

## Вивчення фізіолого-біохімічної мінливості моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. під дією важких металів

ОКСАНА ЛЬВІВНА БАЇК

БАЇК О. Л., 2012: Вивчення фізіолого-біохімічної мінливості моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. під дією важких металів. *Чорноморськ. бот. ж.*, Т. 8, №2: 134-141.

Проаналізовано фізіолого-біохімічні зміни моху *Amblystegium serpens* під впливом різних концентрацій свинцю та ртуті. Сублетальні концентрації цих металів спричинювали здебільшого кількісні зміни спектрів кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази. Встановлено, що зразки моху з різних за забрудненістю місцезростань відрізнялися за вмістом поглинутого свинцю у гаметофорах. Пояснюється це тим, що на забруднених територіях могли вижити рослини, стійкіші до впливу важких металів, які були відібрані із загальної маси популяцій природним добром. Показано протекторну дію температури щодо токсичного впливу важких металів на досліджуваний мох. Можна припустити, що важливу роль у нормалізації зміненого під дією свинцю та ртуті ізозимного електрофоретичного спектра естерази відігравали білки теплового шоку.

*Ключові слова:* мох, важкі метали, кислі розчинні білки, множинні молекулярні форми естерази

BAIK O.L., 2012: Study of physiological and biochemical variability of the moss *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. under the impact of heavy metals. *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 8, №2: 134-141.

Physiological and biochemical changes in *Amblystegium serpens* under different concentrations of lead and mercury are analyzed. Sublethal concentrations of these metals mainly cause quantitative changes in spectra of acid soluble proteins and of esterase multiple molecular forms. It is established that moss samples from places of different levels of pollution differed in amount of lead absorbed in gametophores. This fact can be explained by that plants more resistant to heavy metals may survive and be selected in polluted territories temperature is found to protect moss studied from the toxic impact of heavy metals. This suggests that proteins of thermal shock may play important role in normalization of esterase isozyme spectrum changed by lead and mercury impact.

*Key words:* moss, heavy metals, acid proteins, multiple molecular forms of esterase

БАЙК О.Л., 2012: Изучение физиолого-биохимической изменчивости мха *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. под действием тяжелых металлов. *Чорноморск. бот. ж.*, Т. 8, № 2: 134-141.

Проанализированы физиолого-биохимические изменения мха *Amblystegium serpens* под влиянием разных концентраций свинца и ртути. Сублетальные концентрации этих металлов вызывали преимущественно количественные изменения спектров кислых растворимых белков и множественных молекулярных форм эстеразы. Установлено, что образцы мха из различных по загрязнению мест произрастания отличались по содержанию адсорбированного свинца в гаметофорах. Объясняется это тем, что на загрязненных территориях могли выжить растения, более толерантные к влиянию тяжелых металлов, которые были отобраны из общей массы популяций природным отбором. Показано протекторное действие температуры относительно токсического влияния тяжелых металлов на исследуемый мох. Можно предположить, что важную роль в нормализации измененного под действием свинца и ртути изозимного электрофоретического спектра эстеразы играли белки теплового шока.

Ключевые слова: мхи, тяжелые металлы, кислые растворимые белки, множественные молекулярные формы эстеразы

Вплив урботехногенного забруднення спричинює у рослин перебудову комплексу морфологічних та фізіолого-біохімічних механізмів, спрямованих на збереження рослинного гомеостазу в трансформованих умовах існування. Нині у навколишньому середовищі спостерігається значне зростання рівня важких металів, серед яких ртуть і свинець визнано одними з найсильніших забруднювачів біосфери [КОСИК, 2001; СКОПЕЦЬКА та ін., 2004]. Згідно з сучасними уявленнями захист рослин від токсичної дії важких металів здійснюється регуляцією поглинання й акумуляції як на рівні цілого організму, органів, тканин, так і детоксикацією металу на внутрішньоклітинному рівні [ТАРАБРИН, ПЕЛЬТИХИНА, 1985; PETERSON, 1983]. Мохи, як і інші вищі рослини, виробили певні адаптивні реакції щодо впливу екстремальних факторів і реалізують їх за допомогою морфофізіологічних, біохімічних і генетичних механізмів.

