность, толерантность к высушиванию*

Мохоподібні – друга за чисельністю, після квіткових, група вищих рослин [MISHLER, 2003]. Завдяки використанню новітніх методів дослідження закономірностей нуклеотидного складу ДНК пластидного та ядерного геномів, секвенування, філогеномного та кладистичних аналізів із застосуванням ультраструктурних анатомо-морфологічних і генетичних даних встановлено, що до мохоподібних належать три філогенетично різні відділи, які розвиваються незалежно один від одного і принципово

відрізняються за рівнем розвитку спорофіта та його зв'язком з гаметофітом [SHAW et al., 2011].

Мохоподібні займають базальне філогенетичне положення серед сучасних ембріофітів, які збереглися донині як нащадки перших наземних рослин після вражаючого за величиною опромінення в девонському періоді, приблизно 400 мільйонів років тому. Вихід перших вищих рослин на сушу датується серединою Ордовіка, а саме 450–490 млн. років тому, але дані мультигенного секвенсу вказують, що це відбулося раніше – 1 млрд. років тому [EDWARDS et al., 1998; MISHLER, 2001; РОТЕМКИН, 2007].

Підцарство або надвідділ Мохоподібні (Бріобіонти) – Bryobionta – представляє гаметофітний напрямок еволюції вищих рослин. До надвідділу Bryobionta належать три відділи [NEWTON et al., 2000; SHAW, RENZAGLIA, 2004; ВОЙКО, 2008]:

Відділ Маршанціофітові (Печіночники) – Marchantiophyta

Відділ Бріофітові (Мохи) – Bryophyta

Відділ Антоцеротофітові (Антоцеротові) – Anthocerotophyta.

На основі результатів новітніх методів досліджень встановлено, що антоцеротофіти є найближчими родичами трахеофітів [RENZAGLIA et al., 2009].

В останні роки серед бріологів переважає думка, що мохоподібні – не примітивні предки судинних рослин, а самостійна філогенетична лінія розвитку рослинного світу, яка представляє альтернативну стратегію адаптації до життя в умовах нашої планети. [ВОЙКО, 2013]. Специфіка організації гаметофіту мохоподібних (невеликі розміри, відсутність розвинутої ризосфери, примітивна провідна система та інші морфо-фізіологічні характеристики) передбачає й відмінні від інших вищих рослин біологічні й екологічні особливості. Щоразу більше даних вказує на те, що моховий покрив істотно впливає на тепловий і гідрологічний режим ґрунту, у тому числі на передачу енергії, розклад підстилки, колообіг поживних речовин та ріст судинних рослин [RENZAGLIA et al., 2009; ЛОВАШЕВСЬКА, 2012v,g; СОКНАН'СНАК, ЛОВАШЕВСЬКА, 2012].

Визначення ролі мохоподібних у функціонуванні багатьох екосистем неможливе без вивчення насамперед особливостей їх водного обміну, механізмів толерантності до екстремальних чинників природного середовища. На сьогодні окремі фізіологічні й екологічні аспекти адаптивної стратегії мохоподібних лише починають досліджуватися, у тому числі з'ясовуються особливості зовнішнього транспорту води, виживання в стресових умовах антропогенно зміненого середовища без води і поживних речовин, після тривалого висушування [OLIVER et al., 2000a; PROCTOR, 2009; SHAW et al., 2011]. У зв'язку з тим важливо на основі матеріалів досліджень бріологів і фізіологів зробити огляд основних ознак екофізіологічної адаптації мохоподібних, що докорінно відрізняє їх від судинних рослин, і встановити екофізіологічні особливості пристосувань до умов природного середовища.

Підсумковий аналіз досліджень, проведених вітчизняними та закордонними бріологами [MELNYCHUK, 1957; BEWLEY, 1979; PROCTOR, 1981; HENKEL, 1982; ВОЙКО 1986; PROCTOR, 2000a,b; RENZAGLIA, 2004; OLIVER et al., 2005; SÖDERSTRÖM, DURING, 2005; GLIME, 2006; ЛОВАШЕВСЬКА, 2010; РАВУК et al., 2010; КУЧАК, БАУК, 2011; SHAW, MICHEL et al., 2012], дав можливість визначити 11 найхарактерніших ознак адаптаційної стратегії мохоподібних.

**1. Домінування в онтогенезі гаплоїдного покоління.** Загально відомо, що у життєвому циклі мохоподібних, на відміну від нижчих безсудинних рослин, регулярно відбувається як зміна двох ядерних фаз, так і чергування двох поколінь – статевого і нестатевого. Статеве покоління змінюється на нестатеве під час статевого процесу й утворення зиготи, коли гаплоїдна ядерна фаза переходить у диплоїдну. Зміна нестатевого покоління на статеве здійснюється на стадії утворення спор унаслідок

мейозу. Порівняно з іншими вищими рослинами, у циклі розвитку мохоподібних домінує статеве покоління – гаплоїдний гаметофіт або гапобіонт, нестатеве покоління – диплоїдний спорофіт (диплобіонт) не є самостійним, виростає на гаметофіті з зиготи і виконує функцію утворення та розсіювання спор.

2. **Пойкілогідричність і толерантність до висушування.** Еволюція толерантності до висушування стала важливим і необхідним пристосуванням рослин під час переходу з води на сушу. Вважається [OLIVER et al., 2000a], що толерантність до висушування вегетативних органів спочатку була властива усім наземним рослинам, але в ході еволюції втрачена судинними рослинами. Перехід з води на сушу фактично проходив у двох напрямках. Стійкість до висушування мохоподібні зберегли унаслідок зниження рівня загального метаболізму, а високоорганізовані судинні рослини, які не розвивали пристосувань до підвищення толерантності, сформували складні механізми водного обміну, почали синтезувати лігнін, воскову водонепроникливу кутикулу та утворили провідну систему, корені і продихи.

Мохоподібні представляють альтернативну стратегію адаптації до наземного життя, розвитку і фотосинтетичної активності в умовах вільного доступу води та здатності припинити метаболізм за її відсутності. Їм властиві два способи руху води, часто в одній і тій самій рослині: внутрішній (ендогідричний) рух по центральному пучку стебла і зовнішній (ектогідричний) – вздовж поверхні листків. [SAVICH-LIUBUTSKAYA, 1954; MELNYCHUK, 1957; ВОЙКО, 1986 et al.]. У зв'язку з тим насамперед важливо зауважити, що рух води переважно починається не із субстрату, а з поверхні слани, верхівок пагонів і листків після дощу, туману або роси. Установлено, що зовнішньо вода рухається швидше, ніж внутрішньо, унаслідок меншого тертя, однак незважаючи на те, що ендогенна вода може підніматися вище по внутрішніх капілярах, у деяких видів мохів з віком починає переважати зовнішня провідність. Внутрішня провідність становить 1/3 всієї провідності рослин і переважає лише за вологості не менше 90 % [ПРОСТОР, 1979, 2009; GLIME, 2006].

