

УДК 582.32.575.17

DOI: 10.15587/2519-8025.2017.113540

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНА АДАПТАЦІЯ БРІОФІТІВ ДО ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ НА ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЯХ ВИДОБУТКУ СІРКИ

© Н. Я. Кияк, О. Л. Байк, Н. А. Кіт

Досліджено особливості морфологічної структури дернин, вміст компонентів вуглеводного обміну та активність ферментів-антиоксидантів у мохів *Bryum argenteum* Hedw., *Bryum caespiticium* Hedw. і *Brachytecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) Schimp. залежно від напруженості екологічних факторів на території відвалу видобутку сірки (Львівська обл., Україна). Оцінено вплив водного дефіциту на інтенсивність люмінесценції ядерної ДНК та рівень поліплоїдизації ядер апікальної меристеми листків моху *Bryum caespiticium*

Ключові слова: структура дернин, загальний вміст вуглеводів, крохмаль, розчинні цукри, пероксидаза, супероксиддисмутаза, люмінесценція ДНК, мохи

1. Вступ

У Львівській області унаслідок промислових розробок самородної сірки відбулася техногенна трансформація природного ландшафту, яка призвела до зміни рельєфу, рослинного та ґрунтового покриву на площі, що перевищує 74 км². Головною проблемою освоєння відвальних відкладів є їхня “неприродність”, а інколи й токсичність для біоти. Розвиток рослин на таких субстратах обмежують нестабільний водний режим, нестача основних елементів живлення (особливо азоту), висока щільність глин, слабка аерація, активні ерозійні процеси та інші чинники. Мохоподібні одними з перших оселилися на субстратах відвалів видобутку сірки і сформували з часом рясні, багатовидові обростання. У зв'язку з тим, важливе значення має вивчення механізмів адаптації піонерних видів рослин до мінливих екологічних факторів, які дають їм можливість колонізувати техногенно порушені субстрати.

2. Літературний огляд

Бріофіти, на відміну від судинних рослин, не мають ефективної системи регуляції водного режиму, гідратура їх клітин повністю залежить від зовнішніх умов. Ці рослини пристосовані до значних втрат вологи і висихання, а також здатні до швидкої регідратації, що свідчить про високу толерантність до тривалих періодів водного стресу. В умовах дефіциту вологи у бріофітів захисні функції виконують цукри, вільні амінокислоти, антиоксидантні системи, які зводять до мінімуму негативні наслідки зневоднення, та протеїни – гомологи LEA-білків судинних рослин, які синтезуються у відповідь на втрату вологи рослинним організмом унаслідок дії водного, осмотичного і низькотемпературного стресів [1]. Стійкість рослин до абіотичних стресорів пов'язана з експресією генів, які беруть участь в сигнальних або регуляторних системах, в запуску синтезу стресових білків та метаболітів. Показано, що функціональний стан ДНК рослин корелює з багатьма факторами зовнішнього середовища, такими, як температура, рівень інсоляції, посуха [2].

3. Мета та задачі дослідження

Мета дослідження – дослідити особливості морфо-фізіологічної адаптації піонерних видів мохів—

Bryum argenteum Hedw., *Bryum caespiticium* Hedw. і *Brachytecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) Schimp. до екологічних факторів на території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища, підпорядкованого Новояворівському державному гірничо-хімічному підприємству (ДГХП) „Сірка”-

Для досягнення мети були поставлені наступні задачі:

1. Дослідити морфологічну структуру мохових дернин залежно від умов місцезростань на території відвалу видобутку сірки.

2. Проаналізувати особливості метаболізму вуглеводів у мохів із різною толерантністю до дефіциту вологи.

3. Оцінити активність ферментів антиоксидантного захисту – пероксидази та супероксиддисмутази у пагонах мохів залежно від напруженості екологічних факторів на території відвалу.

4. Проаналізувати функціональний стан ДНК у клітинах моху *Bryum caespiticium* Hedw. залежно від екологічних умов на території відвалу видобутку сірки.

4. Матеріали та методи

На території відвалу № 1 для досліджень були відібрані домінуючі види мохів *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium* та субдомінантний вид *Brachytecium salebrosum*. Зразки мохів збирали на дослідних трансектах відвалу упродовж вегетаційного сезону. Для аналізу використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом та обчислювали у відсотках від ваги абсолютно сухої речовини [3]. Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках визначали за допомогою люксметра Ю 116.

