

ЛЬВІВСЬКА НАУКОВА ШКОЛА БІОЛОГІВ: ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ТА НАУКОВІ НАПРЯМИ ДОСЛІДЖЕНЬ

ОКСАНА ВАСИЛІВНА ЛОБАЧЕВСЬКА

ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. Львівська наукова школа біологів: історія розвитку та наукові напрями досліджень // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2018. – Том 9(16), № 1. – С. 227-256. – ISSN 2220-3087.

Представлено історію створення львівської біологічної школи. За ініціативою видатного ботаніка, чл.-кор. АН УРСР А.С. Лазаренка започатковано новий напрям досліджень біології розвитку мохів та сформульовано нову концепцію експериментальних біологічних досліджень. Вивчення бріофітів здійснювалося за такими основними науковими напрямками: видове різноманіття мохоподібних та організація їх внутрішньовидової структури; просторово-часова та структурно-функціональна організація росту та розвитку гаметофіту; природа епігенетичних морфо-функціональних змін, зокрема стійкого збереження здатності клітин до апогамії в мохів; вплив гравітації на просторову орієнтацію росту і морфогенез мохів; вплив стресових чинників на особливості формування адаптивних морфо-фізіологічних реакцій та стійкості бріофітів. У результаті проведених досліджень науковцями здійснено систематичний і біоморфологічний аналіз бріофлори багатьох регіонів України, визначено складну інфраструктуру таксономічного виду мохів, критично переглянуто окремі таксони, встановлена часова організація росту, визначальні фактори, які безпосередньо контролюють структурно-метаболическу організацію клітини й морфогенетичні прояви організму, особливості розмноження та формування мохової дернини, з'ясовано закономірності поширення мохоподібних у рослинних угрупованнях у природному й антропогенно зміненому середовищі. Відзначено, що протягом багатьох поколінь дослідники, які представляють біологічну наукову школу, забезпечують наступність досвіду та знань, методичних підходів до вибору проблеми досліджень, способів визначення завдань та їх вирішення.

Ключові слова: мохи, морфогенез, структурно-функціональна організація, адаптація

Біологічні дослідження у Львові від повоєнного часу були організовані А.С. Лазаренком – видатним ботаніком, який започаткував новий історико-географічний підхід для аналізу бріофлори, розробив зональну систему географічних елементів і встановив систему ареалів мохів. Окрім того, А.С. Лазаренко мав великий досвід викладацької роботи, був завідувачем кафедри систематики вищих рослин Київського державного університету. Після переїзду до Львова в 1945 р. чл.-кор. АН УРСР А.С. Лазаренко розпочав планові дослідження бріофлори західної частини України та запропонував новий напрям експериментального вивчення біології мохів.

Починаючи від 1946 року, Академія наук УРСР організовує експедиції в Карпати для вивчення природних ресурсів з метою їх раціонального використання в народному господарстві. Тоді й розпочалося цілеспрямоване дослідження мохоподібних Українських Карпат науковцями Академії наук УРСР, оскільки щодалі нагальнішою ставала потреба докладнішого знання всіх скла-

дових частин фітоценозів цієї місцевості та чимраз більше відчувалася недостатність знань про флору спорових рослин, зокрема мохів. А.С. Лазаренко розгорнув систематичне дослідження карпатської флори (Закарпатської низовини, полонин Боржави, Красної, згодом Горган, Свидівця та Черногори). Дослідження флори й рослинності Карпат проводили науковці відділу географії спорових рослин Інституту ботаніки АН УРСР, Науково-природознавчого музею АН УРСР, Інституту агробіології АН УРСР. У 1948 році до відділу ботаніки Науково-природознавчого музею АН УРСР було приєднано відділ географії рослин Інституту ботаніки АН УРСР. У Львові працювала експедиція з вивчення флори листяних мохів під керівництвом А.С. Лазаренка за участю М.П. Слободяна, В.М. Мельничука, К.О. Уличної, дослідженнями флори сфагнових мохів і печіночників керував Д.К. Зеров. Окрім зведених списків мохоподібних, дослідники значну увагу приділяли географічному аналізу бріофлори та історії її розвитку, аналізу ролі мохів у рослинному покриві та в суцесійних змінах рослинності.

У 1950 р. під керівництвом А.С. Лазаренка колективом ботаніків Науково-природознавчого музею Львівського філіалу АН УРСР (К.А. Малиновським, В.М. Мельничуком, М.П. Слободяном, В.Г. Колішуком, Є.М. Лесняк) організовано роботу високогірного ботанічного стаціонару на Боржавських полонинах (г. Плай, 1200 м н.р.м.) у Закарпатській області. Стаціонарне вивчення рослинності на Боржавських полонинах проводилося в 1950-1953 рр. для господарських потреб. Від 1954 р., після закриття стаціонару Інститутом агробіології АН УРСР та передачі його Карпатському дослідному полю, дослідження продовжували на стаціонарі Львівського державного університету ім. І. Франка на Черногірському масиві на полонині Квасівський Менчул (Рахівський район Закарпатської області), а від 1957 р. – на стаціонарі Пожижевська (Надвірнянський район Івано-Франківської області). Під час стаціонарних досліджень вивчали екологічні й кліматичні особливості субальпійського поясу Карпат та фітоценотична роль окремих видів на полонинах. Обидва високогірні стаціонари (Менчул і Пожижевська) діють до цього часу.

Одним із перших повідомлень про листяні мохи Карпат була інформація М.П. Слободяна та В.М. Мельничука про нове постгляціальне оселище самосвітнього моху *Schistostega pennata* (Hedw.) Hook.et Tayl. у Горганах (Слободян, Мельничук, 1948). Протягом 1947-1951 рр. М.П. Слободян досліджував флору листяних мохів Закарпаття: Притисянської рівнини, Вулканічних гір, Полонинського хребта (Боржава, Свидівець, Горгани, Черногора) та Мармароських гір. Результати досліджень найповніше представлені в його кандидатській дисертації “Лиственные мхи Советских Карпат” (Слободян, 1950), у якій, окрім списку мохоподібних (407 видів і 15 різновидностей) та їх поширення в Східних Карпатах, автор описав мохові синузії за особливостями форм росту в різних типах рослинності. У Карпатах (переважно Свидівця та Мармароських гір) М.П. Слободян виявив ряд бріофлористичних новинок для

України та СРСР (Слободян, 1950, 1951).

У 1953 р. В.М. Мельничук захистив кандидатську дисертацію “Лиственные мхи Западной Волыни”. Значну увагу науковець приділив систематичному та географічному аналізу флори мохів, а також критичному перегляду окремих таксонів. В.М. Мельничук систематично опрацював роди *Schistidium*, *Racomitrium*, *Grimmia*, *Coscinodon* з родини *Grimmiaceae* (Мельничук, 1959 б, 1963) і секцію *Bryodium* роду *Fissides* (Мельничук, 1960). Він описав новий вид *Fissidens marginatulus* (Мельничук, 1959 а), а для флори СРСР – *Orthotrichum leucomitrium* Bryol. eur. (Мельничук, 1965). На матеріалі, зібраному в Рівненській і Волинській областях УРСР, В.М. Мельничук проаналізував рН субстрату 94 видів мохів: на різних шарах дернинок (до 3 см глибини) і залежно від їх структури й розміру (Мельничук, 1951). У відділі ботаніки Науково-природознавчого музею Львівського філіалу АН УРСР В.М. Мельничук вивчав екологію мохів у природних і лабораторних умовах, а саме температурного режиму *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Angstr. і *Polytrichum formosum* Hedw. залежно від щільності та форми їх дернинок (Мельничук, 1956), водного режиму деяких ксерофітних, ксеромезофітних і мезофітних видів листяних мохів (Мельничук, 1957), а також інтенсивності випаровування *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bryol. eur. з різних місцевиростань (Мельничук, 1961). Завдяки проведеним флористичним дослідженням і повній інвентаризації флори листяних мохів В.М. Мельничук опублікував “Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР” (Мельничук, 1970) та підготував до друку чотири випуски “Флори мохів Української РСР” (Бачурина, Мельничук, 1987-1989, 2003).

У 1951 р. до аспірантури у відділ ботаніки Інституту агробіології АН УРСР, яким тоді керував професор А.С. Лазаренко, поступила К.О. Улична. Для дослідження Купава Остапівна обрала бріофлору Буковинських Карпат. У 1955 р. захистила кандидатську дисертацію на тему “Аналіз бріофлори Чернівецької області”. Флористичний список області, який налічував 272 види, представив досить повну картину видового складу та географічного розподілу бріофлори й історії її розвитку. Вперше було подано 157 видів для Чернівецької області, 2 види – для бріофлори СРСР.

Проведені протягом багатьох років численні експедиції у Карпати дали можливість К.О. Уличній зібрати винятково багатий та цінний матеріал. У 1956 р. з’явилося повідомлення А.С. Лазаренка та К.О. Уличної (Лазаренко, Улична, 1956) про знахідку *Hookeria lucens* (Hedw.) Smith. у Східних Карпатах (околиці м. Сколе). Нове місцевиростання *Hookeria lucens* – представника тропічної родини й роду, було другим для флори УРСР і третім для флори СРСР.

У 1957 на конкурсній основі К.О. Уличну обрали науковим співробітником відділу ботаніки Львівського науково-природничого музею АН УРСР, завідувачем якого був професор А.С. Лазаренко. Багато сил і енергії віддала Купава Остапівна створенню бріологічного гербарію у музеї, постійно дбала про його поповнення. Гербарій печіночних мохів Державного природознавчо-

го музею було закладено Купавою Остапівною у 1960-61 рр. за матеріалами власних зборів, а також переданих академіком АН УРСР Д.К. Зеровим із гербарію Інституту ботаніки АН УРСР. Окрім того, вона провела каталогізацію гербарних матеріалів мохів, які опубліковані частинами у випусках “Каталога музейних фондів. Державний природознавчий музей АН УРСР” (Улична, 1978 а, б, Улична, Вороніна, 1979). Багато праці приділено К.О. Уличною вивченню поширення та життєвості рідкісних видів, детальному картуванню їх місцевиростань, зокрема представників стародавньої родини *Seligeriaceae* на заході України, що становить значний інтерес для дослідження флорогенезу мохоподібних (Улична, 1978 в). Як систематик, вона з успіхом опрацювала складну родину *Dicranaceae* (роди *Dicranum* і *Dicranella*). К.О. Улична видала дві декади XII і XIX ексикат бріофлори УРСР (Ulyczna, 1961, 1962).

Купава Остапівна не обмежилася лише дослідженнями флористичного й систематичного складу бріофлори Українських Карпат, а й з'ясувала закономірності поширення мохоподібних у рослинних угрупованнях. Як приклад ґрунтовних екологічних досліджень слід навести праці, присвячені встановленню віку дернинок двох едифікаторних мохів високогір'я Карпат – *Polytrichum commune* Hedw. і *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bryol. eur. у різних рослинних угрупованнях Чорногори та визначенню залежності приросту стебла моху від його віку (Улична, 1963 а, б).

К.О. Улична значну увагу приділяла аналізу біології розвитку мохів, часовій організації росту та інших процесів, органогенезу, особливостей розмноження та формування мохової дернини. К.О. Улична дослідила явище міжвидової гібридизації між близькими клейстокарпними й стегокарпними видами родів *Phascum* і *Pottia* (Улична, 1977) та *Tortula canescens* Mont. і *T. muralis* Hedw. (Лобачевська, Улична, 1994), проаналізувала особливості появи апогамних структур та аномального закладання гаметангіїв і їх значення для еволюції мохів (Улична, 1968). Досліджуючи участь мохоподібних у рослинному покриві й сукцесійних змінах рослинності Карпат К.О. Улична (1970) виділила бріосинузії за особливостями форм росту, зумовлених адаптивними властивостями бріофітів і екологічними умовами середовища.

