

I.В. РАБИК

Інститут екології Карпат НАН України,
вул. Козельницька, 4, 79026, Львів

**ЕКОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК
ГАМЕТОФІТУ І СПОРОФІТУ МОХОПОДІБНИХ (*BRYOPHYTA*)**

ключові слова: мохоподібні, гаметофіт, спорофіт, ростова форма, екосистема

key words: bryophytes, gametophyte, sporophyte, growth form, ecosystem

I.W. RABYK

**ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF MORPHOLOGICAL
CHARACTERISTICS OF THE GAMETOPHYTE AND SPOROPHYTE IN
BRYOPHYTA**

Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine
4 Kozelnitska str., Lviv, 79026, Ukraine

Field and laboratory researches of adaptive significance of morphological characteristics in gametophyte and sporophyte are important for ecology, systematics and phytogeography of bryophytes. Spores germination depends on environment. Protone-mal phase is shortening in dry places. For maximum water absorption and effective photosynthesis, the protonema is modified frequently. Endohydric water transport is proper to bryophytes of opened germination places. Leaves structure and their arrangement are important for water absorption and for wide ecological amplitude of taxon. Water accessibility can be changed widely, but gametophytes can be in a state of full turgor of dry and non-active in a metabolic way. Renewal can take place very quickly but it's very little known about processes, which are being taken place during drying and wetting. Morphology and anatomy of components, considerable morphological plasticity of gametophyte and growing forms give possibilities for many varieties have wide ecological amplitude.

Мохоподібні (*Bryophyta*) мають низку особливостей життєвого циклу, які роблять їх цікавими організмами для різноманітних польових і лабораторних досліджень. Їх життєвий цикл унікальний серед наземних рослин наявністю незалежного, багаторічного гаметофіту і однорічного спорофіту, прикріпленого до гаметофіту. Спорофіт отримує поживні речовини від гаметофіту, хоча в мохів він зелений і фотосинтезує на прейойотичних стадіях. Спеціалізована тканина, яка з'єднує спорофіт з гаметофітом має провідні клітини з боку спорофіту або з обох сторін об'єднання двох генерацій, що сприяє переміщенню метаболітів між гаметофітом і спорофітом [17].

Мохоподібні, як і судинні рослини, мають стебла й листки, які є фотосинтезуючими системами, але вони засвоїли альтернативну стратегію толерантності до втрати води, фотосинтезуючи протягом вологих періодів і призупиняючи метаболізм під час посухи. Пойкілогідридні властивості мохоподібних дозволяють заселяти тверді, непроникні поверхні, які недоступні для коренів. Поглинання води всією поверхнею дає змогу ефективно перехоплювати розчинені у воді поживні речовини, крапельки роси, що є основою їх успіху в місцезростаннях з обмеженою кількістю води й поживних речовин.

Мохоподібні домінують тільки на торфовищах і в умовах тундри, де конкуренція з боку судинних рослин відсутня [3], але вони є важливим компонентом екосистем, в яких домінують судинні рослини, особливо у вологих лісах, інколи стають домінантами у сукцесійних або ефемерних угрупованнях. У цих випадках вони мають значення в кругообігу поживних речовин, яке непропорційне до їхньої, часто скромної, біомаси [18].

Протонема. Мохоподібні утворюють нові рослини трьома способами: проростанням спор, проростанням виводкових тілець і регенерацією частин батьківських рослин. Спора є першим етапом у розвитку гаметофіту мохоподібних. Після проростання спори утворюється протонема, на якій виникають молоді рослини. У листяних мохів протонема включає всі стадії від першого поділу спори до утворення тригранної апікальної клітини, з якої утворюється листкостебловий пагін. У таломних мохоподібних визначення стадії протонемати набагато складніше. У *Marchantiales* стадія протонемати включає всі етапи: від першого поділу, до виникнення чотиригранної апікальної клітини на дистальній пластинці [14].