Для аналізу морфологічної структури мохових дернин із дослідних ділянок відвалу відбирали по 50 зразків та вимірювали густоту дернин, висоту пагонів, довжину та ширину листка і клітин листової пластинки. Морфометричний аналіз рослин проводили на флуоресцентному моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Karl Zeiss).

Загальний вміст вуглеводів визначали фенолсульфатним методом після кислотного гідролізу проб [4]. Вміст водорозчинних вуглеводів, моноцукрів та

крохмалю оцінювали в одній наважці спектрофотометрично із застосуванням пікринової кислоти [4]. Для цього рослинний матеріал екстрагували у дистильованій воді при 40–50 °С протягом 1 год., охолоджували та центрифугували (4000 об/хв., 5 хв.). Для визначення суми водорозчинних вуглеводів до супернатанту додавали 10 % розчин HCl і витримували на киплячій водяній бані упродовж 5 хв. Для визначення крохмалю осад, сформований після центрифугування проб, гідролізували в 2 % HCl протягом 2 год на киплячій водяній бані. Реакційна суміш містила насичений розчин пікринової кислоти та 20 % розчин Na₂CO₃. Проби фотометрували за довжини хвилі 490 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus.

Для визначення активності бензидин-залежної пероксидази наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 0,1 М ацетатному буфері (рН 5,4) та центрифугували (15 хв., 4000 об/хв.). 2 мл ферментного препарату змішували з 0,5 % розчином бензидину та 0,1 М ацетатним буфером (рН 5,4). Якісну реакцію розпочинали внесенням 3 % розчину пероксиду водню. Через 5 хв проби фотометрували за довжини хвилі 412 нм. Активність фермента визначали у відносних одиницях на 1 г сирової маси [4].

Для визначення активності СОД рослинний матеріал екстрагували протягом 30 хв. у 0,15 М фосфатному буфері (рН 7,8). Супернатант, отриманий після центрифугування (10 хв., 5000 g), додавали до інкубаційного середовища, що містило 0,33 мМ ЕДТА, 0,4 мМ нітросиній тетразолій, 0,01 мМ феназинметасульфат та 0,8 мМ НАДФН. Оптичну густину розчину вимірювали спектрофотометрично за довжини хвилі 540 нм. Активність СОД виражали в умовних одиницях на мг білка за хв. [5].

Для аналізу функціонального стану ДНК використовували методику флуорохромування акридинним оранжевим (АО) за Р. Ріглером [6].

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично [7].

4. Результати досліджень та їх обговорення

На території відвалу видобутку сірки досліджувані види мохів приурочені до різних локалітетів

із досить відмінними мікрокліматичними умовами та відрізняються своєю водоутримуючою здатністю. Рослини *Brachytecium salebrosum* ростуть у мікропониженнях рельєфу, у вологих та затінених ділянках, де вологість субстрату навіть у спекотний літній період становила 32,5–38,7 %, а інтенсивність світла не перевищувала 70 тис. лк, тому менше залежні від водного дефіциту. Так само й дернини *Bryum caespiticium* ростуть у затінених місцях, формують низьку щільну дернину, яка має добру водоутримувальну здатність, тому вміст вологи у його дернинах навіть у спекотний період становив 65,3–85,8 %. Тоді як *Bryum argenteum* приурочений до відкритих сухих ділянок на схилах відвалу, тому часто зазнає висихання та фотоінгібування, оскільки у літні місяці вміст вологи у дернинах моху знижувався до 24,5–27,1 %. Для цього виду характерна життєва форма низької пухкої дернини.

На території відвалу кліматичні умови є досить контрастними. У весняні місяці зафіксовано найсприятливіший гідротермічний режим (температура на поверхні субстрату становила +14,2–+21,5 °С, інтенсивність світла 70–80 тис. лк, а вологість субстрату 46,2–58,4 %). Натомість у літній період амплітуда мінливості середніх температур на поверхні субстрату була у діапазоні 21,1–36,8 °С, а на вершині відвалу підвищувалася до +40,5 °С, інтенсивність світла – 100–110 тис. лк, а вологість субстрату зменшувалася до 4,8–14,2 %. Існування рослин у таких умовах суттєво залежало від механізмів, які захищають організм від висихання та фотоінгібування.

