



doi: 10.15407/ukrbotj72.06.559

О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, І.В. БОЙКО

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаніка, 11, м. Львів, 79005, Україна
morphogenesis@gmail.com

МОРФОФІЗІОЛОГІЧНІ ПРИСТОСУВАННЯ МОХІВ *FUNARIA HYGROMETRICA* І *BRACHYTHECIUM GLAREOSUM* (BRYOPHYTA) ДО ПЕРІОДИЧНОГО ВИСУШУВАННЯ

Лобачевська О.В., Бойко І.В. Морфофізіологічні пристосування мохів *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) до періодичного висушування. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 559—565.

Визначено особливості морфофізіологічних пристосувань мохів *Funaria hygrometrica* Hedw. і *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. до періодичного висушування в контрольованих умовах. Збільшення вмісту хлорофілу *b*, каротиноїдів і підвищення міцності пігмент-білкових комплексів свідчить про їхню важливу роль у захисті фотосинтетичної системи в умовах висушування. Толерантність до висушування може ініціюватися як тривалим, так і короткочасним його періодом, на що вказує підвищення синтезу метаболічно активних речовин. З'ясовано, що періодичне тривале висушування значно пришвидшує стадію відновлення життєздатності мохових дернин, мабуть, унаслідок поступового загартування рослини.

К л ю ч о в і с л о в а: толерантність, висушування, пігментна система, осмопротектори, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*

Вступ

Мохоподібні — це самостійна гаметофітна лінія розвитку вищих рослин, представники якої в ході еволюції сформували толерантність до висушування не лише нестатевих спор, а й неспеціалізованих вегетативних органів. Вважають, що толерантними до висушування є види мохів, які зберігають життєздатність в умовах —162 МПа водного потенціалу, чи 30 % відносної вологості. Хоча серед мохоподібних задокументовано лише 210 стійких до висушування видів із семи таксономічних класів, проте припускають, що більшість наземних мохоподібних певною мірою є толерантними до нестачі води (Oliver et al., 2005; Koster et al., 2010; Stark et al., 2012; Greenwood, Stark, 2014).

Мохоподібні демонструють альтернативну стратегію адаптації до наземного життя, розвитку і фотосинтетичної активності в умовах вільного доступу води та здатності припинити метаболізм за її відсутності завдяки активації протекторних механізмів. Бріофіти можуть знижувати інтенсивність метаболізму до критичного рівня без втрати життєздатності під час дегідратації та швидко відновлювати процеси обміну після регідратації. Зокрема, рівень фотосинтезу відновлюється до показників, які передували гідратації, через 48 год, а позитив-
© О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, І.В. БОЙКО, 2015

ний баланс Карбону — за 1 год (Tuba et al., 1996; Proctor, Pence, 2002; Proctor et al., 2007). На рівень толерантності мохів впливають: інтенсивність висушування, його тривалість, активність відновлення життєздатності після фази загартування/втрати загартування під час дегідратації/регидратації (Stark et al., 2013). У стійких видів мохів конститутивний захист на стадії висушування, який забезпечується механізмами захисту та стабілізації клітинної цілісності протягом періоду оптимального росту та метаболізму, поєднаний із репараційними механізмами, індукованими регідратацією. Окрім конститутивної стійкості неспеціалізованих клітин за будь-якої швидкості висушування, розрізняють екологічну, або індуковану толерантність, що має важливе значення для виживання та життєздатності рослин тільки в умовах повільного висушування.

На сьогодні окремі фізіологічні й екологічні аспекти адаптивної стратегії мохоподібних лише починають досліджувати, зокрема, виживання в стресових умовах нестачі вологи. Специфічні пристосування у бріофітів насамперед спрямовані на забезпечення потенційно проблемних потреб для фотосинтезу: транспортування води, її збереження та вільного обміну CO₂ (Oliver et al., 2000; Proctor, 2009; Shaw et al., 2011). У польових умовах

неможливо стандартизувати режим висушування, оскільки хаотично чергуються висушування та регідратація мохових дернин залежно від їхніх розміру, структури та локальних атмосферних умов.

У зв'язку з цим метою дослідження було визначення морфологічних особливостей пристосувань мохів із різною життєвою стратегією до періодичного висушування в контрольованих умовах.