Для ектогідричних бріофітів, а це майже всі мохи, характерна зовнішня провідність води. Вони можуть поглинати вологу всією поверхнею, оскільки зазвичай не мають водовідштовхуючих оболонок, а якщо і трапляються, то лише в таких клітинах, які легко змочуються, наприклад, на верхівках папіл листової пластинки. Коли мох зволожується, змінюється його капілярність, що пов'язано з численними листками на пагоні, парафіліями та повстю в основі стебла і ризоїдах. За відсутності водовідштовхувальних поверхонь клітини пагонів досягають повної гідратації протягом декількох хвилин [ПРОСТОР, 1984].

Ендогідричні мохи, як правило, мають поверхні з водонепроникними клітинними оболонками, які зменшують поглинання води. Оболонки клітин деяких видів мохів містять не лігнін, як у судинних рослин, а воскоподібні поліфенольні компоненти. Таке покриття забезпечує лише низький опір дифузії води, подібно як у мезофілі судинних рослин, що може бути значно важливішим для відштовхування води і підвищення дифузії CO<sub>2</sub> у листках.

У центральному пучку стебла мохів роду *Polytrichum* Hedw. і *Dawsonia* R.Br., а також у багатьох видів печіночників порядку *Marchantiales*, знаходиться система трахеїдоподібних провідних клітин (гідроїдів) і ситоподібних трубок (лептоїдів), які проводять воду і цукри відповідно [LIGRONE et al., 2000]. Але і ці ендогідричні бріофіти в основному реалізують ектогідричну провідність завдяки апікальному поглинанню вільної води, оскільки нижні, зрілі листки мають водовідштовхуючу поверхню. Вода з поверхні листків мохів рухається по центральному пучку вниз, а не вгору, як у судинних рослинах. Окрім того, виявлено водовідштовхуючу поверхню на ризоїдах *Polytrichum juniperinum* Hedw. [TRACHTENBERG, ZAMSKI, 1979], що істотно контрастує з функцією коренів і кореневих волосків у судинних рослин, які є органами поглинання і

не мають кутикули. Це свідчить, що ризоїди у бріофітів відіграють неістотну роль в поглинанні води, а запобігають її втраті, тобто проявляють капілярну функцію.

У судинних рослинах посуха майже завжди спричиняє висихання, у бріофітів не завжди. Толерантні до висушування бріофіти, як правило, є ектогідричними рослинами, які транспортують зовнішню капілярну воду, кількість якої може змінюватися значною мірою і притому не впливати на вміст води в клітинах. Зовнішня вода є важливою для водного обміну мохоподібних, завдяки чому клітини листків майже постійно функціонують у стані тургора, а водний стрес – це відносно короткий період перед повним висиханням [BEWLEY, 1979; PROCTOR, 2009]. У більшості мохів і листкостеблових печіночників, зазвичай високотолерантних до висушування, протягом тривалого періоду вміст симпластної води більший, порівняно із зовнішньою капілярною водою, кількісно значно варіабельнішою.

Присутність значної кількості зовнішньої капілярної води у мохоподібних, клітини яких насичуються швидко і легко, за винятком видів з водовідштовхуючою поверхнею листків (представників Polytrichaceae, Mniaceae), є фундаментальною фізіологічною відмінністю від судинних рослин, у яких найчастіше виникає проблема насичення листків вологою. Періодичне використання води є нормою у життєдіяльності багатьох мохоподібних, тому їх толерантність до висушування може бути скоріше пов'язана з уникненням висушування, ніж з формою посухостійкості.

**3. Пойкілогідричний пагін як фотосинтезуючий орган.** Усі мохоподібні є рослинами з  $C_3$  фотосинтезом, їх клітини по суті є мезофітними у важливих фізіологічних реакціях. У бріофітів найактивніше фотосинтез відбувається у молодих верхівках пагонів з високим вмістом води, яка завдяки зовнішньому руху води може підвищуватися від 500 до 1000 % порівняно з сухою масою. Відмінна риса бріофітів – у них немає ніяких пристосувань для внутрішнього зберігання  $CO_2$ , тоді як у судинних рослинах фотосинтез відбувається в мезофільних тканинах листка. Лише представники Marchantiidae мають мезофілоподібні пристосування: багат шарову слань з асиміляційною тканиною, у якій клітини розташовані, як у губчастому мезофілі – з численними повітряними камерами і порами, оточеними ярусами клітин із зрчасто потовщеними радіальними стінками. На відміну від інших відділів мохоподібних, піреноїди антоцеротофітів вирізняються здатністю до біохімічної концентрації  $CO_2$  [HANSON et al., 2002]. Специфічні морфологічні пристосування у бріофітів насамперед спрямовані на забезпечення потенційно проблемних потреб для фотосинтезу: провідності води, її збереження та вільного обміну  $CO_2$ .

Продуктивність мохоподібних, як правило, є низькою, але фотосинтетичний потенціал (темпи фотосинтезу на одиницю біомаси), який визначається на основі концентрації хлорофілу, майже як і в квіткових рослинах [GLIME, 2006].

Хлоропласти мохоподібних є типовими, але їх хлорофілові білки і жирні кислоти забезпечують хлорофілу специфічний захист [ARO, 1982]. Хлоропласти здебільшого містять, а саме у *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. і *Marchantia polymorpha* Hedw., більше хлорофілу, пов'язаного зі світлозбиральним хлорофіл, білковим комплексом, і менше з комплексами реакційного центру [LOVACHEVSKAYA, 2010; КУУАК, ВАУК, 2011]. У сухому стані мохоподібні зазнають менш значного пошкоджуючого впливу, ніж у зволоженому. Обезводнення для них – це особлива здатність перерозподіляти енергію, що забезпечує захист хлорофілу. Встановлено, що 8 європейських видів бріофітів у сухому стані зберігали життєздатність за 85–110 °C, а у вологому – лише за 42–51 °C [GLIME, 2006]. Початкове відновлення після нетривалих періодів висихання відбувається дуже швидко, важливі репараційні процеси зазвичай залежать від синтезу білків і вмісту розчинних цукрів. У альпійських видів у посушливих умовах і за високої інтенсивності УФ-випромінення мохи мають низьку

флуоресценцію хлорофілу, яка після регідратації збільшується, тоді як висока флуоресценція хлорофілу судинних рослин, навпаки, знижується [NEBER et al., 2000].