Водний режим мохів тісно пов'язаний з їх розмірами і життєвою формою, оскільки збереження вологи у моховому покриві залежить від кількості води в капілярах між пагонами у дернинці, яка характеризується певною структурою та щільністю. Щільність дернин мохів є вагомим індикатором їхнього життєвого стану і визначається головним чином видовою специфічністю мохів й екологічними умовами місцевиростання [8].

Для мохів *Bryum argenteum* і *Brachytecium salebrosum* встановлено збільшення кількості пагонів на одиницю площі на вершині, порівняно з основою (табл. 1).

Таблиця 1

Залежність морфометричних параметрів мохів *Bryum argenteum* і *Brachytecium salebrosum* від умов місцевиростання (вершина та основа північної експозиції) на території відвалу видобутку сірки

Місце росту	Висота пагонів, см	Розміри листків, мм		Розміри клітин листка, мкм		Густина пагонів, паг/см ²
		Довжина	Ширина	Довжина	Ширина	
<i>Bryum argenteum</i>						
Вершина	0,65±0,06	0,64±0,05	0,38±0,04	46,7±4,2	11,8±1,2	79,6±7,3
Основа	0,84±0,07	0,78±0,06	0,55±0,04	59,3±5,6	15,2±1,6	51,2±6,1
<i>Brachytecium salebrosum</i>						
Вершина	1,82±0,17	1,73±0,18	0,83±0,07	62,5±6,5	8,2±0,9	18,6±2,1
Основа	2,36±0,19	2,08±0,21	0,83±0,07	74,2±7,8	9,4±1,0	15,5±1,7

Наприклад, *Bryum argenteum* на вершині відвалу в умовах дефіциту вологи формував дернини з більшою густрою пагонів (79,6 пагонів/см²), порівняно з основою (51,2 пагонів/см²). Для *Brachytecium salebrosum* густина пагонів була менше мінливою і

збільшувалася на вершині в 1,2 рази порівняно з основою. Показник густоти дернинок у *Bryum argenteum* свідчить про значні екологічні можливості цього виду в освоєнні різних за рівнем зволоження місцевиростання. На вершині відвалу в умовах водного

дефіциту в обох досліджуваних видів спостерігалось суттєве сповільнення росту пагонів і зменшення розмірів листової пластинки: для *Bryum argenteum* відзначено тенденцію до звуження листків: довжина і ширина листової пластинки на вершині відвалу становила 0,64 мм і 0,38 мм, а в основі – 0,78 мм і 0,55 мм відповідно.

Для *Brachythecium salebrosum* розміри листової пластинки на вершині відвалу були меншими в 1,2 рази, порівняно з основою. Змінювалися і розміри клітин листка: довжина і ширина клітин листової пластинки для *Bryum argenteum* на вершині відвалу були значно меншими, порівняно з основою. Для *Brachythecium salebrosum* ці відмінності були менше вираженими, очевидно, через дещо сприятливіше умови локалітетів рослин цього виду.

Отримані результати дозволяють зробити висновки, що в несприятливих мікрокліматичних умовах на території відвалу дернини *Bryum argenteum* та *Brachythecium salebrosum* проявляли ознаки ксероморфності: мохи формували щільніші дернини з меншими листками на пагонах, що забезпечувало зниження випаровування вологи в умовах водного дефіциту. Ці дані узгоджуються з дослідженнями І. А. Гончарової [8] на дернинках сфагнових мохів, стійкість та стабільне функціонування яких визначається густотою пагонів, їх довжиною та розмірами листків.

У бріофітів важливим механізмом адаптації до водного дефіциту є збільшення концентрації розчинних вуглеводів, що забезпечує підвищення осмотичного потенціалу клітини, стабілізацію мембранних

структур і мінімізацію денатурації білків у стресових умовах. Показано, що досліджувані види мохів відрізнялися за загальним вмістом вуглеводів. Протягом вегетаційного сезону найбільшу кількість визначено у пагонах *Bryum argenteum* (948,4–1418,2 мкг/г маси с. р., причому у літні місяці вміст вуглеводів суттєво зростає (рис. 1). У *Brachythecium salebrosum* сумарний вміст карбогідратів був меншим (550,8–649,4 мкг/г маси с. р.) і незначно змінювався упродовж вегетації. Тобто, нагромадження вуглеводів у клітинах мохів залежало як від стресового навантаження, так і від видових особливостей рослин. Найвищі показники вмісту цих осмотично активних речовин у рослинах зафіксовано на вершині відвалу, де мікрокліматичні умови були найменше сприятливі для росту. Якщо порівнювати реакцію обидвох видів, то вищий вміст вуглеводів характерний для виду *Bryum argenteum* із життєвою формою низької пухкої дернини, який приурочений до місцевиростань із дефіцитом вологи. Крім того, вже сама структура дернини є пристосуванням для поглинання та утримання вологи за несприятливих умов водозабезпечення.