У 1963 р. під керівництвом професора, чл.-кор. АН УРСР А.С. Лазаренка створена лабораторія експериментальної морфології рослин Інституту ботаніки АН УРСР, пізніше – це відділ експериментальної морфології рослин. Андрій Созонтович не лише започаткував новий напрям досліджень біології розвитку мохів, а й сформулював нову концепцію всіх подальших експериментальних біологічних досліджень.

Науковці відділу (Л.М. Фетісова, Х.Т. Пашук, К.О. Улична, О.І. Висоцька, Є.М. Лесняк, І.С. Данилків) розпочали експериментальні дослідження з вивчення каріотаксономії та морфогенетичних особливостей мохів на різних стадіях онтогенезу. Для з'ясування інфраструктури виду мохів проведені широкомасштабні дослідження хромосомних чисел мохів України (Лазаренко,

Висоцька, 1964; Высоцкая, 1967), Білорусії, Таджикистану, Казахстану, Вірменії (Лазаренко и др., 1968, 1971) і Прибалтики (Высоцкая, Фетисова, 1969; Данилків, 1978).

На підставі результатів каріологічних досліджень 154 видів листяних мохів України (уперше для 49 видів) із Львівської, Тернопільської, Івано-Франківської, Чернівецької, Закарпатської, Черкаської, Київської, Житомирської і Кримської областей) О.І. Висоцька в 1967 році захистила кандидатську дисертацію “Кариологические исследования листовых мхов Украины” (Данилків, 1978). Результати дослідження каріотипів мохів прибалтійської частини СРСР І.С. Данилків представив у кандидатській дисертації “Кариологические исследования листовых мхов Советской Прибалтики”. Хромосомні числа були визначені для 151 виду листяних мохів з Калінінградської області, Литви, Латвії та Естонії, уперше для світової бріофлори подано хромосомні числа для 5 видів.

За порівняно короткий час відділ здобув одне з передових місць у галузі дослідження каріотипу мохоподібних, а колективна монографія “Атлас хромосом листовых мхов СССР” (Лазаренко и др., 1971) була першим у світовій бріологічній літературі виданням з каріосистематики мохоподібних. Для 26 видів встановлено внутрішньовидові поліплоїдні ряди, а для 74 – нові хромосомні раси. Усього для 300 видів листяних мохів СРСР (приблизно 30% видового складу бріофлори Радянського Союзу) з більше, ніж 2000 популяцій було підраховано числа хромосом і зроблено описи морфології й поведінки хромосом на стадії метафази. Це дало можливість визначити складну інфраструктуру таксономічного виду листяних мохів, яка в багатьох випадках утворена кількома поліплоїдними й анеуплоїдними расами, та з’ясувати природу появи хромосомних рас, морфологічно ідентичних, проте екологічно та фізіологічно відмінних.

Згідно з цитологічною інтерпретацією гетероспорії в мохів (Лазаренко, Висоцька, 1972) було зроблено висновок, що виникнення поліплоїдних материнських клітин спор не пов’язане зі статевим диморфізмом та еволюційною тенденцією редукції гаметофіту, як в інших вищих рослин, а є наслідком порушень поділів ядра та цитокінезу під час утворення тетрад у спорогенній тканині.

Концепція А.С. Лазаренка про політопне та гетерохронне виникнення поліплоїдних рас була підтверджена для багатьох видів (Лазаренко, Лесняк, 1972). Отримані дані свідчили, що в листяних мохів поліплоїдія досить поширене явище: 20% досліджених видів відзначені або лише як поліплоїди, або ж як хромосомні раси, які переважно представлені в поліплоїдних рядах. На думку А.С. Лазаренка, поліплоїдія не була головною лінією еволюції бріофітів, проте, зокрема тетраплоїдія, брала участь в еволюції мохів: утворенні родів і видів (Лазаренко и др., 1971).

Дослідження співробітників відділу були спрямовані не лише на з’ясування каріологічної структури видів, а й на пізнання можливих шляхів еволюції та філогенії бріофітів. Численні експерименти з дослідження апогамії, проведені

на диплоїдній протонемі, регенерованій із спорофіту, в гаплофазі *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazar. та на протонемі зі спор гібрида *Funaria hygrometrica* Hedw. × *Physcomitrium piriforme* De Not. дали можливість побудувати модель виникнення чергування поколінь у мохоподібних (Лазаренко, 1965 а, б). Виявлена в амфоморфозах *Desmatodon randii* здатність одночасно утворювати статеві органи та спорангії стала важливим аргументом на користь гомологічної теорії, згідно з якою антагонізм між споро- і листкоутворенням призвів до редукції листя в поліплоїдному поколінні, яке набуло значення спорофіта в мохоподібних. Таким чином, на відміну від антитетичної концепції генезису чергування поколінь, А.С. Лазаренко зовсім по-новому визначив зміну гаметофітного та спорофітного типів морфогенезу в онтогенезі мохів, а саме як результат зміни активності відповідних генів.

Для оцінки еколого-географічної внутрішньовидової гетерогенності мохів А.С. Лазаренко проводив експериментальні дослідження онтогенезу окремих видів. На підставі експериментально-порівняльного аналізу в уніфікованих умовах лабораторної культури методом односпорової дернинки фенотипно близьких видів поліплоїдного ряду описані види-двійники *Desmatodon cernuus* (Hübner) BSG (n=26) і *D. ucrainicus* Lazar. (n=52) за сталими кількісними морфологічними ознаками та деякими біологічними й еколого-фізіологічними відмінностями (Лазаренко, Лесняк, 1972).

Для вивчення співвідношення внутрішньовидових хромосомних рас, їх географічного поширення та екологічних особливостей проведено масові збори поширених видів листяних мохів. З ініціативи А.С. Лазаренка у відділі був створений бріологічний гербарій, понад 20 000 гербарних зразків якого (близько 15 000 систематичного та 5 000 каріологічного), який тепер належить до наукового гербарію Інституту екології Карпат НАН України (Лобачевська, Рабик, 2015). У гербарії є збори та колекції А.С. Лазаренка з майже усіх областей України (від Донбасу до Волині та від Полісся до Криму), Карпат, Середньої Азії, Далекого Сходу, Білорусії та Кавказу. Окрім власних матеріалів А.С. Лазаренка, у гербарії зберігаються опрацьовані ним збори інших дослідників: Д.К. Зерова (Алтай, Казахстан, Західне Закавказзя), А.Н. Окснера (Азербайджан), М. Котова (Східний і Центральний Тянь-Шань), У.К. Маматкулова, К.А. Малиновського, В. Запрягаєва (Таджикистан) та ін. Є зразки бріофітів надіслані з Японії (S. Hattori, K. Saito, Y. Ikegami, A. Noguchi, K. Maeybara та ін.) та раритетні зразки з гербарію Я. Лобаржевського (J.H. Łobarzewski), Т. Вісневського (T. Wisniewski), Ж. Вагнера (J. Wagner, Fl. exsiccata Austro-Hungarica). Чисельність гербарних колекцій невпинно зростає завдяки зборам учнів А.С. Лазаренка та нового покоління бріологів.

Для аналізу внутрішньовидової хромосомної мінливості та її зв'язку з морфологічними ознаками у видів роду *Brachythecium* О.І. Висоцькою було запроваджено методику для вивчення соматичних хромосом бріофітів (Висоцька, 1972). У результаті проведених досліджень виявлено внутрішньовидову ста-

більність хромосомних чисел і чітку диференціацію їх на рівні модальних чисел окремих видів та секцій роду. Установлено, що причиною видового розмежування морфологічно близьких видів *Brachythecium starkei* (Brid.) B.S.G. – *B. curtum* (Lindb.) Limpr. є поліплоїдія, внаслідок якої в поліплоїдного *B. curtum* спостерігається не лише стійке збільшення низки кількісних показників і видозміна морфологічних особливостей, а й значно ширша екологічна амплітуда (Висоцька, 1984, 1985).

На підставі цитологічних досліджень визначено, що в природі багато морфологічних видів листяних мохів представлені расами різної плоідності, розмежованих між собою бар'єром несхрещуваності, встановлено характер хромосомної мінливості в окремих таксономічних групах, проаналізовано географічне поширення поліплоїдних і анеуплоїдних рас та оцінено каріотипну структуру популяцій видів (Лазаренко и др., 1971; Данилків та ін., 1998).

І.С. Данилківим і О.В. Лобачевською проаналізовано поширення хромосомних рас видів листяних мохів по всьому їх ареалу на території колишнього Радянського Союзу, зокрема, виявлено, що Карпати є рефугіумом багатьох реліктових анцестральних і низькоплоїдних хромосомних рас мохоподібних (Данилків, Лобачевська, 1988; Данилків та ін., 1998). На підставі результатів морфо-фізіологічних та біохімічних досліджень стерильної лабораторної культури мохів співробітниками відділу (Ріпещкий и др., 1983; Баїк ін., 1990; Лобачевська та ін., 1992) встановлено генетичну дивергенцію популяцій внутрішньовидових рас різного рівня плоідності *Pottia lanceolata* (Hedw.) Müll. Hal. n=13, 26, *Tortula muralis* Hedw. n=24, 48; *Funaria hygrometrica* Hedw. n=14, 28, *Tortula subulata* Hedw. n=12, 24, 48 та *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. n=10, 20, 40.

Уперше О.В. Лобачевською було проведено систематичний аналіз мінливості вмісту ядерної ДНК у мохів, проаналізовано взаємозв'язок між вмістом ядерної ДНК і кількістю хромосом, рівнем плоідності та положенням виду в таксономічній системі мохів (Лобачевська, 1990). Установлено, що оптимальне цитологічне навантаження в мохів проявляється в межах 10-16 хромосом, де й спостерігається найвища мінливість вмісту ядерної ДНК. У функціонально активних клітинах стінки спорового мішка й парафізах виявлено соматичну поліплоїдію (Лобачевська, Демків, 1990). Результати досліджень міжпопуляційної хромосомної мінливості бріофітів і закономірності поширення полі- й анеуплоїдії представлені в колективній монографії “Хромосомна мінливість та еволюційні особливості мохів” (Данилків та ін., 1998).

У 2009 році, завдяки співпраці з російськими бріологами, на підставі критичного перегляду таксонів роду *Schistidium* (106 цитотипів) уперше було ідентифіковано хромосомні числа для 7 нових видів (Danylkiv et al., 2009).

Окрім каріологічних досліджень, співробітники відділу поглиблено вивчали морфогенетичні процеси мохів. Експериментальне дослідження морфогенезу стало перед проблемою утворення форм у процесі розвитку організму

й інтегрованості на різних рівнях організації, адже закономірність утворення, зокрема певної форми дернинки, переважно круглої, не могла виникнути без відповідної упорядкованості, взаємозв'язку між окремими розгалуженими столонами протонеми, а в столоні будь-якого порядку – між окремими його клітинами.

У 1967 р. А.П. Коваленко – аспірант А.С. Лазаренка, захистив кандидатську дисертацію “Морфологічне дослідження протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw.”, у якій представив результати детального вивчення впливу концентрації поживного середовища на ріст і розвиток протонеми, на вміст хлорофілу в клітинах, особливості морфологічної структури протонеми в стандартних умовах лабораторної культури та під впливом фізіологічно активних речовин. Він уперше відзначив утворення нитчастою протонемою односпорової мохової дернини спіральних структур, визначив якісний склад амінокислот гідролізату протонеми та його динаміку для унівалентної ($n=28$) і бівалентної ($n=56$) хромосомних рас *F. hygrometrica*. Усі експерименти дослідник проводив у сконструйованій ним вегетаційній камері з контрольованим режимом температури, освітлення і відносної вологості (Коваленко, 1967 а, б).

Під керівництвом А.С. Лазаренка встановлено апікальне домінування в молодих протонемних столонах та підтверджено, що збільшення інтенсивності світла послаблює домінування апікальних клітин, підвищуючи коефіцієнт галушення клітин у пагонах і зменшуючи кількість нерозгалужених субапікальних клітин (Лазаренко, Демків, 1971). Було також експериментально доведено, що корелятивне гальмування галушення субапікальних клітин фунарії може контролюватися взаємодією кінетину з ауксинами (Демків, 1970).