У молодих верхівках *Polytrichum formosum* (Hedw.) G.L.Sm. висушування спричиняє швидкий розпад крохмальних зерен у пластидах меристематичних клітин без дезорганізації тилакоїдів, тоді як у печіночників відбувається швидка деградація ліноленової кислоти. У старших листків *P. formosum* крохмальні зерна зберігаються без пошкоджень. Після регідратації ультраструктура пластид верхівки пагона моху повністю відновлюється менше ніж за 4 год.

Окрім того, хлорофіли тривалий час можуть зберігати нативність у темряві. Мохоподібні, які були під снігом протягом декількох місяців, як правило, готові розпочати фотосинтез відразу після отримання достатньої кількості світла. Деякі з них реагують на шкідливий вплив високої інтенсивності світла і низьких температур індукцією пігментів гасіння флуоресценції хлорофілу, зокрема сфагнорубіну. За високих температур роль шунта у захисті хлорофілу від перезбудження відіграє і фотодихання.

Мохоподібні часто проявляють фізіологічні ознаки фотосинтезу тіневитривалих рослин, для них типовим є низьке співвідношення хлорофілів *a/b*. Однак світлолюбивим видам мохів характерні: низьке співвідношення хлорофіл/суха маса, високі – хлорофілів *a/b* та каротиноїдів/хлорофілів, порівняно з тіневитривалими [ЛОВАСНЕВСЬКА, 2010; КУІАК, ВАУІК, 2011; ЛОВАСНЕВСЬКА, 2012v]. Більшість мохоподібних в сухих сонячних місцезростаннях проявляють лише помірно високий рівень світлового насичення, але дуже високий рівень нефотохімічного гасіння люмінесценції і фотозахисту [GLIME, 2006].

**4. Потреба вільної води для статевого розмноження.** Незалежно від оселища, всі мохоподібні потребують води для статевого розмноження, а саме пересування сперми і подальшого запліднення. На відміну від стійкого до висушування пилку, чоловічі гамети мохоподібних вважають, як правило, неефективними і непристосованими до наземних умов через їх залежність не лише від суцільної водяної плівки, а й її потужності. Перенесення сперми з антеридіїв відбувається через 4–10 хв. після попадання води на андроцей [GLIME, 2006]. Маса гамет розповсюджується у водно-повітряній суміші як розлив нафти, що пов'язано з наявністю в спермі жирів. Окрім того, сперма може також переноситися дрібними тваринами (мухами, цикадками, кліщами, павуками) [CRONBERG et al., 2006]. У деяких видів сфагнів можливі випадки мультибатьківства: визначено спорофіт, який розвинувся із зиготи, заплідненої 15 чоловічими гаметами [SHAW et al., 2011]. Оскільки плаваючі сперматозоїди можуть поширюватися на незначну відстань (від 8 см до 230 см) лише за наявності краплинної вологи і під хемотаксичною дією цукрів, це призводить до частого інбридинга в однодомних видів і відсутності спорофіту у дводомних. Проте на підставі результатів дослідження мультилокусних генотипів за допомогою поліморфних мікрмаркерів [VAN DER VELDE et al., 2001a,b] визначено, що 98 % спорогонів *Polytrichum formosum* утворилися завдяки розбрикувальним чашоподібним антеридіям чоловічого клону, розташованого на відстані 5 м від жіночого. Результати проведених досліджень свідчать, що успішність запліднення залежить від величини дернин з чоловічими рослинами на 29 %, а на відстані поширення гамет – на 60 %.

**5. Значна залежність від безстатевих розмноження.** У зв'язку зі складністю проходження запліднення більшість мохоподібних у ході еволюції втратили функціональну сексуальність. 60 %, переважно дводомних багаторічних видів мохоподібних, дуже рідко, а то й взагалі не утворюють спорогонів, а розмножуються вегетативно [SHAW, 2000].

У мохоподібних вегетативне розмноження відіграє важливу роль у життєвій стратегії виду та адаптації до екстремальних і нестійких умов природного середовища

[LOBACHEVS'KA, 2004; 2011; LONGTON, 2006; PОНЈАМО et al., 2006; ROWNTREE et al., 2007; КНОРКАВТСІВ, ЛОВАШЕВС'КА, 2011; ЛОВАШЕВС'КА, РАВУК, 2012]. Вважається [AWASTHI et al., 2010], що висока регенераційна здатність, яка була втрачена складніше організованими вищими наземними рослинами як примітивна адаптивна ознака, у мохоподібних, навпаки, еволюціонувала. З розвитком різних пристосувань гаметофіту спеціалізовані типи безстатевих пропагул за структурно-функціональною організацією стали істотно складнішими, способи і місця їх генезису – значно різноманітнішими, надзвичайно поширеними та важливішими для відтворення у несприятливих кліматичних умовах [DURING, 2001; CLEAVITT, 2002; CHEN et al., 2008].

У бріофітів безстатеве розмноження трапляється у різноманітних формах, які розділяють на такі основні типи: вегетативні органи, фрагментація, інновації та спеціалізовані безстатеві репродуктивні органи.

Серед спеціалізованих репродуктивних органів розрізняють виводкові пропагули (ламкі стебла, гілки, флагели, виводкові бруньки та ризоїдні бульбочки), які мають апікальну клітину і тому можуть проростати в пагін без утворення протонеми, та геми (опадаючі редуковані виводкові листки *Aulacomnium* Schwaegr., хлоронемні у *Schistostega pennata* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr й ендогенні геми з ініціальних клітин печіночників), які через відсутність апікальної клітини завжди починають ріст з утворення протонеми [DUCKETT, LIGRONE, 1992]. Формування спеціалізованих репродуктивних органів, таких як виводкові бруньки, ризоїдні бульбочки, потребує набагато менших енергетичних затрат [BISANG, EHRLÉN, 2002], ніж утворення спор, висівання яких у мохів переважно обмежене в часі, зокрема у видів *Bryum* Hedw. лише кількома тижнями, тоді як утворення та розповсюдження виводкових пропагул триває набагато довше, майже цілий рік. У дводомних видів мохів вегетативне розмноження не лише компенсує обмежену здатність до статевого розмноження в умовах часо-просторового розмежування статей, а й окрім поновлення фрагментами гаметофіту, може бути джерелом значної генетичної мінливості [MISHLER, 1988; NEWTON, MISHLER, 1994].