Проростання спор і розвиток пагонів дуже мінливі в залежності від умов, але є константні ознаки (розтріскування стінки оболонки, екзоспоровий або ендоспоровий розвиток протонемати, структура протонемати у сприятливих умовах), які є основними для класифікації типів проростання спор. Ці ознаки різняться або є унікальними в різних видів, а можливо й родів.

Протонема складається з двох типів ниток – хлоронемати і каулонемати. Хлоронема виконує асиміляційну функцію і має певне значення для розмноження (через виводкові бруньки). Основна роль каулонемати – розселення [6]. Гаметофори виникають латерально з каулонемати.

Епіфітні та епілітні мохи мають притиснену до субстрату протонема, що дає змогу використовувати тонку водяну плівку. Така протонема міцно прикріплена ризоїдами, які проникають у тріщини субстрату. Мохи наземних місцезростань часто мають обширну протоне-

му, яка служить стабілізатором розпушеного субстрату [25]. Деякі мохи (*Schistostega pennata* (Hedw.) Web. et Mohr.), що ростуть у слабо освітлених місцях мають досить складну фотосинтетичну систему, яка включає хлоронему і пухирцеподібну протонему. Пухирцеподібна протонема виникає на хлоронемі, її компоненти набувають лінзоподібної форми, мабуть, для кращого поглинання світла [25].

У багатьох випадках протонема репродукує вегетативно. Експериментально доведено, що інтенсивність освітлення впливає на утворення виводкових тілець на протонемі *Leptobryum filiforme* (Hedw.) Wils. [4] та деяких інших видів [32], які утворюють виводкові тільця в затінених місцезростаннях, що дає їм змогу вижити в таких умовах.

Гаметофіт. Антоцеротові (*Anthocerotopsida*) мають ознаки водоростей (структура хлоропластів і біохімія), печіночників (розвиток і будова антеридіїв, архітектура апікальної клітини), мохів (колонка, продихи) і навіть безнасіінневих судинних рослин (продихи, занурені гаметангії, розвиток зародка [30]). Гаметофіт антоцеротових – сплюснений талом з (або без) потовщеної жилки. Ростові форми корелюють з геометрією апікальної клітини. Клиноподібна апікальна клітина більшості таксонів ділиться по чотирьох боках: двох латеральних, одному дорзальному та одному вентральному. У результаті такого поділу виникає сферична ростова форма. Напівдископодібна апікальна клітина *Dendroceros* ділиться вздовж двох латеральних і одного базального боків, що призводить до утворення смугоподібного талома з розширеною головною жилкою.

Печіночники (*Hepaticopsida*), як й інші мохоподібні є малими трав'яними рослинами наземних екосистем. Вони мають подібний до антоцеротових і мохів гетероморфний життєвий цикл, але різняться низкою анатомічних ознак [9]. Спорофіт дозріває повністю оточений тканинами гаметофіту, без меристемної зони, завжди без продихів і колонки. Гаметофіти печіночників завжди простерті на субстраті й діляться на три типи: листкостеблові, прості таломи і складні таломи з повітряними камерами. Традиційно печіночники ділять на дві групи (*Marchantiales* і *Jungermaniales*) на основі ростових форм. Листяні печіночники мають досить прості стебла й два або три ряди одношарових, часто роздільних листків. Морфологія простих таломів непомітно переходить від майже листкових форм до таломних з явною, багатшаровою головною жилкою та одношаровими крилами, до багатшарових, недиференційованих, часто ременеподібних таломів. Складні таломи диференційовані на верхній шар з повітряними камерами й нижній – паренхімний.

Мохи (*Bryopsida*) є другою за величиною групою наземних рослин, після покритонасінних, які заселили всі континенти. Це організми малих розмірів, але з досить складною морфологією. Протягом своєї еволюції вони зазнали морфологічної редукції та спрощення [11], часто в результаті заселення спеціалізованих, особливо ксеротичних і ефемерних місцезростань [31].