Співробітниками відділу експериментальної морфології рослин А.С. Лазаренком, О.Т. Демківим, Є.М. Лесняк, Я.Д. Хоркавців було оцінено роль інтенсивності та спектрального складу світла й фітогормонів як пускових факторів диференціації на початкових стадіях морфогенезу протонеми, особливо розвитку її апікальних клітин. Під час експериментального контролю ростових кореляцій молоді протонеми *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. і *Desmatodon randii* О.Т. Демківим встановлено прояви радіальної полярності та корелятивного гальмування росту й галушення протонеми. Унаслідок декапітації для більшості головних столонів відзначено активність регенераційної здатності субапікальних клітин, навіть у тих випадках, коли до того ні одна клітина основного столона не галузилася, що вказувало на домінування апікальної клітини над субапікальними.

У дослідях з декапітацією протонеми А.С. Лазаренком та О.Т. Демківим відкрито явище ортотропізму (Демків, 1973, 1977). Ортоморфози проявлялися в тому, що регенеранти субапікальних клітин вже на стадії однієї клітини загиналися і росли паралельно до осі столону. Таким чином, виявлено, що галушення субапікальної клітини не лише відновлює апікальне домінування у столоні, а й новий гін приймає напрям росту основного столона та росте паралельно

до осі. Це було підставою для висновку, що дернинка мохів зберігає не лише детермінованість швидкості росту всіх столонів незалежно від послідовності їх виникнення, а й свою форму.

Визначенню природи морфогенетичних ефектів і клітинної диференціації протонемии мохів сприяло ретельне дослідження активності росткування апікальних клітин під впливом червоного світла. На підставі результатів аналізу ритміки метаболічних процесів у клітинах поляротропних протонемних столонів встановлена залежність фотоморфогенетичного ефекту росткування від активації цитоплазматичних регуляторних механізмів зворотного зв'язку та визначена роль фітохрому у цих процесах. З переходом фітохрому в активний стан пов'язували біохімічні і фотоморфогенетичні зміни у клітинах, що ростуть.

У січні 1974 р. організовано Львівське відділення Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР на базі відділу експериментальної морфології рослин Інституту та трьох відділів Державного природознавчого музею АН УРСР: біогеоценології, експериментальної екології й охорони природних екосистем.

Після успішного захисту в 1979 р. докторської дисертації “Функциональная организация морфогенеза гаметофита мхов” завідувачем відділу став учень А.С. Лазаренка – д.б.н. Орест Теодорович Демків. З ініціативи О.Т. Демківа розпочато новий підхід у дослідженні бріофітів, а саме – вивчення організації формотворчих процесів на клітинному та субклітинному рівнях. Світло і фітогормони були виділені як визначальні фактори, які безпосередньо контролюють структурно-метаболічну організацію клітини та морфогенетичні прояви організму.

Для з'ясування механізмів формотворчих процесів не лише удосконалювалися експериментальні підходи, а й вдало використовувалася можливість дослідження принципів ускладнення форми протонемних структур. Особливості диференціації клітин досліджували як організацію електрофізіологічної полярності, індукованої під час проростання спор, характер росту, галуження і диференціації клітин одновимірної системи протонемних нитчастих столонів та утворення специфічної форми дернини, а також принципів і механізмів перетворення клітини протонемної нитки в пластинку та формування бруньок, як тривимірного росту. Вивчаючи вплив таких явищ як полярність, диференціація, симетрія та кореляція на просторово-часову організацію морфогенезу О.Т. Демків дійшов висновку, що формування протонемної дернинки моху здійснюється внаслідок конкуренції між окремими центрами адсорбції поживних речовин, а саме точками росту апікальних клітин протонемних столонів (Демків, 1977).

Дослідження О.Т. Демківа з використанням протонемии мохів як спрощеної моделі для вивчення закономірностей формотворчих процесів у вищих рослин, стали важливим внеском у з'ясування механізмів контролю напрямку й характеру морфогенетичних проявів, вивчення гормональної регуляції росту та мор-

фогенезу рослин, фотоморфогенезу, тропізмів та полярності. Під керівництвом О.Т. Демківа отримано нові вагомні дані про просторово-часову, структурну та функціональну організацію росту нитчастих структур і розвитку гаметофіту. Теоретичні узагальнення полярної організації клітин, апікального домінування, міжклітинного транспорту, гормонального балансу та цілісності морфогенезу рослин склали основу монографії “Морфогенез архегоніат” (Демків, Сытник, 1985).

У мохів детально були вивчені механізми росту й клітинної диференціації протонеми (одновимірний ріст) та диференціації й утворення листкостеблових пагонів (трьохвимірний ріст). Значна кількість досліджень Я.Д. Хоркавців присвячена визначенню принципів формування пластинчастих органів у листяних мохів (Федик, 1979, Федык и др., 1981; Демків та ін., 1983). Такий напрям досліджень дав можливість ґрунтовно переглянути відомі й запропонувати нові концепції та ідеї щодо дії різних факторів, безпосередньо пов'язаних з переходом від нитчастого до трьохвимірного росту. У дослідях з *Tetraphis pellucida* Hedw. отримано важливі результати щодо особливостей ускладнення формотворчих процесів у мохів, морфологічної організації пластинчастих структур, генетичної детермінованості форм листкоподібних пластинок і характеру взаємодії екзо- та ендогенних факторів під час їх формування. Установлено, що структурна організація клітин впливає і на характер організації росту стolonів, і на напрям клітинних поділів. Саме поздовжній поділ апікальної клітини, як показали проведені дослідження, має вирішальне значення для ініціації пластинчастого росту, а для формування пластинки – послідовне чергування поздовжніх і поперечних поділів клітин з різною тривалістю мітотичних циклів.

Результати, отримані під час експериментального моделювання умов розмноження клітин без порушення їх внутрішньоклітинної організації, а саме пластинчастого росту, дали можливість припустити, що ключовим фактором морфогенезу є світло: змінюючи його, можна контролювати вибір морфогенетичного шляху. Виявлена незаперечна роль фітогормонів у формотворчих процесах, які не лише впливали на швидкість регенерації, а й змінювали модель росту. Експериментально підтверджено, що у мохів виробилися адаптивні механізми, які не допускають повної реверсії диференційованого стану: хоча в усіх випадках регенерації утворюється морфологічно однотипна хлоронема, проте регенеративна протонема вже онтогенетично предетермінована.

Явище предетермінації чітко проявлялося у дослідженнях Р.Т. Ріпецького, В.І. Матасова та Н.А. Кіт особливостей апоміксису та експериментальної поліплоїдії у мохів (Ріпецкий, Матасов, 1973). У деяких видів мохів поліплоїдний гаметофіт, який виникав унаслідок регенерації тканин спорогону, відрізнявся від гаплоїдного рівнем плоїдності та здатністю до апогамії. Роботи Р.Т. Ріпецького з експериментального апоміксису були спрямовані на дослідження локалізації морфофункціональних змін, які зумовлюють переключення розвитку, з'ясування характеру таких змін і механізмів регуляції гаметофітним

та спорофітним типами морфогенезу. Додаткові можливості в дослідженні природи детермінованого стану з'явилися з встановленням онтогенетичної різноманітності апоспоричних регенерантів *Pottia intermedia* (Turn.) Fürng. (Ріпецький, 1980). Експериментально доведено, що здатність до апогамії в диплофазі не є результатом звичайного подвоєння кількості хромосом: апогамні структури не виникали в ди- та тетраплоїдів цього виду, одержаних під впливом колхіцину на спори.

На підставі результатів міжнародного проекту INTAS № 508 “*Pottia intermedia* як модельний об’єкт для вивчення стабільності клітинної детермінації” (керівник – к.б.н., с.н.с. Р.Т. Ріпецький), виконаного співробітниками відділу в 2002-2005 рр., було встановлено, що збереження здатності до апогамії практично не залежить від умов культивування: вона зберігалася після роз’єднання клітин, калусного росту, у протопластах, під впливом розчинів з високою концентрацією РНК-ази, актиноміцину Д та сублетальних доз ультрафіолетового опромінення. Реалізація ж здатності до апогамії, навпаки, багато в чому залежала від умов: утворенню апогамних структур сприяло істотне зниження вологості субстрату, висока інтенсивність освітлення та наявність фітогормонів (Ріпецький, 1985). Проведені Р.Т. Ріпецьким спостереження засвідчили, що стійка апогамія *P. intermedia* зумовлена клітинним успадкуванням не диференційованого, а детермінованого стану. На підставі отриманих результатів зроблено висновок: здатність до апогамії в диплофазі мохів є результатом наявності в клітинах апоспоричного гаметофіту епігенетичних змін, пов’язаних з детермінацією спорофітного морфогенезу, найімовірніше, специфічного авто-репродуктивного фактора, очевидно, епісомної природи.

На підставі трансформації та соматичної гібридизації протопластів з клітин протонеми апогамного і неапогамного клону моху *Pottia intermedia* О.В. Лобачевською досліджено характер морфо-функціональних змін, що визначають розвиток спорофіту, зокрема стійкого збереження здатності клітин до апогамії. На підставі результатів виконання INTAS проекту № 508 “*Pottia intermedia* як модельний об’єкт для вивчення стабільності клітинної детермінації” (керівник – к.б.н., с.н.с. Р.Т. Ріпецький) встановлено, що здатність до апогамії, зумовлена стабільними структурно-функціональними змінами геному, стійко спадкується на клітинному рівні, проте можливі й зворотні епігенетичні зміни та втрата компетентності до спорофітного розвитку (Lobachevska et al., 2005).

Поряд із вивченням природи стійкої апогамії у мохів, Р.Т. Ріпецьким і В.І. Матасовим проводилися дослідження морфогенетичної функції мейозу та метаболічних змін в спорогенезі, а саме постмейотичних змін у спорогенезі Bryopsida, участі клітин стінки спорового мішка в життєдіяльності спорогенної тканини листяних мохів, фотоефекту розтягування клітинних стінок мейоцитів (Ріпецький, Матасов, 1982).

У 1991 р. на базі Львівського відділення Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного створено Інститут екології Карпат НАН України. Основний напрям на-

укової діяльності відділу екоморфогенезу рослин – пізнання ролі екологічних та онтогенетичних передумов адаптації і мікроеволюції рослин й можливих способів їх регулювання.

На базі відділу від 1995 р. функціонує філіал кафедри фізіології та екології рослин Львівського національного університету імені Івана Франка за спеціальністю “біологія” – 7.07.04.01, спеціалізація “фізіологія рослин”. Згідно з угодою про співробітництво, співробітники відділу здійснювали координацію науково-дослідних робіт працівників кафедри щодо цитохімічного аналізу забруднення рослин нафтовими вуглеводнями Бориславського нафтового родовища, аналізу пігментної системи та стану продигового апарату рослин в умовах природного й антропогенно зміненого середовища.

На основі узагальнення багатого досвіду систематичних досліджень співробітниками відділу (К.О. Уличною, І.С. Данилківим, О.В. Лобачевською, Я.Д. Хоркавців) визначено анатомо-морфологічні особливостей гаметофіту видів роду *Rhizomnium* (Улична, Данилків, 1983), внутрішньовидової морфологічної дивергенції *Bryum violaceum* Grund et Nyh. і *B. klinggraeffii* Schimp., пов’язаної з різними умовами місцезростання (Хоркавців, Улична, 1990), характеру зв’язків диференціації і морфогенетичних процесів в онтогенезі мохів, зокрема *Tetraphis pellucida* (Федык и др., 1981), особливостей відновлення та вегетативного розмноження в деяких дводомних видів, зокрема *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Cop. (Лобачевська та ін., 1986). Унаслідок детального дослідження закономірностей проявів морфологічної мінливості протягом онтогенезу мохів було оцінено вплив умов виростання як одного з багатьох факторів формування мохових дернин.