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктами дослідження слугували мохи *Funaria hygrometrica* Hedw. і *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp., зібрані в околицях м. Львова. *Funaria hygrometrica* є представником стратегії життєвого циклу мохоподібних видів-біженців з високим статевим репродуктивним зусиллям. Це верхоплідний мох із коротким життєвим циклом (до 1,5 року), проте його малого розміру спори доволі довго зберігають життєздатність; часто мох є піонерним поселенцем, приуроченим до нових вологих місцезростань. Бокоплідний мох *B. glareosum* — багаторічник, росте на сухих, відкритих піщаних місцях і схилах; тип стратегії — багаторічний конкурентний стаер із швидким ростом і низькою репродуктивною здатністю.

Для дослідження впливу періодичного висушування на фенотипну мінливість стерильні культури мохів вирощували в контрольованих умовах: освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температура (+22–23° С), вологість (90–95 %) і за 16-годинного світлового режиму. Для посіву спор на стерильне агаризоване середовище коробочки *F. hygrometrica* стерилізували 1 хв 0,1 % розчином сулеми. За три місяці односпорові гаметофори моху пересаджували на піщану культуру. Ізольовані двосантиметрові пагони *B. glareosum* дезінфікували 5 хв 20 % розчином «Білизни» та висаджували на стерильний пісок у горщиках. Таким чином, у лабораторних умовах використовували культуру пагонів мохів одного віку з однаковим рівнем відносної вологості.

Поливали рослини двічі на тиждень обприскуванням розчином Кнопа, розведеним у концентрації 1:5. Через шість тижнів розпочинали почергове висушування та полив. У варіанті досліді з тривалим висушуванням і помірним поливом гаметофори зазнавали 24-годинної дегідратації, поливали рослини раз на тиждень — на третій день після висушування. У варіанті з короткочасним висушуванням полив здійснювали двічі на тиждень: одразу по закінченні дегідратації та на третій день після

висушування. Рослини контролю обприскували двічі на тиждень. Тривалість експерименту — 12 тижнів. Після його завершення відбирали рослинний матеріал із кожного дослідного горщика, формуючи середню пробу з розрахунку не менше 50 мг на кожен аналітичний зразок, для визначення морфометричних і фізіолого-біохімічних показників.

Морфометричний аналіз рослин — вимірювання довжини пагонів, розмірів клітин, листків і їхньої кількості на стеблі — виконували на моторизованому мікроскопі Axio Image M1 (Carl Zeiss) із використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та UTHSCSA Image Tool 3.0 і стереобінокюляра Stemi 2000-C (Carl Zeiss) із фотонасадкою та цифровою камерою «Nikon».

Концентрацію фотосинтетичних пігментів вимірювали за методом Г. Хольма та Д. Веттштейна (Musiyenko et al., 2001). Міцність пігмент-білкових комплексів розраховували, порівнюючи екстракти пігментів 100 % і 60 % ацетоном (Nikolaychuk et al., 2000). Вміст феофітинів визначали спектрофотометрично після феофітинізації хлорофілвмісних екстрактів 25 % HCl (Romanyuk et al., 2003). Загальну концентрацію вуглеводів встановлювали фенол-сульфатним методом після кислотного гідролізу проб (Sadasivam et al., 2007). Вміст білків оцінювали за методом О. Лоурі (Dosen et al., 1991).

Результати досліджень та їх обговорення

Результати вивчення впливу періодичного висушування на приріст біомаси мохів свідчать, що для обох видів мохів характерний період втрати стійкості до висушування. На першій стадії (1–6 тижнів) мохи проявляли найменшу здатність до відновлення після впливу короткочасного та тривалого висушування (гальмування росту гаметофорів, хлороз листків). Істотне зміцнення культури мохів, особливо в досліді з тривалим висушуванням, спостерігали на другій стадії (6–9 тижнів), а саме відновлення росту пагонів, їхньої щільності. Очевидно, внаслідок адаптації до висушування на третій стадії (після 10 тижнів) поява нової протонемі та підвищення регенераційної здатності пагонів свідчили про наближення стану культури моху до контролю.

На початкових стадіях втрати стійкості найменший приріст біомаси пагонів зафіксовано під впливом тривалого висушування для *F. hygrometrica* (у межах 0,16–0,40 мг), порівняно з дією короткочасного висушування (0,24–0,52 мг) і контро-

Таблиця 1. Вплив тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ) на розміри пагонів, листків і їхніх клітин у *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum*

Table 1. Effect of long-term (ТВ) and short-term desiccation (КВ) on shoot, leaf and cell size of mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum*

Висушування	Довжина пагона, мм	Кількість листків на пагоні, шт.	Довжина листка, мм	Ширина листка, мм	Довжина/ширина листка	Довжина клітини, мкм	Ширина клітини, мкм	Довжина/ширина клітини
<i>Funaria hygrometrica</i>								
Контроль	6,28 ± 0,40	23 ± 1	1,42 ± 0,06	0,47 ± 0,01	3,02	55,77 ± 3,88	23,58 ± 1,57	2,37
ТВ	3,58 ± 0,18 ^a	12 ± 1 ^a	1,55 ± 0,02	0,55 ± 0,01 ^a	2,82	52,61 ± 2,91	22,17 ± 1,14	2,37
КВ	3,02 ± 0,07 ^a	14 ± 1 ^a	0,92 ± 0,05 ^{a,b}	0,35 ± 0,02 ^{a,b}	2,67	48,94 ± 2,37	21,58 ± 1,01	2,27
<i>Brachythecium glareosum</i>								
Контроль	24 ± 3	51 ± 4	1,19 ± 0,07	0,54 ± 0,03	2,2	57,37 ± 2,87	8,73 ± 0,47	6,6
ТВ	10 ± 2 ^a	45 ± 5	1,00 ± 0,06	0,42 ± 0,02 ^a	2,4	70,08 ± 4,20	10,15 ± 0,56	6,9

Примітка: * (тут і далі)^a — достовірна різниця щодо контролю, ^b — достовірна різниця між варіантами ТВ і КВ при $p \geq 0,95$.

лем (0,22–0,28 мг). Після стадії загартовування (відновлення) приріст біомаси пагонів під впливом короткочасного висушування був меншим (0,14–0,37 мг), аніж за тривалого висушування (0,15–0,56 мг) та в контролі (0,59–0,85 мг). У варіантах *B. glareosum* істотної різниці біомаси пагонів не виявлено.

На підставі аналізу морфометричних параметрів *F. hygrometrica* встановлено достовірне зменшення під впливом тривалого та короткочасного висушування показників довжини пагонів у 1,7 і 2,1 раза та кількості листків на пагоні в 1,6 та 1,9 раза (порівняно з контролем). Найменше співвідношення довжини до ширини листків і їхніх клітин було в рослин моху під впливом короткочасного висушування, причому достовірну різницю для розмірів листків визначено як щодо контролю, так і між дослідями з різним періодом висушування (табл. 1). У випадку висушування зафіксовано зменшення розмірів листків і їхньої кількості на пагонах *B. glareosum*. Відзначено збільшення розмірів клітин листкової пластинки, порівняно з кон-

тролем, особливо довжини клітин, у 1,2 і 1,4 раза в умовах тривалого та короткочасного висушування відповідно. Це свідчить про посилення транспортування та збереження води завдяки зменшенню транспірації у бокоплідних пагонах, які утворюють пухке плетиво. Короткочасне висушування не лише спричиняло значне збільшення розмірів клітин листків, а й активувало видовження пагонів, тоді як тривале висушування — істотно гальмувало їхній ріст (табл. 1). Відомо, що апекс пагона мохів стійкіший до висушування, ніж його нижні листки (Proctor, Pence, 2002). У *B. glareosum* верхівки пагонів залишалися не пошкодженими навіть після тривалого висушування та регенерували. Високий рівень толерантності до висушування апекса пагонів пов'язують з ефектом «губки», який сприяє гальмуванню втрати води (Тао, Zhang, 2012). Бокоплідним мохам набагато легше отримувати вологу та розподіляти її між клітинами, оскільки вони ростуть горизонтально.

Як свідчать результати дослідження кількісних та якісних змін пігментної системи, рослини

Таблиця 2. Вміст фотосинтетичних пігментів у пагонах *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* в умовах тривалого (ТВ) і короткочасного (КВ) висушування

Table 2. Photosynthetic pigments content in the shoots of mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* effected with long-term (ТВ) and short-term (КВ) desiccation

Висушування	Хлорофіл a, мг/г	Хлорофіл b, мг/г	Хлорофіли a+b, мг/г	Хлорофіл a/b	Каротиноїди, мг/г	Хлорофіли/ каротиноїди
<i>Funaria hygrometrica</i>						
Контроль	0,421 ± 0,029	0,125 ± 0,014	0,543 ± 0,037	3,37	0,166 ± 0,006	3,27
ТВ	0,416 ± 0,018	0,135 ± 0,009	0,540 ± 0,031	3,08	0,185 ± 0,008	2,92
КВ	0,400 ± 0,022	0,208 ± 0,011 ^a	0,609 ± 0,017	1,92	0,168 ± 0,006	3,63
<i>Brachythecium glareosum</i>						
Контроль	0,449 ± 0,022	0,239 ± 0,013	0,688 ± 0,036	1,88	0,144 ± 0,007	4,78
ТВ	0,430 ± 0,019	0,246 ± 0,014	0,676 ± 0,034	1,75	0,149 ± 0,008	4,54
КВ	0,271 ± 0,014 ^{a,b}	0,145 ± 0,007 ^{a,b}	0,416 ± 0,022 ^{a,b}	1,87	0,094 ± 0,005 ^{a,b}	4,43

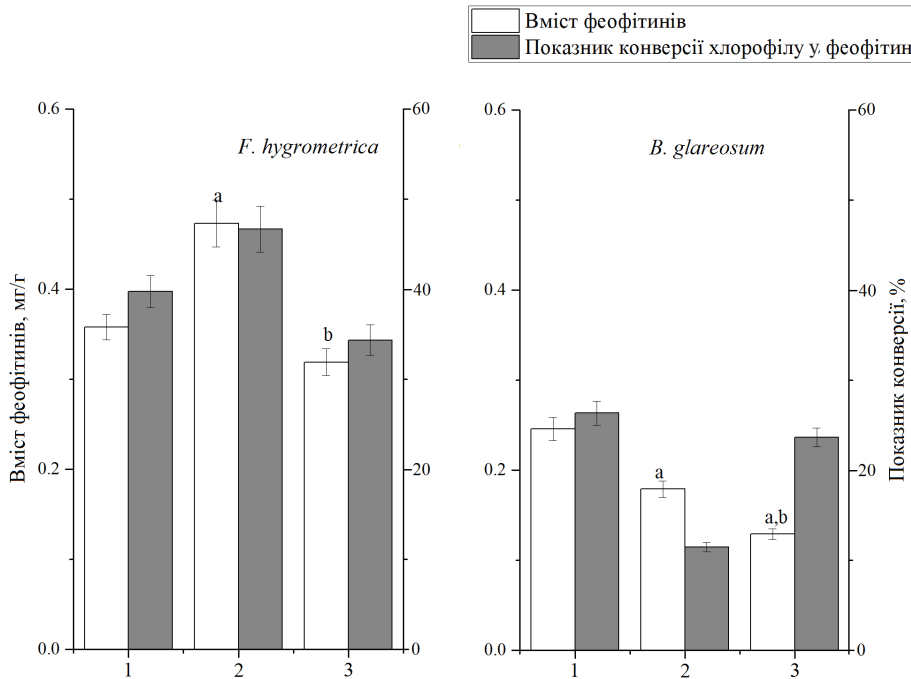
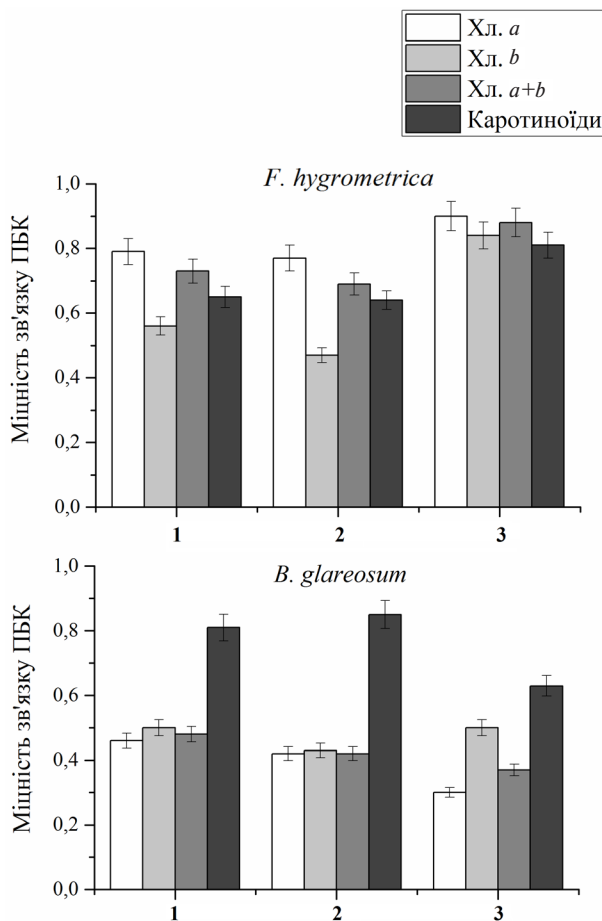


Рис. 1. Вміст феофітінів і показник конверсії хлорофілу у феофітін у пагонах *Funaria hygrometrica* та *Brachythecium glareosum* після періодичного тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ). 1 – контроль; 2 – ТВ; 3 – КВ

Fig. 1. The pheophytin content and index of chlorophyll-to-pheophytin conversion in the shoots of *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* after periodical long-term (LD) and short-term desiccation (SD). 1 – control; 2 – LD; 3 – SD



F. hygrometrica пристосовувалися до короткочасного висушування завдяки збільшенню вмісту хлорофілу *b*, порівняно з контролем, та відповідного зменшення співвідношення хлорофілів *a/b*, що відіграє важливу роль у захисті фотосинтетичної системи в умовах нестабільного гідротермічного режиму середовища (табл. 2). Відомо, що хлорофіл *b* здатний забезпечувати стабільність пігмент-білкових комплексів (ПБК) завдяки своїй специфічній просторовій організації (Hooper et al., 2007). У рослин *F. hygrometrica* в умовах тривалої нестачі вологи виявлено збільшення вмісту каротиноїдів і зменшення співвідношення хлорофіли/каротиноїди в 1,2 рази, а також відзначено підвищення вмісту феофітінів — показник конверсії хлорофілу у феофітін був більшим у 1,4 рази, порівняно з короткочасним висушуванням (рис. 1).

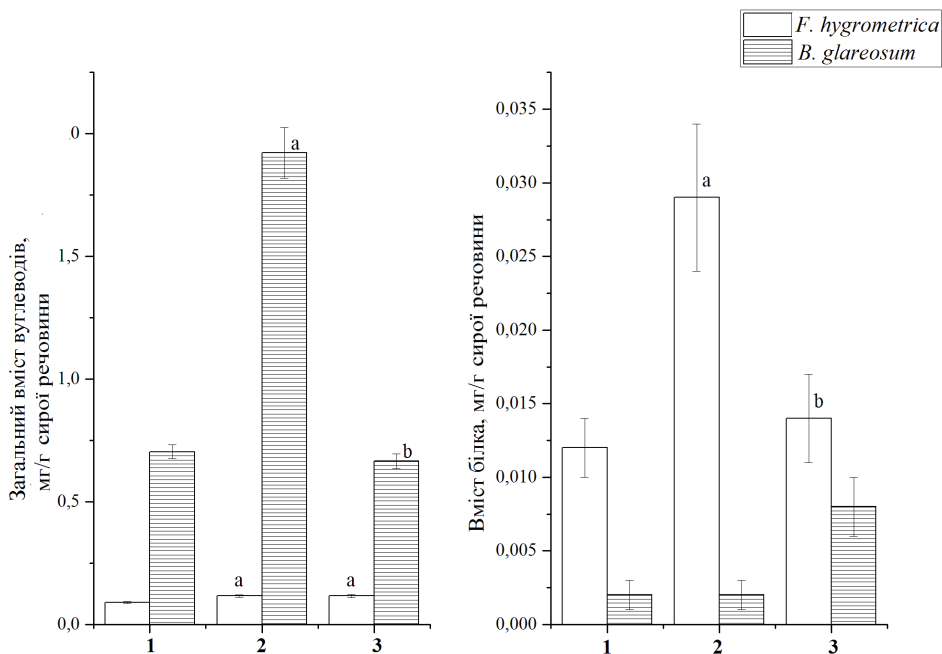
Збільшення вмісту каротиноїдів і зростання міцності їхнього зв'язку в ПБК свідчать не лише про

Рис. 2. Міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів (ПБК) у пагонах *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* в умовах тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ). 1 – контроль; 2 – ТВ; 3 – КВ

Fig. 2. Affinity of pigment-protein complexes (PPC) in the shoots of *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* under the conditions of long-term (LD) and short-term desiccation (SD). 1 – control; 2 – LD; 3 – SD

Рис. 3. Вплив тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ) на вміст білків і вуглеводів у пагонах мохів *Funaria hygrometrica* та *Brachythecium glareosum*. 1 – контроль; 2 – ТВ; 3 – КВ

Fig. 3. The effect of long-term (LD) and short-term desiccation (SD) on protein and sugar content in the shoots of *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum*. 1 – control; 2 – LD; 3 – SD



підвищення толерантності пігментного комплексу до стресових умов, а й про активацію антиоксидантної системи захисту моху. Окрім того, відзначено зміцнення зв'язку хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів із ліпопротейними компонентами мембран за короткочасного стресу, які забезпечують пігментам необхідне взаєморозташування та відповідну конформацію на мембранах тилакоїдів (рис. 2).

Відомо, що ПБК можуть бути мішенями дії стресорів на рослинний організм, зокрема, виявлено їхню дестабілізацію за дефіциту вологи (Athar, Ashraf, 2005). Вплив висушування на стан пігментної системи пагонів *B. glareosum* був істотнішим порівняно з *F. hygrometrica*. Зі збільшенням тривалості висушування кількість пігментів і міцність їхнього зв'язку з ПБК зменшувалися, лише під впливом тривалого висушування зафіксовано незначне підвищення вмісту хлорофілу *b* і каротиноїдів та зростання міцності зв'язку ПБК. Це свідчить про посилення їхньої ролі в антиоксидантному захисті молекул хлорофілу від фотоокиснення та пошкодження вільними радикалами (табл. 2; рис. 2).

Результати аналізу вказують на те, що індукція толерантності вегетативних органів *F. hygrometrica* до тривалого висушування пов'язана з активуванням білкового синтезу: в гаметофорах вміст білка

зростав у 2,1 і 2,4 раза, порівняно з умовами короткочасного висушування та контролем (рис. 3).

Проте загальний вміст вуглеводів у пагонах зростав як в умовах короткочасної, так і тривалої нестачі вологи в середньому в 1,3 раза, порівняно з контролем, що свідчить про нагромадження сполук з осмопротекторними властивостями як прояву захисних механізмів мохів до висушування. У *B. glareosum* вміст білка у пагонах збільшувався вчетверо лише під впливом короткочасного висушування, коли посилювалося видовження пагонів. Тривале ж висушування моху активувало нагромадження вуглеводів: їхня загальна концентрація зростала в 2,7 раза, порівняно з контролем. Очевидно, в умовах нестачі вологи пригнічувався фотосинтез і зменшувався вміст крохмалю в пластидах листків унаслідок перетворення на цукри, переважно на сахарозу і трегалозу. Завдяки вітрифікації — взаємодії цукрів з іншими молекулами, зокрема білками, забезпечувалася підтримка тургору в клітинах й обмежувалося утворення вільних радикалів, що перешкождало денатурації білків і злиттю клітинних мембран у стресових умовах. З'ясовано, що апікальна меристема здебільшого використовує механізми конститутивної стійкості до висушування, тоді як сам пагін може реалізувати індуквану толерантність (Stark et al., 2013).

Висновки

Толерантність до висушування у мохів може підвищуватися як під впливом його тривалого, так і короткочасного періоду завдяки підвищенню стійкості пігментного комплексу, активації антиоксидантного захисту та вмісту осмопротекторів.

Короткочасне висушування у *B. glareosum* індукує посилення транспортування води та сповільнення транспірації внаслідок видовження пагонів, збільшення розмірів клітин листків, але зменшення їхніх кількості та розмірів.

Тривале висушування істотно пришвидшує стадію відновлення життєздатності мохів після нестачі вологи. Очевидно, екологічна стратегія толерантності до висушування є значно поширенішою, ніж вважалося раніше, і під впливом стресу індукується не лише в аридних видів мохів (Stark et al., 2013; Greenwood, Stark, 2014), а й у вологолюбних, наприклад у *F. hygrometrica*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Athar H.R., Ashraf M. Photosynthesis under drought stress. In: *Handbook of Photosynthesis*, Boca Raton: CRC Press, 2005, pp. 793–804.
- Doson R., Elliot D., Elliot U., Jones K. *Spravochnik biokhimiya*, Moscow: Mir, 1991, 554 pp. [Досон Р., Елліот Д., Елліот У., Джонс К. *Справочник биохимика*, М.: Мир, 1991, 554 с.]
- Greenwood J.L., Stark L.R. The rate of drying determines the extent of desiccation tolerance in *Physcomitrella patens*, *Functional Plant Biology*, 2014, **41**(5), pp. 460–467.
- Hooper J.K., Eggink L.L., Chen M. Chlorophylls, ligands and assembly of light-harvesting complexes in chloroplasts, *Photosynthesis Research*, 2007, **94**(2), pp. 387–400.
- Koster K.L., Balsamo R.A., Espinoza C., Oliver M.J. Desiccation sensitivity and tolerance in the moss *Physcomitrella patens*: Assessing limits and damage, *Plant Growth Regulation*, 2010, **62**, pp. 293–302.
- Lowry O.A., Rosenbrough N.J., Farr A.L., Randall R.I. Protein measurement with the Folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.*, 1951, **193**(1), pp. 265–275.
- Musiyenko M.M., Parshykova T.V., Slavnyi P.S. *Spektrofotometricheskie metody v praktike fiziologii, biochimii i ekologii rastenii*, Kiev: Phytosociocentre, 2001, 200 pp. [Мусяненко М.М., Паршикова Т.В., Славный П.С. *Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений*. — Киев: Фитосоцицентр, 2001. — 200 с.]
- Nikolaychuk V.I., Belchhazi V.Y., Bilyk P.P. *Spetspraktikum z fiziologii i biochimii roslin*, Uzhhorod, 2000, 210 pp. [Ніколайчук В.І., Белчгазі В.Й., Білик П.П. *Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин*. — Ужгород, 2000. — 210 с.]
- Oliver M. J., Tuba Z., Mishler B.D. The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants, *Plant Ecol.*, 2000, **151**, pp. 85–100.
- Oliver M.J., Velten J., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in Bryophytes: A reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats?, *Interg. Comp. Biol.*, 2005, **45**, pp. 788–799.
- Proctor M.C.F., Pence V.C. Vegetative tissues: Bryophytes, vascular 'resurrection plants' and vegetative propagules. In: *Desiccation and plant survival*. Eds H. Pritchard, M. Black, Wallingford, UK: CABI Publishing, 2002, pp. 207–237.
- Proctor M.C.F., Oliver M.J., Wood A.J., Alpert P., Stark L.R., Cleavitt N.L., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in Bryophytes: A review, *Bryologist*, 2007, **110**, pp. 595–621.
- Proctor M.C.F. Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology*. Eds B. Goffinet, A.J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009, pp. 237–268.
- Romanyuk N., Tsvilynyuk O., Mykyeyevych I., Terek O. *Fiziologiya roslin. Metodichni vkazivky do laboratornykh robot z maloho praktykumu dlia studentiv biologichnoho fakultetu*, Lviv: Vyd-vo L'viv. nats. un-tu im. Ivana Franka, 2003, 84 pp. [Романюк Н., Цвілинюк О., Микієвич І., Терек О. *Фізіологія рослин. Методичні вказівки до лабораторних робіт з малого практикуму для студентів біологічного факультету*. — Львів: Вид-во Львів. нац. ун-ту ім. Івана Франка, 2003. — 84 с.]
- Sadasivam S., Manickam A. *Biochemical methods*, New Delhi: New Age International, 2007, 284 pp.
- Shaw A.J., Szövényi P., Shaw B. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants, *Amer. J. Bot.*, 2011, **98**(3), pp. 352–369.
- Stark L.R., Brinda J.C., McLetchie D.N., Oliver M.J. Extended periods of hydration do not elicit dehardening to desiccation tolerance in regeneration trials of the moss *Syntrichia caninervis*, *Inter. J. of Plant Sci.*, 2012, **173**, pp. 333–343.
- Stark L.R., Greenwood J.L., Brinda J.C., Oliver M.J. The desert moss *Pterygoneurum lamellatum* (Pottiaceae) exhibits an inducible ecological strategy of desiccation tolerance: effects of rate of drying on shoot damage and regeneration, *Amer. J. Bot.*, 2013, **100**(8), pp. 1522–1531.
- Tao Y., Zhang Y.M. Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation: Implications for desiccation tolerance, *J. Plant Research*, 2012, **125**, pp. 351–360.
- Tuba Z., Csintalan Z., Proctor M.C.F. Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration, *New Phytologist*, 1996, **133**, pp. 353–361.