У пагонах *Brachythecium salebrosum* протягом вегетаційного сезону зафіксовано більшу частку крохмалю у сумарному пулі вуглеводів – 9,6–11,3 %. Тобто, в умовах несприятливого водозабезпечення для бріофітів характерна низька концентрація крохмалю, що зумовлено посиленням його гідролізу, причому інтенсивність цього процесу залежала від умов місцевиростань рослин, оскільки найнижчу частку полісахариду визначено у рослинах із вершини відвалу.

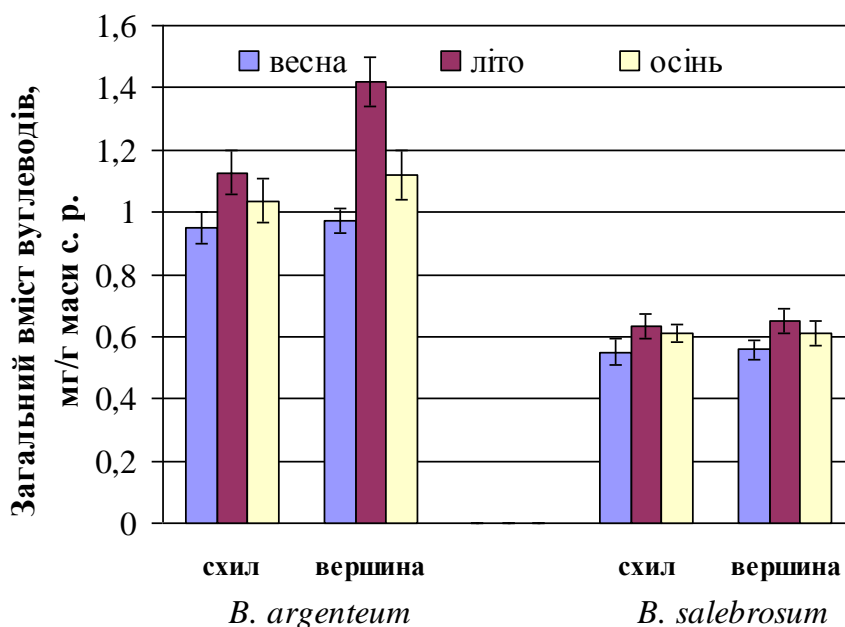


Рис. 1. Сезонна динаміка загального вмісту вуглеводів у пагонах мохів *Bryum argenteum* і *Brachythecium salebrosum* із вершини та схилу північної експозиції відвалу видобутку сірки

Відомо, що осмотичний стрес посилює гідроліз полімерних форм вуглеводів, передусім, крохмалю, оскільки для багатьох видів мохів, стійких до висушування, в умовах нестачі води характерними є високі концентрації моно- та дисукрів і низький вміст крохмалю [9]. Аналіз вмісту крохмалю

показав найнижчу концентрацію цього полісахариду у пагонах *Bryum argenteum* у літні місяці (77,9–89,4 мкг/г маси с. р., що становило 5,5–7,2 % від загального вмісту вуглеводів у рослинах) та незначне збільшення його концентрації у весняно-осінній період (табл. 2).

Таблиця 2

Вміст крохмалю та водорозчинних цукрів у пагонах мохів *Bryum argenteum* і *Brachytecium salebrosum* протягом вегетаційного сезону, мкг/г маси сирової речовини

Види мохів	Вміст крохмалю		Вміст водорозчинних вуглеводів	
	схил	вершина	схил	вершина
<i>B. argenteum</i>				
весна	98,8±6,5	94,5±6,1	222,1±17,5	231,5±18,2
літо	89,4±7,2	77,9±5,1	352,4±24,1	398,8±26,8
осінь	91,5±5,4	85,4±4,3	243,2±15,7	248,8±21,2
<i>B. salebrosum</i>				
весна	60,8±3,8	63,5±4,8	90,5±7,5	93,9±8,5
літо	61,6±4,2	62,2±4,5	125,1±9,4	129,6±10,4
осінь	66,5±4,7	69,2±5,2	106,1±7,9	104,8±9,1