Стебла мохів можуть бути прямостоячими, повзучими або звисаючими. Їх довжина коливається від 1мм до 1 м у видів роду *Fontinalis*. За орієнтацією й галуженням стебла поділяються на дві групи: верхоплідні (стебло прямостояче, нерозгалужене, або з мінімальним галуженням) і бокоплідні (стебла повзучі, латерально розгалужені). Апікальна клітина стебла верхоплодів дає початок термінальним гаметангіям. У деяких видів ріст рослин відновлюється субапикальними інноваціями, які виконують функції стебла. Більшість верхоплодів ростуть на ґрунті, скелях, в основі дерев, але вони не є успішними як епіфіти [6]. У бокоплодів гаметангії утворюються латерально вздовж стебла, а апікальна клітина продовжує ріст. Усі бокоплоди багаторічні, тоді як верхоплоди однорічні або багаторічні. Плеврокарпи помірних широт (*Hypnum*, *Brachythecium*) мають тенденцію до заселення наземних субстратів, тоді як більша частина тропічних плеврокарпів є епіфітами [6].

Угруповання мохоподібних описуються в першу чергу за ростовими формами. У першій праці [12] тропічні мохоподібні були поділені на подушки, дернинки й килимки, а окремі стебла на нерозгалужені деревоподібні, розгалужені деревоподібні, перисті, розеткові та звисаючі форми. Пізніше ця класифікація набула подальшого розвитку [13, 15, 19]), причому було встановлено, що спектр ростових форм залежить від фізичних факторів, особливо світла й вологості.

У тканиноподібних ростових форм галуження зменшується в міру зменшення інтенсивності освітлення, а утворення перистих галузок характерне для добре зволжених місць з низькою інтенсивністю освітлення.

Дендроїдні життєві форми мають видовжене нерозгалужене стебло, при основі якого утворюється багато галузок. Ці форми можна поділити на перисті, пальчасті й зонтичні. Перисті форми звичайні на вертикальних добре дренованих поверхнях, пальчасті і зонтичні – на землі [28].

На прикладі виду *Isothecium stoloniferum* Brid. показана [25] зміна ростової форми в залежності від умов місцезростання: на багатій поживними речовинами основі дерев або затінених поверхнях валунів мох набував дендроїдної форми; на стовбурах дерев у рідкому лісі – віддалено перистої; на стовбурах і гілках у вологому густому лісі – пальчастої. *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr, як правило,

дендроїдного типу, в умовах тривалого затоплення утворює повзучі рослини. Очевидно, що життєві форми змінюються в залежності від умов середовища. Більшість цих змін стосуються структур, що зберігають воду або запобігають її швидкій втраті. Наприклад, у подушечках і дернинках сплетення галузок гаметофорів утворює капілярну сітку, що сприяє утриманню вологи. Усередині ростових форм є модифікації орієнтації листків і галузок, які перешкоджають пересиханню перихеців і перигоніїв. Таку ж функцію виконують парафізи і слизові клітини.

Архітектура стебла може бути описана як модульна. Ієрархія модулів визначається за типом галуження: моноподіальним або симподіальним [16]. Моноподіальне галуження (розвиток бічних галузок не детермінований припиненням активності апікальної меристеми, пагін першого порядку має необмежений ріст) характеризується морфологічно й функціонально відмінними від стебла галузками. Моноподіальне галуження з двома відмінними модулями (стебло й галузка) характерне для більшості плеврокарпів, які пов'язані з наземними стабільними субстратами [10]. Симподіальне галуження (ріст верхівки головної осі припиняється, а її місце займає бокова галузка, яка росте в напрямку до головної осі) характерне для багаторічних видів. Нові галузки утворюються з субапікальної меристеми. Ці галузки ростуть і функціонують як нові стебла, часто утворюючи термінальні статеві органи. Симподіально галузяться всі верхоплоди й більшість епіфітних бокоплодів.