Від 2004 р. відділ очолює к.б.н., с.н.с. О.В. Лобачевська. Під її керівництвом відділ проводить дослідження за такими науковими напрямками:

- видове різноманіття мохоподібних та організація їх внутрішньовидової структури;
- просторово-часова та структурно-функціональна організація росту та розвитку гаметофіту;
- природа епігенетичних морфо-функціональних змін, зокрема стійкого збереження здатності клітин до апогамії у мохів;
- вплив гравітації на просторову орієнтацію росту і морфогенез мохів;
- вплив стресових чинників на особливості формування адаптивних морфо-фізіологічних реакцій та стійкості бріофітів.

Численні експедиції співробітників відділу у Карпати, Розточчя та Полісся дали можливість зібрати цінний матеріал, що значно збагатив бріологічний гербарій, який став основою для написання багатьох наукових праць, присвячених поширенню, життєвості рідкісних видів та флорогенезу мохоподібних. Зокрема, у монографії “Мохоподібні Українського Розточчя” (Данилків та ін., 2002) подано список 308 видів мохоподібних і дані про нові й цікаві для України знахідки бріофітів. У результаті еколого-ценотичного аналізу бріоф-

лори Розточчя співробітниками відділу (І.С. Данилків, І.В. Рабик) описані мохові угруповання, їх структура, закономірності формування та взаємозв'язків їх компонентів.

На підставі результатів бріоіндикаційних досліджень, а саме аналізу частоти трапляння, проективного покриття, кількості місцевиростань епіфітних мохоподібних і використання індексу чистоти повітря (І.Ч.П.) З.І. Мамчур виділено зони забруднення повітря в м. Львові та інших промислових містах Львівської області: Червонограді, Яворові, Миколаєві (Мамчур, 1997).

Проведені співробітниками відділу екоморфогенезу рослин дослідження біорозмаїття флори заповідників на території Українських Карпат істотно поповнили список мохоподібних України. У результаті інвентаризації мохоподібних Карпатського біосферного заповідника І.С. Данилківим зі співавторами (Данилків та ін., 1997) складено список мохоподібних, який налічує 447 видів 60 родин і 158 родів. У списку бріофлори заповідника, який складений за літературними даними, гербарними матеріалами відділу екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат НАН України, Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Природознавчого музею НАН України та власних зборів, виявлені види, що рідко трапляються в Українських Карпатах. Таких, що знайдено не більше, ніж у чотирьох місцевиростаннях, виявилось досить багато – 65 видів. Подано перелік цих видів з вказівками про їх місцезнаходження.

Для території Міжнародного біосферного заповідника “Східні Карпати” І.С. Данилківим наведено список з 146 видів 32 родин мохоподібних, серед яких трапляються і 7 рідкісних видів (Danylків, 1998).

Проведено систематичний та екоценотичний аналізи мохоподібних високогір'я Чорногори Українських Карпат (аспірантка відділу А.І. Григорова).

Результати інвентаризації мохоподібних Яворівського національного природного парку були представлені в розділі “Світ рослин і грибів Яворівського НПП” книги “Яворівський національний природний парк. До 10-річчя створення” (Базюк-Дубей та ін., 2008). І.С. Данилківим та І.В. Рабик складено конспект флори мохоподібних природного заповідника “Медобори” (Данилків, Рабик, 2007). Бріофлора заповідника була представлена 132 видами із 28 родин і 71 роду, в анотованому списку – 4 види печіночників і 128 видів мохів, інформація про поширення видів, їх місцезнаходження та життєві форми, а для деяких видів – таксономічний коментар. Серед рідкісних та цікавих видів заповідника є 3 рідкісних для Європи, 8 – України та 9 – рівнинної частини України.

Уперше І.В. Рабик та І.С. Данилківим наведено список печіночників і мохів для болота Немирів Яворівського району Львівської області (Рабик, Данилків, 2008). Список включав 65 видів з коротким описом місцезнаходжень, екологічних груп і життєвих форм, а також поширення в Україні. Подано нові дані про поширення 8 рідкісних в Україні видів.

У результаті інвентаризації бріофлори породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району О.В. Лобачевською (Лобачевська, 2012)

встановлено 38 видів мохоподібних. Для дослідженої території визначено 7 рідкісних видів мохів. Уперше для бріофлори України на відвалах шахти “Надія” (м. Соснівка Львівської області) виявлено адвентивний вид моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. Представлено результати комплексного аналізу бріофлори порушених територій та з’ясовано особливості її структури.

У 2007 р. створено неструктурний підрозділ відділу “Центр флуоресцентної мікроскопії” НАН України (куратор – О.В. Лобачевська) для раціонального використання науковими установами та організаціями НАН України флуоресцентного моторизованого мікроскопа Axio Imager M1 (*Carl Zeiss*) для аналізу структурно-функціональних особливостей організації клітин; цитоскелету, визначення вмісту білків, ДНК та активності ферментів; визначення градієнту іонів кальцію, целюлози клітинних стінок. Програмне забезпечення Axio Imager M1 дає можливість здійснювати кількісний та якісний аналіз зображень та створювати власні програми вимірювань. Упродовж 2008-2018 рр. співробітники відділу здійснювали фундаментальні наукові дослідження за 3 бюджетними базовими темами, брали участь у виконанні цільової та прикладної тематик Інституту.

Виконання досліджень з бюджетної пошукової теми “Природа толерантності рослин до техногенного забруднення середовища їх існування” (2005-2009 рр.) дало можливість визначити особливості розвитку бріофітного покриву на девастованих територіях видобування сірки Яворівського ДГХП “Сірка”, проаналізувати структуру мохових угруповань, показники біомаси, репродуктивне зусилля та життєві стратегії домінуючих і субдомінуючих видів мохів.

Розроблені Н.Я. Кияк, О.В. Лобачевською, У.А. Оксенюк методи бріомоніторингу забруднення повітря за зміною забарвлення листків та інтенсивності флуоресценції хлорофілу; модифіковано методи застосування дитізону, диметилглюксиму й нейтрального червоного для цитохімічного аналізу вмісту важких металів і фенолу для оцінки екологічного стану довкілля. Виявлено види мохоподібних, які мають високу поглинальну здатність і чутливість до поллютантів, особливо важких металів. Оцінено їх бріоіндикаційні властивості, проведено бріотестування токсичного забруднення повітря, води та ґрунту та виявлено різні рівні забруднення – від тих, які не впливають на функціонування екосистем, до тих, які становлять реальну загрозу їх життєдіяльності. Визначено співвідношення активного й пасивного транспорту іонів важких металів як важливої ланки детоксикації (Кияк, 2002; Лобачевська, Оксенюк, 2009; Щербаченко, 2012 а).

На підставі результатів експериментальних досліджень встановлено, що мохи здатні адаптуватися до підвищених концентрацій кадмію, свинцю, нікелю, ртуті. Стійкість мохів до техногенного забруднення прямо корелювала з підвищеним рівнем активності компонентів антиоксидантної ферментативної та низькомолекулярної системи захисту. У преадаптованих рослинах встановлено епігенетичний контроль за активністю ферментів-антиоксидантів.

Виявлено залежність між інтенсивністю оксидного стресу, спричиненого важкими металами, і рівнем пероксидації ліпідів та окислювальної модифікації білків тилакоїдних мембран хлоропластів та проаналізовано особливості дисбалансу фотосинтетичних пігментів у листках моху як адаптивної реакції на стрес (Щербаченко, 2012б; Кияк, 2013; Лобачевська та ін., 2014).

Залежність активності антиоксидантних ферментів від іонів Ca^{2+} підтверджено у досліджах О.В. Лобачевської та І.В. Мельник з блокаторами кальцієвих каналів. Показано, що вплив екзогенного кальцію зумовлював ефект загартовування мохів до стресових чинників (важких металів, температурного й осмотичного шоку) завдяки регуляції мембранного транспорту, Ca^{2+} -залежних білків і ферментів, трансдукції гормональних сигналів у клітині (Лобачевська, Мельник, 2010).

Показано, що, крім фізіолого-біохімічних процесів, під впливом поллютантів змінюються форма росту, біоморфа та стратегія видів, наприклад у забруднених екоотопах пригнічується або повністю блокується генеративне розмноження мохів та активується вегетативне. Виявлено зв'язок індукованих ртуттю направлених епігенетичних змін активності генів з ферментативною та мітотичною активністю клітин моху (Ріпецький та ін., 2008).

Установлено (Лобачевська О.В., Бойко І.В., Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д.), що іони важких металів посилюють нагромадження в клітинах супероксидного радикалу і пероксидів, які забезпечують сигнальний каскад для індукції експресії генів та антиоксидантного захисту. Визначено залежність між інтенсивністю оксидного стресу, спричиненого важкими металами, та рівнем процесів пероксидації ліпідів і окислювальної модифікації білків тилакоїдних мембран хлоропластів, а також проаналізовано особливості дисбалансу співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках моху як адаптивної реакції на стрес (Кияк, Микієвич, 2009; Лобачевська та ін., 2014). Відзначено, що посилення генерації АФК під впливом стресорів спричинялося особливостями функціонального стану органел унаслідок безпосередньої активації АФК-генеруючих ферментів, змінами кальцієвого статусу та гормонального балансу клітин.

Показано (Лобачевська, Мельник, 2010), що вплив екзогенного кальцію зумовлював ефект загартовування мохів до стресових чинників (важких металів, температурного й осмотичного шоку) завдяки регуляції мембранного транспорту, Ca^{2+} -залежних білків і ферментів, трансдукції гормональних сигналів у клітині, що забезпечували власне активний захист.

Р.Т. Ріпецьким, Я.Д. Хоркавців установлено, що преадаптація до ртуті кло-ну *Tortula modica* R.H.Zander формувалася завдяки зміні активності генів, яку можна розглядати як відбір направлених епігенетичних змін геному, що виникають набагато частіше, ніж мутації, внаслідок ампліфікації сайтів ДНК – регуляторів мітотичної активності, що свідчить про зв'язок індукованих ртуттю епігенетичних змін з інтенсивністю клітинних поділів (Ріпецький та ін., 2008; Хоркавців та ін., 2009).

Результати, отримані Н.Я. Кияк, свідчать, що стійкість мохів до техногенного забруднення прямо корелює з підвищеним рівнем активності компонентів антиоксидантної системи захисту (Кияк, 2014). Клітинні системи детоксикації активних форм кисню (кальцієва, НАДФ-оксидазна, супероксиддисмутаза, аскорбат-глутатіонова) мали високу чутливість і пластичність в умовах стресу, що сприяло фенотипній та генетичній (епігенетичній) адаптації бріофітів.

У 2010-2014 рр. за відомчою тематикою “Фенотипна пластичність та адаптивна здатність мохів і їх використання для ренатуралізації антропогенно трансформованого середовища” співробітники відділу досліджували структуру бріофітного покриву на породних відвалах Язівського родовища сірки Новояворівського гірничо-хімічного підприємства “Сірка” (Данилків І.С., Рабик І.В., Лобачевська О.В.) і Червоноградського гірничопромислового району (Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р., Бешлей С.М.) та на забруднених нафтою територіях у м. Бориславі (Кияк Н.Я., Рабик І.В., Хоркавців Я.Д.): визначено флористичний склад і типові бріофітні угруповання, проєктивне покриття та частоту трапляння, відзначено особливості еколого-ценотичної диференціації бріофлори, співвідношення біоморф та екоморф, розподіл за еволюційно-географічними елементами (Рабик, Данилків, 2005; Лобачевська, Соханьчак, 2010; Лобачевська, 2012 а). Встановлено, що захист від вільнорадикальних пошкоджень, індукованих нафтовим забрудненням, забезпечується значним умістом у клітинах мохів SH-вмісних сполук, що є важливою адаптивною реакцією бріофітів на дію нафтопродуктів (Кияк, Буньо, 2012; Хоркавців та ін., 2012).