Оскільки кінцевими продуктами гідролізу крохмалю є низькомолекулярні вуглеводи, досліджено вміст розчинних цукрів у пагонах досліджуваних видів мохів упродовж вегетаційного сезону. У *Bryum argenteum* зафіксовано більше нагромадження осмолітів: вміст розчинних вуглеводів у весняні та осінні місяці становив 222,1–248,8 мкг/г маси с. р., у червні-липні підвищувався майже в 1,6 рази. Також відзначено залежність вмісту цих осмопротекторів від умов місцевиростань на відвалі. У *Brachytecium salebrosum* визначено нижчу концентрацію розчинних вуглеводів (90,5–106,1 мкг/г маси с. р.) у весняно-осінній період та незначне їх збільшення у літні місяці (табл. 2). Загалом, у літній спекотний період за несприятливого водозабезпечення у толерантнішого до дефіциту води виду *Bryum argenteum* вміст розчинних цукрів становив майже 29 % від загального пулу вуглеводів у рослинах та 19 % – у *Brachytecium salebrosum*.

Отже, за несприятливого водного режиму вуглеводний обмін у бріофітів спрямовується в бік гідролізу полісахаридів і накопичення розчинних цукрів, які виконують функцію осморегуляторів, підвищуючи водоутримувальну здатність рослин. Інші функції розчинних вуглеводів можуть бути пов'язані з нейтралізацією вільних радикалів, метаболічною детоксикацією.

Отже, аналіз вмісту компонентів вуглеводного обміну у мохів із різною чутливістю до дефіциту води дозволяє зробити висновок, що досліджувані види мохів відрізнялися за інтенсивністю метаболічних процесів: толерантні до водного дефіциту рослини *Bryum argenteum* продемонстрували значний рівень пластичності компонентів осморегуляторної системи та високий вміст вуглеводів у клітинах, що може бути спричинене наявністю потужних систем ендогенної регуляції, котрі нівелюють негативний вплив екологічних чинників. У рослинах *Brachytecium salebrosum* виявлено меншу мінливість обмінних процесів упродовж вегетаційного сезону та нижчі концентрації осмолітів, що, очевидно, зумовлено сприятливішими умовами їх локалітетів.

У стійкості рослин до дії стрес-факторів значну роль відіграють неспецифічні захисні системи, зокрема антиоксидантна система. Одним із центральних ферментів у дослідженні механізмів адаптації є ізоформи пероксидази, яка належить до надзвичайно лабільних і поліфункціональних „стресових” ферментів. Активність пероксидаз корелює з розвитком

стійкості рослин до абіотичних стресів [10]. У зв'язку з цим, проаналізовано активність пероксидази у пагонах *Bryum caespiticium* із різних трансект відвалу № 1 видобутку сірки (основа, схил та вершина) у літні місяці. Установлено значну мінливість активності ферменту залежно від умов місцевиростань. Наприклад, на вершині та схилі відвалу, де водний та температурний режими були найменше сприятливі для росту рослин, пероксидазна активність була в 1,2–1,4 рази вищою, ніж в основі відвалу і становила 20,9±0,2 та 24,7±0,2 відн. од./г с. м. відповідно (рис. 2).

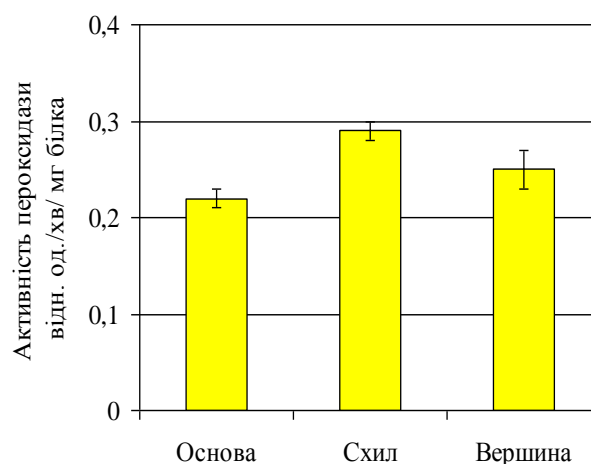


Рис. 2. Активність пероксидази у пагонах *Bryum caespiticium* із дослідних трансект північної експозиції відвалу № 1 видобутку сірки

Супероксиддисмутаза (СОД) розглядається не лише як антиоксидантний фермент, а й як компонент сигнальних систем [11]. З'ясовано, що активність СОД моху також залежить від інтенсивності освітлення та температури на території відвалу. У *Bryum caespiticium* вищі показники активності СОД відзначено на схилі та вершині відвалу з найменше сприятливими гідротермічними умовами (9,1 та 9,8 відн. од./хв мг/білка відповідно) (рис. 3).

