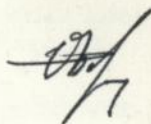


АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М. Г. ХОЛОДНОГО

На правах рукопису

БАУК
Оксана Львівна



**ВНУТРІШНЬОВИДОВА МІНЛИВІСТЬ
ЛИСТЯНИХ МОХІВ, ЇЇ ПРИРОДА
ТА АДАПТИВНЕ ЗНАЧЕННЯ**

03.00.05 — Ботаніка

Автореферат
дисертації на здобуття вченого ступеня
кандидата біологічних наук



Робота виконана у відділі екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат АН України

Наукові керівники: академік, доктор біологічних наук, професор М. А. ГОЛУБЕЦЬ, кандидат біологічних наук І. С. ДАНИЛКІВ

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук Л. Ф. ГОРОВОЙ, кандидат біологічних наук Л. Я. ПАРТИКА

Провідна установа — Львівський державний університет ім. І. Я. Франка

Захист відбудеться «26» листопада 1993 р. о «10» годині на засіданні спеціалізованої ради Д.016.52.01 в Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України за адресою: 252601, Київ — МСП — 1, вул. Терещенківська, 2.

З дисертацією та опублікованими роботами можна ознайомитися в бібліотеці Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України (м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28).

Автореферат розісланий «14» жовтня 1993 р.

Учений секретар
спеціалізованої ради,
кандидат біологічних наук

І. Л. НАВРОЦЬКА

ВСТУП

Актуальність теми. Внутрішньовидова мінливість – невід'ємна властивість біотичних систем, наслідок і причина їх тривалої еволюції. Особливого значення її аналіз набуває для мохів, які зберегли велике таксономічне різноманіття, але у багатьох випадках втратили генетичні зв'язки між окремими групами широкого спектру дивергентних форм.

Актуальність морфо-фізіологічних і біохімічних досліджень мінливості посилюється ще й тим, що мохи – єдина група вищих рослин, у життєвому циклі яких домінує гаметофіт з гаплоїдним набором хромосом. У процесі індивідуального розвитку утворюється складний двоєдиний організм з домінуванням гаметофіту – організму, в якому спорофіт виконує роль спороносного органу (Лазаренко і др., 1971).

Дослідження внутрішньовидової мінливості важливі ще й у зв'язку із складною структурою видів мохів, багато з яких представлені в природі сукупністю рас поліплоїдного й анеуплідного генезису, фенотипічно однотипних із симпатричними ареалами, однак репродуктивно ізольованих. Притаманні мохам різні форми вегетативного розмноження, а також підвищена регенераційна здатність ще більше посилюють стабілізуючий добір адаптивних форм.

На сучасному етапі різкого посилення антропогенного пресу на природу, в тому числі й на бріофлору, серед якої багато консервативних форм, принципово важливими є охорона природних екосистем, найбільш вразливих видів і їх внутрішньовидових інгредієнтів.

Експериментально-аналітичне порівняльне дослідження внутрішньовидових інгредієнтів скероване на пошук нових підходів кількісної оцінки адаптаційних потенцій виду, в тому числі й стійкості до антропогенного пресу.

Мета і завдання досліджень. Основна мета роботи полягала в дослідженні внутрішньовидової структури мохів на основі дослідження морфо-фізіологічної мінливості рас різного рівня плідності.

У ході виконання роботи визначилися 5 основних напрямків. Їх метою було виявити: 1/ характер і межі біохімічної мінливості мохів у процесі їх індивідуального розвитку; 2/ загальні закономірності й специфіку мінливості природних фенотипічно однотипних, однак репродуктивно ізольованих рас різного рівня плід-

ності; 3/ на підставі порівняння мінливості експериментальних і природних рас різного рівня плоідності виділити відхилення, зумовлені "дозов генів", від змін, спричинених дивергенцією природних поліплоідних рас; 4/ оцінити рівні стійкості поліплоідних рас до токсичної дії свинцю і виділити модифікаційні зміни в електрофоретичних спектрах білків і множинних молекулярних форм ферментів, які виявилися під його впливом; 5/ оцінити можливі шляхи генезису природних поліплоідних рас і їх роль у стійкості видів до токсичної дії важких металів.