Адаптивні реакції рослин на дію екстремальних факторів природного середовища мають універсальний характер, реалізуючись через комплекс генетичних, молекулярно-біохімічних і фізіологічних реакцій. Включення того чи іншого механізму адаптації або їх комплексу визначається величиною і тривалістю стресового навантаження на рослини. Генетичні системи рослин, відповідальні за їх толерантність до екстремальних факторів, включаються за умов більш тривалих впливів через механізми репресії і дигресії структурних генів, які контролюють синтез ізоензимів. Вважається, що прояв основних адаптивних реакцій визначається не окремими генами, а всією сукупністю спадкових факторів організму. У процесі адаптації рослин виявляються певні корелятивні зв'язки між змінами морфофізіологічних і біохімічних ознак.

Для розуміння механізмів реалізації адаптивного потенціалу рослин в екстремальних умовах техногенно забрудненого середовища важливо знати онтогенетичну специфіку реалізації інформації генотипу через фенотиповий прояв білків і ферментів. Вияв специфічності генезису ізоензимів в органах рослин у залежності від екологічного фону дозволяє оцінити характер, глибину і направленість адаптивних змін. Генетично однорідні рослини екологічно чистих і техногенних екотопів були вдалим об'єктом для порівняльних досліджень реалізації в ході онтогенезу адаптивного потенціалу рослин в умовах забрудненого середовища.

### Матеріали і методи досліджень

Об'єктом дослідження був мох *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp., зібраний у Сколівському районі (околиці м. Сколе), Стрийському парку і Шевченківському гаю. Коробочки моху стерилізували протягом 2 хв. розчином 0,1%-ної сулеми і старанно промивали стерильною дистильованою водою. Асептично виготовлену однорідну суспензію спор висівали на тверде (1% агар-агару) середовище Кнопа, розлите в чашки Петрі. Надалі об'єктом дослідження були дернинки, що утворювалися в стерильних умовах із окремих ізольованих ниток, які регенерували на середовищі Кнопа з окремих стерильних гаметофорів. Для одержання таких дернинок використовували окремі нитки темної гравінегативної регенеративної протонеми, які на світлі інтенсивно галузились і утворювали бруньки гаметофорів [RIPETSKYJ et al., 1998]. В усіх випадках рослини вирощували на 16-годинному світловому дні (3000–3500 лк) за температури 18–22°C.

У двомісячних гаметофорів окремих дернинок аналізували електрофоретичний спектр множинних молекулярних форм естерази. Для аналізу гаметофори розділили на три групи: контрольні гаметофори; гаметофори, які перед аналізом обробляли  $10^{-3}$  М

розчином  $\text{HgCl}_2$  1 хв. або  $10^{-3}$  М розчином  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  впродовж 18 год. і короткочасно промивали дистильованою водою. Третю групу становили гаметофори, які перед обробкою солями металів витримували впродовж 2 год. при температурі  $41^\circ\text{C}$ .

Рослини розтирали в охолоджену до  $4^\circ\text{C}$  трис-гліциновому буфері (рН 8,3), додаючи захисні агенти (100 мг трилону Б, 400 мг аскорбінової кислоти на 8 мл буфера та 0,06 мл меркаптоетанолу; співвідношення рослинного матеріалу до буфера 1:1). Одержану масу центрифугували при 3 тис. об/хв. До супернатанту додавали 70%-ний розчин сахарози з розрахунку 0,2 мл розчину сахарози на 1 мл екстракту [TAYLOR, 1970]. На поверхню гелю в електрофоретичних стовпчиках наносили витяжки об'ємом до 0,25 мл, які містили 50–250 мкг білка. Вміст білка визначали за методом О.А. Лоурі [LOWRY et. al., 1951]. Для виявлення естерази застосовували інкубаційне середовище з 5-броміндоксилацетатом [ROTNE G., 1972]. Акумуляцію металу у гаметофорах моху визначали атомно-адсорбційним методом на спектрофотометрі „С-115 М1” (Україна, „Селмі”) [Методические..., 1981] з метою оцінки мінливості популяцій *A. serpens*, індукованої техногенним забрудненням, досліджувався вплив нітрату свинцю у різних концентраціях ( $10^{-5}$ – $10^{-3}$ М) на спектр кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази рослин, зібраних з різних за рівнем забруднення місцезростань (Стрийський парк, Шевченківський гай, Сколівський район).