Розсіювання на далекі відстані переважно відбувається спорами, тоді як безстатеві пропагули є важливими для локального поширення і підтримки популяції, зокрема за відсутності статевого розмноження. У репродуктивній стратегії мохів виводкові бруньки, ризоїдні бульбочки і геми відіграють різну роль: ризоїдні бульбочки містять більше запасних речовин, ніж одноклітинні спори, є стійкішими до зміни температур і вологи, поширюються на далекі відстані переважно водою. Із виводкових бруньок швидше, ніж на столонах зі спор, формуються гаметофори, що скорочує тривалість індивідуального розвитку і є ефективним способом розмноження, зокрема видів-колоністів, що сприяє активнішому заселенню порушених субстратів. Геми – це нитчасті відгалуження протонеми, з чітко диференційованим механізмом відокремлення, які в природних умовах менше живучі й толерантніші, ніж виводкові пропагули, однак підвищують потенціал виду на початку його виживання і локального поширення [LOBACHEVS'KA, 2011, 2012a,b; КНОРКАВТСІВ, ЛОВАШЕВС'КА, 2011; ЛОВАШЕВС'КА, РАВУК, 2012].

У мохоподібних, у яких дводомність вважається первинною, потік генів забезпечується нестатевими спорами, чоловічими гаметами і безстатевими виводковими пропагулами. Чоловічі рослини дводомних видів мохів здебільшого проявляють стратегію “еволюційних розвідників”: підвищену здатність до клонального росту, розсіювання пропагул і захоплення нових територій, тому часто формують одностатеві дернини, які можуть існувати тривалий час. Відповідно, однодомним (факультативно самофертильним) видам властиві нижчі рівні генетичної мінливості, ніж дводомним (облігатно аутбридінговим), оскільки високий рівень самофертильності

однодомних видів генетично є еквівалентним нестатевому розмноженню [WYATT et al., 1989; CRONBERG, 1997].

Таким чином, диморфізм статей, різна швидкість їхнього дозрівання, продуктивність і здатність до безстатевого розмноження – основні чинники, що зумовлюють відхилення у співвідношенні статей, сприяють перехресному заплідненню і високому рівню генетичної мінливості дводомних видів мохоподібних.

**6. Відносно повільні темпи еволюції морфологічних ознак.** Уперше скам'янілості мохоподібних були знайдені у відкладах девонського періоду. Найбільше викопних бріофітів виявлено з пермського періоду палеозою, і особливо кайнозойської ери [PARTYKA, 1976; BARDUNOV, 1984]. Аналіз знайдених решток свідчить, що різноманітність видового складу мохоподібних формувалася впродовж цих геологічних ер, після чого їх еволюція дещо сповільнилася, оскільки більшість викопних мохів фенотипно є дуже подібними до сучасних.

Фактично, починаючи з пермського періоду, видоутворення у мохів, мабуть, відбувалося набагато повільніше, ніж у судинних рослин [ENNOS, 1990]. Однак повільні темпи еволюції у мохів не є результатом низького рівня генетичної мінливості. Проведені генетичні дослідження, результати алозимного аналізу та геномної ДНК свідчать про високий рівень генетичної внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості, такий, як і в популяціях судинних рослин, і те, що генетичні дистанції між близькими видами мохів є більшими, ніж у судинних рослин [LOBACHEVS'KA, DEMKIV, 1990; VAN DER VELDE et al., 2001a,b].

Установлено, що ні домінування гаплофази, ні здатність до клонального розмноження не знижують рівень генетичної мінливості мохоподібних. Біогеографічно бріофіти демонструють ті ж історичні моделі диз'юнкції, що і судинні рослини, але на нижчому таксономічному рівні: масштаб ареалу виду мохоподібних відповідає ареалу роду або родині квіткових рослин. Мохоподібні характеризуються надзвичайно широкими видовими ареалами як неперервними, так і диз'юнктивними. На відміну від квіткових рослин, флора яких представлена на усіх континентах різними, але близькими видами, бріофлору репрезентують переважно одні й ті самі види [BARDUNOV, 1984]. Можливо, що причина такого одноманіття зумовлена гаплоїдним станом гаметофіту – основної фази розвитку мохоподібних, домінування якої сповільнило їх еволюцію через відсутність гетерозигот, оскільки активність генів і будь-які мутації піддавалися безпосередньо природному добору й відразу елімінувалися слабше адаптовані до конкретних умов середовища форми [LONGTON, 1976; ENNOS, 1990].

Серед важливих факторів, які впливають на швидкість еволюції мохоподібних, відзначають:

- багато особливостей, пов'язаних з репродуктивною системою, таких як вегетативне розмноження [MISHLER, 1988; DURING, 1990],
- високий рівень самофертильності однодомних видів [DURING, 1990; ENNOS, 1990],
- рідкість статевого розмноження в багатьох дводомних видів, зумовлена просторовим розподілом статей [LONGTON, SCHUSTER, 1983; MISHLER, 1988; LONGTON, 1997],
- та низька ймовірність проростання у природних умовах спор [MILES, LONGTON, 1990].

Важливо відзначити, що вагомий вплив на адаптаційний потенціал мохів, окрім гаплоїдності гаметофіту, має тривалість розвитку спорофіту, наявність прихованих генних мутацій та інших геномних змін в диплофазі [SÖDERSTRÖM, DURING, 2005].

На відміну від часто цитованого в літературі твердження про те, що бріофіти – це “незмінні сфінкси минулого” [CRUM, 1972], можна стверджувати, що залежно від

екологічних умов середовища мохоподібні змінюються не стільки морфологічно, як фізіологічно та генетично: виявлено відмінності в активності ферментативної системи антиоксидантного захисту, геномної ДНК та встановлено екотипну диференціацію популяцій деяких видів до важких металів [ENNOS, 1990; SHAW, 2000; RESNEVS'KA, 2001; ВАУК, 2004; RИPETS'KYI et al., 2008; OKSENIUK, LOBACHEVS'KA, 2009]. Проте результати досліджень свідчать, що критичні види, зокрема у бріофітів, є, і деякі з них явно дуже давні [SHAW, 2000; SHAW et al., 2011].

**7. Значна фенотипна пластичність.** Адаптивний потенціал мохоподібних формувався на основі їхньої фенотипної мінливості і є надзвичайно високим для будь-якого екологічного фактора – вологості, температури, освітлення чи інших, аж до їх екстремальної напруженості. Тому у ході тривалої адаптації мохоподібні колонізували всі можливі для життя рослин екотопи. Результати експериментальних досліджень свідчать, що бріофітам властива, як правило, фізіологічна і біохімічна мінливість та низький ступінь екотипної диференціації [SHAW, 2000].

Оскільки ріст і диференціація гаметофіту бріофітів відбувається лише з однієї верхівкової апікальної клітини, завдяки соматичним мутаціям реалізується генетична мінливість навіть серед клонів. Так, гаметофіт і спорофіт, чоловічі і жіночі рослини різних видів мохів відрізняються за толерантністю до висушування. Відомо, що водний баланс є одним з важливих параметрів бріофітів. Стійкість до водного стресу, зокрема активність регідратації залежить від температури, тривалості та інтенсивності висушування. Загалом відновлення дихання, синтезу білків і фотосинтезу у бріофітів настає після кількох хвилин і до 1–2 год, відновлення клітинного циклу, транспорту поживних речовин і цитоскелету протягом 24 год.