Наукова новизна і теоретичне значення роботи. Вперше проведені детальні морфо-фізіологічні й біохімічні дослідження поліплоідних рядів широко поширених видів мохів, поставлена і досліджена проблема взаємозв'язку між рівнем плоідності й межами та характером мінливості рас, між рівнем плоідності й швидкістю росту і розвитку гаметофіту, а також між співвідношенням кількісних і якісних відмінностей і рівнем плоідності рас.

Уперше проведені порівняльні дослідження природних й експериментальних поліплоідних рядів різних видів мохів й оцінений вплив подвоєння геному на ріст і розвиток гаметофіту, а також стійкість автополіплоідів до токсичної дії свинцю. Проаналізована активність карбоангідрази в різних цитотипах природних й експериментальних поліплоідних рас та оцінений рівень інактивуючої дії свинцю в расах різного генезису і рівня плоідності.

На підставі досліджень зроблені висновки про структуру досліджуваних видів і генезис поліплоідних рас, оцінена роль поліплоїдії в еволюції видів, а також у їх стійкості до токсичної дії важких металів.

Практичне значення роботи. Проведені дослідження виконані в межах комплексних планових тем Львівського відділення Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного АН України, які координуються Науковою радою АН України з проблеми 2.33.1. "Біологічні основи раціонального використання, перетворення та охорони рослинного світу" № держ. реєстрації 0193 и 018316/.

Результати досліджень дозволяють обґрунтувати необхідність вивчення внутрішньовидової мінливості видів, основи їх еволюції, адаптаційних потенцій та охорони. Одержані результати будуть використані для написання монографії "Внутрішньовидова мінливість мохів", а також статей з питань морфології і фізіології рослин, у лекціях з ботаніки і спецкурсах з проблем стійкості та еволюції

рослин в університетах і педінститутах. Розроблені аналітичні й експериментальні підходи будуть використовуватися в науково-дослідних лабораторіях, а також під час виконання студентами курсових і дипломних робіт.

Положення, які виносяться на захист.

1. Основні положення аналізу морфо-фізіологічної і біохімічної внутрішньовидової мінливості мохів, які дають об'єктивну інформацію про дивергенцію фенотипічно однотипних, але репродуктивно ізольованих рас різного рівня плідності.

2. Концепція поліваріантності генезису поліплідних рас мохів.

3. Обґрунтування гіпотези про значення поліплідії для стійкості виду до токсичної дії важких металів.

4. Наслідки досліджень антропогенної трансформації, сучасного стану і прогнозу збіднення внутрішньовидового різноманіття мохів.

Апробація роботи. Основні положення дисертації доповідалися: на У Всесоюзній школі з теоретичної морфології рослин (Львів, 1987); на УІ конференції із спорівих рослин Середньої Азії і Кавказстану (Ташкент, 1989); на науковій конференції "Актуальні питання ботаніки та екології" (Кам'янець-Подільський, 1990); на УІ міжнародній нараді ботаників центральної і Східної Європи (Кіровоцьк, 1990); на конференції молодих ботаніків Львівського відділення Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного АН УРСР (Львів, 1990); на конференції, присвяченій 90-річчю з дня народження А.С.Лазаренка (Львів, 1991); на засіданнях відділу екоморфогенезу рослин Інституту екології Карпат АН України (1986, 1989, 1990); на засіданнях Львівського відділення Українського ботанічного товариства (1988, 1990).

Публікації. Матеріали дисертації опубліковані в 4 статтях і 10 тезах доповідей.

Структура й об'єм роботи. Дисертаційна робота викладена на 151 сторінці машинописного тексту, складається з вступу, 4 розділів, висновків і списку літератури, ілюстрована 11 таблицями і 17 рисунками.

Розділ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

У розділі викладені дані про таксономічне положення моховидних, мікроеволюційні процеси і внутрішньовидову мінливість, у то-

му числі поліплоїдну структуру та про вплив на ці процеси антропогенного пресу.

Моховидні (*Bryophyta*) виникли в палеозої і розвивалися автономно протягом тривалого геологічного часу. Сьогоднішня бріофлора представлена слабозв'язаними між собою оліготипними, а то й монотипними таксонами часто високого рангу без проміжних форм, що унеможливило створення загальної гіпотези еволюції моховидних (Бардунов, 1982; Smith, 1986). На думку Р.Уайтта (Wyatt, 1985), еволюція морфології мохів досягла такого рівня досконалості, що адаптація видів продовжується з участю фізіологічних змін. На підставі електрофоретичних досліджень ізoferментного складу був встановлений високий ступінь внутрішньовидового поліморфізму популяції мохів (Vries et al., 1983) і печіночників (Szweykowski, 1983). Під впливом антропогенного пресу відбувається зміщення вектору добору, що може призвести до непередбачених наслідків.