Оскільки функціональний стан ДНК рослин корелює з багатьма факторами зовнішнього середовища, оцінено інтенсивність люмінесценції ядерної ДНК та рівень поліплоїдизації ядер апікальної меристеми у клітинах ювенільних листків моху *Bryum caespiticium* з території відвалу видобутку сірки залежно від вмісту води у мохових дернинах і субстраті під ними. З'ясовано, що найвищі показники люмінесценції ядер

клітин ювенільних листків були у зразках з південної вершини відвалу, де вологість мохових дернин і субстрату під ними була найнижчою (табл. 3).

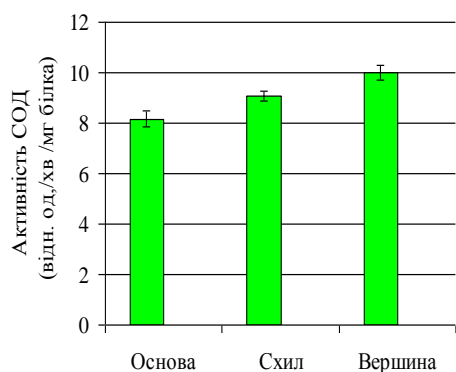


Рис. 3. Активність СОД у пагонах *Bryum caespiticium* із дослідних трансект північної експозиції відвалу № 1 видобутку сірки

Приблизно 25 % ядер клітин ювенільних листків були значно більших розмірів, інтенсивність люмінесценції ДНК·АО становила 55,2 відн од., а рівень поліплоїдизації ядер апікальної меристеми пагонів у цих зразках моху досягав 36,0 %. У лист-

ках моху з вершини та схилу відвалу північної експозиції, де екологічні умови більше сприятливі для росту рослин, інтенсивність свічення ДНК·АО в ядрах клітин та рівень поліплоїдизації меристематичних ядер були меншими. Аналогічна тенденція простежувалася у зразках *Bryum caespiticium*, зібраних в основі відвалу.

Загалом, можна підсумувати, що помірний водний дефіцит, як лімітуючий фактор, впливав на інтенсивність люмінесценції ДНК·АО ядер, а саме спричиняв підвищення рівня поліплоїдизації ядер апікальної меристеми пагонів *Bryum caespiticium*, очевидно у результаті ампліфікації ядерної ДНК, оскільки відомо [12], що під впливом різноманітних, у тому числі, абіотичних стресових чинників, відбуваються істотні кількісні зміни ядерної ДНК унаслідок нуклеотидних повторів некодуєчої ДНК.

На підставі отриманих результатів можна констатувати, що виживання рослин у гетерогенному навколишньому середовищі забезпечується певною пластичністю їхньої організації у відповідь на зміни екологічних чинників, яка має пристосувальний характер, спрямована проти порушень в онтогенезі і забезпечує швидку адаптацію у відповідь на флуктуації екологічних факторів.

Таблиця 3

Інтенсивність люмінесценції ядерної ДНК та рівень поліплоїдизації ядер апікальної меристеми у клітинах ювенільних листків моху *Bryum caespiticium* з території відвалу видобутку сірки залежно від екологічних умов

Місце збору зразків	Вологість мохових дернин (%)	Вологість субстрату під моховими дернинами (%)	Інтенсивність люмінесценції ДНК·АО в ядрах клітин (відн. од.)	Рівень поліплоїдизації меристематичних ядер (%)
Півд. вершина	28,5±3,9	20,5±2,8	55,2±5,1	36,0±5,6
Півн. вершина	42,1±3,8	32,9±2,9	49,6±5,3	29,8±3,6
Півн. схил	47,3±3,6	28,4±2,8	43,7±5,0	21,8±3,6
Основа	57,4±4,2	36,5±3,2	42,5±5,5	19,8±4,3

6. Висновки

1. Структура дернини мохів є важливою для збереження вологи і залежить від умов місцевиростань на відвалі видобутку сірки. За несприятливого водного та температурного режимів дернини мохів *Bryum argenteum* і *Brachythecium salebrosum* набували ознак ксероморфності (зменшення висоти пагонів, розмірів листової пластинки та клітин листка, збільшення кількості листків та їх щільності), що є проявом адаптації до дефіциту вологи.