Толерантність бріофітів до висушування – це результат поєднання конститутивного захисту від водного стресу та індукованих регідратацією відновлювальних процесів. Проте їхні клітини не є імунізовані до стресу, що робить їх унікальними модельними об'єктами для дослідження стрес-індукованих процесів. Механізми толерантності мохоподібних пов'язані з внутрішньоклітинним нагромадженням надзвичайно гідрофільних “пізніх ембріогенезних протейнів”, цукрів і/або білків, які захищають макромолекули за відсутності води. Окрім того, антиоксиданти і фотопротектори мінімізують утворення активних форм кисню та здійснюють їх детоксикацію [OLIVER et al., 2000b; PROCTOR, 2009].

Установлено, що мохи значно відрізняються за ступенем впливу екологічних чинників на їх морфологію. Космополітний мох *Bryum argenteum* демонструє дуже подібний рівень толерантності і в тропіках, і в Антарктиці. Однак у деяких видів встановлено істотні молекулярні відмінності між географічно віддаленими популяціями у мохів порівняно з судинними рослинами. Бріологи здебільшого залишаються на консервативних позиціях щодо визначення нових видів за відсутності явних морфологічних відмінностей. Однак особливу увагу потрібно приділяти внутрішньовидовим фізіологічним відмінностям і біохімічним особливостям, оскільки біологія розвитку мохоподібних, зокрема в умовах екологічного пресингу, значно відрізняється від трахеофітів, тому вони потребують незалежної концепції виду [SHAW, 2000].

**8. Слабший вплив біотичних компонентів на добір бріофітів, аніж абіотичних.** Еволюція мохоподібних відбувалася в напрямку розширення їх екологічної сфери внаслідок реалізації провідної життєвої стратегії – уникнення конкуренції, пристосування до епіфітного та епілітного способу життя, поширення на піонерних місцевиростаннях та підвищення рівня толерантності до несприятливих чинників природного середовища: перегріву субстрату, нестачі та надлишку вологи, дефіциту мінеральних речовин. Згідно з системою життєвих стратегій Г. Дюрінга [DURING, 1992] тип стратегії бріофітів залежить від реакції видів на зміну абіотичних

факторів, що проявляється в тривалості існування гаметофіту, розмірі спор та ступені репродуктивного зусилля.

Результати відновлення бріофітів після експериментального видалення рослинності свідчать, що міжвидова конкуренція здебільшого проявляється на ювенільній стадії гаметофіту і позитивно впливає на структурування бріофітних угруповань [RAVYK et al., 2010; GLIME, 2006].

**9. Малі розміри і заселення мікрооселищ.** Малі розміри мохоподібних, відсутність коренів і пойкилогідричність передбачає безпосередній контакт з мікросередовищем.

Бріофіти займають різні екологічні ніші залежно від водного режиму їх життєвих форм та фізіологічної толерантності до гідрологічних екстремальних чинників: висушування, затоплення, замерзання. Адитивна і неадитивна взаємодія сусідніх видів в угрупованнях може впливати на їхню здатність заселяти мікрооселища, непридатні для інших рослин [MICHIEL et al., 2012]. У бріофітних угрупованнях співіснують різні види, які можуть займати одну нішу, якщо вони подібні за своїми характеристиками: швидкістю росту і заселення ділянок, що звільнилися, тобто завдяки своїй подібності, а не розбіжностям.

**10. Організація “соціальний організм”.** Більшість мохів і деякі печіночники по суті є соціальними організмами [MISHLER, 2001; GLIME, 2006]. Завдяки безпосередньому контакту кожної вегетативної клітини з природним середовищем проявляється міжрослинний хімічний і фітогормональний зв'язок.

Екологічні процеси в змішаних видових комплексах бріофітів не завжди проявляють адитивну функцію їх монокультур. Так, на територіях зі значним моховим покривом, які вирізняються підвищеною здатністю утримувати воду, неадитивна взаємодія у дернинах змішаних видів бріофітів може відігравати ключову роль в економії води в екосистемі. У бріофітів економія води фундаментально відрізняється від судинних рослин, які сформували механізми регуляції поглинання, транспортування і внутрішнього утримання води і тому, як правило, конкурують за воду, а не розподіляють її, щоб забезпечити високий водний баланс в угрупованні. За проективного покриття 25–50 % і утворенні 485 кг/га біомаси мохоподібні абсорбують у 8–14 разів більше води порівняно із сухою масою, тобто додатково утримують до 0,60 мм води [MICHIEL et al., 2012]. Зміни в бріофітних комплексах можуть впливати на екогідрологічні процеси в різних екосистемах, які не можна передбачити на основі економії водних запасів окремими компонентами, певними видами мохів. Щоб змінити площу поверхні теплообміну і знизити втрати води, бріофітні угруповання ставали подібними за розмірами і структурою, таким чином покращували контроль за властивостями поверхневого шару і випаровування. Особливість пластичності різних видів бріофітів зводиться до фізичної стратегії спільного збереження водних запасів. Результати дослідження толерантності до висушування різноманітних бріофітних угруповань свідчать про переваги життєвих форм зі щільною структурою невисоких пагонів [RAVYK et al., 2010; КУІАК, ВАУІК, 2011; ЛОВАСНЕВСЬКА, 2012b].

**11. Висока частота гомологічної рекомбінації.** Мохи – єдині відомі рослини з високою частотою гомологічної рекомбінації і стійкою інтеграцією трансформованих у геном генів. Завдяки значно ширшим можливостям експресії геному, порівняно з нижчими рослинами, й унікальному механізму активації транскрипційних процесів бріофіти є ідеальною моделлю для клітинної біології, молекулярно-генетичних досліджень і створення ефективних систем для вивчення функцій генів, зокрема відповідальних за толерантність до висушування, та з'ясування стратегій еволюції рослин [RESKI, 2003].

Затримка клітин мохів, а саме *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp. на стадії G<sub>2</sub> клітинного циклу, які містять 2C набір ДНК [CUMING, 2009], може

розглядатися як важлива стратегія виживання клітин гаплоїдного організму, оскільки дві копії геному забезпечують шаблон для кожної з них під час репарації геному після генотоксичного, мутаційного стресу рослин.

На сьогодні *P. patens* – лише один вид рослин, який продукує фактор коагуляції крові людини IX для фармацевтичного використання [RESKI, 1998]. Мох *Syntrichia ruralis* Hedw. став об'єктом дослідження толерантності до висушування та спроби трансформації його генів у геном сільськогосподарських рослин [OLIVER et al., 2000]. Окрім того, останнім часом мохоподібні, насамперед арктичні види, використовуються в культурі тканин для збереження рідкісних видів та їхні виводкові органи для формування біотичного шару, що стабілізує поверхні дюн і пустель [DUCKETT, LIGRONE, 1992; CHEN et al., 2008].