У результаті різносторонніх досліджень було встановлено, що види мохів утворюють не тільки континуальні морфологічно маловідмінні не то популяції (Proctor, 1972; Shaw, 1990), не то вегетативні клони (Лазаренко, 1973), але й дискретні репродуктивно ізольовані раси різного рівня плоідності, генезису й еволюційних потенцій. У зв'язку з цим основну увагу ми зосередили на дослідженні мінливості внутрішньовидових поліплоїдних рас широкопоширених видів мохів.

Р о з д і л 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктами дослідження служили 14- і 28-хромосомні раси *Funaria hygrometrica* Hedw.; 12-, 24- і 48-хромосомні раси *Tortula subulata* Hedw., а також 10-, 20- і 40-хромосомні раси *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G.

Поряд з аналізом природного матеріалу, використовували лабораторну культуру досліджуваних видів. Культуру вирощували в контрольованих умовах освітлення (3000-3500 лк), температури (18-22°C) і вологості (90-95%) і 16-годинного світлового дня.

Експериментальні поліплоїдні ряди природних хромосомних рас одержували методом регенерації ізольованих листочків і молодих спорогонів у контрольованих умовах. У результаті регенерації листочків одержували необхідну кількість генетично однотипного вихідного матеріалу, а в результаті регенерації тканин спорофіту - експериментальні апоспоричні автополіплоїди.

Для морфологічного аналізу використовували як свіжозібрані

дернинки, так і лабораторну культуру. Дослідження включали: вимірювання розмірів спор, клітин протонеми і листкової пластинки, довжини і ширини листків, довжини ніжок спорогонів, розмірів корбочок.

Каріологічні дослідження проводили за методикою, описаною в книзі "Атлас хромосом листовних мхов СРСР" (Лазаренко и др., 1971). Підрахунок чисел хромосом проводили на препаратах материнських клітин спор у першій метафазі мейозу. В роботі використовували тимчасові давлені препарати, зафарбовані 2% ацето-карміном.

Вміст ядерної ДНК визначали в інтерфазних ядрах клітин молодих листочків у фазі формування, зафарбованих за Фельгеном. Ізольовані верхівки гаметофорів фіксували в розчині Карнуа: етанол - хлороформ - льодяна оцтова кислота (6:3:1), а після цього 3 год. 80% формальдегід - 70° етанол - льодяна оцтова кислота (2,5:92,5:5,0). Гідроліз проводили в 6N HCl 30 хв. за температури 27°C, фарбували 3 год. реактивом Шиффа за де Томасі (Пирс, 1962) за тієї ж температури. Вміст ДНК визначали за одноувильовою методикою (Мендельсон, 1969). Виміри проводили під мікроскопом при збільшенні $70\times$ \times $10\times$ і довжині хвилі 546 нм із застосуванням світлового зонду діаметром 1,4 мкм. У кожному варіанті аналізували по 50 ядер.

Електрофоретичний аналіз білків і ферментів проводили з використанням листостеблових пагонів польових зборів, витриманих в умовах уніфікованої культури, а також гаметофори 2-місячних односпорових дернинки, вирощених зі спор у тих же умовах. Вміст білка визначали за методом О.А. Лоурі (Lowry et al., 1951). Електрофоретичне розділення білків проводили за методикою Сафонових (Методы., 1972). Відносну електрофоретичну рухливість розраховували за 5 паралельними електрофореграмами, наносячи однакову кількість білка на електрофоретичну трубку. Порівняння електрофореграм проводили на денситометрі марки "Quick Scan".

Вплив свинцю на регенерацію ізольованих листочків різного рівня плоідності досліджували шляхом внесення азотнокислого свинцю в концентраціях 0,01-1,0 мМ у поживне середовище. Для дослідження впливу свинцю на ріст і розвиток гаметофіту та біохімічного аналізу горщиків з листостебловими пагонами обприскували 1 раз на тиждень протягом 2-3 місяців. Контрольний горщик обприскували розчином Кноп II (1:5). Активність карбоангідрази визначали у витяжках з верхівок гаметофорів за методом Уілбура-Андерсона (Косицин, Игошина, 1986).