Особливості водного режиму листяних мохів зумовлені відсутністю в них кореневої системи. Ризоїди мохів, коли вони є, не відіграють істотної ролі в надходженні вологи до внутрішніх тканин стебла, а переважно виконують функцію прикріплення до субстрату. Другою особливістю є відсутність водонепроникних покривних тканин. Волога надходить у живі клітини через усю поверхню вегетативного тіла.

Розрізняють [5] ендогідридні, міксогідридні та ектогідридні мохоподібні. В ендогідридних видів (*Polytrichaceae*, *Mniaceae*) стебла мають добре розвинений центральний тяж гідроїдів і переміщення води відбувається внутрішньо, але навіть у таких видів значна кількість води поглинається зовнішньо капілярами піхвової основи листка, ризоїдної повсті, парафіліїв і папіл.

Маленькі листки багатьох мохоподібних розміщені в дернинках, подушках або навіть у субстраті. Виміри вітрових потоків показали, що в умовах низької швидкості вітру мохові подушечки поведуться як гладкі предмети, а втрата води становить приблизно корінь квадрат-

ний швидкості вітру [23]. Волосоподібні верхівки листків, утворюючи додатковий шар інертного повітря між вологими листками й повітряними потоками, зменшують випаровування.

Дифузна втрата води відбувається на поверхні листка, тоді як поглинання вуглекислого газу відбувається з атмосфери у хлоропласти. Таким чином, поглинання вуглекислого газу стикається з протидією клітинних стінок. Ця резистентність є значною, навіть якщо товщина клітинної оболонки становить декілька мкм [23]. Листки *Polytrichales* і таїломи *Marchantiales* мають фотосинтетичні тканини, аналогічні судинним рослинам. Їх функція полягає у збільшенні площі для поглинання вуглекислого газу. Воскова поверхня крайових пластинок листків *Polytrichaceae* [7] і водовідштовхуючі пори *Marchantiaceae* [23] запобігають заповненню водою вентиляційних фотосинтетичних тканин.

Морфологічна адаптація мохоподібних примирює два протидіючі процеси – поглинання і випаровування води та вільний газообмін, що досягається різними способами. Листки більшості мохоподібних покриті тонким шаром водовідштовхуючої кутикулярної речовини, а деякі утворюють зернистий або епікутикулярний віск [24]. Це найкраще виражено в сизувато-зелених ендогібридних видів вологих місцезростає: *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., *Saelania glaucescens*, (Hedw) Broth. види родини *Bartramiaceae*, багато печіночників. Мохи та деякі печіночники мають пагони з тісно прилеглими опуклими листками, внутрішня сторона яких нагромаджує воду, а зовнішня сприяє вільному газообміну (*Anomobryum julaceum* (Gaertn., Meyer et Scherb.) Schimp., *Scleropodium* spp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. та ін.). Папіли й маміли також забезпечують одночасно поглинання води й вільний газообмін: верхівки папіл і маміл залишаються сухими в той час, коли проміжки між ними утворюють безперервну сітку каналів по яких переміщується вода [24].

Толерантність до втрати води широко розповсюджена серед живих організмів, зокрема мікроорганізмів, грибів, водоростей, лишайників, мохоподібних, а також у судинних рослин (спори, насіння) і в таких групах тваринних організмів як війчасті, тихохідки, нематоди. Толерантність до висушування бріофітів є характерною, але не універсальною ознакою [27]. Види постійно вологих і затінених місцезростає чутливі до зневоднення, тоді як види відкритих сухих місцезростає не тільки виживають, але й пишно розростаються, перебуваючи тривалий час у висушеному стані. Степові види та види піщаних дюн (*Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb.) використовують росу, яка є достатньою для ранкового фотосинтезу, а види вологих тро-

пічних і полярних лісів повністю залежать від кількості опадів, але можуть також використовувати вологу з повітря.