2. Пристосування бріофітів до дефіциту вологи на території відвалу видобутку сірки забезпечується зміною спрямованості вуглеводного обміну, яка

проявляється у збільшенні загального вмісту вуглеводів та перерозподілі вуглеводного обміну у напрямку гідролізу полісахаридів та накопичення розчинних цукрів.

3. Комплексний вплив високих температур та інсоляції, а також низька вологість субстрату у літні місяці на території відвалу призводять до підвищення активності ферментів-антиоксидантів пероксидази та супероксиддисмутази у пагонах мохів.

4. Помірний водний дефіцит, як лімітуючий фактор, впливав на інтенсивність люмінесценції ДНК·АО ядер, спричиняючи підвищення рівня поліплоїдизації ядер апікальної меристеми пагонів *Bryum caespiticium*.

Література

- Proctor, M. C. F. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review / M. C. F. Proctor, M. J. Oliver, A. J. Wood, P. R. Alpert, L. Stark, N. L. Cleavitt et. al. // The Bryologist. – 2007. – Vol. 110, Issue 4. – P. 595–621. doi: 10.1639/0007-2745(2007)110[595:dibar]2.0.co;2
- Jovtchev, G. Impact of environmental and endogenous factors on endopolyploidization in angiosperms [Text] / G. Jovtchev, M. Barow, A. Meister, I. Schubert // Environmental and Experimental Botany. – 2007. – Vol. 60, Issue 3. – P. 404–411. doi: 10.1016/j.envexpbot.2006.12.007
- Минеев, В. Г. Практикум по агрохимии [Текст] : учеб. пос. / В. Г. Минеев. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 304 с.
- Методы биохимического исследования растений [Текст]: учеб. пос.; 2-е изд. / под ред. А. И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 325 с.
- Чевари, С. Определение антиоксидантных параметров крови [Текст] / С. Чевари, Г. Андял, Я. Штрэнгер // Лаб. дело. – 1991. – № 10. – С. 9–14.

6. Rigler, R. Jr. Microfluorometric characterization of intracellular nucleic acids and nucleoproteins by acridine orange [Text] / R. Jr. Rigler // Acta Physiol Scand Suppl. – 1966. – Vol. 267. – P. 1–122.
7. Плохинский, Н. А. Биометрия [Текст]: учеб. пос. / Н. А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
8. Гончарова, И. А. К вопросу о структуре дерновины и продуктивности сфагновых мхов на олиготрофных болотах [Текст] / И. А. Гончарова // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 131–134.
9. Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology: E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists [Electronic resource] / J. M. Glime. – 2007. – 395 p. – Available at: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>
10. Алиева, Д. Р. Активность и изоферментный состав пероксидазы клеток *Dunaliella salina* при солевом стрессе [Текст] / Д. Р. Алиева, Г. Г. Бабаев, И. В. Азизов // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Медицина. – 2010. – Т. 1, Вип. 1. – С. 16–21.
11. Колупаев, Ю. С. Активні форми кисню і антиоксидантна система при перехресній адаптації рослин до дії абіотичних стресорів [Текст] / Ю. С. Колупаев, О. І. Обозний // Вісн. Харк. нац. аграрн. ун-ту. Сер: Біологія. – 2013. – Вип. 3, № 30. – С. 18–31.
12. Bainard, J. D. DNA content variation in monilophytes and lycophytes: large genomes that are not endopolyploid [Text] / J. D. Bainard, T. A. Henry, L. D. Bainard, S. G. Newmaster // Chromosome Research. – 2011. – Vol. 19, Issue 6. – P. 763–779. doi: 10.1007/s10577-011-9228-1

*Рекомендовано до публікації: д-р біол. наук Кобів Ю. Й.
Дата надходження рукопису 29.08.2017*

Княк Наталія Ярославівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, Відділ екоморфогенезу рослин, Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, Україна, 79026
E-mail: kyyak_n@i.ua

Баїк Оксана Львівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, Відділ екоморфогенезу рослин, Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, Україна, 79026
E-mail: baik.oksana@gmail.com

Кіт Надія Андріївна, молодший науковий співробітник, Відділ екоморфогенезу рослин, Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, Україна, 79026
E-mail: kit_n@i.ua