### Результати досліджень та їх обговорення

Важкі метали залежно від концентрації і часу дії можуть не здійснювати помітного впливу на рослини або викликати стимуляцію їх захисних механізмів, або пошкоджувати їх клітини і навіть тканини [ГУРАЛЬЧУК, 1994; КОРШИКОВ, 2001]. Із зростанням концентрації  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  спостерігалася тенденція послаблення інтенсивності високомолекулярних фракцій кислих розчинних білків з ММ 272 та 132 кД усіх досліджуваних популяцій *A. serpens*, а у зразках із Сколівського району та Шевченківського гаю посилились фракції білків із ММ 95 і 66 кД. Натомість зросла інтенсивність низькомолекулярних фракцій білка. Крім того, сублетальні концентрації свинцю індукували появу фракції кислих розчинних білків з ММ 29 кД у рослин з різних місцевиростань, а у сколівських зразках, крім того, посилилась інтенсивність фракції з ММ 35 кД. Під впливом  $10^{-5}$ – $10^{-4}$ М розчину нітрату свинцю послабилась інтенсивність фракцій множинних молекулярних форм естерази з ММ 272, 66 та 45 кД в усіх досліджуваних зразках *A. serpens*. Ще відчутнішим виявився вплив сублетальних концентрацій свинцю на спектр множинних молекулярних форм естерази всіх досліджуваних популяцій. Так, у рослин із Стрийського парку і Сколівського району зникли фракції множинних молекулярних форм естерази з ММ 45 і 29 кД. Крім того, у мохових рослин із Сколівського району зникла фракція естерази з ММ 35 кД (рис. 1). Отже, відчутніший вплив свинцю на електрофоретичний спектр кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази виявився у популяції мохів із менше забруднених місцезростань. Можливо, різна токсикотолерантність популяцій *A. serpens* до важких металів може зумовлюватися як генетичною мінливістю, так і розширенням діапазону норми реакції.

