

УДК 581.17:582.34

О. В. Лобачевська, Я. Д. Хоркавців

Інститут екології Карпат НАН України, Львів

ГРАВІЧУТЛИВІСТЬ В ОНТОГЕНЕЗІ МОХІВ

Визначено гравічутливість у нових видів мохів та проаналізовано особливості їхніх гравіморфозів на різних стадіях онтогенезу. Встановлено, що гравіреакції сприяють формуванню нового фенотипу і підвищенню фенотипної пластичності гаметофітної і спорофітної стадій онтогенезу бріофітів. Уперше показано, що гравітація сприяє активності вегетативного розмноження і відіграє важливу роль у реалізації репродуктивної стратегії мохів.

З розвитком космічної біології як об'єкт досліджень гравічутливості рослин почали використовувати мохи [5, 7, 11, 14, 22]. Бріофіти, як і судинні рослини, в ході еволюції виробили специфічні реакції на вплив гравітації, і протягом онтогенезу інколи кардинально змінюють орієнтацію росту відносно векторної дії земного тяжіння. На світлі протонема росте плагіотропно, а у темряві негативно гравітропно, що є найкоротшим шляхом столонів до світла. Перевагою мохів є й те, що гравіперцепція і ростова реакція на стадії протонеми не роз'єднані просторово і відбуваються в одній апікальній клітині. Листкостеблові пагони (гаметофори) верхоплідних бріофітів орієнтуються негативно гравітропно. Не змінюється напрям росту і на початку формування спорофіту, тоді як на завершальних стадіях, під час диференціації спорогенних тканин і формування коробочки у деяких гравічутливих видів ріст коробочки переорієнтовується на позитивно гравітропний. Зміна форми та просторової орієнтації спорогонів набули у мохів особливого значення, окрім того, вони є важливою таксономічною ознакою виду. Досліди на російському супутнику «Бион-11» і американській станції «Коламбія» за програмою «Шаттл-97» підтвердили перспективність дослідження клітинних механізмів гравіморфогенезу бріофітів, до того ж уперше було виявлено гравізалежні феномени — спіральний ріст протонеми та утво-

рення бруньок гаметофорів із апікальних клітин протонеми [2, 4, 18, 21].

Різносторонні дослідження гравічутливості проводили переважно на ювенільній протонемній стадії розвитку [1, 4, 22, 23], проте робіт про гравітропні реакції у процесі онтогенезу мохів значно менше [11, 21]. Невелика кількість видів бріофітів, які досі використовувались в експериментальних дослідженнях гравіреакцій, спонукала до пошуку нових гравічутливих видів, придатних для вивчення ролі гравітації в життєвій стратегії цієї групи вищих рослин.

Нашим завданням було визначити гравічутливість у нових видів мохів і проаналізувати участь гравітації у їхньому морфогенезі на різних стадіях онтогенезу.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Стерильну протонему і гаметофори отримували зі спор або регенерацією пагонів на поживному середовищі Кноп П з 0.2 % глюкозою. Після висіву спор протонему вирощували на світлі у люмінестаті з 16 год фотоперіодом у контрольованих умовах освітлення ($25\text{--}30\text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$), температури ($20\text{--}22\text{ }^\circ\text{C}$) і вологості (80–90 %). Через 7 діб протонемні дернини збирали у клубки і переносили у темряву для гравістимуляції на 5–7 діб. Одночасно ставили досліди з протонемою на клиностаті.

Для аналізу проростання спор чашки встановлювали під різними кутами до горизонталі — від 90° до 180° і 360° . Через добу у темряві утворювався

перший проросток, а через 48 год спостерігали появу другого проростка. Під світловим мікроскопом вимірювали кут між віссю у площині чашки та напрямом росту першого і другого ростка. Внаслідок регенерації гаметофорів у темряві на 10—12 добу отримували вторинну протонему, чашки з якою виставляли на 24 год на світло для диференціації бруньок. Аналізували особливості регенерації клітин гаметофорів: ріст вторинної протонеми, закладання бруньок та утворення пагонів.

Спостерігаючи за формуванням виводкових тілець на гравітропній протонемі *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson у темряві, на світлі (контроль) і клиностаті, визначали добу появи виводкових тілець та підраховували їхню кількість.

Проводили цитохімічні дослідження спорогонів *Bryum argenteum* Hedw. Спорогони, які перебували на різних стадіях розвитку, ізольовували від гаметофіту, і для аналізу крохмалю у статочитах фарбували розчином I_2KI . Визначали наявність та зони розподілу амілопластів упродовж росту ніжки спорогону і формування коробочки на світлі та після клиностатування.

Усі види мохів зібрано в околицях м. Львова, крім того, для порівняльних досліджень використано *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn. et al. з Антарктики. Досліди проводили у 3-кратній повторності і отримані дані опрацьовували статистично [6].

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХНІ ОБГОВОРЕННЯ

Визначено гравічутливість у восьми нових видів мохів. На підставі результатів аналізу цитологічних особливостей гравічутливих апікальних клітин — розміру й форми амілопластів, їхнього зонального розподілу і седиментації, а також швидкості росту — з'ясовано відмінності у диференціації та розвитку гаметофіту і спорофіту досліджуваних видів мохів. Для нових гравічутливих видів мохів визначено кореляцію між кількістю, розподілом амілопластів та швидкістю росту апікальних клітин (табл. 1). Установлено, що величина кута гравітропного згину прямо залежить від довжини зони седиментації амілопластів та швидкості росту стolonів протонеми.

Амілопласти в апікальній клітині мали різні розміри і форму: від округлих і овальних до ве-

ретенноподібних, від великих (2.5...3.0 мкм) до дрібних (0.3...0.5 мкм). Пластиди розподілялися по-різному: окремо один від одного або у вигляді скупчень. Великі округлі амілопласти переважали в зоні седиментації, вони осідали найактивніше під час зміни напрямку гравістимулу, тоді як дрібні, круглі пластиди зосереджені перед ядром, лише частково змінювали своє положення, а веретенноподібні поза ядром майже не осідали.

Установлено, що в апексі верхівкової клітини більшості досліджених видів є зона без пластид, де інколи міститься багато тілець Гольджі, які постачають екзоцитозні везикули до зони росту [11]. У видів *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp., *Leptobryum pyriforme*, *Bryum intermedium* (Brid.) Brandow у зоні верхівки апікальної клітини часто виявляли один великий, рідше два амілопласти, які не седиментували. Визначено, що майже 50 % апікальних клітин гравітропної протонеми *Dicranella cerviculata* мають верхівковий амілопласт, що не впливає на ступінь гравічутливості клітини і швидкість седиментації пластид. У *Dicranella cerviculata*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum argenteum* чітко проявляється седиментація амілопластів, у інших видів — *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp., *Bryum intermedium* вона незначна, що корелює з нижчою гравічутливістю протонеми.

Величина кута гравітропного згину у *Leptobryum pyriforme*, який вирізняється серед інших видів пришвидшеним ростом, за 8 год гравістимуляції досягав 60° (рис. 1, див. кольорову вклейку). Початок згину у *L. pyriforme* та переміщення пластид у напрямку дії сили тяжіння візуально можна було побачити через 0.5—1 год після гравістимуляції. Із збільшенням тривалості гравістимуляції зростала кількість амілопластів, які осідали донизу.

Підрахунок амілопластів в апікальних клітинах свідчить, що їх кількість істотно не відрізнялася між видами і не залежала від ступеня гравічутливості моху (табл. 1). Проведені дослідження підтверджують думку, що кількість амілопластів не визначає гравічутливості видів. Можна також стверджувати, що гравічутливість мохів зростає із підвищенням довжини зони седиментації пластид і зменшенням співвідношення довжин клітини і зони з амілопластами (D/d , табл. 1).

Таблиця 1. Показники гравічутливості апікальних клітин мохів

Вид	Кут гравітропного згину, град	Швидкість росту, мкм/год	Довжина клітини D , мкм	Довжина зони з амілопластами d , мкм	Кількість амілопластів	D/d
<i>Ceratodon purpureus</i>	85.5 ± 1.5	30.0	189.6 ± 10.8	113.2 ± 8.0	32.3 ± 1.5	1.67
<i>Dicranella cerviculata</i>	66.8 ± 3.2	25.1	185.2 ± 12.0	80.0 ± 4.1	27.5 ± 4.0	2.31
<i>Leptobryum pyriforme</i>	65.9 ± 1.8	24.2	211.2 ± 14.9	88.5 ± 4.3	26.0 ± 4.5	2.38
<i>Tortula truncata</i>	65.6 ± 2.9	20.0	198.0 ± 9.6	94.0 ± 8.0	27.1 ± 3.2	2.10
<i>Bryum argenteum</i>	41.1 ± 5.3	10.7	129.2 ± 4.7	54.9 ± 4.3	24.3 ± 1.1	2.35
<i>B. caespitium</i>	37.2 ± 1.7	18.0	130.0 ± 24.1	54.0 ± 3.2	25.1 ± 1.3	2.41
<i>B. intermedium</i>	33.3 ± 3.4	17.3	110.7 ± 6.0	44.8 ± 16.0	25.8 ± 1.8	2.47
<i>Dicranella varia</i>	36.7 ± 1.6	15.2	101.5 ± 2.0	36.4 ± 2.0	23.5 ± 1.5	2.79
<i>D. heteromalla</i>	36.2 ± 1.7	23.3	167.3 ± 5.7	39.2 ± 17.5	24.0 ± 1.4	4.27

Гравізалезний ріст протонеми є видоспецифічною ознакою. У *Funaria hygrometrica* Hedw. і *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. гравічутливими є проростки спор [8], а у *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Dicranella heteromalla*, *Barbula unguiculata* Hedw. лише з розвитком протонеми клітини починають реагувати на гравітацію [7]. Для таких видів мохів як *Dicranella heteromalla* і *D. varia* характерною є висока дисперсія кутів згину як негативно, так і позитивно гравітропних первинних ростків. Залежним від гравітації і світла для багатьох мохів є галуження клітин та кут нахилу галузок відносно осі росту ортотропного протонемного столону [9].

У кожній спорі перед проростанням визначали переважно по 5—8 амілохлоропластів, які ділилися, тому у ростках їхня кількість зростала до 10—12 (табл. 2).

Початково аполярні одноклітинні спори *C. purpureus* у темряві проростали позитивно гравітропним ризоїдом, а через добу з протилежного боку утворювався другий негативно гравітропний хлоронемний ріст. Спостереження за проростанням спор мохів ілюструє важливість гравіморфізму. Вісь першого поділу закладалася відповідно до вектора гравітації, але залежно від умов гравістимуляції: якщо змінили положення чашок із спорами відносно вектора гравітації на 90° або 360°, другий проросток утворювався в іншому місці — перпендикулярно до першого або поряд з ним (рис. 2, див. кольорову вклейку).

Таблиця 2. Вміст амілохлоропластів у спорах і ростках гравічутливих видів

Вид	Кількість амілохлоропластів		
	перед проростанням спор	у спорі з двома ростками	у двох первинних ростках
<i>Bryum argenteum</i>	4.1 ± 0.3	5.2 ± 0.3	5.7 ± 0.4
<i>B. caespitium</i>	4.6 ± 0.3	5.9 ± 0.2	6.3 ± 0.4
<i>Leptobryum pyriforme</i>	6.0 ± 0.3	8.7 ± 0.2	9.7 ± 0.4
<i>Dicranella cerviculata</i>	8.5 ± 0.3	10.0 ± 0.3	13.3 ± 0.5
<i>D. heteromalla</i>	5.6 ± 0.4	6.7 ± 0.4	7.2 ± 0.2
<i>D. varia</i>	4.9 ± 0.3	5.5 ± 0.4	6.7 ± 0.4
<i>Tortula truncata</i>	8.2 ± 0.4	9.9 ± 0.5	12.1 ± 0.5
<i>Ceratodon purpureus</i>	7.5 ± 0.4	10.1 ± 0.4	11.6 ± 0.5

Перед поділом клітини спостерігали гравізалезну міграцію ядра до місця майбутнього ростка. Порушення системи мікротрубочок анти-тубуліновими блокаторами інгібувало рух ядра і утворення ростка, що свідчить про участь цитоскелету у переміщенні ядра [14]. Подібний механізм гравіморфізму встановлено для детермінації дорзовентральної осі яйцеклітини *Fucus distichum* L. [20, 24]. Гравізалезний ріст як першого ризоїдного, так і другого хлоронемного ростків, слід розглядати як адаптивну реакцію, що сприяє закріпленню невеликих мохових рослин у субстраті, а головне — виходу на світло автотрофних клітин протонеми.

Гравічутливість проаналізованих видів відрізнялася залежно від стадій розвитку гаметофіту. Листкостеблові пагони *Leptobryum pyriforme* були менше гравічутливими ($32.3 \pm 1.3^\circ$), ніж протонема ($65.9 \pm 1.8^\circ$). Гравічутливість регенеративної протонеми, яка утворилася з пагонів, порівняно з протонемою із спор, знижувалася у *Bryum argenteum* і *Dicranella varia*. У *Bryum caespitium* Hedw. і *Tortula truncata* (Hedw.) Mitt., навпаки, гравічутливішою була регенеративна протонема з пагонів.

Численні столони вторинної протонеми утворювалися у темряві внаслідок регенерації гравістимульованої протонеми *Tortula modica* R. H. Zander (рис. 3, див. кольорову вклейку).

Одним із проявів гравіморфозів у мохів є формування на апікальних клітинах таких вторинних столонів бруньок гаметофорів (рис. 4, див. кольорову вклейку). Уперше це явище було відзначено для протонеми *T. modica* у досліді на космічному кораблі Shuttle'97 [2], а згодом для інших видів в умовах 1g і після клиностатування [3].

Відомо, що диференціація клітин протонеми і брунькоутворення залежать від фітогормонів [3, 10]. Передумовою їхнього формування є зменшення довжини клітин унаслідок пришвидшеного поділу ядра і утворення косих клітинних перетинок. Саме нахилом клітинних перетинок вирізняється стадія каулонами, клітини якої компетентні до розвитку гаметофорів. Каулономні клітини чутливі до цитокініну завдяки наявності білків посередників, яких немає у клітинах хлоронеми [12]. Установлено, що цитокінін в морфогенезі гравітропної протонеми деяких видів, і зокрема *T. modica*, проявляє певну специфічну дію залежно від сили тяжіння. Так, після гравістимуляції і перенесення протонеми із темряви на світло під впливом цитокініну спостерігали масове утворення бруньок на апікальних клітинах, чого зазвичай у нормі не відбувалося. Мабуть, гравітація підсилила атракцію і переміщення метаболітів до верхівки апікальної клітини, що сприяло фізіологічній поляризації клітини і локальній диференціації бруньок. Якщо вектор гравітації знімали клиностатуванням, унаслідок послаблення полярного транспорту фітогормонів бруньки закладалися по всій довжині столонів (рис. 4 в, г). Раніше встановлено, що гра-

віморфогенез двох цитотипів *T. modica* істотно відрізнявся співвідношенням фітогормонів [3]. На гаплоїдній протонемі активація бруньок була сильнішою, ніж на диплоїдній, окрім того, цитотипи відрізнялися морфологічно способом галузження. Зроблено висновок, що диплоїд, порівняно з гаплоїдом, має вищий ендогенний вміст ІОК і нижчий — цитокініну.

Досліджували вплив гравітації на просторову орієнтацію та морфогенез спорофіту мохів. Установлено, що спорогони формуються як біполярна структура з апікальним і базальним центрами росту, напрям якого змінюється відносно вектора гравітації. Унаслідок базального росту спорофіт вrostав у тканини гаметофіту, і на цій стадії орієнтувався негативно гравітропно. Активація апікального ростового центру збігалася з припиненням базального росту і переорієнтацією позитивно гравітропної реакції на негативну [7].

У зафарбованих J_2KJ ізольованих молодих спорогонах амілопласти переважно нагромаджувалися у клітинах стопи і верхньої апікальної ростової зони. На ніжках сформованих спорогонів виділялися локальні клітини (статоцити) з амілопластами (сталолітами). Під час росту ніжки спорогону статоцити розмішувалися окремими зонами, а перед формуванням коробочки відбувався перерозподіл статоцитів, і крохмальні зерна максимально нагромаджувалися у шийці коробочки (рис. 5, див. кольорову вклейку). Надалі саме у цій зоні ніжка спорогону згиналася, і найбільше амілопластів було на випуклому боці ніжки спорогону, а найменше — на увігнутому.

Горизонтальне клиностатування гаметофорів на стадії формування коробочки не лише знижувало реорієнтацію ніжки спорогону, а й інгібувало диференціацію тканин коробочки. Це впливало на завершення формування тканин коробочки, і, як наслідок, утворювалися лише ззовні зрілі коробочки з недиференційованою спорогенною тканиною або стерильними спорами. Після клиностатування часто змінювалася форма коробочки. У *Pohlia nutans* та *Bryum intermedium* утворювалися майже прямовисні коробочки без видимого згину ніжки спорогону, у *Bryum argenteum* замість симетрично-видовжених — кулясті, часто викривлені коробочки. Таким чином, гра-

візалежною є просторова орієнтація коробочок одних видів мохів, для інших — гравізалежним є формування видоспецифічних коробочок. Окрім того, що форма і просторова орієнтація коробочки є таксономічною ознакою, утворення схиленої коробочки є гравіадаптивною ростовою реакцією. У видів, які поселяються першими на порушених субстратах, із нахилених коробочок спори висіваються поблизу батьківських дернин, що завдяки локальному закріпленню і розростанню дернини сприяє швидкому заселенню мохами більшої території.

Окрім того, що гравітація та інші екологічні фактори беруть участь у регуляції морфогенезу бріофітів на різних стадіях онтогенезу [3, 21, 23], земне тяжіння впливає і на репродуктивну стратегію мохів. Важливою формою репродуктивної біології мохів є регенераційна здатність як найпростіший і водночас найпоширеніший спосіб вегетативного розмноження [16, 17]. З огляду на морфогенез суть регенерації мохів полягає в тому, що у певних умовах будь-яка ізольована клітина гаметофіту чи спорофіту може утворити вторинну протонему (зі спорофіту диплоїдну), на якій швидше, ніж на первинній протонемі зі спор, розвиваються листкостеблові пагони і відновлюється цілісність дернин.

На основі дослідження регенерації гаметофітів двох форм *Bryum pseudotriquetrum* із відмінних екологічних умов встановлено, що гаметофори з Антарктики чутливіші до впливу гравітаційної сили: регенерантів під час гравістимуляції утворювалося більше, ніж у моху зі Львова (рис. 6, див. кольорову вклейку). Натомість протонема *B. pseudotriquetrum* з Антарктики менш чутлива, ніж зі Львова. На гаметофорах антарктичної форми *B. pseudotriquetrum* після гравістимуляції утворювалися численні спеціалізовані виводкові бульбочки, тоді як у моху зі Львова — на ризоїдах протонеми.

Отримані результати свідчать, що гравічутливість *B. pseudotriquetrum* на різних стадіях онтогенезу формується залежно від екологічних умов. Мабуть, адаптація до умов короткого вегетаційного періоду Антарктики сприяла підвищенню гравічутливості гаметофітів моху та гравізалежного вегетативного розмноження. Таким чином,

завдяки участі гравітації у формотворчих процесах сформувалися відмінності у життєвій стратегії обох форм *B. pseudotriquetrum*. У зв'язку з тим гравівідчуття гаметофітів збереглося у життєвій стратегії *B. pseudotriquetrum* як надійний засіб для забезпечення тропізмів та розмноження в умовах впливу стресових абіотичних факторів Антарктики. Лише утворення негативно гравітропних гаметофітів і вегетативне розмноження виводковими бульбочками, а не гравічутливість протонемної стадії, могли забезпечити виживання рослин і розмноження під час короткотривалого весняного періоду Антарктики.

Зазвичай більшість однодомних видів мохів розмножуються спорами, однак безстатева репродукція є ключовим фактором життєвої стратегії дводомних видів та ефективним механізмом швидкого заселення і закріплення рослин на порушеній території [15]. Уперше для гравічутливого виду *Leptobryum pyriforme* встановлено, що розвиток виводкових тілець як органів вегетативного розмноження і запасання поживних речовин — явище гравізалежне. Показано, що у темряві виводкові тільця *L. pyriforme* утворюються значно швидше і удвічі у більших кількостях, ніж на світлі (рис. 7, див. кольорову вклейку). Після клиностатування дернин *L. pyriforme* виводкові тільця утворювалися із запізненням і менше порівняно з гравістимульованою дерниною.

На нашу думку, *L. pyriforme* слід виділити серед проаналізованих видів завдяки високій швидкості росту і розвитку, а також різноманітності гравізалежних ростових реакцій.

ВИСНОВКИ

Просторова орієнтація органів гаметофіту і спорофіту мохів є гравізалежним процесом.

Визначено особливості гравіреакцій мохів на різних стадіях онтогенезу, які сприяють формування нового фенотипу і підвищенню фенотипної пластичності.

Уперше показано, що гравітація відіграє важливу роль у реалізації репродуктивної стратегії мохів унаслідок зміни гравічутливості окремих стадій онтогенезу і активації вегетативного розмноження.

1. Демків О. Т., Хоркавців Я. Д., Кардаш А. Р. и др. Взаимодействие света и гравитации в ростовых движениях протонемы мхов // Физиол. растений. — 1997. — 44, № 2. — С. 205—211.
2. Демків О. Т., Кордюм Е. Л., Таїрбеков М. Г. та ін. Гравіморфогенез протонемі листяних мохів // Доп. НАН України. Сер. Біол. — 1998. — № 7. — С. 163—166.
3. Демків О. Т., Кордюм Е. Л., Хоркавців Я. Д. та ін. Умови гравітації — експериментальна база для пізнання закономірностей морфогенезу рослин в гравітаційному полі // Космічна наука і технологія. — 2006. — 12, № 5/6. — С. 30—35.
4. Демків О. Т., Хоркавців Я. Д., Кияк Н. Я. та ін. Вплив гравітації на фотоморфогенез протонемі *Pottia intermedia* (Turn.) Furnr., Pottiales // Укр. бот. журн. — 2005. — 62, № 3 — С. 329—337.
5. Демків О. Т., Хоркавців Я. Д., Пундяк О. І. Гравітація як формотворчий фактор розвитку мохів / Физиология растений: проблемы и перспективы развития. — Київ: Логос, 2009. — Т. 2. — С. 403—408.
6. Лакін Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
7. Лобачевська О. В. Нові види мохів з гравітропною протоневою // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Темат. зб. Ін-ту екології Карпат НАН України. — Львів: Ліга-Прес, 2006. — Вип. 6. — С. 137—143.
8. Пундяк О. І., Демків О. Т., Хоркавців Я. Д., Багріїв Б. Б. Полярність проростання спор *Funaria hygrometrica* Hedw. // Космічна наука і технологія. — 2002. — 8, № 1. — С. 96—100.
9. Хоркавців Я. Д., Кияк Н. Я., Кім Н. А. Гравізалежний морфогенез мохів // 14-та Укр. конф. з космічних досліджень (8—12 вересня 2014 р., Ужгород). — Ужгород, 2014. — С. 71.
10. Vorp M. Development Physiology of Bryophytes // New Manual / Ed. R. V. Schuster. — The Hattori Bot. Lab., Nichinan, 1983. — P. 276—324.
11. Chaban Ch. I., Kern V. D., Ripetskyj R. T., et al. Gravitropism in caulonemata of the moss *Pottia intermedia* // J. Bryol. — 1998. — 20. — P. 287—299.
12. Cove D., Bezanilla M., Harries Ph., Quatrano R. Mosses as model systems for the study of metabolism and development // Ann. Rev. Plant Biol. — 2006. — 57. — P. 497—520.
13. Demkiv O. T., Khorkavtsiv Ya. D. Pundiak O. I. Changes of protonemal cell growth related to cytoskeleton organization // Cell Biology International. — 2003. — 27, N 3. — P. 187—189.
14. Demkiv O. T., Kordyum E. L., Kardash O. R., Khorkavtsiv O. Ya. Gravitropism and phototropism in protonemata of the moss *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. // Adv. Space Res. — 1999. — 23, N 12. — P. 1999—2004.
15. Frey W., Kürschner H. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes // Flora. — 2010. — 4, N 20. — P. 1—12.
16. Glime G. M. Ecophysiology of development: fragment / Bryophyte ecology // 2006 http://www.bryoecol.mtu.edu
17. Graf M. D., Rochefort L. Moss Regeneration for Fen Restoration: Field and Greenhouse Experiments // Restoration Ecology. — 2008. — P. 1—10.
18. Kern V. D., Schwuchow J. M., Reed D. W., et al. Gravitropic moss cells default to spiral growth on the clinostat and in microgravity during spaceflight // Planta. — 2005. — 221. — P. 149—157.
19. Lobachevska O. V., Demkiv O. T., Ripetskyj R. T. Influence of gravity on spatial orientation and morphogenesis of moss sporophytes // Adv. Space Res. — 1998. — 21, N 8/9. — P. 1141—1144.
20. Nick P. Microtubule, signalling and abiotic stress // Plant J. — 2013. — 75 (2). — P. 309—323.
21. Ripetskyi R. T., Kit N. A., Chaban Ch. I. Influence of gravity on the photomorphism of secondary moss protonemata // Adv. Space Res. — 1999. — 23, N 12. — P. 2005—2010.
22. Sack F. D. Plant gravity sensing // Int. Rev. Cytol. — 1991. — 127. — P. 193—252.
23. Schwuchow J. M., Kern V. D., White N. J., Sack F. Conservation of the plastid sedimentation zone in all moss genera with known gravitropic protonemata // J. Plant Growth Regul. — 2002. — 21. — P. 146—155.
24. Sun H., Basu S., Brady S. R., et al. Interaction between auxin transport and the actin cytoskeleton in developmental polarity of *Fucus distichus* embryos in response to light and gravity // Plant Physiol. — 2004. — 135. — P. 266—278.

Стаття надійшла до редакції 27.10.14

О. В. Лобачевская, Я. Д. Хоркавців

ГРАВИЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ В ОНТОГЕНЕЗЕ МХОВ

Определена гравичувствительность новых видов мхов и проанализированы особенности их гравиморфозов на различных стадиях онтогенеза. Установлено, что гравиреакции способствуют формированию нового фенотипа и индуцируют повышение фенотипической пластичности гаметофитной и спорофитной стадий онтогенеза бриофитов. Впервые показано, что гравитация стимулирует вегетативное размножение и несомненно играет важную роль в реализации репродуктивной стратегии мхов.

О. V. Lobachevska, Ya. D. Khorkavtsiv

GRAVISENSITIVITY IN THE MOSS ONTOGENESIS

Graviseensitivity in new moss species was determined and some peculiarities of their gravimorphoses on different stages of the ontogenesis were analyzed. It was established that gravireactions promote the formation of new phenotype and increase in phenotypic plasticity of the gametophytic and sporophytic stages of bryophytes ontogenesis. It was shown for the first time that gravity facilitates vegetative reproduction activity and plays an important role in the realization of reproductive strategy of mosses.

До статті В. В. ГНАТУШЕНКА та ін.