### Висновки

Мохоподібні – це самостійна гаметофітна лінія розвитку вищих рослин, представники якої в ході еволюції зберегли толерантність до висушування не лише нестатевих спор, а й вегетативних органів. Специфіка організації гаплоїдного гаметофіту та пойкилогідричність бріофітів визначають відмінні від судинних рослин біологічні, морфологічні, фізіологічні та генетичні особливості мохоподібних. Під впливом абіотичних чинників природного середовища мохоподібні змінюються не стільки морфологічно, як фізіологічно та біохімічно. Фундаментальною екофізіологічною відмінністю бріофітів є присутність значної кількості зовнішньої капілярної води, завдяки чому клітини швидко змінюють водний баланс, фотосинтетичний потенціал та здатність до розмноження.

Як нащадки перших ембріофітів мохоподібні є ідеальною моделлю для дослідження екофізіологічних та генетичних проявів механізмів толерантності до висушування і впливу стресових умов природного середовища, а також їх значення в еволюції наземних рослин.

### References

- ARO E.-M. (1982). A comparison of the chlorophyll-protein composition and chloroplast ultrastructure in two bryophytes and two higher plants. *Zeits. Pflanzenphysiol.*, **108**: 97-105.
- AWASTHI V., NATH V., ASTHANA A.K. (2010). Effect of Some Physical Factors on Reproductive Behaviour of Selected Bryophytes. *International J. of Plant Reproductive Biology*, **2** (2): 141-145.
- BARДУНОВ L.V. (1984). Drevneyshye na sushe. Novosibirsk: Nauka. 158 p. [БАРДУНОВ Л.В. (1984). Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука. 158 с.]
- БАЙК О.Л. (2004). *Visnyk Lviv. un-tu. Ser. biol.*, **36**: 122-131. [БАЙК О.Л. (2004). Внутрішньовидова структура мохів. *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **36**: 122-131]
- BEWLEJ J.D. (1979). Psysiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **30**: 195-237.
- BISANG I., EHRLÉN J. (2002). Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum*. *Bryologist*, **105**: 384-397.
- БОЙКО M.F. (1986). Mnogourovnevost regulyatsii vodnoho rezhyma u stepnoo mkha *Tortula ruralis*. *Briolichenologicheskie issledovaniya v SSSR*, 19-23. [Бойко М.Ф. (1986). Многоуровневость регуляции водного режима у степного мха *Tortula ruralis*. *Брио-лихенологические исследования в СССР*, 19-23]
- БОЙКО M.F. (2008). Cheklist mokhopodibnykh Ukrainy. Kherson: Aylant. 232 p. [Бойко М.Ф. (2008). Чекліст мохоподібних України. Херсон: Айлант. 232 с.]
- БОЙКО M.F. (2013). Botanica. Systematyka nesudynnykh roslyn. 276 p. [Бойко М.Ф. (2013). Ботаніка. Систематика несудинних рослин. Навч. Посібник. Київ. Вид-во «Ліра-К». 276 с.]
- CHEN Y., GUO S., CAO T. (2008). Asexual reproduction of moss and its applications. *Chinese 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.
- CRONBERG N., MOLAU U., SONESSON M. (1997). Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity*, **78**: 293-301.
- CRONBERG N., NATCHEVA R., HEDLUND K. (2006). Microarthropods mediate sperm transfer in mosses. *Science*, **313**: 1225.

- CRUM H.A. (1972). The geographic origins of the mosses of North America's deciduous forest. *J. Hattori Bot. Lab.*, **35**: 269-298.
- CUMING A.C. (2009). Mosses as Model Organisms for Developmental, Cellular and Molecular Biology. *Bryophyte Biology*. Eds. Goffinet B., Shaw A.J., 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge: 199-236.
- DUCKETT J.G., LIGRONE R. (1992). A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses. *J. Bryol.*, **17**: 335-354.
- DURING H.J. (1990). Clonal growth patterns among bryophytes. *Clonal growth in plants: regulation and function*. Eds. Van Groenendael J., De Kroon H. The Hague, Netherlands: SPB Academic Publishing: 153-176 p.
- DURING H.J. (1992). Ecological classifications of bryophytes and lichens. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Eds. Bates J.W., Farmer A.M., Clarendon Press, Oxford: 1-31 p.
- DURING H.J. (2001). Diaspore banks. *Bryologist*, **104**: 92-97.
- EDWARDS D., WELLMAN C.H., AXE L. (1998). The fossil record of early land plants and interrelationships between primitive embryophytes: too little and too late? *Bryology for the twenty-first century*. Eds. Bates J.W., Ashton N.W., Duckett. J.G. Leeds, UK: Maney Publishing and British Bryological Society: 15-43.
- ENNOS R.A. (1990). Population genetics of bryophytes. *Trends Ecol. Evol.*, **5**: 38-39.
- GENKEL P.A. (1982). Физиология жаро- и засухоустойчивых растений. М.: Наука. 279 p. [ГЕНКЕЛЬ П.А. (1982). Физиология жаро- и засухоустойчивых растений. М.: Наука. 279 с.]
- GLIME J. M. (2006). *Bryophyte Ecology*. E-book sponsored by Michigan Technological University (MTU), Botanical Society of America (BSA), International Association of Bryologists (IAB). <<http://www.bryocol.mtu.edu/>>
- HANSON D., ANDREWS T.J., BADGER M.R. (2002). Variability of the pyrenoid-based CO<sub>2</sub> concentrating mechanism in hornworts (Anthocerotophyta). *Funct. Plant Biol.*, **29**: 407-416.
- HEBER U., BILGER W., BLIGNY R., LANGE O.L. (2000). Phototolerance of lichens, mosses and higher plants in an alpine environment analysis of photoreactions. *Planta*, **211**: 770-780.
- KHORKAVTSIV YA.D., LOBACHEVSKA O.V. (2011). *Nauk. zap. Ternopil. nats. ped. un-tu im. Volodymyra Ghnatiuka. Ser. biol.*, **47** (2): 150-154. [ХОРКАВЦІВ Я.Д., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2011). Особливості генеративного розмноження домінантного виду моху *Barbula unguiculata* Hedw. на відвалах сірчаного видобутку. *Наук. зап. Тернопіль. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. біол.*, **47** (2): 150-154]
- LIGRONE R., DUCKETT J.G., RENZAGLIA K.S. (2000). Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philosoph. Trans. Roy. Soc. London B*, **355** (1398): 795-813.
- LOBACHEVSKA O.V. (2004). *Visnyk Lviv. un-tu. Ser. biol.*, **36**: 215-219. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2004). Репродуктивна фенологія моху *Orthotrichum obtusifolium* Brid. *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **36**: 215-219]
- LOBACHEVSKA O.V. (2011). *Nauk. zap. Ternopil. nats. ped. un-tu im. Volodymyra Ghnatiuka. Ser. biol.*, **47** (2): 109-113. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2011). Екологічні особливості та репродуктивна стратегія мохоподібних на антропогенно трансформованих територіях. *Наук. зап. Тернопіль. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. біол.*, **47** (2): 109-113]
- LOBACHEVSKA O.V. (2012a). *Ukr. botan. zhurn.*, **69** (3): 407-415. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2012a). Репродуктивна стратегія мохоподібних на девастованих територіях видобутку сірки (Львівська область). *Укр. ботан. журн.*, **69** (3): 407-415]
- LOBACHEVSKA O.V. (2012b). *Chornomors'k. botan. zh.*, **8** (1): 67-77. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2012b). Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району. *Чорноморськ. бот. ж.*, **8** (1): 67-77]
- LOBACHEVSKA O.V. (2012v). Sezonnı zminy pigmentnoho kompleksu *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. v umovakh tekhnogenno transformovanykh terytorii. IV vidkryti zızd fitobiolohiv Prychornomoria, prysvyachenyi yuvileiu profesora Mykhaila Fedosiiovycha Boika. Zb. tez dop. Kherson: Aylant. 16 p. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2012v). Сезонні зміни пігментного комплексу *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенно трансформованих територій. IV відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я, присвячений ювілею професора Михайла Федосійовича Бойка. Зб. тез доп. Херсон: Айлант. 16 p.]
- LOBACHEVSKA O.V. (2012h). Vplyv mokhopodibnykh na kyslotnist ta vmist volohy u verkhniomu shari tekhnoghennogho gruntu. Rekultyvatsia skladnykh tekhnookosystem u novomu tysiacholitti: noosfernyi aspekt. Mizhnar. nauk.-prakt. konf. Dnipropetrovsk. 235-237. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2012h). Вплив мохоподібних на кислотність та вміст вологи у верхньому шарі техногенного ґрунту. Рекультивация складних технооекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект. Міжнар. наук.-практ. конф. Дніпропетровськ. 235-237]
- LOBACHEVSKA O.V., DEMKIV O.T. (1990). *Ukr. botan. zhurn.*, **47** (2): 17-24. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ДЕМКІВ О.Т. (1990). Мінливість вмісту ДНК в ядрах листяних мохів. *Укр. ботан. журн.*, **47** (2): 17-24]
- LOBACHEVSKA O.V., RABYK I.V. (2012). *Visnyk Lviv. un-tu. Ser. biol.*, **60**: 145-155. [ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., РАБИК І.В. (2012). Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного

- видобутку. *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **60**: 145-155]
- LOBACHEVSKAIA O.V. (2010). Adaptivnye reaktsii mkhov v usloviakh tekhnogennogo zaghriaznenia. Briolohia: traditsii i sovremennost. Sbornik statei po materialam mezhd. briologhicheskoi konf. posviashchonnoi 110-letiu so dnia rozhdenia Z.N. Smirnovoi i K.I. Ladyzhenskoi. Sankt-Peterburgh. 96-100. [ЛОБАЧЕВСКАЯ О.В. (2010). Адаптивные реакции мхов в условиях техногенного загрязнения. Бриология: традиции и современность. Сборник статей по материалам междунар. бриологической конференции, посвященной 110-летию со дня рождения З.Н. Смироновой и К.И. Ладыженской. Санкт-Петербург. 96-100]
- LONGTON R.E. (1976). Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.*, **41**: 205-223.
- LONGTON R.E. (1997). Reproductive biology and life-history strategies. *Adv. Bryol.*, **6**: 65-102.
- LONGTON R.E. (2006). Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction. *Lindbergia*, **31**: 16-23.
- LONGTON R.E., SCHUSTER R.M. (1983). Reproductive biology. New Manual of Bryology. Ed. R.M. Schuster. **1**. Hattori Bot. Lab., Nichinan, Japan: 386-462.
- MELNYCHUK V.M. (1957). *Ukr. botan. zhurn.*, **14**: 52-63. [Мельничук В.М. (1957). Матеріали до вивчення водного режиму листяних мохів. *Укр. ботан. журн.*, **14**: 52-63]
- MICHEL P., LEE W.G., DURING H.J., CORNELISSEN J.H.C. (2012). Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *J. of Ecol.*, **100**: 222-231.
- MILE C.J., LONGTON R.E. (1990). The role of spores in reproduction in mosses. *Bot. J. Linn. Soc.*, **104**: 149-173.
- MISHLER B.D. (1988). Reproductive ecology of bryophytes. *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies* / Eds. J. Lovett Doust, L. Lovett Doust. Oxford Univer. Press, New York: 285-306.
- MISHLER B.D. (2001). Bryophytes aren't just small tracheophytes. *Am. J. Bot.*, **88** (11): 2129-2131.
- MISHLER B.D. (2003). The biology of bryophytes, with special reference to water. *Fremontia*, **3** (3): 34-38.
- NEWTON A.E., COX C.J., DUCKETT J.G. et al. (2000). Evolution of the major moss lineages: phylogenetic analyses based on multiple gene sequences and morphology. *Bryologist*, **103** (2): 187-211.
- NEWTON A.E., MISHLER B.D. (1994). The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *J. Hattori Bot. Lab.*, **76**: 127-145.
- OKSENYUK U.A., LOBACHEVS'KA O.V. (2009). *Visnyk Lviv. un-tu. Ser. biol.*, **50**: 26-34. [ОКСЕНИУК У.А., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2009). Цитохімічний аналіз вмісту нікелю в клітинах гаметофіту моху *Funaria hygrometrica* Hedw. *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **50**: 26-34]
- OLIVER M. J., TUBA Z., MISHLER B.D. (2000a). The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. *Plant Ecol.*, **151**: 85-100.
- OLIVER M.J., VELTEN J., MISHLER B.D. (2005). Desiccation-tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats. *Interg. Comp. Biol.*, **45**: 788-799.
- OLIVER M.J., VELTEN J., WOOD A.J. (2000b). Bryophytes as experimental models for the study of environmental stress tolerance: *Tortula ruralis* and desiccation-tolerance in mosses. *Plant Ecol.*, **151**: 73-84.
- PARTYKA L.YA. (1976). *Ukr. botan. zhurn.*, **33** (4): 414-435. [ПАРТИКА Л.Я. (1976). Вивчення викопних мохоподібних у Радянському Союзі. *Укр. ботан. журн.*, **33** (4): 414-435]
- POHJAMO M., LAAKA-LINDBERG S., OVASKAINEN O. ET AL. (2006). Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol. Ecol.*, **20**: 415-430.
- POTEMKIN A.D. (2007). *Botan. zhurn.*, **92** (11): 1625-1651. [ПОТЄМКИН А.Д. (2007). Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta – особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений. *Ботан. журн.*, **92** (11): 1625-1651]
- PROCTOR M.C.F. (1984). Structure and ecological adaptation. *The Experimental Biology of Bryophytes*. Eds. Dyer A. F., Duckett, J. G. Academic Press, London: 9-37.
- PROCTOR M.C.F. (2000). Mosses and alternative adaptation to life on land. *New Phytol.*, **148**: 1-6.
- PROCTOR M.C.F. (2000). The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecol.*, **151**: 41-49.
- PROCTOR M.C.F. (2009). Physiological ecology. *Bryophyte Biology*. Eds. Goffinet B., Shaw A.J., 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge: 237-268.
- PROCTOR M.C.T. (1981). Diffusion resistances in bryophytes. 21-st. Symp. Brit. Ecol. Soc. Edinburg, 1979. Oxford e.a. 219-229.
- RABYK I., DANYLKYV I., SHCHERBACHENKO O. (2010). *Visnyk Lviv. un-tu. Ser. biol.*, **53**: 58-66. [РАБИК І., ДАНИЛКІВ І., ЩЕРБАЧЕНКО О. (2010). Структура і динаміка бріофітних угруповань на девастованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства "Сірка"). *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.*, **53**: 58-66]
- RECHEVS'KA N.YA. (2001). Adaptatsia mokhiv do toksychnoi dii vazhkukh metaliv. Fiziolohia roslyn v Ukrainy na mezhi tysyacholit. Kyiv. **1**: 94-98. [РЕЧЕВСЬКА Н.Я. (2001). Адаптація мохів до токсичної дії важких металів. Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. Київ: **1**: 94-98]
- RENZAGLIA K.S., SCHUETTE S., DUFF R.J. et al. (2007). Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *Bryologist*, **110** (2): 179-213.