Одержані дані морфологічних вимірів, результати вимірювання електрофоретичної рухливості (ВЕР) і карбоангідразної активності, а також покази приладів під час цитофотометрії піддавали статистичній обробці. В усіх випадках аналізували великі вибірки показників (50-100 вимірів). Із сукупності окремих вимірів вираховували середнє арифметичне значення, середню квадратичну похибку і коефіцієнт варіації. Для визначення істотності різниць між середніми арифметичними значеннями використовували критерій Ст'юдента (Плохинский, 1970).

Р о з д і л 3. ВНУТРІШНЬОВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ МОХІВ, ЙОГО СУТНІСТЬ І ПРОЯВИ

Дослідження біотичного різноманіття, як відомо, здійснюється за зовнішніми морфологічними ознаками, які залишаються найпоширенішими і традиційними. Однак, еволюція втягує в своє русло не тільки ті ознаки, які традиційно використовуються в таксономії групи, але й більш скриті - фізіологічні, біохімічні та каріологічні. Часто останні виявляються в умовах фенотипічної одноманітності. На думку А.С.Лазаренка (1967), фенотип вихідної форми має ту перевагу, що він формується в процесі тривалого добору і пристосування до конкретних умов середовища, і тому змінені генотипи мають шанси зберегтися в природі лише у випадку формування фенотипу максимально наближеного до вихідної форми. Найяскравішим прикладом таких форм є поліплоїдні раси, які, незважаючи на слабку морфологічну відмінність між собою, є дискретними ізольованими групами в системі біологічного виду. Таксономічно їх не можна віднести ні до підвидів, ні до різновидностей (Лазаренко, 1973), однак вони не лише розширюють "внутрішньовидову" мінливість, але й самостійно виходять на еволюційну арену.

3.1. Електрофоретична мінливість білків і ферментів в онтогенезі *Punaria hygrometrica* Hedw.

Розвиток мохів започатковується проростанням спор і утворенням нитчастої протонеми, яка з віком диференціюється на хлоронему і каулонему. На розвинутій протонемній дериватці закладаються листостеблові пагоци - власне мохові рослини. На мохових рослинах - гаметофорах закладаються статеві органи: жіночі - архегонії (з яйцеклітиною) і чоловічі - антеридії (із сперматоцитами). Після запліднення яйцеклітини формується диплоїдний спорогій, на верхівці якого розвивається коробочка зі спорами. Спори висіваються, проростають і процес повторюється (Демків, 1974).

Електрофореграми розчинних білків різних органів *F. hygrometrica* характеризуються високою спорідненістю: протонема відрізняється від гаметофорів 5-ма смугами, спорофіт не містить ні однієї смуги, якої не було б в гаметофіті. Чітка відмінність виявлена під час електрофоретичного вивчення множинних молекулярних форм (ММФ) пероксидази, де з розвитком фунарії вологомірної від протонеми до спорогонів поступово розширюється їх спектр. На відміну від пероксидази у процесі розвитку відбувається не тільки перерозподіл ММФ кислій фосфатази, але й під час переходу від протонеми до гаметофорів з'являється додаткова смуга, тоді як під час формування спорогонів втрачається одна з чітко виражених у гаметофіті смуг (Рис. 1).

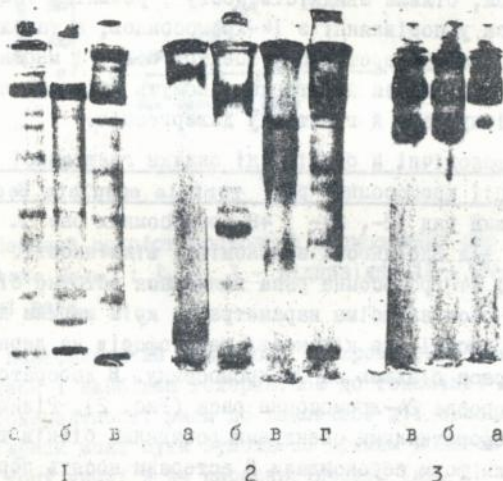


Рис. 1. Электрофоретичний спектр кислих розчинних білків (1), пероксидази (2), кислій фосфатази (3) у протонемі (а), гаметофорах (б), спорогонах (в), коробочках (г) *Funaria hygrometrica* Hedw.

У результаті досліджень встановлено, що найбільше різноманіття білкових смуг і найвища насиченість ММФ властива гаметофіту на імагурній стадії розвитку рослини, де поряд з інтенсивним ростом відбувається диференціація клітин і органогенез гаметофіту.