Разом зі співробітниками Відділення фізико-хімії горючих копалин Інституту фізико-органічної хімії та вуглехімії ім. Л.М. Литвиненка НАН України та Інституту прикладних проблем механіки і математики ім. Я.С. Підстригача НАН України у рамках проекту УНТЦ № 5032 “Моніторинг природного відновлення девастованих територій сірчаного виробництва у Прикарпатському регіоні України” 2010-2012 рр. (керівник – к.б.н., с.н.с. І.С. Данилків) здійснено моніторинг природного відновлення девастованих територій видобутку сірки.

О.В. Лобачевською визначено спектри статевих типів та життєвих стратегій мохоподібних. Установлено, що на початкових стадіях бріофітної сукцесії домінують верхоплідні дводомні види-поселенці завдяки диморфізму статей, різній швидкості їх дозрівання, продуктивності, високій активності безстатевого та статевого розмноження, що спричиняє високий рівень репродуктивної мінливості й стійкості на девастованих територіях (Лобачевська, 2012б; Лобачевська, Рабик, 2012). З’ясована участь спеціалізованих безстатевих пропагул та спор як важливої фази життєвого циклу дводомних видів мохів у реалізації життєвої стратегії толерантності до екстремальних умов девастованих територій.

На підставі результатів аналізу кількісного та якісного складу пігментів пластид у листках домінантних видів мохів (дослідження Кияк Н.Я.,

Лобачевської О.В., Баїк О.Л., Соханьчака Р.Р., Бешлея С.В.) встановлено, що рівень вмісту фотосинтетичних пігментів та інтенсивності фотосинтезу мохів залежить від видових особливостей, приуроченості до умов місцевиростання та від морфологічної структури мохових дернин. Для усіх досліджуваних видів мохів встановлено зниження фотосинтетичної активності від основи до вершини породних відвалів, незалежно від експозиції. Аналіз сезонної динаміки фотосинтезу свідчить, що бріофіти адаптовані до широкого діапазону інтенсивності світла та температурного режиму, здатні до репарації фотосинтетичної діяльності після сухих періодів влітку, істотно підвищують фотосинтетичну продуктивність піонерних рослинних угруповань, що зумовлено значною масою асимілюючих органів мохів та високим вмістом в них зелених пігментів (Кияк, Буньо, 2012; Кіт, 2012; Кияк, 2013; Соханьчак та ін., 2013; Карпінець та ін., 2014).

О.В. Лобачевською та І.В. Бойко встановлено, що толерантність до висушування може ініціюватися як тривалим, так і короточасним висушуванням, на що вказує підвищення синтезу метаболічно активних речовин, а саме завдяки підвищенню стійкості пігментного комплексу, активації антиоксидантного захисту та вмісту осмопротекторів (Лобачевська, Бойко, 2015). З'ясовано, що періодичне тривале висушування значно пришвидшує стадію відновлення життєздатності мохових дернин, мабуть, унаслідок поступового загартування рослин.

Показано (Кияк, 2014), що співвідношення низькомолекулярних компонентів антиоксидантного захисту – відновлених та окиснених форм аскорбату та глутатіону в клітинах мохів є важливим показником окисно-відновного статусу та біомаркером їх фізіологічного стану в стресових умовах.

О.Л. Баїк проаналізовано морфофізіологічні та біохімічні зміни моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. під впливом різних концентрацій свинцю та ртуті. Сублетальні концентрації цих металів спричинювали здебільшого кількісні зміни спектрів кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази. Встановлено, що зразки моху з різних за забрудненістю місцевиростань відрізнялися за вмістом поглинутого свинцю в гаметофорах. Важливу роль у нормалізації зміненого під дією свинцю та ртуті ізомічного електрофоретичного спектра естерази відігравали білки теплового шоку. Хромосомні раси *Amblystegium serpens*, які зазнавали дії теплового шоку, виявляли підвищену стійкість до високих концентрацій свинцю та ртуті. Включення альтернативних шляхів метаболізму та зміна структури ферментів сприяли виживанню рослин за дії важких металів (Баїк, 2012).

Установлено, що за участю бріофітного покриву на поверхні техногенного субстрату підвищується вміст мікро- та біогенних елементів, формується органічно-аккумулятивний горизонт, утворений продуктами розкладу мохових дернин, створюється сприятливий гідротермічний режим, оскільки висока поглинальна здатність бріофітів сприяє акумуляції вологи, а відтак оптимізує темпера-

турний режим та кислотність не лише у дернинах, а й у верхньому шарі субстрату, що свідчить про важливий вплив мохів на фізико-хімічні властивості посттехногенних ґрунтів (Кияк, 2014; Кууак, Baik, 2016; Щербаченко та ін., 2015; Карпінець та ін., 2016).

Науковцями відділу визначено, що в несприятливих мікрокліматичних та едафічних умовах техногенного середовища мохоподібні проявляють різну ступінь пристосованості та фенотипної пластичності – морфологічна структура, репродуктивна здатність і багаторівневі аспекти фізіолого-біохімічної адаптивної стратегії змінювалися залежно від екотопних умов конкретної порушеної території і фітотоксичності основних забруднювачів.

Розпочато виконання нової бюджетної базової теми “Стійкість та адаптивні структурно-функціональні зміни мохів під впливом абіотичних стресорів в умовах антропогенно трансформованого середовища” (2015-2019 рр.), яка передбачає отримати нові дані про специфіку конститутивних механізмів захисту мохів залежно від екстремальних змін абіотичних факторів природного середовища та визначити природу індукованих адаптивних морфологічних і репараційних функціональних змін в онтогенезі рослин під впливом стресу та їхнє значення у формуванні стрес-адаптивної стратегії в умовах антропогенно трансформованого середовища. На основі отриманих результатів визначено нові екофізіологічні аспекти стрес-адаптивної стратегії мохоподібних, що сприятиме розвитку сучасних положень, підходів та методів для визначення природи стрес-толерантності пойкилогідричних бріофітів на фонових та антропогенно трансформованих територіях.

Встановлено, що техногенні субстрати відвалів видобутку сірки заселяють мезо- та ксерофітні мохи-поселенці з життєвою формою низької дернинки, маловимогливі до трофності субстрату та стійкі до нестабільних умов місцезростань. Виявлено значну мінливість показників проективного покриття і біомаси мохів залежно від експозиції та положення на схилах породних відвалів, однак встановлено, що бріофітний покрив відіграє значну роль в оптимізації режиму зволоження поверхневих шарів техногенних субстратів, покращуючи умови екотопів (Раби́к та ін., 2017).

Відзначено відмінності видового складу бріофітів, їх екологічної і біоморфологічної структури, активності видів, динаміки біомаси, потужності мохової підстилки, репродуктивної стратегії на рекультивованих та нереккультивованих ділянках породних відвалів ДГХП “Подороженський рудник”. На підставі досліджень структурно-функціональної організації мохового покриву як едифікатора посттехногенних змін елементів ландшафту гірничо-хімічного сіркодобувного підприємства встановлено, що рекультивація девастованих територій сприяла пришвидшенню процесів стабілізації мікрокліматичних та едафічних умов завдяки добору стійких видів мохів з різними життєвими стратегіями, статевими типами та способами репродукції (Раби́к та ін., 2017).

Встановлено флористичний склад 14 домінантних бріофітних угруповань

на території породних відвалів Червоноградського гірничо-промислового району, проаналізовано синузальну структуру мохоподібних залежно від проективного покриття видів в угрупованні, розподіл за співвідношенням біоморф та екоморф. Стійкі мохові угруповання розглядали в ранзі бріосинузій, які можуть бути як самостійними виділами, так і невід'ємними компонентами (у ранзі синузій) асоціацій судинних рослин (Карпінець та ін., 2017).

Особливості репродуктивної здатності адвентивного моху *Campylopus introflexus* визначено О.В. Лобачевською та Р.Р. Соханьчаком на техногенних територіях: відвалах вугільних шахт, підземної виплавки сірки та колишнього торф'яного кар'єру Львівської області. У десяти досліджених локалітетах дводомного виду моху встановлено кількість і співвідношення чоловічих, жіночих та рослин без гаметангіїв, продуктивність фертильних особин, а також оцінено активність утворення спеціалізованих безстатевих пропагул та спорогонів. Відзначено, що стресові умови на девастованих територіях гірничовидобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту та життєздатність спор *C. introflexus*. У коробочках моху з локалітетів вугільних відвалів було до 85% абортивних спор (Лобачевська, Соханьчак, 2017).

Встановлено структурні та функціональні особливості бріофітів з різною життєвою формою залежно від умов зволоження місцезростань на техногенно трансформованих територіях Червоноградського гірничопромислового району. О.В. Лобачевською, Р.Р. Соханьчаком, С.В. Бешлеєм виявлено значні відмінності водопоглинання та водоутримання ортотропними асимілюючими й ортотропними бурими з ризоїдною повстю частинами пагонів у *Campylopus introflexus* (низька щільна дернина) і *Polytrichum piliferum* Hedw. (низька пухка дернина) і плагіотропними гетеротрофними ризомами у *Polytrichum juniperinum* Hedw. (висока пухка дернина). У ендогідричних дернинах політрихових водний баланс забезпечувався в основному апікальним поглинанням та утриманням води асимілюючою частиною пагонів, бура необлиственена частина стебла і підземні ризоми в основному запобігають втраті ендогідричної води та проявляють лише капілярну функцію – утримання зовнішньої води між ризоїдами пагонів окремих рослин моху. Апікально-базальний градієнт асиміляції карбогідратів у пагонах *C. introflexus* сприяв стійкості до нестачі води й утворенню верхівкових виводкових органів, тоді як у високих дернинах мохів роду *Polytrichum* Hedw. вища ефективність збереження крохмалю та здатність до вегетативного розмноження проявлялася в бурій і плагіотропній частинах пагонів.

Н.Я. Кияк досліджено особливості метаболізму вуглеводів і катіонообмінну здатність клітинних стінок мохів залежно від рівня засолення субстрату на території хвостосховища відходів видобутку калійних солей Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал”. Показано, що пристосування бріофітів до засолення субстрату забезпечується зміною спрямованості метаболічних процесів, яка проявляється у збільшенні загального вмісту вугле-

водів та накопичення розчинних вуглеводів унаслідок підвищення амілазної активності і гідролізу полісахаридів. Встановлено, що засолення індукує підвищення гідролітичної активності хлорофілази у хлоропластах мохів, яку можна трактувати як діагностичну ознаку для оцінки ступеня солетолерантності рослин (Кияк, Буньо, 2017).

О.І. Щербаченко визначила участь домінантного виду *Dicranella cerviculata* (Hedw.) у ренатуралізації техногенних субстратів підземної виплавки сірки Немирівського родовища (Львівська область) для подальшої розробки методів діагностики екологічного стану деастрованих територій (Щербаченко та ін., 2015). Встановлена залежність рівня накопичення органічного Карбону в моховій підстилці *D. cerviculata* від маси її відмерлої частини та характеристик едафотопу (рН і вологості).

Електрофоретичні спектри кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази та пероксидази моху *Bryum caespiticium* з дослідних трансект відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища державного гірничо-хімічного підприємства “Сірка” та фонові території природного заповідника “Розточчя” залежно від температури, інтенсивності світла та вологості субстрату проаналізовано О.Л. Баїк. Встановлено, що за екстремальних кліматичних умов на вершині відвалу активуються низькомолекулярні фракції білків та ферментів, що свідчить про біохімічну адаптацію моху до стресової дії абіотичних факторів. Підвищення активності й термостабільності ферментів-антиоксидантів та мінливість низькомолекулярних фракцій кислих розчинних білків та ферментів, зумовлена насамперед зміною експресії генів стресових білків, що контролюють синтез специфічних адаптогенів і протекторів (Баїк, 2015).

Спільно з польськими бріологами з Відділу ботаніки та мікології Університету ім. Марії Кюрі-Склодовської (Люблін, Польща) критично опрацьовано матеріали бріофлори “Розточчя” та опубліковано монографії “Bryophytes of the Roztocze region (Poland and Ukraine) і “Roztocze przyroda i człowiek” (Zubel et al., 2015 a, b).