Дослідження з *Hylocomium splendens* (Hedw.) B., S. et G. показали [23], що висушені протягом одинадцяти днів за 32% відносної вологості гаметофори відновлювалися через 24 години. М.Проктор висловив припущення про наявність спектру адаптацій за толерантністю до втрати води від високо інертних (high-inertia) до низько інертних (low-inertia). Досліди з *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl. показали, що після короткого періоду висушування (два тижні) гаметофори відновлювалися через декілька годин, триваліше висушування сповільнювало процес відновлення; після тридцяти п'яти днів відновлення дуже повільне, фотосинтез після двадцяти годин перебування у зволоженому стані досягав лише половини початкового значення.

Толерантність до висушування вимагає такої структури клітини, яка здатна витримати втрату більшості води без розривів і мембран, які зберігають структуру в сухому стані, або легко відновлюються в умовах зволоження, тобто основні метаболічні системи повинні залишатися непошкодженими або швидко відновлюватися. Припускають, що захисні функції можуть виконувати карбогідрати [26], протеїни [21], або добре розвинені антиоксидантні системи, які зводять до мінімуму пошкодження протягом висушування і зволоження [2]. Є також припущення [20], що виживання в толерантних видів є функцією індукованих захисних механізмів, бо вони більшою мірою покладаються на відновлювальні процеси. Швидкість відновлення синтезу протеїну висока [22], однак синтез протеїну не відіграє важливої ролі у відновленні основних метаболічних процесів [23]. Дослідження газообміну в *Tortula ruralis* показали, що фотосинтез повністю відновлювався через 30 хв. після зволоження [29]. Відновлення мембран та інтегрованих систем відбувається шляхом збирання компонентів, а не їх повторного синтезу [23].

Стійкість до висушування багатогранна й складна, її механізми можуть істотно різнитися в різних груп видів, але ми ще далекі від розуміння фундаментальних основ толерантності до втрати води.

Спорофіт. Функція спорофіту полягає в продукуванні й розсіюванні спор. Після відпадання кришечки зовнішній перистом утворює щільний конус, який закриває вихід з коробочки. Підсихання зубців зовнішнього перистома внаслідок гігроскопічності оболонки клітин призводить до їх розходження. Внутрішній перистом не рухається гігроскопічно, тому його війочки утворюють над отвором коробочки конус, який робить неможливим висипання спор. Висівання спор відбувається за допомогою екзостома, який дуже чутливий до найменших

коливань вологості повітря, унаслідок чого його зубці то сходяться, то розходяться, розрихлюючи зігнутими кінчиками спорову масу й розтягуючи пофалдовану основну плівку. Гігроскопічними рухами перистома випорожнюється верхня частина коробочки, а вже потім, в міру висихання, коробочка зморщується, значно зменшується і спори витискаються з її глибини. У форм з прямостоячою коробочкою висипання спор затруднене, а подвійний перистом, закритий у вологому й сухому стані є перешкодою для висипання спор. Тільки швидке руйнування перистомного апарату в таких форм можна вважати пристосувальним явищем у видів, які поселяються на горизонтальних поверхнях і мають великі прямостоячі коробочки [1].

Мохоподібні адаптувалися до майже всіх наземних і багатьох водних місцезростань, їх можна визначити як архегоніати з детермінованою спорофітною генерацією, яка прикріплена до гаметофіту і частково залежна від нього. Основні групи мохоподібних (*Bryopsida*, *Hepaticopsida*, *Anthocerotopsida*) відзначаються деякими особливостями спорофіту, що лягло в основу визнання трьох відділів [8]. Мохи мають спорофіт з видовженою ніжкою, яка формується ще перед мейозом, тоді як у печіночників мейоз і формування коробочки відбуваються перед витягуванням ніжки спорогона, а в антоцеротів ніжки спорогона немає взагалі. Установлені кореляції між окремими структуральними ознаками й місцезростаннями, на основі цих даних зроблені певні висновки про функцію і адаптацію [31].

Редукція спорофіту корелює з ксерофітними умовами. У цих умовах ніжка спорогона часто коротша, коробочка ширша, а перистом редукований або відсутній. Подібна тенденція спостерігається і в деяких гідрофітів. Хоча основною тенденцією еволюції спорофіту є редукція, все ж, ускладнення спостерігається в мезофітів, особливо ентомофілних видів родини *Splachnaceae*.