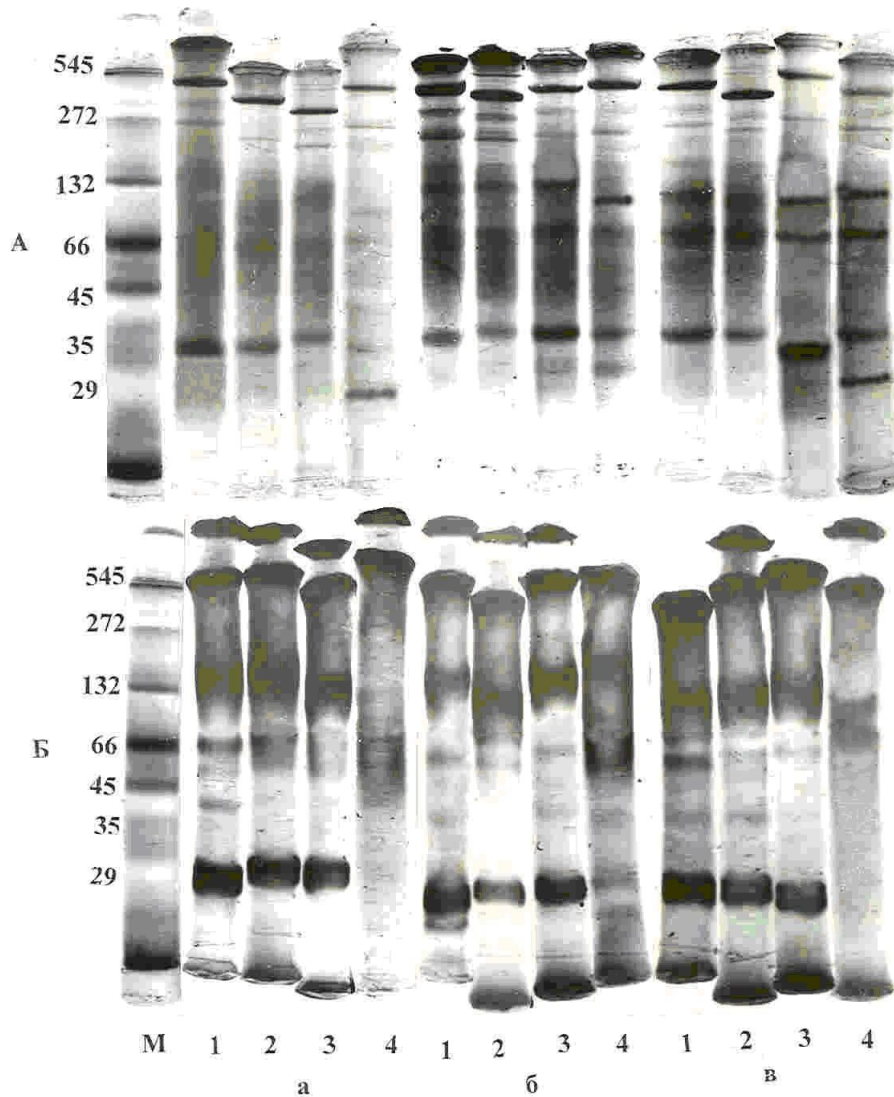


Рис. 1. Електрофоретичний спектр кислих розчинних білків (А) і множинних молекулярних форм естерази (Б) популяцій моху *Amblystegium serpens* з різних місцезростань (а, б, в – відповідно із Стрийського парку, Шевченківського гаю та Сколівського району: околиці міста Сколе) під впливом різних концентрацій нітрату свинцю: М – маркер, 1 – контроль, 2 – 10<sup>-5</sup> М, 3 – 10<sup>-4</sup> М, 4 – 10<sup>-3</sup> М.

Fig. 1. Electrophoretical spectrum of acid soluble proteins (A) and esterase multiple molecular forms (B) of the populations of moss *Amblystegium serpens* from different localities (а, б, в – respectively from Strijskij park, Shevchenkivskij gaj and Skolivskij rajon: vicinity of Skole town) under impact of lead nitrate of different concentrations: M – marker, 1 – control, 2 – 10<sup>-5</sup> M, 3 – 10<sup>-4</sup> M, 4 – 10<sup>-3</sup> M.

Крім того, досліджувалась здатність популяцій моху *A. serpens* із згаданих вище місцезростань акумулювати свинець. Контрольні зразки *A. serpens* відрізнялись за рівнем вмісту у гаметофорах свинцю, що, очевидно, пов'язано з рівнем забруднення території. Так, вміст свинцю у гаметофорах *A. serpens* із Сколівського району становив 0,21±0,01 мг/кг сухої маси, із Стрийського парку і Шевченківського гаю відповідно 0,42±0,03 та 0,33±0,07 мг/кг сухої маси.

Окрім польових, проводили лабораторні дослідження здатності популяції *A. serpens* з різних за забрудненістю місцезростань поглинати важкі метали із розчину. Для цього дослідні зразки занурювали у  $10^{-3}$ М розчин  $Pb(NO_3)_2$  і витримували протягом 18 і 36 год. Майже 90% поглинання свинцю із розчину досягалося за 36 год., після чого у відмитих дистильованою водою і висушених зразках визначали вміст акумульованого свинцю атомно-адсорбційним методом. 18-годинне витримування гаметофорів у  $10^{-3}$ М розчині  $Pb(NO_3)_2$  спричинило незначне у 1,2-1,5 рази підвищення вмісту поглинутого свинцю. 36-годинне витримування у цьому ж розчині свинцю у львівських зразках збільшило його вміст у 2,5 рази, а у зразках із Сколівського району – у 4,2 рази, порівняно з контролем (табл. 1).

Відомо, що передобробка проростків ячменю низькими концентраціями свинцю викликала підвищення стійкості і дозволила їм адаптуватися до дії високих концентрацій металу. Пояснюється це активацією у рослин адаптивних процесів. Під впливом низьких концентрацій важких металів у рослин проходить активація пристосувально-захисних процесів, у результаті чого вони можуть витримувати без згубних наслідків дію іонів металів у вищих концентраціях [ТАЛАНОВА и др., 2001]. Очевидно, такі процеси мають місце і в нашому випадку у популяції *A. serpens*. Можна припустити, що на забруднених територіях могли рости тільки рослини стійкіші до впливу важких металів, які були відібрані із загальної маси природних популяцій добром. Вони вижили й адаптувалися до токсичної дії забруднених місцезростань.

Літературні дані свідчать, що в екстремальних умовах техногенних екотопів відбуваються кількісні та якісні зміни регуляції ферментів, що призводить до змін ізоензимних спектрів. Такі зміни компонентного складу ферментів розглядаються як один із найбільш тонких механізмів адаптації рослин під час стресових впливів різної природи [ТАРЧЕВСКИЙ, 2001; КОЛУПАЕВ, КАРПЕЦ, 2010]. Ртуть і свинець належать до групи високотоксичних важких металів. Токсичність їх зумовлена, передусім, здатністю міцно зв'язуватися в живих клітинах із азото- та сіркорекційними центрами, включаючи аміно- та сульфгідрильні групи ферментів [RICHARDSON, 1981]. Намагаючись пояснити причини відмінностей токсичності ртуті та свинцю, можна припустити, що: а) спорідненість аміно- та сульфгідрильних груп окремих ізозимів естерази для ртуті вища, ніж для свинцю; б) ртуть швидше, ніж свинець, проникає в клітини гаметофорів, внаслідок чого діюча концентрація ртуті в клітинах досягається швидше, оскільки відомо, що, на відміну від інших важких металів, свинець повільніше проникає у клітини листків рослин [БАЇК та ін., 1994].

Таблиця 1

**Вміст  $Pb(NO_3)_2$  у природних і експериментальних зразках *Amblystegium serpens* із різних місцезростань**

Table 1

**Contents of  $Pb(NO_3)_2$  in natural and experimental samples of *Amblystegium serpens* from different localities**

Місцезростання зразків <i>Amblystegium serpens</i>	Вміст свинцю (мг/кг сухої маси)		
	У природі	18-год-на дія $10^{-3}$ М $Pb(NO_3)_2$	36 год-на дія $10^{-3}$ М $Pb(NO_3)_2$
Стрийський парк	0,42±0,03	0,48±0,04	1,00±0,08
Шевченківський гай	0,33±0,07	0,36±0,08	0,75±0,18
Сколівський район	0,21±0,01	0,30±0,02	0,84±0,04

Як і у випадку з *Pottia intermedia* [БАЇК, РІПЕЦЬКИЙ, 2003], хромосомні раси *A. serpens* ( $n=20$ ,  $n=40$ ) обробляли сублетальними концентраціями солей важких металів –  $\text{HgCl}_2$  та  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  самотійно і сумісно із впливом температури. За спектром множинних молекулярних форм естерази хромосомні раси відрізнялися у контролі лише інтенсивністю окремих фракцій. Короткочасна (1 хв.) дія хлориду ртуті у концентрації  $10^{-3}$  М викликала у 20- та 40-хромосомних рас послаблення фракції естерази з ММ 45 кД. Крім цього, у 40-хромосомної раси зникла фракція естерази з ММ 35 кД і послабилась інтенсивність фракції естерази з ММ 29 кД (рис. 2). Нормалізації спектру множинних молекулярних форм естерази 20- та 40-хромосомних рас сприяло попереднє витримування рослин у термостаті протягом 2 год. при температурі  $41^\circ\text{C}$ .

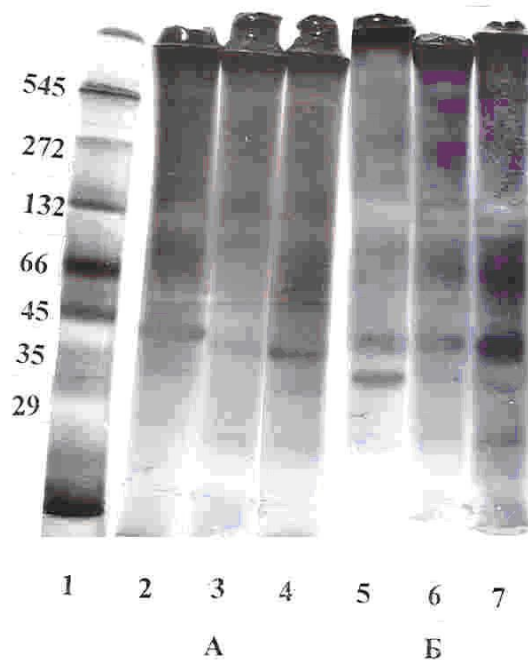


Рис. 2. Електрофоретичний спектр естерази під впливом іонів  $\text{Hg}^{2+}$  20- та 40-хромосомних рас моху *Amblystegium serpens* Schimp. (відповідно А, Б): 1 – маркер, 2 і 5 – контроль, 3 і 6 – однохвилинна дія  $\text{Hg}^{2+}$ , 4 і 7 – однохвилинна дія  $\text{Hg}^{2+}$  з передобробкою температурою  $41^\circ\text{C}$ .

Fig. 2. Electrophoretical spectrum of esterase being under impact of ions  $\text{Hg}^{2+}$  in 20- and 40- chromosome races of *Amblystegium serpens* (respectively А, Б): 1 – marker, 2 and 5 – control, 3 and 6 – one minute action of  $\text{Hg}^{2+}$ , 4 and 7 one minute action of  $\text{Hg}^{2+}$  with precondition of  $41^\circ\text{C}$ .

Обробка гаметофорів різних хромосомних рас *A. serpens*  $10^{-3}$  М розчином нітрату свинцю протягом 18 год. спричинила появу фракції естерази з ММ 66 кД у 40-хромосомної раси і послаблення фракцій естерази з ММ 45, 35 та 29 кД в обох расах. 36-ти годинна дія  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  зумовила ще й послаблення всіх високомолекулярних фракцій естерази обох рас (рис. 3). Як і у випадку із впливом ртуті, попередня обробка гаметофорів температурою  $41^\circ\text{C}$  призводила до часткової нормалізації спектру множинних молекулярних форм естерази обох рас *A. serpens*, що може свідчити про протекторну дію температури щодо впливу важких металів.

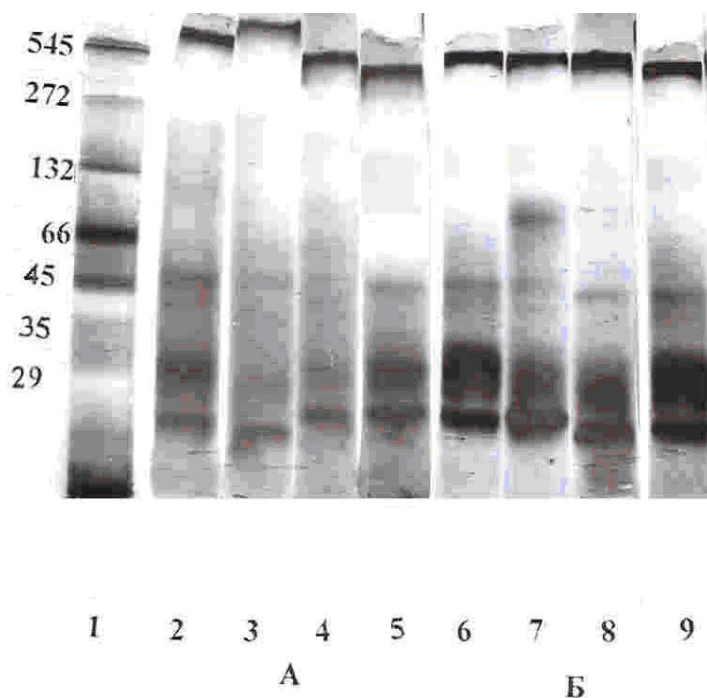


Рис. 3. Електрофоретичний спектр естерази під впливом іонів  $Pb^{2+}$  20- та 40-хромосомних рас моху *Amblystegium serpens* Schimp. (відповідно А, Б): 1 – маркер, 2 і 6 – контроль, 3 і 7 – 18-годинна дія  $Pb^{2+}$ , 4 і 8 – 36-годинна дія  $Pb^{2+}$ , 5 і 9 – 36-годинна дія  $Pb^{2+}$  з передобробкою температурою  $41^{\circ}C$ .

Fig. 3. Electrophoretical spectrum of esterase being under impact of ions  $Pb^{2+}$  in 20- and 40- chromosome races of *Amblystegium serpens* (respectively А, Б): 1 – marker, 2 and 6 – control, 3 and 7 – 18-hour action of  $Pb^{2+}$ , 4 and 8 – 36- hour action of  $Pb^{2+}$ , 5 i 9 – 36- hour action of  $Pb^{2+}$  with precondition of  $41^{\circ}C$ .

Отже, хромосомні раси *A. serpens*, які зазнавали дії теплового шоку, виявляли підвищену стійкість до високих концентрацій свинцю та ртуті. За літературними даними [ФЕНИК и др., 1995; КАРПЕЦ, КОЛУПАЕВ, 2009; SUNG et al., 2003], рослини, що зазнавали дії теплового шоку, виявляли підвищену стійкість до летальних концентрацій важких металів. Під впливом теплового шоку відбувалась нормалізація спектрів множинних молекулярних форм естерази, модифікованих дією свинцю та ртуті на гаметофори моху.

### Висновки

Встановлено зміни електрофоретичних спектрів кислих розчинних білків популяцій моху *A. serpens* з різних місцезростань залежно від рівня забруднення важкими металами дослідних трансект. Показано відмінності електрофоретичних спектрів множинних молекулярних форм естерази між расами моху *A. serpens* щодо токсичної дії поллютантів. Причому фізіолого-біохімічні показники моху корелювали із вмістом іонів важких металів у середовищі. Можна припустити, що важливу роль у нормалізації зміненого під дією свинцю та ртуті ізозимного електрофоретичного спектра естерази відіграли білки теплового шоку. Очевидно, що у мохів, як і квіткових рослин [ГАЛАНОВА и др., 2001], еволюційно виробилися схожі механізми виходу із стресової ситуації. Отже, включення альтернативних шляхів метаболізму, зміна структури ферментів сприяють виживанню рослин в умовах дії важких металів. Всі ці механізми взаємно доповнюють один одного залежно від рівня урботехногенного навантаження на екотопи.