За період 2008-2018 рр. на підставі результатів бріомоніторингу, комплексних польових та експериментальних досліджень морфологічної й структурно-функціональної мінливості мохоподібних науковцями відділу розроблено основні положення наукової концепції адаптивної стратегії рослин в умовах зростання антропогенного навантаження на довкілля. Визначено механізми фенотипної пластичності мохоподібних та морфофізіологічні особливості пристосувань до екстремальних умов природного середовища, толерантності вегетативних органів до висушування та їх значення в еволюції стійкості до посухи наземних рослин. Установлено, що толерантним до висушування видам мохів властиві вищий рівень конститутивного осмопротекторного захисту (внутрішньоклітинного нагромадження цукрів, низькомолекулярних антиоксидантів і білків) та здатність до швидкої втрати води і відновлення водного запасу, порівняно з посухостійкими судинними рослинами, відносна втрата

води в яких є меншою. Охарактеризована специфіка піонерних бріофітних угруповань – невід’ємного компонента формування рослинного покриву на девастованих територіях – як прояву адаптогенезу до умов антропогенно трансформованого середовища. Оцінено індикаційні властивості мохоподібних та розроблено методи бріомоніторингу посттехногенних територій.

У відділі виконувалися міжнародні наукові проекти фундаментального і прикладного спрямування з космічної тематики: російсько-український експеримент “Протонема” на борту російського біосупутника “Біон-11”, 1996 р. (координатор від України д.б.н., О.Т. Демків); американсько-український експеримент “United States and Ukraine Shuttle Middeck experiment in plant biology” на космічному кораблі “Columbia”, підпроект SPM-A “Вплив червоного світла й мікрогравітації на ультраструктуру протонеми мохів *Ceratodon* і *Pottia*”, 1997-1998 рр. (керівник підпроекту – д.б.н. О.Т. Демків); УНТЦ-NASA проект (NN-09) “Протонема мохів як модельний об’єкт дослідження ролі мікрогравітації у ростових і морфогенетичних процесах рослин” (керівник – д.б.н., професор О.Т. Демків). Відповідно до Цільової комплексної програми НАН України з наукових космічних досліджень на 2012-2016 рр. та Державного контракту між НКАУ та ІБ НАНУ співробітники відділу досліджували “Особливості формотворчих процесів мохів в умовах гравітації та невагомості”. Згідно з Цільовою комплексною програмою НАН України з наукових космічних досліджень на 2018-2022 рр. науковці відділу виконують науковий проект “Дослідження гравічутливості та гравітропних реакцій в умовах космічного польоту як адаптивного чинника в онтогенезі рослин”.

Оригінальні експериментальні дослідження впливу гравітації як фактора поляризації на розвиток протонеми мохів дали можливість О.Т. Демківу, Р.Т. Ріпецькому, Я.Д. Хоркавців, Х.І. Чабан з’ясувати механізми реакції клітин на векторну дію земного тяжіння, описати ростові рухи і відкрити альтернативні до лінійного росту спіральні форми протонемних дернин (Демків та ін., 2006, Хоркавців, Демків, 2007). Встановлено поляризуючу дію іонів кальцію й ауксину у трансдукції гравісигналу, розвитку гравітропного згину, диференціації клітин і морфогенезі (Хоркавців, Демків, 2003). Уперше виявлено морфогенетичний ефект гравітації: у темряві протонема під впливом гравітації набуває здатності до пришвидшеного розвитку і утворення бруньок з апікальних клітин (Ripetskyj et al., 1998). З’ясовано роль іонів кальцію і цитоскелету як сигнальної системи у сприйнятті та реалізації гравістимулу (Хоркавців та ін., 2015). Імуноцитохімічно на лазерно-конфокальному мікроскопі (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) визначено структурну організацію мікротрубочок (МТ) цитоскелету під час ініціації та утворення бруньок на апікальних клітинах мохів. Визначена участь елементів цитоскелету та його специфічні регуляторні функції їх анізотропного поширення у верхівковому рості, у детермінації форми клітин та зв’язку із синтезом целюлози (Demkiv et al., 2003).

Н.Я. Кияк та Я.Д. Хоркавців дослідили стан прооксидантно-антиоксидантної системи у гаметофіті моху *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. в умовах реальної гравітації та після кліностакування (Кияк, Хоркавців, 2016). Оцінено часову динаміку вмісту

первинних та кінцевих продуктів ліпопероксидації – дієнових кон'югатів і малонового діальдегіду в умовах модельованої мікрогравітації. Встановлено фазний характер реакцій прооксидантно-антиоксидантної системи в умовах кліностагування та зворотність окиснювальних процесів у післястресовий період.

Для з'ясування механізму гравітропного росту був застосований новий підхід, а саме дослідження епігенетичних процесів у гравісприйнятті й участі клітинної пам'яті у збереженні дії гравістимулу. Визначено гравічутливість у 10 нових видів мохів та проаналізовано особливості їхніх гравіморфозів на різних стадіях онтогенезу (Lobachevska et al., 1998, Лобачевська, Хоркавців, 2014, Лобачевська та ін., 2017). Встановлено, що гравіреакції сприяють формуванню нового фенотипу і підвищенню генотипної пластичності гаметофітної та спорофітної стадій онтогенезу бріофітів. Уперше було показано, що гравітація сприяє активності вегетативного розмноження і відіграє важливу роль у реалізації репродуктивної стратегії мохів. Установлена участь гравітації у модифікації репродуктивної здатності одно- і дводомних видів мохів, не виключено, що якраз гравізалежний розвиток рослин стимулює відхилення у співвідношенні чоловічих і жіночих гаметангіїв, розвитку спорогонів, тривалості дозрівання та проростання спор у різних екологічних умовах. Визначено поляризуючу дію вектора гравітації як екологічного чинника, що ініціює екотипні зміни у морфогенезі мохів залежно від стадій їх розвитку та впливу екологічних факторів (Лобачевська та ін., 2015).

Мохоподібні – самостійна гаметофітна лінія розвитку вищих рослин, представники якої в ході еволюції зберегли толерантність до висушування не лише нестатевих спор, а й вегетативних органів, яка є ідеальною моделлю для дослідження екофізіологічних і генетичних проявів фенотипної пластичності, механізмів толерантності до висушування, впливу екстремальних факторів в умовах природного та антропогенно трансформованого середовища, а також їх значення в еволюції стійкості до посухи наземних рослин. Надалі дослідження співробітників відділу будуть спрямовані на вивчення особливостей фенотипної пластичності мохів та інтраклональної структури виду у мінливих умовах природного середовища, її адаптивної здатності в умовах трансформованого середовища для забезпечення біорізноманітності рослин та сталого розвитку екосистем.

БАЇК О.Л. Морфофізіологічна та біохімічна характеристика поліплоїдного ряду *Amblystegium serpens* (Hedw.) V.S.G. // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, № 6. – С. 46-49.

БАЇК О.Л. Вивчення фізіолого-біохімічної мінливості моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. під дією важких металів // Чорноморськ. ботан. журн. – 2012. – Т. 8, № 2. – С. 134-141.

БАЇК О.Л. Зміна біохімічних параметрів *Barbula unguiculata* Hedw. і *Bryum caespiticium* Hedw. під впливом абіотичних факторів на пост техногенних територіях видобутку сірки // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2015. – Т. 6(13), № 1. – С. 277-292.

БАЗЮК-ДУБЕЙ І., ПРОГОВ М., ДАНИЛКІВ І., РАБИК І., ЗАГУЛЬСЬКИЙ М., ЛЮБИМЕЦЬ І., СОРОКА М., 248

- КАГАЛО О. Світ рослин і грибів Яворівського НПП. Яворівський національний природний парк. До 10-річчя створення / Ред. Ю. Чорнобай, О. Кагало. – Львів: ЗУКЦ, 2008. – С. 62-107.
- БАЧУРИНА Г.Ф., МЕЛЬНИЧУК В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка, 1987. – 180 с.; Вип. 2. – К.: Наук. думка, 1988. – 180 с.; Вип. 3. – К.: Наук. думка, 1989. – 176 с.; Вип. 4. – К.: Академперіодика, 2003. – 256 с.
- ВЫСОЦКАЯ Е.И. Обзор хромосомных чисел листовых мхов УССР // Цитология и генетика. – 1967. – Т. 1, № 4. – С. 30-39.
- Висоцька О.І. До методики дослідження соматичних хромосом у листових мохів // Укр. ботан. журн. – 1972. – Т. 29, № 6. – С. 793-796.
- Висоцька О.І. Порівняльна характеристика *Brachythecium starkei* (Brid.) B.S.G. і *B. curtum* (Lindb.) Limpr. із західної частини СРСР // Укр. ботан. журн. – 1984. – Т. 41, № 5. – С. 29-33.
- Висоцька О.І. Каріотипічна структура видів роду *Brachythecium* B.S.G. // Укр. ботан. журн. – 1985. – Т. 42, № 4. – С. 44-47.
- ВЫСОЦКАЯ Е.И., ФЕТИСОВА Л.Н. Числа хромосом листовых мхов Латвии // Цитология и генетика. – 1969. – Т. 2, № 5. – С. 469-471.
- Даниликів І.С. Кариологические исследования листовых мхов Советской Прибалтики: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05. – Львов, 1978. – 22 с.
- Даниликів І.С., Демків О.Т., Лобачевська О.В., БАК О.Л. Хромосомна мінливість та еволюційні особливості мохів // Львів, 1998. – Деп. в ДНТБ України 10.09.98. N 408-Ук98. – 229 с.
- Даниликів І.С., Демків О.Т., Лобачевська О.В., МАМЧУР З.І. Мохоподібні – Bryophyta // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – К., 1997. – С. 190-198.
- Даниликів І.С., Лобачевська О.В. Хромосомні числа листових мохів з території СРСР // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 5. – С. 52-54.
- Даниликів І.С., Лобачевська О.В., МАМЧУР З.І., СОРОКА М.І. Мохоподібні Українського Розточчя. – Львів, 2002. – 320 с.
- Даниликів І.С., РАБИК І.В. Мохоподібні (Bryophyta) природного заповідника “Медобори” // Чорноморськ ботан. журн. – 2007. – Т. 3, № 1. – С. 85-99.
- Демків О.Т. Дія фізіологічно активних речовин на регенерацію субапикальних клітин молоді протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27, № 3. – С. 314-317.
- Демків О.Т. Метаболічні зміни при фотоморфогенетичному ефекті росткування клітин протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1973. – Т. 30, № 4. – С. 511-515.
- Демків О.Т. Розвиток нитчастої протонеми листових мохів // Укр. ботан. журн. – 1977. – Т. 37, № 4. – С. 426-433.
- Демків О.Т., КОРДЮМ Е.Л., ХОРКАВЦІВ Я.Д., ТАЇРБЕКОВ М.Г. Умови мікрогравітації – експериментальна база для пізнання закономірностей морфогенезу рослин в гравітаційному полі // Космічна наука і технологія. – 2006. – Т. 12, № 5/6. – С. 30-35.
- Демків О.Т., СЫТНИК К.М. Морфогенез архегоніат. – К.: Наук. думка, 1985. – 204 с.
- Демків О.Т., ХОРКАВЦІВ Я.Д., КАРДАШ О.Р. Принципи формування пластинчастих органів листових мохів у процесі розвитку гаметофіта // Укр. ботан. журн. – 1983. – Т. 39, № 6. – С. 51-55.
- КАРПІНЕЦЬ Л., ЛОБАЧЕВСЬКА О., БАРАНОВ В. Вплив бріофітного покриву на умови едафото-