ВИСНОВКИ

Польові та лабораторні дослідження адаптивного значення морфологічних ознак гаметофіту та спорофіту важливі для екології, систематики й фітогеографії мохоподібних.

Проростання спор залежить від умов середовища. Фаза протонеми скорочена в сухих місцезростаннях. Гетеротрихальна протонема частіше трапляється в добре освітлених місцезростаннях. Для максимального поглинання води та ефективного синтезу протонема часто модифікується.

Ендогідридна провідність води властива мохоподібним відкритих місцезростань. Структура листків та їх розміщення важливі для поглинання води, і, відповідно, для широкої екологічної амплітуди так-

сона. Стероми стебла поглинають і переміщують воду; вони добре розвинені у видів сухих місцезростань.

Ростові форми гаметофітів часто модифікуються умовами місцезростання.

Доступність води може змінюватися в широкому діапазоні, а гаметофори можуть бути або в стані повного тургору, або сухими та метаболічно неактивними. Відновлення може відбуватися дуже швидко. На загал же, мало відомо про процеси, що відбуваються під час висушування та зволоження.

Морфологія та анатомія складових органів, значна морфологічна пластичність гаметофіту й ростових форм дозволяють багатьом видам мати дуже широку екологічну амплітуду.

ЛІТЕРАТУРА

1. **Лазаренко А.С.** Спостереження над біологією висівання спор у листяних мохів // Укр. ботан. журн – 1956. – 13, № 3. – С.68-73.
2. **Alscher R.G., Donahue J.Z., Cramer C.A.** Reactive oxygen species and antioxidants: relationship in green cells // *Physiologia plantarum*. – 1997. – 100. – P. 224-233.
3. **Bates J. W.** Mineral nutrition, substratum ecology and pollution // *Bryophyte Biology*. – ed. A.J. Shaw a. B. Goffinet. – Cambridge: University Press, 2000. – P. 248-343.
4. **Berthier J.** Analyse des capacite morfogenes du filament des Eubryales // *Suire. C. Congres Internatinal de Briologie*. – *Bryophytorum Bibliotheca*, 1978. – 13. – P. 223-241.
5. **Buch H.** über die Wasser – und Mineralstoffersordnung der Moose. Part 2 // *Commentationes Biologici Societas Scientiarum Fennicae*. – 1947. – 9(16). – P. 1-44.
6. **Buck W.R., Goffinet B.** Morphology and classification of mosses // *Bryophyte Biology*. – ed. A. J. Shaw a. B. Goffinet. – Cambridge: Univercity Press. – 2000. – P. 69-123.
7. **Clayton-Greene K.A., Collins N.J., Green T.G.A., Proctor M.C.** Surface wax, structure and function in leaves of Polytrichaceae. // *Journal of Bryology*. – 1985. – 13. – P. 549-562.
8. **Crandall-Stotler B., Stotler R. E.** Morphology and classification of the Marchantiophyta // *Bryophyte Biology*. – ed. A. J. Shaw a. B. Goffinet. – Cambridge: University Press. – 2000. – P. 21-70.
9. **Crandall-Stotler B.** Musci, hepatics and anthocerototes – an essay an analogues // *New Manual of Bryology*. – ed. R.M. Shuster, Nichinan. – Hattori Botanical Laboratory. – 1984. – P. 1093-1129.
10. **During H.J.** Life strategies of Bryophytes: a preliminary rewiew // *Lindbergia*. – 1979. – 5. – P. 2-18.
11. **Fray W.** Morphologie und Anatomie der Laubmoose // *Advances in Bryology*. – 1981. – 1 – P.339-447.
12. **Giesenhagen K.** Moostypen der Regenwalder // *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg (Suppl.)* – 1910. – 3. – P. 711-790.
13. **Gimingham C.H., Robertson E. T.** Preliminary investigations on the structure of bryophitic communities // *Transaction of British Bryological Society*. – 1950. – 1. – P. 330-344.
14. **Inoue H.** Studies in spore germination and the earlier stages of gametophyte development in the Marchantiates // *J. Hattori Bot. Lab*. – 1960. – 23. – P. 148-191.
15. **Iwatsuki Z.** The epiphytic bryophyte communities in Japan // *J. Hattori Bot. lab*. – 1960. – 22. – P.159-350.