Рекомендує до друку

Надійшла 07.09.2015 р.

I.В. Косаківська

Лобачевская О.В., Бойко И.В. **Морфофизиологические приспособления мхов *Funaria hygrometrica* и *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) к периодическому высушиванию.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 559—565.

Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Стефаника, 11, г. Львов, 79005, Украина

Определены особенности морфофизиологических приспособлений мхов *Funaria hygrometrica* Hedw. и *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. к периодическому высушиванию в контролируемых условиях. Увеличение содержания хлорофилла *b*, каротиноидов и повышение прочности пигмент-белковых комплексов свидетельствует об их важной роли в защите фотосинтетической системы в условиях высушивания. Толерантность к высушиванию может индуцироваться как длительным его периодом, так и кратковременным, на что указывает увеличение синтеза метаболически активных веществ. Установлено, что периодическое длительное высушивание значительно ускоряет стадию восстановления жизнедеятельности моховых дерновинок, вероятно, вследствие постепенного закаливания растений.

Ключевые слова: толерантность, высушивание, пигментная система, осмопротекторы, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*.

Lobachevska O.V., Boiko I.V. **Morphological and physiological adaptation of the mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) to periodic desiccation.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 559—565.

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Science of Ukraine
11, Stefanyk Str., Lviv, 79005, Ukraine

The features of morphological and physiological adaptation of the mosses *Funaria hygrometrica* Hedw. and *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. to periodic drying under controlled conditions are determined. The increase in chlorophyll *b* and carotenoids content, improving the strength of pigment-protein complexes, indicates their important role in protecting the photosynthetic system under drying conditions. Desiccation tolerance can be induced both by long- and short-term drying, as indicated by increased synthesis of metabolically active substances. It was found that the periodic long-term drying significantly accelerates the recovery of vital functions of moss turfs, probably due to gradual hardening of the plants.

Key words: tolerance, desiccation, pigment system, osmoprotectors, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*.

НОВІ ВИДАННЯ

Устименко П.М., Дубина Д.В., Фельбаба-Клушина Л.М. Рослинність верхів'я долини Тиси (Закарпатська область). Сучасний стан, фітоценорізноманітність, антропогенна трансформація, охорона / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Ужгородський національний університет. — Ужгород: ТОВ «Іва», 2015. — 128 с.

У монографії узагальнено результати багаторічних досліджень рослинності долини верхів'я р.Тиси. Оцінено стан екосистем долини Тиси за показниками рослинного світу. Встановлено, що значні структурно-функціональні зміни охопили рослинний покрив не лише густонаселених районів, а й тих, природне середовище яких донедавна вважалося малопорушеним антропогенною діяльністю. Виявлено інтенсифікацію природокористування в місцях традиційної господарської діяльності і розширення зони експлуатації, включаючи ті природні комплекси, які виконують важливі захисні, регуляційні чи охоронні функції. Встановлено фітоценофонд основних типів рослинності: лісової — 77 асоціацій, чагарникової — 2, лучної — 69, болотної — 52, водної — 64 і визначено його раритетну компоненту.

Проаналізовано вплив провідних антропогенних факторів на екосистеми регіону, які спричиняють трансформацію рослинного покриву екосистем долини Тиси. Це рубки лісу, випасання й осушення земель. Таким чином, виявлено глибоку синантропізацію рослинного покриву регіону, запропоновано шляхи його збереження та відновлення.

Для широкого кола фахівців у галузі охорони довкілля, екології, фітоценології, органів місцевого самоврядування та виконавчої влади, працівників і студентів вищих навчальних закладів, членів неурядових екологічних організацій, викладачів.