- RENZAGLIA, K.S., VILLARREAL J.C.A., DUFF R.J. (2009). New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts. *Bryophyte Biology*. Eds. Goffinet B., A.J. Shaw. Second ed. Cambridge: Cambridge University Press: 139-172 p.
- RESKI R. (1998). *Physcomitrella* and *Arabidopsis* – the David and Goliath of reverse genetics. *Trends Plant Sci.*, **3**: 209-210.
- RESKI R. (2003). *Physcomitrella patens* as a Novel Tool for Plant Functional Genomics / Plant Biotechnology 2002 and Beyond: Proceedings of the 10<sup>th</sup> IAPTC&B Congress (June 23–28, 2002) Ed. Vasil I.K. Orlando, Florida, Usa: Kluwer Academic Publishers: 205-208.
- RIPETS'KYI R.T., KHORKAVTSIV YA. D., LOBACHEVS'KA O.V., KIT N.A. (2008). *Dopovidi Nacionalnoi akademii nauk Ukrainy*, **2**: 161-166. [РІПЕЦЬКИЙ Р.Т., ХОРКАВЦІВ Я.Д., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., КІТ Н.А. (2008). Адаптація клону моху *Pottia intermedia* (Turn.) Fürnr. до ртуті / *Доповіді Національної академії наук України*, **2**: 161-166]
- ROWNTREE J.K., DUCKETT J.G., MORTIMER C.L. (2007). Formation of Specialized Propagules Resistant to Desiccation and Cryopreservation in the Threatened Moss *Ditrichum plumbicola* (Ditrichales, Bryopsida). *Annals of Botany*, **100**: 483-496.
- SAVICH-LYUBITSKAYA L.I. (1954). *Flora sporovuykh rasteniy SSSR*, **3**: 15-134. [САВИЧ-ЛЮБИЦКАЯ Л.И. (1954). Андреевые и бриевые мхи. *Флора споровых растений СССР*, **3**: 15-134]
- SHAW A.J. (2000). Population ecology, population genetics and microevolution. *Bryophyte Biology*. Eds. Shaw A.J., Goffinet B. Cambridge University Press, Cambridge: 369-402.
- SHAW A.J., SZÖVÉNYI P., SHAW B. (2011). Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants. *Am. J. Bot.*, **98** (3): 352-369.
- SHAW J., RENZAGLIA K. (2004). Phylogeny and diversification of bryophytes. *Amer. J. Bot.*, **91**: 1557-1581.
- SÖDERSTRÖM L., DURING H.J. (2005). Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. *J. Bryol.*, **27**: 259-266.
- SOKHAN'SHAK R.R., LOBACHEVS'KA O.V. (2012). *Biologhichni Studii / Studia Biologica*, **6** (1): 101-108. [СОХАНЬЧАК Р.Р., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. (2012). Особливості впливу моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на відновлення техногенних субстратів шахтних відвалів. *Біологічні Студії / Studia Biologica*, **6** (1): 101-108]
- TRACHTENBERG S., ZAMSKI E. (1979). The apoplastic conduction of water in *Polytrichum juniperinum* Willd. gametophytes. *New Phytol.*, **83**: 49-52.
- VAN DER VELDE M., DURING H.J., VAN DE ZANDE L., BIJLSMA R. (2001a). The reproductive biology of *Polytrichum formosum*: clonal structure and paternity revealed by microsatellites. *Mol. Ecol.*, **10** (10): 2423-2434.
- VAN DER VELDE M., VAN DE ZANDE L., BIJLSMA R. (2001b). Genetic structure of *Polytrichum formosum* in relation to the breeding system as revealed by microsatellites. *J. Evol. Biol.*, **14** (2): 288-295.
- WYATT R., ODRZYKOSKI I.J., STONEBURNER A. (1989). High levels of genetic variability in the haploid moss *Plagiomnium ciliare*. *Evolution*, **43**: 1085-1096.
- КІЯК Н.Я., БАЙК О.Л. (2011). *Biologhichni Studii / Studia Biologica*, **5** (2): 131-140. [Кияк Н.Я., Байк О.Л. (2011). Участь бріофітів у відновленні девастованих територій сірчаного видобутку. *Біологічні Студії / Studia Biologica*, **5** (2): 131-140]

Рекомендує до друку  
М.Ф. Бойко

Отримано 20.11.2013

Адреса автора:

О.В. Лобачевська  
Інститут екології Карпат НАН України  
Відділ екоморфогенезу рослин  
вул. Стефаника, 11  
Львів, 79000  
Україна  
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

Author's address:

O.V. Lobachevska  
Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine  
Department of Plant Ecomorphogenesis  
11, Stefanyka st.  
Lviv, 79000  
Ukraine  
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua