

О. В. Лобачевська, Я. Д. Хоркавців, Н. Я. Кияк, Н. А. Кіт, І. С. Данилків

Інститут екології Карпат Національної академії наук України, Львів

ГРАВІМОРФОГЕНЕЗ ГАМЕТОФІТУ МОХІВ

Орієнтація росту бокових гілок протонеми визначається кутом нахилу відносно вектора земного тяжіння. Модуляція сигнальної системи ІОК і перерозподіл ауксину послаблює ендогенну протидію гравітропізму, посилюючи плагіотропний ріст. Рух ядра в клітинах протонеми корелює з ініціацією нової зони росту залежно від векторної сили тяжіння. Очевидно, в компетентних до галузження клітинах протонеми сигнал індукує швидше переміщення ядра і координує мітотичний поділ та ріст клітинної стінки. Гравіморфогенез апікальних клітин залежить як від спектрального складу світла, так і гормонального балансу. Модифікація ефекту світла кінетином підтверджує взаємодію фото- і гормональної систем гравірегуляції. Встановлено, що на гравічутливість апікальних клітин впливає значення рН. Протонема мохів адаптується до гравітації та інших екологічних чинників зміною морфологічної структури — збільшенням активності галузження, кількості бруньок і органів вегетативного розмноження та пришвидшенням їхнього розвитку.

Ключові слова: гравіморфогенез, фітогормони, світло.

Рослини коректують свій ріст відносно світла і гравітації завдяки фото- та гравітропізмам, що є визначальним для детермінації габітусу рослин. Форму галузження і орієнтацію росту латеральних гілок вищих рослин визначає гравізалежний кут нахилу гілок. Разом з іншими екологічними факторами гравітація впливає на біологію розвитку та репродуктивну стратегію бріофітів.

На світлі протонема мохів росте плагіотропно, орієнтуючись перпендикулярно до напрямку освітлення і гравітації, утворюючи радіально симетричні дернини. У темряві формується густий пучок вертикальних столонів орієнтованих негативно гравітропно до напрямку дії сили тяжіння. Диференціація клітин протонеми призводить до розвитку двох типів столонів — хлоронеми і каулонеми. Унаслідок поділів інтеркалярних клітин хлоронеми і каулонеми формуються бокові гілки, які ростуть і галузяться, утворюючи радіально симетричну протонемну дернину [6]. У

природному середовищі протонема адаптується до впливу мінливих екологічних чинників зміною морфологічної структури — збільшенням інтенсивності галузження, пришвидшеним розвитком бруньок і органів вегетативного розмноження. У стресових умовах розвиток гаметофіту забезпечується підвищеною активністю реакцій антиоксидантного захисту [4]. Система клітин протонеми мохів функціонує як інтегрований орган, їхня диференціація і морфогенез гаметофіту перебувають під контролем світла і сили гравітації [2].

Габітус рослин визначається передусім типом галузження головних і бокових гілок різного порядку. Кут нахилу бокових гілок рослин визначають як фундаментальний детермінант форми, він залежить від поляризаційної дії гравітації і коректується ІОК. Це — загальнобіологічне явище і приклад самоорганізації розвитку, що контролює структурну специфіку кута впродовж періоду онтогенезу рослин [14, 16, 17, 21].

Апікальна клітина протонеми — автономна система синтезу ауксину, який дифундує разом

з іншими метаболітами інгібіторної дії в субапикальні клітини, створює там гальмівне поле, унаслідок чого галузиться 3-4-та клітина столону. Проаналізовано вплив ауксину та інгібітора ауксинового транспорту N-1-нафтил-фталамової кислоти (НФК) на величину гравізалежного кута нахилу латеральних галузок протонеми *Ceratodon purpureus* Brid.

У контролі майже всі клітини протонеми *C. purpureus* галузяться і кут гравізалежного згину змінюється вздовж головного столону. В апікальній частині столону у 3—5-й клітині кут малий — 30—40°, в наступних інтеркалярних клітинах величина гравітаційного згину зростає до 60—80°, і ріст латеральних галузок в основі столону унаслідок протидії гравітації стає майже плагіотропним (рис. 1).

Після дії 1,0 мкМ ауксину кут згину відносно вектора гравітації збільшувався майже на 20° (рис. 2), а НФК у концентрації 10 мкМ загальмовувала вплив ауксину, і кут зменшувався приблизно на 10°. Унаслідок порушення транспорту ауксину відновлювалися гравічутливість апікальних клітин і гравізалежний кут латеральних галузок протонеми. Ефективність впливу фітотропіну на величину кута згину підвищувалася у базальному напрямі, і кут зменшувався на 15—20°. Очевидно, причиною нижчої гравічутливості і різної орієнтації бокових галузок вздовж столону є вміст ауксину, синтез якого зростає у клітинах, що галузяться, і в апікальних клітинах нових гілок.

Клиностакування стимулювало збільшення кута згину, тобто втрата поляризаційної дії гравітації інгібувала кут навіть більше, ніж ауксин. Отже, порушення вмісту або транспорту ауксину чи векторної дії гравітації призводило до зменшення протидії силі земного тяжіння, і в результаті — невертикального, майже плагіотропного росту латеральних гілок протонеми.

Отже, модуляція сигнальної системи ІОК за участю інгібітора транспорту ауксину ефективно впливає на величину гравізалежного кута згину латеральних гілок, який визначається ендогенною протидією автотропного і гравітропного росту [2]. Мабуть, взаємодія тропізмів забезпечує перерозподіл ауксину і, відповідно, орієн-

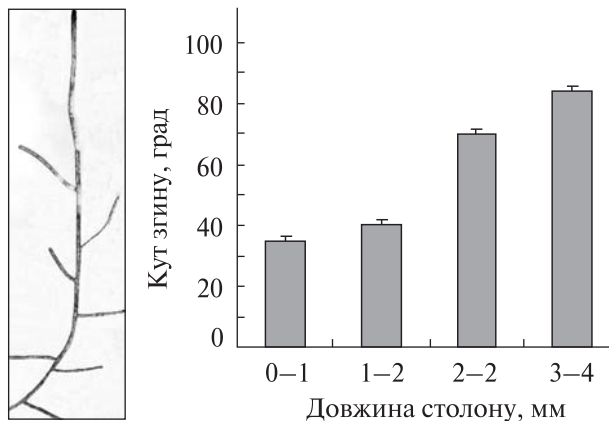


Рис. 1. Зміна гравізалежного кута бокових галузок *Ceratodon purpureus* від апікальної до базальної частини гравітропного столону; довжина столону 4 мм

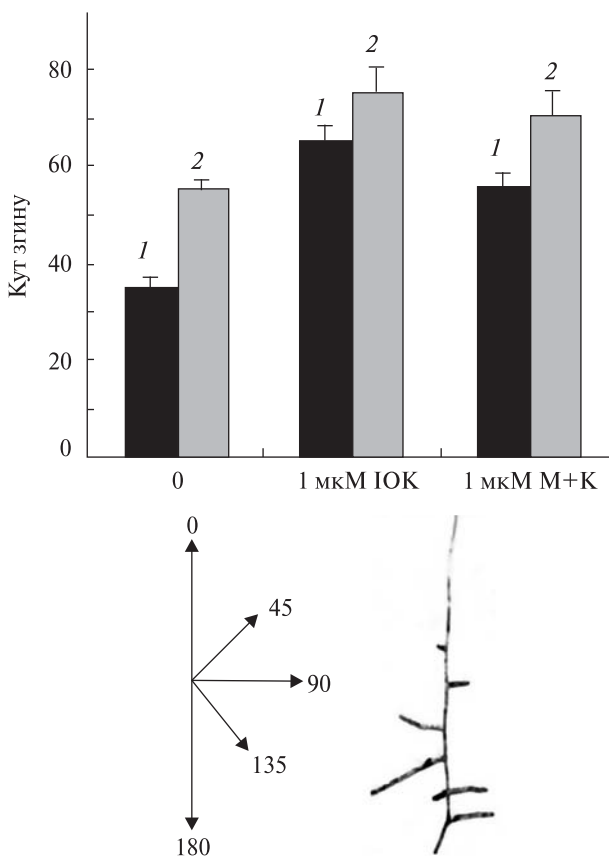


Рис. 2. Вплив фітогормонів на величину кута нахилу латеральних гілок *Ceratodon purpureus* в умовах сталі і зміненої гравітації: 1 — в контролі, 2 — в умовах кліностакування



Рис. 3. Напрямок росту латеральних галузок на протонемі *Ceratodon purpureus* залежно від орієнтації векторів світла та гравітації: *а* — вектори паралельні, коефіцієнт галуження 25.6 ± 1.8 (після клиностатування 24.3 ± 1.7), *б* — вектори перпендикулярні, коефіцієнт галуження 15.6 ± 1.1 (після клиностатування 22.8 ± 2.1)

тацію згину. У гравітропізмі протонеми мохів сигнальна система ауксину та іонів Ca^{2+} виконує поляризаційну функцію [8], тоді як для галуження та гравізалезного кута згину гілок ауксин є індуктором ростових процесів. Кут згину органу у певних екологічних умовах набуває особливого значення, щоб дістатися до джерел живлення — поживних речовин та води у ґрунті чи світла на поверхні субстрату. Можливість розділити гравітропну і антигравітропну дію та визначити роль ауксин-сигнальної системи може бути вагомою експериментальною базою, щоб продовжити дослідження і сформувати концептуальну основу анізотропного росту латеральних пагонів.

Генератором галуження протонеми є ядро і підвищена функціональна активність клітин, в яких здійснюється диференціація і ріст. Найбільш ймовірно, що місце закладання ростка — процес стохастичний, а програма галуження клітин немає чіткої часової залежності. Однак експериментально можна ініціювати передумови для розвитку ростів та змінити їхню локалізацію залежно від орієнтації векторів світла і гравітації. Як під впливом світла, так і за участю гравітації у певній ділянці клітині відбувається структурна і функціональна поляризація, яка завдяки множинній взаємодії клітинних компонентів призводить до локального росту клітинної стінки. Ініціатором таких процесів є ядро, яке рухається до місця галуження, інколи транслокація ядра випереджує його.

Експериментально встановлено, що в апікальній клітині ядро не є статолітом, як амілопласти, і не переміщується до основи клітини, якщо вектор гравітації змінили на 180° [23]. Проте якщо активували галуження у темряві низькою ($0.2 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2 \text{с}^{-1}$) інтенсивністю червоного світла і одночасно змінили вектор гравістимуляції, гілки закладалися залежно від напрямку дії гравітації (рис. 3). Приблизно на 2 год швидше і з обох боків клітинної стінки закладалися ростки на гравітропній протонемі, яка росла паралельно до вектора гравітації, порівняно з варіантом, коли вектор гравітації і напрям гравітропного росту не збігалися.

Очевидно, рух ядра знаходиться під дією гравітаційної сили, яка енергетично мобілізує транспортні системи для переміщення ядра [10, 18]. Часто ядро знаходилося у верхній частині клітини ще до того, як розпочався ріст клітинної стінки, інколи ядро продовжувало рухатися, а апекс галузки вже був чітко сформований (рис. 4). Частіше, аніж на протонемі зі світла, росток утворювався у верхній частині клітини гравітропної протонеми, майже під поперечною перетинкою. Таким чином, місце закладання латеральних галузок, яке можна розглядати як недетерміновану зону росту, модифікується впливом гравітаційної сили. Наразі механізми такого морфологічного ефекту вивчені мало.

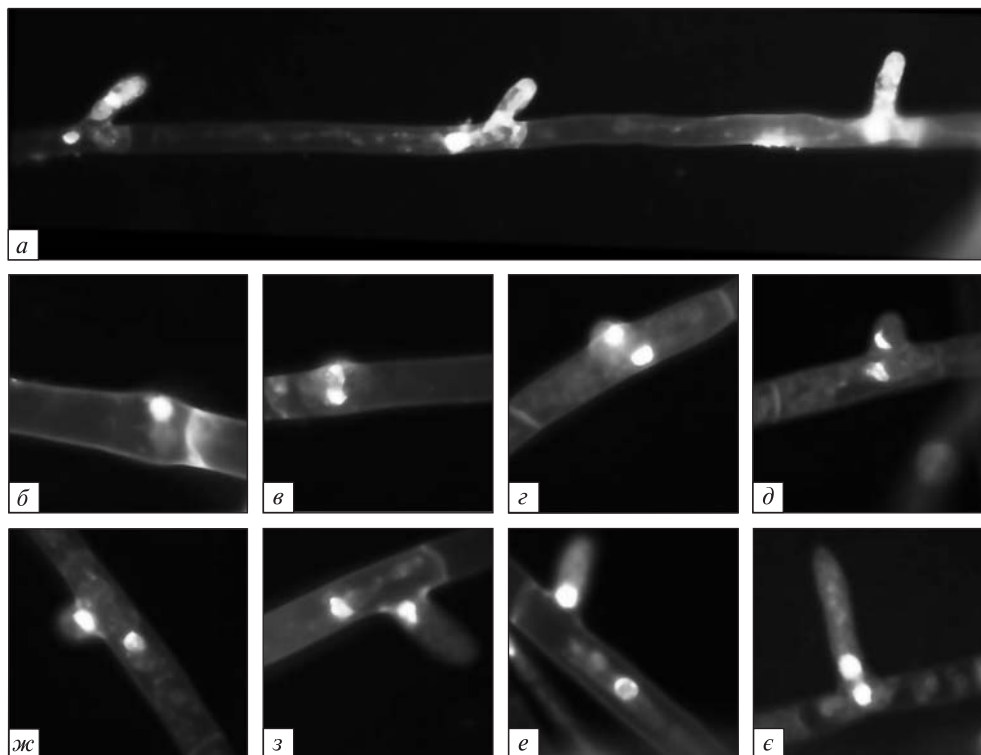


Рис. 4. Розміщення ядер, зафарбованих DAPI, у клітинах *Ceratodon purpureus* під час ініціації і росту латеральних галузок: а — столон протонеми, в якій погалузилися 3-я — 5-а клітина, ядро біля основи галузки; б, в, з — клітини на стадії ініціації галуження, ядро міститься у зоні формування галузки і поділилося; д—ж — ядро поділилося, і дочірня клітина галузки відділилася від материнської; е, е — галузки утворилися у верхній і середній частині клітини, на світлі (контроль)

Невідомо, як відбувається ініціація зони росту галузки, але виявилось, що, де б ристок не утворювався — саме туди із центра клітини в оточенні білків цитоскелету мігрує ядро. Локальне скупчення МТ цитоскелету знайдено у місці поділу клітини і формування ристка ще перед візуальним ростом клітинної стінки [11]. Чинниками, що визначають, чи буде клітина галузитися, є її розмір та поділ ядра. Поділ клітини латеральної галузки, як і апікальної клітини головного столону, відбувався за 8—9 год, тобто це та тривалість мітотичного поділу, яка підтримує стабільні (180—200 мкм) розміри клітин протонеми *Ceratodon purpureus*. В умовах мікрогравітації поділ та ріст клітин роз'єднані, а мітотичний цикл скорочується унаслідок змін тривалості періодів G_1 і G_2 [18], тому утворюються коротші клітини. Можна вважати, що мікрогравітація і зміна ве-

личини гравітаційної сили є стресовою екологічною умовою, що впливає на механізми клітинного циклу і росту. Гравітропний ріст під час мітозу припиняється або ж настає короткотривала реверсія унаслідок реорганізації МТ цитоскелету, що порушує механізми перцепції гравістимулу [10]. Очевидно, це може бути однією з причин, чому клітинна стінка до завершення першого поділу росте перпендикулярно до материнської клітини і лише після цього стає чутливою до гравітації та відновлює гравізалезну вісь росту [9].

Експериментально встановлено, що процес закладання бруньок гаметофорів контролюється фітогормонами [2]. В умовах дії гравітації він істотно пришвидшується та проявляється у перетворенні апікальних клітин гравітропної протонеми у бруньки гаметофорів. Можливо, ключову роль відіграє напрямлена дія гравітації, яка зу-

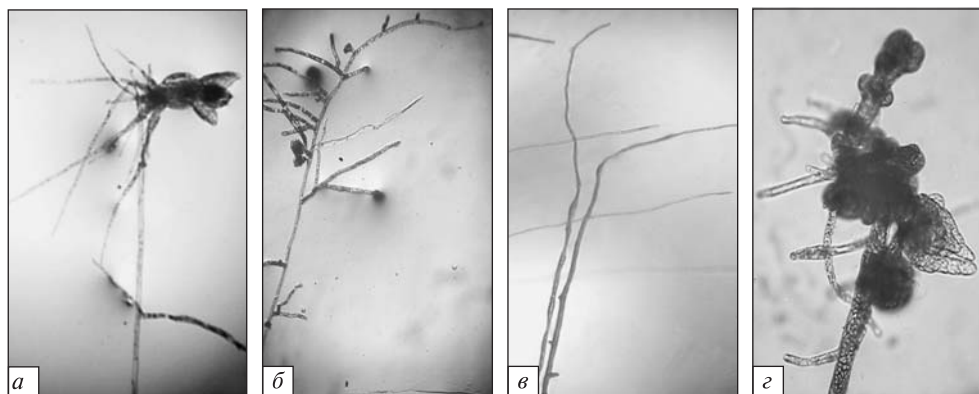


Рис. 5. Вплив 16-год освітлення та кінетину на формування бруньок на гравітропній протонемі моху *P. nutans*: *a* — червоне світло, *б* — синє світло, *в* — зелене світло, *г* — 10^{-6} М кінетин

Таблиця 1. Вплив світла різного спектрального складу на формування бруньок гаметофірів на гравітропній протонемі *P. nutans*

№	Варіант дослідю	Проаналізовано		Кількість бруньок	
		гаметофірів	столонів	апикальних	субапикальних
1	Контроль (біле світло)	50	260	113	85
2	Червоне світло (16 год)	50	275	138	58
3	Синє світло (16 год)	50	320	34	45
4	Зелене світло (16 год)	50	255	26	38
5	Кінетин (10^{-6} М)	50	270	168	101
6	Кінетин (10^{-6} М) + зелене світло (16 год)	50	255	43	84

мовлює акропетальний транспорт фітогормонів та формування атрагувального центру у верхівковій клітині протонемі, а світло, як потужний морфогенетичний фактор, впливає на механізми ендогенної регуляції рослинного організму. На сьогодні встановлено фоторегуляторні системи червоного та синього світла, а зелене світло вважається фізіологічно неактивним. У зв'язку з цим проаналізовано ефект різних спектрів світла на утворення бруньок на гравітропній протонемі *Pohlia nutans* (Hedw). Lindb.

16-год освітлення гравітропної протонемі червоним світлом посилювало брунькоутворення порівняно з контролем. Бруньки з'являлися на одну добу швидше, і зростала їхня кількість насамперед на апікальних клітинах протонемі (табл. 1, рис. 5). Освітлення синім світлом інгібувало апікальне брунькоутворення, але на-

томість в апексі верхівкових клітин протонемі формувалися численні ростові ініціали, з яких надалі розвивалися латеральні галузки (рис. 5, б). Причиною різного ефекту червоного і синього світла може бути їхня взаємодія з фітогормонами. Одним із механізмів дії червоного світла є активізація акропетального клітинного транспорту цитокінінів. Можливо, під впливом червоного світла посилилася атрагувальна дія апексу верхівкових клітин протонемі, що індукувало підвищення вмісту цитокінінів і компетенцію клітин до формування апікальних бруньок. Синє світло, навпаки, руйнувало градієнтний апікальний розподіл фітогормонів та ініціювало брунькоутворення переважно вздовж гравітропних столонів.

Зелене світло пригнічувало ріст столонів, їхнє галуження та сповільнювало гравіморфо-

генез протонеми (табл. 2). Закладання бруньок на апікальних клітинах затримувалося на 5—6 днів порівняно з контролем, і більшість бруньок утворювалося на інтеркалярних клітинах. Зелене світло активує збільшення вмісту абсцизової кислоти і знижує рівень цитокинінів, ІОК та гіберелінів у клітинах [1], що, мабуть, інгібувало морфогенез протонеми *P. nutans*.

Екзогенний кінетин істотно стимулював формування бруньок на гравітропній протонемі. Їхня кількість зростала майже в 1.5 рази порівняно з контролем. Окрім того, на окремих столонах утворювалося по 2—4 бруньки з однієї апікальної клітини. У випадку спільного впливу кінетину і зеленого світла істотно зменшувався негативний вплив світла. Це означає, що в основі регуляторної морфогенетичної дії зеленого світла є зміна транспорту та перерозподіл фітогормонів в клітинах гаметофіту мохів.

Таким чином, світло різних ділянок спектра істотно впливало на гравіморфогенез протонеми *P. nutans*: червоне — активувало апікальне брунькоутворення, синє — пришвидшувало закладання бруньок переважно на інтеркалярних клітинах, зелене — інгібувало розвиток бруньок на клітинах протонеми. Модифікація кінетином ефекту світла свідчить, що гормональна система контролює фоторегуляцію морфогенезу мохів.

Важливим ендогенним чинником внутрішньоклітинного метаболізму є рН цитозолу. Відомо також, що зміна рН середовища на 1 од. призводить до зміни інтрацелюлярного рН_i на 0.1 од. [13]. Величина рН_i відіграє важливу роль на ранніх стадіях сприйняття гравістимулу [12]. Визначено, що зниження рН_i від 5.5 до 4.5 протягом перших 2 хв гравістимуляції у клітинах кореневого чохлака *Arabidopsis thaliana* впливало

на гравііндукований сигналінг, який пов'язаний з Ca²⁺-залежною регуляторною системою, цитоскелетом, ендоплазматичним ретикулюмом та активністю ферментів [15].

Встановлено, що оптимальним для реалізації гравітропної реакції *P. nutans* є рН 7.0 (табл. 3). Через 24 год після гравістимуляції підлучення середовища до 9.0 призводило до зниження гравічутливості протонеми. Інгібувальний ефект на гравітропну реакцію протонеми *P. nutans* підвищувався і на середовищі з рН 4.5. Підвищення кислотності середовища до 5.5 у статочитах кореневого чохлака *Zea mays* гальмувало осідання амілопластів та знижувало гравічутливість коренів [15].

Важливу функціональну роль у реакції-відповіді на гравістимул виконує гваяколпероксидаза. Фермент локалізується у різних клітинних компартментах — цитозолі, вакуолях, клітинній стінці, задіяний у процесах росту і розвитку рослини, у реакціях стресу [20, 24]. Істотне підвищення пероксидазної активності у гравістимульованій протонемі *P. nutans* встановлено як унаслідок збільшення, так і зменшення рН середовища (табл. 2). Найбільшу активність ферменту в гравітропній протонемі та найнижчий кут гравітропного згину визначено на середовищі з рН 4.5. Очевидно, функціональна лабільність ферменту в умовах порушення клітинного гомеостазу активує компенсаторні внутрішньоклітинні системи, що підтримують сенсорну систему перцепції гравісигналу при дії негативних чинників. Участь пероксидази у гравітропних реакціях клітин протонеми *P. nutans* може бути проявом адаптаційних реакцій гаметофіту до зміни величини рН субстрату.

Як і брунькоутворення, проявом гравіморфогенезу є спіральна форма протонемної дернинки

Таблиця 2. Вплив рН середовища на гравічутливість протонеми *P. nutans* та активність гваяколпероксидази у гравістимульованій протонемі

Варіант досліду	Довжина протонемних фрагментів, мкм	Кут згину протонеми, град	Активність гваяколпероксидази, відн. од. /г маси с.р. /с
рН 4.5	289.1 ± 1.7	27.1 ± 0.1	74.5 ± 5.3
рН 7.0	735.2 ± 5.4	67.3 ± 0.5	35.8 ± 2.1
рН 9.0	611.8 ± 4.8	41.2 ± 0.3	52.5 ± 2.2

Таблиця 3. Вплив осмотично активних речовин на гравізаалежне формування виводкових тілець на 20-денній протонемі *Leptobryum piriiforme*

Умови досліджу	Кількість виводкових тілець, шт/дернину		
	після гравістимуляції, у темряві	на світлі	після кліностатування
Пролін, 1мМ	70 ± 1.3	65 ± 2.1	61 ± 3.3
ПЕГ, 3%	84 ± 2.7	40 ± 2.5	56 ± 3.1
ПЕГ, 5 %	18 ± 0.9	4 ± 0.4	9 ± 1.7
Пролін + 5 % ПЕГ	50 ± 3.1	30 ± 2.8	32 ± 1.2
Гравітропна протонема	60 ± 2.4	—	37 ± 2.9
Протонема зі світла	—	30 ± 2.0	—

мохів. Спіральність ініціюється нахилом клітинної перетинки під час мітозу апікальної клітини та диференціацією каулонемі з косими міжклітинними перетинками, що детермінує напрям спірального росту. Встановлено, що радіальний ріст протонемної дернини *Leptobryum piriiforme* Schimp. на низьких інтенсивностях білого світла і вищій концентрації середовища змінювався на спіральний фенотип дернини. Для одних видів мохів це граві-, для інших — світлозалежний морфогенез.

Окрім того, що гравітація та інші екологічні чинники беруть участь у регуляції морфогенезу бріофітів, земне тяжіння впливає на репродуктивну стратегію мохів. Мохи належать до групи толерантних до висушування рослин, здатних вегетативно розмножуватися в умовах водного дефіциту [7]. Важливою фізіологічною ланкою життєдіяльності рослин є гідротропізм. Дослідження гравічутливості коренів мутантних ліній *Arabidopsis thaliana* з низькою гідротропною реакцією свідчать, що такі рослини, на відміну від дикого типу, проявляють стійку гравітропну реакцію [22]. Завдяки взаємодії гідро- і гравітропізму корені *A. thaliana* в умовах низького водного потенціалу зазвичай проявляють високу гравічутливу реакцію і здатні підтримати водний режим клітин. У стресових умовах посухи осмотично активний пролін також сприяє підвищенню водного потенціалу клітин і зменшує рівень їхнього пошкодження [5].

Проаналізували вплив проліну і ПЕГ-6000 на гравізаалежне утворення виводкових тілець у во-

логолюбного виду *Leptobryum piriiforme* Schimp. Результати дослідження наведені у табл. 3. На гравітропній протонемі в усіх дослідках виводкових тілець утворювалося більше, ніж на світлі, а після кліностатування їх було менше, ніж в умовах сталої гравітації. Ефект проліну для гравітропної протонемі з темряви і протонемі, що росла на світлі, майже однаковий. 3 % ПЕГ, на відміну від проліну, істотніше впливав на розвиток виводкових тілець в умовах поляризаційної дії гравітації. Потенційно летальний вплив 5 % ПЕГ на утворення виводкових тілець у *L. piriiforme* завдяки проліну значно зменшувався. Отже, гравітація активувала метаболічну активність клітин і формування виводкових тілець як органів запасання вуглеводів. У стресових природних умовах зневоднення (симульованого в експерименті 5 % ПЕГ) гравітація може мінімізувати негативний вплив дефіциту води і мати вирішальне значення для вегетативного розмноження. Безперечно, ефективність гравітації під час порушення водного режиму залежить від стадій онтогенезу і особливостей морфогенезу рослин моху [7].

Таким чином, гаметофітна стадія розвитку мохів адаптується до гравітації та інших екологічних чинників унаслідок зміни морфологічної структури — збільшення інтенсивності галуження, кількості бруньок і органів вегетативного розмноження та пришвидшення їхнього розвитку, переходу радіального росту в спіральний, а також функціональною пластичністю — лабільністю пероксидаз в умовах мінливого рН_i.

1. Головацкая И. Ф. Регуляторная роль зеленого света в морфогенезе и гормональном балансе *Arabidopsis thaliana* (L.) Neunh. // Вестн. Томского гос. ун-та. — 2010. — № 8. — С. 43—57.
2. Демків О. Т., Хоркавців Я. Д., Кардаш А. Р. Полярність і клеточна диференціровка в процесі розвитку архегоніальних рослин // Аналітичні аспекти диференціровки. — М.: Наука, 1991. — С. 121—132.
3. Демків О. Т., Хоркавців Я. Д., Пундяк О. І. Гравітація як формотворчий фактор розвитку мохів // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. — Київ: Логос, 2009. — Т. 2. — С. 403—408.
4. Кияк Н. Я. Вплив іонів свинцю на ріст і окислювальний стрес гаметофіту *Funaria hygrometrica* Hedw. на різних стадіях розвитку // Чорноморський ботан. журн. — 2012. — 8, № 2. — С. 171—177.
5. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Е. Л. Кордюм, К. М. Сытник, В. В. Бараненко и др. — Киев: Наук. думка, 2003. — 277 с.
6. Лазаренко А. С. Вибрані праці / Ред. кол.: М. А. Голубець, І. С. Данилків, О. Т. Демків та ін. — Львів, 2001. — 229 с.
7. Лобачевська О. В., Рабик І. В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2012. — 60. — С. 145—155.
8. Хоркавців Я. Д., Демків О. Т. Вплив інгібіторів ауксинового транспорту на гравітропізм протонеми *Pohlia nutans* (Hedw.) // Космічна наука і технологія. — 2003. — 8. — С. 77—82.
9. Хоркавців Я. Д., Кияк Н. Я., Кім Н. Я. Гравізалежний морфогенез мохів // 14-та укр. конф. з космічних досліджень. — Ужгород, Київ, 2014. — С. 71.
10. 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.
11. Demkiv O. T., Khorkavtsiv Ya. D., Pundiak O. I. Changes of protonemal cell growth related to cytoskeleton organization // Cell Biol. Int. — 2003. — 27. — P. 187—189.
12. Fasano J. M., Swanson S. J., Blancaflor E. B., et al. Changes in root cap pH required for the gravity response of the *Arabidopsis* root // Plant Cell. — 2001. — 13. — P. 907—921.
13. Felle H. Short-term pH regulation in plants // Plant Physiol. — 1988. — 74. — P. 583—591.
14. Hangarter R. P. Gravity, light and plant form // Plant, Cell and Environment. — 1997. — 20. — P. 796—800.
15. Johannes E., Collings D. A., Rink J. C., Allen N. S. Cytoplasmic pH dynamics in Maize pulvinal cells induced by gravity vector changes // Plant Physiol. — 2001. — 127. — P. 119—130.
16. Kiss J. Z., Correll M. J., Mullen J. L., et al. Root phototropism: how light and gravity interact in shaping plant form // Grav. and Space Biol. — 2003. — 16. — P. 55—60.
17. Kordyum E. L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity // Plant Biology. — 2014. — 16, N 1. — P. 79—90.
18. Medina F.-J., Herranz R. Microgravity environment uncouples cell growth and cell proliferation // Plant Signaling & Behavior. — 2010. — 5, N 2. — P. 176—179.
19. Matía I., Conzález F., Herranz R. et al. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight // J. Plant Physiol. — 2010. — 167. — P. 184—193.
20. Prasad T. K., Anderson M. D., Stewart C. R. Localization and characterization of zeroxidases in the mitochondria of chilling-acclimated maize seedlings // Plant Physiol. — 1995. — 108. — P. 1597—1605.
21. Roychoudhry S., Bianco M. D., Kieffer M., et al. Auxin control gravitropic setpoint angle in higher plant lateral branches // Current Biology. — 2013. — 23. — P. 1497—1504.
22. Takanashi N., Yamazaki Y., Kobayashi A., et al. Hydrotropism interacts with gravitropism by degrading Amyloplasts in Seedling Roots of *Arabidopsis* and Radish // Plant Physiol. — 2003. — 132, N 2. — P. 805—810.
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. Vreeland V., Kwan N. Marine Algal Vanadium Peroxidase: Substratum Adhesion and Active recombinant Catalytic Domain // Thesis of Conf. "Peroxidase 99" (July 17—21, 1999, Columbus, Ohio USA). — Columbus, 1999. — P. 234—235.

Стаття надійшла до редакції 18.12.14

О. В. Лобачевская, Я. Д. Хоркавцев,
Н. Я. Кияк, Н. А. Кит, И. С. Данылкив

Институт экологии Карпат
Национальной академии наук Украины, Львов

ГРАВИМОРФОГЕНЕЗ ГАМЕТОФИТА МХОВ

Ориентация роста латеральных ветвей протонемы определяется углом наклона относительно влияния силы тяжести. Модуляция сигнальной системы ИУК и перераспределение ауксина ослабляет эндогенное противодействие гравитропизму, усиливая плагиотропный рост. Движение ядра в клетках протонемы коррелирует с инициацией новой зоны роста и ветвления в зависимости от вектора силы тяжести. Вероятно, в компетентных к ветвлению клетках протонемы грависигнал способствует перемещению ядра и влияет на координацию митотического деления и роста клеточной стенки. На гравиморфогенез апикальных клеток влияет как спектральный состав света, так и баланс фитогормонов. Модификация эффекта света под действием кинетина подтверждает взаимовлияние фото- и гормональной систем гравирегуляции. Установлено, что гравичувствительность апикальных клеток изменяется в зависимости от значения рН среды. Протонема мхов адаптируется к гравитации и другим экологическим факторам в результате изменения морфологической структуры — увеличения активности ветвления, количества почек и органов вегетативного размножения, а также ускорения их развития.

Ключевые слова: гравиморфогенез, фитогормоны, свет.

O. V. Lobachevska, Ya. D. Khorkavtsiv,
N. Ya. Kyiak, N. A. Kit, I. S. Danylkiv

Institute of Ecology of the Carpathians
of National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv

GRAVIMORPHOGENESIS GAMETOPHYTES OF MOSSES

The orientation of lateral branch growth is determined by the angle of inclination relative to the Earth's gravity vector. It was determined that modulation of IAA signal system and auxin redistribution reduces endogenous counteraction to gravitropism, increasing plagiotropic growth at the same time. Nucleus movement in protonemata cells correlates with the initiation of a new growth zone depending on gravity vector. Obviously, in the cells competent to branching protonemata the signal induces faster movement of the nucleus and coordinates mitotic division and growth of cell wall. Gravimorphogenesis of apical cells depends on the spectral composition of light and hormonal balance. Modification of light effect by kinetin confirms the interaction of photo- and hormonal graviregulation systems. It was established that pH_i value has an effect on the gravisensitivity of apical cells. Protonema of mosses adapts to gravitation and other ecological factors by changing its morphological structure — increasing the branching activity and the number of buds and vegetative organs of reproduction and accelerating their development.

Key words: gravimorphogenesis, phytohormones, light.