- пу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2014. – Вип. 65. – С. 255-265.
- КАРПНЕЦЬ Л.І., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., БАРАНОВ В.І. Вплив мохів на мікрокліматичні умови едафотопів породних відвалів та їх адаптаційні реакції // Біологічні студії / *Studia Biologica*. – 2016. – 10 (3-4). – С. 5-20.
- КАРПНЕЦЬ Л.І., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., СОХАНЬЧАК Р.Р. Екологічна структура епігейних синузій мохоподібних на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району // Укр. ботан. журн. – 2017. – Т. 74, № 2. – С. 154-162.
- Кияк Н.Я. Нагромадження та внутрішньоклітинний розподіл важких металів у мохах // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2002. – Вип. 29. – С. 93-101.
- Кияк Н.Я. Фотосинтетична активність мохів на девастованих територіях видобутку сірки // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2013. – Вип. 62. – С. 170-179.
- Кияк Н.Я. Роль мохів у відновленні техногенного субстрату на відвалі сірчаного видобутку // Науковий вісник Ужгородського національного університету: Біологія. – 2014. – Вип. 37. – С. 68-78.
- Кияк Н.Я. Сезонні зміни вмісту компонентів глутатіоно-аскорбатного циклу у мохах на території відвалу видобутку сірки // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2014. – Вип. 67. – С. 309-320.
- Кияк Н.Я., БАК О.Л. Участь бріофітів у відновленні девастованих територій сірчаного видобутку // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. – 2011. – Т. 6, № 2. – С. 22-36.
- Кияк Н.Я., БУНЬО Л.В. Механізми пристосування моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // Біологічні Студії / *Studia Biologica*. – 2012. – Т. 6, № 3. – С. 165-176.
- Кияк Н.Я., БУНЬО Л.В. Механізми пристосування бріофітів до сольового стресу на території хвостосховища Стебницького гірничо-хімічного підприємства “Полімінерал” // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2017. – Вип. 76. – С. 162-171.
- Кияк Н.Я., МИКІЄВИЧ І.М. Вплив свинцю на стан прооксидантно-антиоксидантної рівноваги у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2009. – Вип. 50. – С. 157-163.
- Кияк Н.Я., ХОРКАВЦІВ Я.Д. Оцінка стану прооксидантно-антиоксидантної системи у гаметофіті моху *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. в умовах кліностатування // Космічна наука і технологія. – 2016. – 22 (5). – С. 56-65.
- КІТ Н.А. Особливості стійкості мохів до водного дефіциту на девастованих територіях видобутку сірки // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Інститут екології Карпат НАН України. – 2012. – Т. 3 (10), № 1 – С. 191-198.
- КОВАЛЕНКО А.П. Деякі закономірності росту і розвитку протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1967 а. – Т. 24, № 3. – С. 13-17.
- КОВАЛЕНКО А.П. Вплив індолілоцтової кислоти на ріст протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1967 б. – Т. 24, № 1. – С. 46-49.
- ЛАЗАРЕНКО А.С. Апогамные структуры у некоторых видов плеврокарпных мхов // Цитология и генетика. – К., 1965 а. – С. 158-167.
- ЛАЗАРЕНКО А.С. Явление амфоморфизма у мхов // Докл. АН УССР. – 1965 б. – № 3. – С. 962-964.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., ВИСОЦЬКА О.І. Числа хромосом для деяких видів листяних мохів з України // Доповіді АН УРСР. – 1964. – № 4. – С. 541-544.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., ВИСОЦЬКА О.І. Цитологічна інтерпретація гетероспорії у мохів // Шляхи

- експериментального дослідження морфогенезу вищих рослин / Матер. симп. – К.: Наук. думка, 1972. – С. 93-98.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., ВЫСОЦКАЯ Е.И., ЛЕСНЯК Е.Н. Атлас хромосом листовных мхов СССР. – К.: Наук. думка, 1971. – 143 с.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., ВЫСОЦКАЯ Е.И., ЛЕСНЯК Е.Н., МАМАТКУЛОВ У.К. Исследование хромосомных чисел у листовных мхов Таджикистана // Бюл. М. о-ва исп. природы. Отд. биол. – 1968. – Т. 73, № 2. – С. 141-152.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., ДЕМКИВ О.Т. Природа и особенности индуцированного светом полярного роста протонемы мхов // Мат-лы I конф. по споровым растениям Украины (сент. 1969 г.). – К.: Наук. думка, 1971. – С. 278-280.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., ЛЕСНЯК Е.Н. Сравнительное исследование видов-двойников мхов – *Desmatodon cernuus* – *D. ucrainicus* (К проблеме инфраструктуры вида у мхов) // Журн. общей биологии. – 1972. – Т. 33, № 6. – С. 657-667.
- ЛАЗАРЕНКО А.С., УЛИЧНА К.О. Гукерія блискуча в Східних Карпатах // Наук. зап. Львів. Наук.-природ. музею АН УРСР. – 1956. – 5. – С. 145-148.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. Поліплоїдія соматичних клітин моху *Tortula muralis* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, № 4. – С. 86-89.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району // Чорноморськ. ботан. журн. – 2012 а. – Т. 8, № 1. – С. 67-77.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. Репродуктивна стратегія мохоподібних на девастованих територіях видобутку сірки (Львівська область) // Укр. ботан. журн. – 2012 б. – Т. 69. – С. 406-416.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., БОЙКО І.В. Морфологічні пристосування мохів *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) до періодичного висушування // Укр. ботан. журн. – 2015. – Т. 72, № 6. – С. 658-663.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., БОЙКО І.В., КАРПІНЕЦЬ Л.І. Фенотипна пластичність моху *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах техногенно трансформованого середовища // Біологічні студії / Studia Biologica. – 2014. – Т. 8, № 3. – С. 5-16.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ДЕМКИВ О.Т. Мінливість вмісту ДНК в ядрах листовних мохів // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, № 2. – С. 17-24.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ДЕМКИВ О.Т., КАРДАШ О.Р. Вплив свинцю на ріст і розвиток мохів // Укр. ботан. журн. – 1992. – Т. 49, № 2. – С. 50-56.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., КИЯК Н.Я., ХОРКАВЦІВ Я.Д., КІТ Н.А. Модифікація репродуктивного розвитку мохів під впливом гравітації // Укр. ботан. журн. – 2017. – 74 (5). – С. 488-496.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., МЕЛЬНИК І.В. Участь кальцієвої сигнальної системи у стресових реакціях мохів // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2010. – Т. 1(8), № 1. – С. 293-307.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ОКСЕНЮК У.А. Цитохімічний аналіз вмісту нікелю в клітинах гаметофіту моху *Funaria hygrometrica* Hedw. // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2009. – Вип. 50. – С. 26-34.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., РАБИК І.В. Бріологічний гербарій Інституту екології Карпат НАН України // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біол. – 2015. – Вип. 25 (№1160). – С. 64-71.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., РАБИК І.В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2012. – Вип. 60. – С. 75-88.

- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., СОХАНЬЧАК Р.Р. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид моху для флори України // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 3. – С. 432-437.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., СОХАНЬЧАК Р.Р. Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (Bryophyta: Leucobryaceae) на територіях гірничовидобувних підприємств Львівщини // Укр. ботан. журн. – 2017. – Т. 74, № 1. – С. 46-55.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ХОРКАВЦІВ Я.Д. Гравічутливість в онтогензі мохів // Космічна наука і технологія. – 2014. – Т. 20, № 5. – С. 55-60.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ХОРКАВЦІВ Я.Д., КИЯК Н.Я., КІГ Н.А., ДАНИЛКІВ І.С. Гравіморфогенез гаметофіту мохів // Космічна наука і технологія. – 2015. – Т. 21, № 6. – С. 94-102.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., УЛИЧНА К.О. Гібридна популяція моху *Tortula canescens* Mont. х *T. muralis* Hedw. з околиць м. Миколаєва (Львівська обл.) // Укр. ботан. журн. – 1994. – Т. 51, № 6. – С. 84-91.
- ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., УЛИЧНА К.О., ДЕМКІВ О.Т. Особливості відновлення і вегетативного розмноження *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Cop. (Mniaceae, Bryopsida) // Укр. ботан. журн. – 1986. – Т. 43, № 3. – С. 30-34.
- МАМЧУР З.І. Епіфітні мохоподібні промислових міст Львівської області: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05. – К., 1997. – 22 с.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Матеріали до вивчення рН у листяних мохів // Наук. зап. Львів. Наук.-природ. музею АН УРСР. – 1951. – 1. – С. 91-113.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Температурний режим мохових дернинок // Укр. ботан. журн. – 1956. – Т. 13, № 2. – С. 99-111.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Матеріали до вивчення водного режиму листяних мохів // Укр. ботан. журн. – 1957. – Т. 14, № 4. – С. 52-64.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Новий та рідкий види роду *Fissidens* Hedw. у флорі України // Укр. ботан. журн. – 1959 а. – Т. 16, № 2. – С. 83-87.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Огляд родів *Grimmia* та *Dryptodon* бріофлори УРСР // Наук. зап. Львів. Наук.-природ. музею АН УРСР. – 1959 б. – 7. – С. 97-115.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Рід *Fissidens* бріофлори України // Наук. зап. Львів. Наук.-природ. музею АН УРСР. – 1960. – 8. – С. 36-56.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Інтенсивність випаровування в *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bryol. eur. з різних місцезростань // Укр. ботан. журн. – 1961. – Т. 18, № 1. – С. 42-48.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Рід *Rhacomitrium* Brid. Бріофлори УРСР // Екологія та систематика рослин Карпат і прилеглих територій. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – С. 70-79.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Новий для флори СРСР вид *Orthotrichum leucomitrium* Bryol. eur. // Укр. ботан. журн. – 1965. – Т. 22, № 1. – С. 89-90.
- МЕЛЬНИЧУК В.М. Определитель листовных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. – Киев: Наук. думка, 1970. – 442 с.
- РАБИК І.В., ДАНИЛКІВ І.С. Мохоподібні (Bryophyta) девастованих територій сірчаних родовищ / Збірник наукових праць: “Фальцфейнівські читання”. – 2005. – Т. 2. – С. 90-94.
- РАБИК І.В., ДАНИЛКІВ І.С. Мохоподібні (Hepaticophyta, Bryophyta) болота Немирів // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 115-126.
- РАБИК І.В., ЛОБАЧЕВСЬКА О.В., ЩЕРБАЧЕНКО О.І., ДАНИЛКІВ І.С. Мохоподібні як індикатори