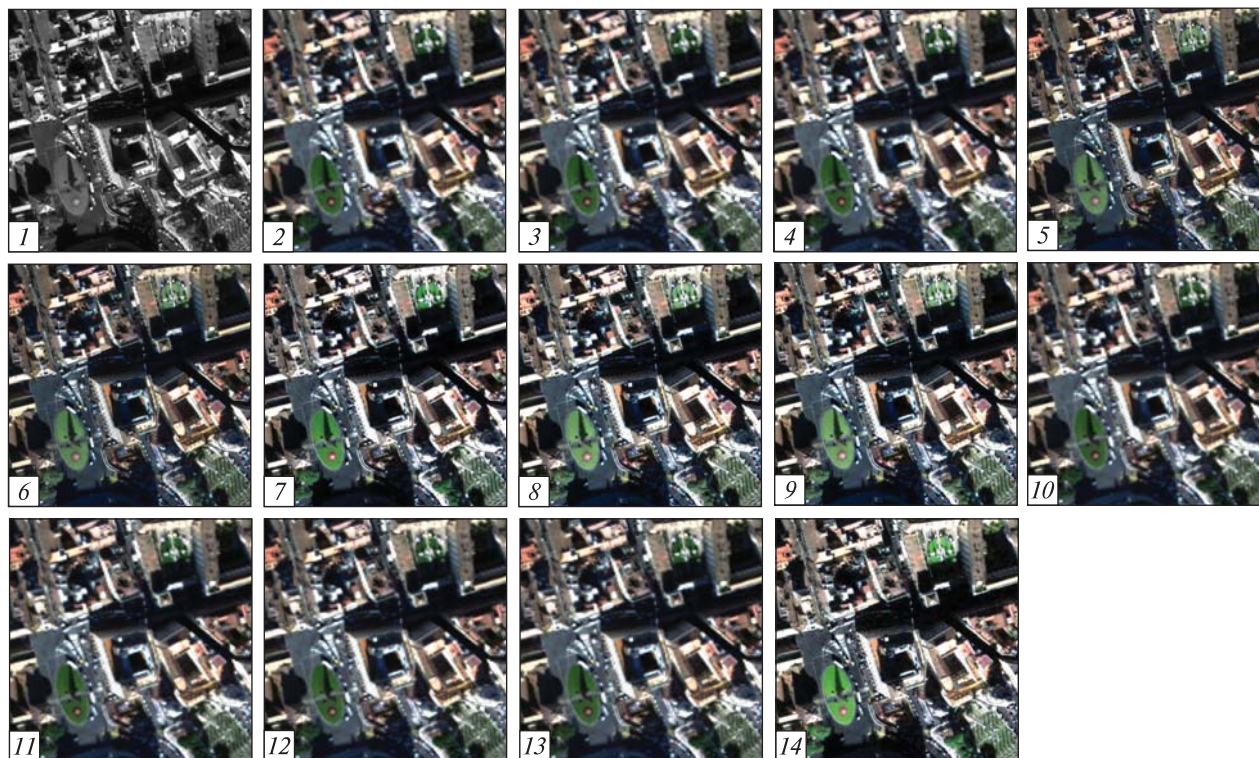


Рис. 2. Фрагменти супутникових зображень: 1 — первинне панхроматичне, 2 — первинне мультиспектральне, 3 — синтезоване за методом головних складових, 4 — за методом незалежних складових, 5 — за лінійною IHS-моделлю, 6 — за нелінійною IHS-моделлю, 7 — за методом HSV, 8 — за методом Брові, 9 — за методом Грама — Шмідта, 10 — з використанням вейвлетів Хаара, 11 — вейвлетів Добеші, 12 — вейвлетів Койфмана, 13 — симлетів, 14 — синтезоване за запропонованою технологією

До статті О. В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Я. Д. ХОРКАВЦІВ

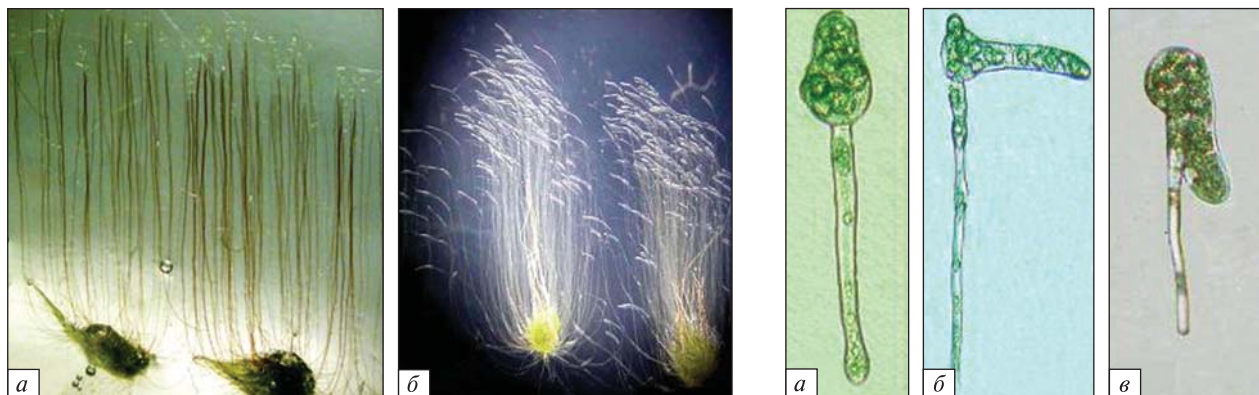


Рис. 1. Негативно гравітропна протонема (а) і гравітропний згин (б) столонів *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson

Рис. 2. Орієнтація проростків *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. залежно від вектора гравістимулу: а — спора з ризи́дом, який направлений донизу, та хлороне́мою, що росте догори; б, в — після переорієнтації чашки на 90° і 360° утворився другий хлоронемний рости́к, який росте перпендикулярно (б) або паралельно до ризи́да (в)



Рис. 3. Вторинна гравітропна протонема гравістимульованих гаметофорів *Tortula modica* R. H. Zander (стрілка вказує на клітини основи листка, що регенерують найчастіше)

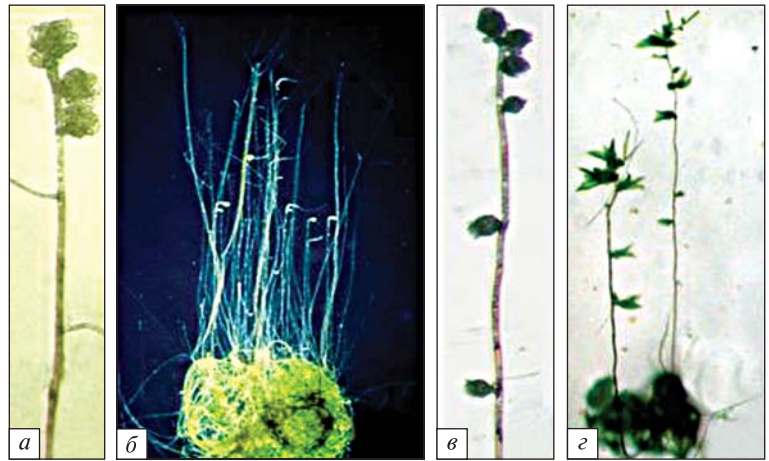


Рис. 4. Утворення бруньок гаметофорів у *Tortula modica* R. H. Zander залежно від дії гравітації: а, б — на верхівкових клітинах протонемі в умовах 1g; в, г — вздовж протонемних столонів після клиностакування



Рис. 6. Негативно гравітропні гаметофори і протонема *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn. et al. з Антарктики (а, б) та Львова (в)

◀ **Рис. 5.** Формування спорогонів *Bryum argenteum* Hedw. в умовах 1g: стрілками позначено місця максимального нагромадження крохмалю у ніжках спорогону та шийці коробочки

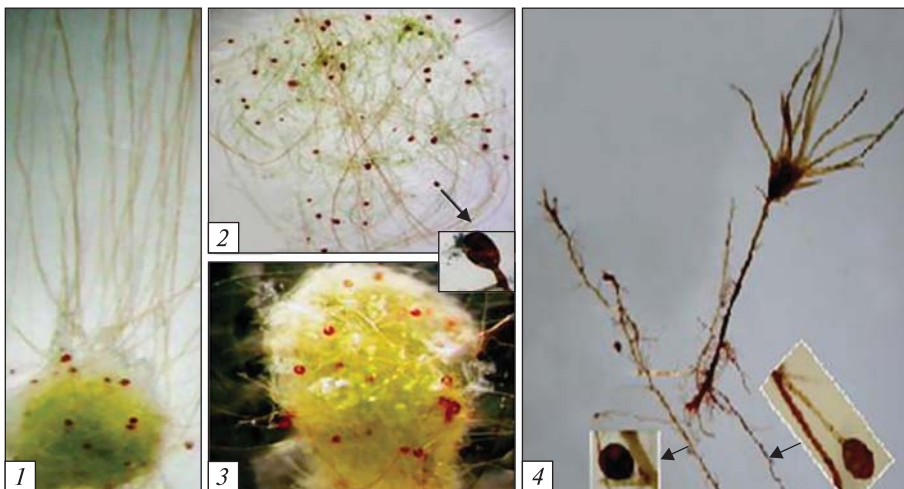


Рис. 7. Виводкові тільця *Loptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson: 1 — гравітропна протонема, 2 — інтенсивніше утворення виводкових тілень на гравітропній протонемі у темряві, ніж на світлі (3), 4 — пагін з ризоїдними виводковими тільцями