Список літератури

- БАЙК О.Л., ДАНИЛКІВ І.С., РІПЕЦЬКИЙ Р.Т. Вплив свинцю на кислі розчинні білки, естеразу і пероксидазу хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1994. – Т. 51, №1. – С. 61-65.
- БАЙК О.Л., РІПЕЦЬКИЙ Р.Т. Вплив короткочасної дії ртуті ( $Hg^{2+}$ ) та свинцю ( $Pb^{2+}$ ) на спектр множинних молекулярних форм естерази гаметофіта моху // Укр. ботан. журн. – 2003. – Т. 60, №2. – С. 197-202.
- ГУРАЛЬЧУК Ж.З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культурных растений. – 1994. – Т. 26, №2. – С. 107-118.
- КАРПЕЦ Ю.В., КОЛУПАЕВ Ю.Е. Ответ растений на гипертермию: молекулярно-клеточные аспекты // Вісник Харківського національного аграрного університету. – Сер. Біологія. – Харків, 2009. – Вип. 1(16). – С. 19-38.
- КОЛУПАЕВ Ю.Е., КАРПЕЦ Ю.В. Формирование адаптивных реакций на действие абиотических стрессоров. – Киев: Основа, 2010. – 352 с.
- КОРШИКОВ І.І. Стійкість і адаптація деревних рослин до дії поллютантів. – К., 2001. – С. 48-52.
- КОСИК О.І. Токсичний вплив важких металів на рослинний організм // Матеріали II Всеукраїнської конференції студентів та аспірантів „Біологічні дослідження молодих вчених на Україні”. – 2001. – вип. 1. – С. 23-24.
- МЕТОДИЧЕСКИЕ рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. – М.: Гидрометеиздат, 1981. – 168 с.
- СКОПЕЦЬКА О.В., КОСИК О.І., МУСІЄНКО М.М. Комплексний еколого-фізіологічний аналіз міграції та нагромадження свинцю в агроecosистемах // Физиология и биохимия культурных растений. – 2004. – Т. 36, №1. – С. 27-35.
- ТАЛАНОВА В. В, ТИТОВ А.Ф., БОТЕВА Н.П. Влияние свинца и кадмия на проростки ячменя // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001. – Т. 33, №1. – С. 33-37.
- ТАРАБРИН В.П., ПЕЛЬТИХИНА Р.И. Адаптивные механизмы растений к избыточному содержанию металлов // Интродукция и акклиматизация растений. – 1985. – Вып. 3. – С. 53-60.
- ТАРЧЕВСКИЙ И.А. Метаболизм растений при стрессе. – Казань: Фэн, 2001. – 448 с.
- ФЕНИК С.И., ТРОФИМЯК Т.Б., БЛЮМ Я.Б. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Усп. соврем. биол. – 1995. – Т. 115, № 3. – С. 261-275.
- LOWRY O.A., ROSENBROUGH N.J., FARR A.L., RANDALL R.I. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, №1. – P. 265-275.
- PETERSON P.J. Adaptation to toxic metals // Metals and micronutrients: Uptake and utilization by plants / Ed. D.A.Robb, W.S.Pierpoint. – New York: Acad. Press, 1983. – P.51-69.
- RICHARDSON D.H.S. The biology of mosses // Blackwell scientific publication. – Oxford; London; Edinburgh; Boston, 1981. – 220 p.
- RIPETSKYJ R.T., KIT N.A., CHAVAN C.I. Gravity effects on the growth and development of moss secondary protonemata // Adv. Space Res. Cospar. – 1998. – Vol. 21, №8/9. – P. 1135-1139.
- ROTNE G. Unterschiede im Enzymmuster von Protonema, Moospflänsche, Sporogon und Kallus der Laubmooskrouzung *Funaria hygrometrica* x *Physcomitrium piriforme* // Beitr. Biol. Pflanz. – 1972. – Vol. 48, № 3. – S. 433-444.
- SUNG D.-Y., KAPLAN F., LEE K.-J., GUY C.L. Asgured tolerance to temperature extreme // Trends Plant Sci. – 2003. – Vol. 8, № 4. – P. 179-187.
- TAYLOR I.E.P., SCHOFIELD W.B., ELLIOT A.M. Analysis of moss dehydrogenases by polyacrylamide disc electrophoresis // Can. J. Bot. – 1970. – Vol. 48. – P. 367-369.

Рекомендує до друку  
М.Ф. Бойко

Отримано 30.12.2011 р.

Адреса автора:

О.Л.Байк  
Институт екології Карпат НАН України  
вул. Стефаника, 11  
м. Львів, 79000  
Україна  
e-mail: [morphogenesis@mail.lviv.ua](mailto:morphogenesis@mail.lviv.ua)

Author's address:

O.L.Baik  
Institute of Ecology of the Carpathians  
National Academy of Sciences of Ukraine  
Stefanyka Str., 11  
Lviv 79000, Ukraine  
e-mail: [morphogenesis@mail.lviv.ua](mailto:morphogenesis@mail.lviv.ua)