- відновлення посттехногенних ландшафтів видобутку сірки // Чорноморськ. ботан. журн. – 2017. – 13(4). – С. 468-480.
- Рипецький Р.Т. Онтогенетична різноякісність апоспоричного гаметофіту листяних мохів // Укр. ботан. журн. – 1980. – Т. 37, № 3. – С. 30-32.
- Рипецький Р.Т. Экспериментальный апомиксис у мхов и проблема устойчивости детерминированного и дифференцированного состояний // Онтогенез. – 1985. – Т. 16, № 3. – С. 229-241.
- Рипецький Р.Т., Данилків І.С., Лесняк Е.Н. О генетической дивергенции морфологически неразличимых цитотипов мха *Pottia lanceolata* // Цитология и генетика. – 1983. – № 6. – С. 49-55.
- Рипецький Р.Т., Матасов В.И. Экспериментальная полиплоидия и апомиксис у мха *Pottia intermedia* (Turn.) Fühng. // Онтогенез. – 1973. – Т. 4, № 4. – С. 404-411.
- Рипецький Р.Т., Матасов В.І. Трофічна функція стінки спорового мішка в коробочках листяних мохів // Укр. ботан. журн. – 1982. – Т. 38, № 1. – С. 52-53.
- Рипецький Р.Т., Хоркавців Я.Д., Лобачевська О.В., Кіт Н.А. Адаптація клону моху *Pottia intermedia* до ртуті // Доповіді Національної академії наук України. – 2008. – № 2. – С. 161-167.
- Слободян М.П. Бріофлористичні новинки з Свидівця (Східні Карпати) // Ботан. журн. УРСР. – 1950. – Т. 7, № 2. – С. 80-84.
- Слободян М.П. Лиственные мхи Советских Карпат: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Львов, 1950. – 15 с.
- Слободян М.П. Матеріали до бріофлори Мармароських Карпат // Наук. зап. Львів. наук. – природ. музею АН УРСР. – 1951. – 1. – С. 50-65.
- Слободян М.П., Мельничук В.М. Самосвітний мох – *Schistostega pennata* (Hedw.) Hook. et Taub. в Горганах // Ботан. журн. АН УРСР. – 1948. – Т. 5, № 2. – С. 85-87.
- Соханьчак Р., Лобачевська О., Бешлей С. Сезонні зміни у пігментному комплексі моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. на вершині відвалу шахти “Надія” // Вісн. Львів. ун-ту, сер. біол. – 2013. – Вип. 62. – С. 180-187.
- Улична К.О. Вік гаметофіта рунянки звичайної (*Polytrichum commune* Hedw.) та гілокомію блискучого (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Eur.) у рослинних угрупованнях Чорногори // Укр. ботан. журн. – 1963 а. – Т. 20, № 5. – С. 61-67.
- Улична К.О. Приріст стебла гілокомія блискучого (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Eur.) в рослинних угрупованнях Чорногори // Екологія та систематика рослин Карпат і прилеглих територій. – К., 1963 б. – С. 56-63.
- Улична К.О. Апогамные структуры на диплоидных гаметофитах у некоторых мхов из семейства Pottiaceae // Ботан. журн. – 1968. – Т. 53, № 3. – С. 375-376.
- Улична К.О. Форми росту мохів високогір'я Карпат // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27, № 2. – С. 189-196.
- Улична К.О. Гібридні спорогони у *Phascum cuspidatum* Hedw. (Pottiaceae, Musci) // Укр. ботан. журн. – 1977. – Т. 34, № 2. – С. 155-158.
- Улична К.О. Листяні мохи І. // Каталог музейних фондів. Державний природознавчий музей АН УРСР. – К.: Наук. думка, 1978 а. – С. 5-42.
- Улична К.О. Листяні мохи ІІ. // Каталог музейних фондів. Державний природознавчий музей АН УРСР. – К.: Наук. думка, 1978 б. – С. 42-92.
- Улична К.О. Поширення представників родини Seligeriaceae (Musci) на заході УРСР // Укр. ботан. журн. – 1978 в. – Т. 35, № 2. – С. 265-269.

- Улична К.О., Вороніна Н.М. Бріологічний гербарій. Листяні мохи III. // Каталог музейних фондів. Державний природознавчий музей АН УРСР. – К.: Наук. думка, 1979. – С. 4-18.
- Улична К.О., Данилків І.С. Анатомо-морфологічні особливості видів роду *Rhizomnium* (Broth.) Кор. // Укр. ботан. журн. – 1983. – Т. 40, № 1. – С. 50-55.
- Федик Я.Д. Листовидні пластинки протонеми *Tetraphis pellucida* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1979. – Т. 36, № 6. – С. 565-569.
- Федьк Я.Д., Улична К.О., Демків О.Т. О жизненном цикле мха *Tetraphis pellucida* (Tetraphidaceae) // Бот. журн. – 1981. – Т. 66, № 7. – С. 1027-1029.
- Хоркавців Я.Д., Демків О.Т. Влияние гравитации на форму дерновинок и морфогенез протонеми мхов // Биоморфологические исследования в современной ботанике: Тезисы докладов Международной конференции, посвященной 45-летию выхода в свет монографии И.Г. Серебрякова “Экологическая морфология растений” (Россия, Владивосток, 18-21 сентября 2007 г.) – С. 438-441.
- Хоркавців Я.Д., Демків О.Т. Вплив інгібіторів ауксинового транспорту на гравітропізм протонеми *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. // Космічна наука і біотехнологія. – 2003. – Т. 9, № 2/3. – С. 1-7.
- Хоркавців Я.Д., Кардаш А.Р., Демків О.Т. Ростовые процессы и взаимовлияния клеток в изолированных клеточных системах мха *Tetraphis pellucida* Hedw. // Физиология растений. – 1989. – Т. 36, № 1. – С. 24-31.
- Хоркавців Я.Д., Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Галуження клітин протонеми *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. в умовах зміненої сили тяжіння // Укр. ботан. журн. – 2015. – Т. 72, № 6. – С. 671-676.
- Хоркавців Я.Д., Рабик І.В., Данилків І.С. Аналіз видового складу мохоподібних на території нафтових родовищ м. Борислава // Чорноморськ. ботан. журн. – 2012. – Т. 9, № 2. – С. 195-204.
- Хоркавців Я.Д., Рипецький Р.Т., Байк О.Л. Фенотипічна та епігенетична адаптація клону моху до ґруті // Цитология и генетика. – 2009. – № 5. – С. 22-27.
- Хоркавців Я.Д., Улична К.О. Порівняльне дослідження *Bryum violaceum* Grund et Nyh. і *B. klinggraeffii* Schimp. (Musci) із заходу УРСР // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, № 3. – С. 32-36.
- Щербаченко О.І. Вплив іонів важких металів на ростові та фізіолого-біохімічні реакції піщаних і водних культур моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. // Біологічні Студії / Studia Biologica. – 2012 а. – Т. 6, № 2. – С. 89-97.
- Щербаченко О.І. Особливості накопичення і розподілу іонів важких металів у клітинах моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. // Чорноморськ. ботан. журн. – 2012 б. – Т. 8, № 2. – С. 189-194.
- Щербаченко О.І., Рабик І.В., Лобачевська О.В. Участь мохоподібних у ренатуралізації девастованих територій Немирівського родовища сірки (Львівська область) // Укр. ботан. журн. – 2015. – Т. 72, № 6. – С. 677-682.
- DANYLKV I. Bryophytes of the Ukrainian part of the international biosphere reserve “Eastern Carpathians” // Roczniki Bieszczadzkie. – 1998. – 7. – S. 365-371.
- DANYLKV I.S., IGNATOVA E.A., LOBACHEVSKA O.V. Chromosome number of *Schistidium* (Grimmiaceae, Bryophyta) // Arctoa. – 2009. – 18. – P. 225-228.
- ДЕМКІВ О.Т., ХОРКАВЦІВ Я.Д., ПУНДІАК О.І. Changes of protonemal cell growth related to cytoskeleton organisation // Cell Biology International. – 2003. – 27, № 3. – P. 187-189.

- KYYAK N.YA., BAIK O.L. Role of the bryophyte cover in accumulation of organic carbon and biogenic elements in technogenic substrate on the territory of sulfur deposit // Біологічні студії / *Studia Biologica*. – 2016. – 10(3). – С. 48-55.
- LOBACHEVSKA O.V., DEMKIV O.T., RIPETSKYJ R.T. Influence of gravity on spatial orientation and morphogenesis of moss sporophytes // *Adv. Space Res.* – 1998. – Vol. 21, № 8/9 – P. 1141-1144.
- LOBACHEVSKA O., KYJAK N., KHORKAVTSIV YA., DOVGALYUK A., KIT N., KLYUCHIVSKA O., STOJKA R., RIPETSKY R., COVE D. Influence of metabolic stress on the inheritance of cell determination in the moss *Pottia intermedia* // *Cell Biology International*. – 2005. – Vol. 29, № 1. – P. 181-186.
- RIPETSKYJ R., KIT N., CHABAN C. Gravity effects on the growth and development of moss secondary protonema // *Adv. Space Res.* – 1998. – Vol. 21, № 8/9. – P. 1135-1139.
- ULYCZNA K.O. Hepaticae et Musci URSS Exsiccati. Curavit L.I. Savicz-Ljubitzkaja. – Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – № XII. – С. 1-4.
- ULYCZNA K.O. Hepaticae et Musci URSS Exsiccati. Curavit L.I. Savicz-Ljubitzkaja. – Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – № XIX. – С. 1-3.
- ZUBEL R., DANYLKIV I., RABYK I., LOBACZEVS'KA O., SOROCA M. Bryophytes of the Roztocze region (Poland and Ukraine). A checklist of liverworts and mosses. – Lublin: Libropolis, 2015 a. – 145 p.
- ZUBEL R., DANYLKIV I., RABYK I., LOBACZEVS'KA O., SOROCA M. Świat roślin – Mszaki. 3. Świat roślin, grzybów, śluzowców i porostów na Roztoczu // *Roztocze. Przyroda i człowiek* / red. T. Grabowski, M. Harasimiuk, B. Kaszewski, Y. Kravchuk, B. Lorens, Z. Michalczyk, O. Shabliy. – Zwierzyniec, 2015 b. – S. 113-159.

ЛЬВОВСКАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА БРИОЛОГОВ: ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И НАУЧНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

О.В. ЛОБАЧЕВСКАЯ

Представлена история создания львовской бриологической школы. Под руководством выдающегося ботаника, чл.-корр. АН УССР А. С. Лазаренка инициировано новое направление исследований биологии развития мхов и сформулирована новая концепция экспериментальных бриологических исследований. Изучение бриофитов осуществлялось за такими основными научными направлениями: видовое разнообразие мохообразных и организация их внутривидовой структуры; пространственно-временная и структурно-функциональная организация роста и развития гаметофита; природа эпигенетических морфо-функциональных изменений, в частности устойчивого сохранения способности клеток к апогамия у мхов; воздействие гравитации на пространственную ориентацию роста и морфогенеза мхов; влияние стрессовых факторов на особенности формирования адаптивных морфо-физиологических реакций и стойкости бриофитов. В результате проведенных исследований учеными осуществлен систематический и биоморфологический анализ бриофлоры многих регионов Украины, определена сложная инфраструктура таксономического вида мхов, критически пересмотрены отдельные таксоны, установлена временная организации роста, определяющие факторы, непосредственно контролирующая структурно-метаболическую организацию клетки и морфогенетические проявления организма, особенности размножения и формирования моховой дерновины, выяснены закономерности распространения мохообразных в растительных сообществах в природной и антропогенно измененной среде. Показано, что в течение многих поколений исследователи, представляющие бриологическую научную школу, обеспечивают преемственность опыта и знаний, методических подходов к выбору проблемы исследований, способов определения задач и их решения.

Ключевые слова: мхи, морфогенез, структурно-функциональная организация, адаптация

LIVIV SCIENTIFIC SCHOOL OF BRYOLOGISTS: HISTORY OF DEVELOPMENT AND SCIENTIFIC DIRECTIONS OF RESEARCH

O.V. LOBACHEVSKA

The history of the creation of the Lviv bryological school is presented. Under the leadership of the outstanding botanist, Corresponding member of an Academy of Sciences of the USSR A. S. Lazarenko a new direction in the study of biology of moss development has been initiated as well as a new concept of experimental bryological research has been formulated. The study of bryophytes was carried out according to the following basic scientific directions: species diversity of bryophytes and the organization of their intraspecific structure; spatial-temporal and structural-functional organization of growth and development of gametophytes; the nature of epigenetic morpho-functional changes, in particular, the persistent maintenance of the cell's ability to apogamy in mosses; effect of gravity on spatial orientation of growth and morphogenesis of mosses; the influence of stress factors on the peculiarities of the formation of adaptive morpho-physiological reactions and resistance of the bryophytes. As a result of the conducted researches, the systematic and biomorphological analysis of bryophlora in many regions of Ukraine was carried out. The complex infrastructure of the taxonomic species of mosses was determined and individual taxa were critically revised. The temporal organization of growth was established, the determinants that directly control the structural and metabolic organization of the cell and the morphogenetic manifestations of the organism as well as the reproduction characteristics and formation of moss turf were identified. The regularity of the distribution of bryophytes in plant communities in nature and anthropogenically altered environment were clarified. It has been shown that during many generations researchers representing a bryological scientific school provide continuity of experience and knowledge, methodological approaches to choosing a research problem, ways of defining problems and solving them.

Key words: moss, morphogenesis, structural and functional organization, adaptation

Надійшла 17.09.2018

Прийнята до друку 26.12.2018

ЛОБАЧЕВСЬКА О.В. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com

LOBACHEVSKA O.V. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecomorphogenesis@gmail.com