- 16. La Farge-England C.** Growth form, branching pattern and perichaetel position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined // *Bryologist*. – 1996. – 99. – P. 170-186.
- 17. Ligrone R., Duckett J. G., Rezaglia K. S.** The gametophyte – sporophyte function in land plants // *Advances in Botanical Research*. – 1993. – 19. – P. 232-317.
- 18. Longton R.E.** The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems // *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. – ed. J.W. Bates a A.M. Farmer. – Oxford: Clarendon Press. – 1992. – P. 32-76.
- 19. Mdgdefrau K.** Life-forms of bryophytes // *Bryophyte ecology*. – ed. A.J.E. Smith. – Chapmann a. Hall. – London, 1982. – P. 45-58.
- 20. Oliver M.J., Wood A.J. O'Mahony P.** “To dryness and beyond” – preparation for the dried state and rehydration in desiccation – tolerant plants // *Plant Growth regulation*. – 1998. – 24. – P. 193-201.
- 21. Oliver M.J.** Dessication tolerance in vegetative plant cells. // *Plantarum*. – 1996. – 97. – P. 779-787.
- 22. Oliver M.J.** Influence of protoplasmic water loss on the control of protein synthesis in the dessication-tolerant moss *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb. Ramification for a repair-based mechanism of dessication tolerance // *Plant Physiology*. – 1991. – 97. – P. 1501-1511.
- 23. Proctor M.C.F.** Physiological ecology. // In *Bryophyte Biology*. – ed. A. J. Shaw a. B. Goffinet. – Cambridge:Univercity Press, 2000. – P. 225-247.
- 24. Proctor M.C.F.** Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes // In *Bryophyte Systematics*, ed G.C.S. Clarke a. J.D. Duckett. – London: Academic Press, 1979. – P. 479-509.
- 25. Shoffield W.B.** Ecological Significance of Morphological Characters in the Moss Gametophyte // *The Bryologist*. – 84(2). – 1981. – P. 149-165.
- 26. Smirnoff N.** The carbohydrates in bryophytes in relation to dessication tolerance // *Journal of Bryology*. – 1992. – 17. – P. 185-191.
- 27. Stewart G.R.** Desiccation injury, anhydrobiosis and survival // In *Plant under Stress*. – ed. M.G. Jones, T.J. Flowers, M.B. Jones. – Cambridge:Univercity Press, 1989. – P. 115-130.
- 28. Touw A.** A taxonomic revision of the Hypnodendraceae (Musci) // *Blumea*. – 19. – P. 211-354.
- 29. Tuba Z., Csintalan Zs., Proctor M.C.F.** Photosynthetic responses of a moss *Tortula ruralis* ssp. and the lichens *Cladonia convoluta* and *C furcata* to water deficit and short period desiccation und their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration // *New Phytologist*. – 1996. – 133. – P. 353-361.
- 30. Vaughn K.C., Ligrone R., Owen M.A., Hasegawa J., Campbel E.O., Renzaglia K.S., Mongenajera J.** The anthocerothe chloroplast: a rewiew // *New Phytologist*. – 1992. – 120. – P. 169-190.
- 31. Vitt D.H.** Adaptive modes of the moss sporophyte // *Bryologist*. – 1981. – 84. – P. 166-186.
- 32. Whitehouse H.Z.K.** The production of protonemal gemmae by mosses growing in deepshade // *Journal of Bryology*. – 1980. – 11. – P. 133-138.