3.2. Морфо-біохімічний поліморфізм рас поліплоїдного ряду *Funaria hygrometrica* Hedw.

Порівняльні дослідження 14- і 28-хромосомних рас *F. hygrometrica* проводилися на зразках з природи і культивованих в умовах уніфікованої лабораторної культури. У природних умовах 28-хромосомна раса *F. hygrometrica* відрізняється від 14-хромосомної за довжиною листків і величиною клітин. У лабораторній культурі 28-хромосомна раса росла значно швидше, ніж 14-хромосомна і утворювала більшу кількість гаметофорів на односпорову дернинку.

Аналіз електрофореграм кислих розчинних білків свідчить про те, що між расами існують в основному кількісні відмінності, якісні відмінності встановлені для електрофоретичних смуг пероксидази та естерази.

Таким чином, більша швидкість росту і розвитку гаметофіту 28-хромосомної раси у порівнянні з 14-хромосомною, а також наявність відмінностей в електрофоретичному спектрі білка і множинних молекулярних форм пероксидази й естерази, можуть свідчити не лише про морфо-фізіологічну, але й генетичну дивергенцію.

3.3. Морфологічні й біохімічні ознаки генетичної диференціації хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw.

Поліплоїдний ряд 12-, 24- і 48-хромосомних рас *T. subulata* виявив залежні від плоїдності закономірні відмінності. В лабораторній культурі 24-хромосомна раса виявилася істотно більшою від 12-хромосомної раси за всіма параметрами, крім ширини клітин хлоролеми, ширини листків та кількості гаметофорів на дернинку, а 48-хромосомна раса більшою за 24-хромосомну. В лабораторній культурі найшвидше росла 24-хромосомна раса (Рис. 2). Різниця між расами за електрофоретичними спектрами розчинних білків та множинних молекулярних форм пероксидази й естерази носить переважно кількісний характер (Рис. 3). Одержані результати можуть свідчити, що переваги поліплоїдних рас здійснювалися внаслідок добору, спрямованого на вдосконалення регуляторних механізмів росту і розвитку гаметофіту.

3.4. Вплив свинцю на біохімічні параметри різних хромосомних рас моху *Tortula subulata* Hedw.

З метою оцінки токсичної дії свинцю на хромосомні раси проводили дослідження активності карбоангідрази, а також аналіз електрофоретичного спектру кислих розчинних білків і ферментів пероксидази та естерази. Найвищою активністю карбоангідрази характери-

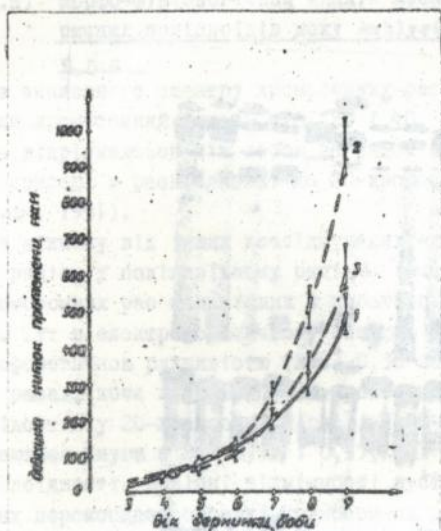


Рис. 2. Добовий приріст протонами хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw. : 1, 2, 3. - відповідно 12-, 24-, 48-хромосомні раси.

зувалася найпоширеніша в природі 24-хромосомна раса. Саме ця раса виявилася і найбільш толерантною до токсичної дії свинцю. Кореляція толерантності раси до токсичної дії свинцю з активністю карбоангідрази може бути зумовлена прямим впливом свинцю на ферменти, в тому числі й на карбоангідрazu. Так, 10 мМ розчин свинцю знижує активність карбоангідрази у 12-хромосомній расі в 1,9 рази, 24-хромосомній - в 1,7 рази і 48-хромосомній в 2,5 рази. Найбільше змінився електрофоретичний спектр білків під впливом свинцю у 12-хромосомній расі. Що ж стосується реакції множинних молекулярних форм пероксидази та естерази на вплив низьких концентрацій свинцю (0,01 мМ), то помітно виділилася 24-хромосомна раса, в основному інтенсивністю забарвлення, а також втратою деяких смуг. Крім того, встановлено змiну відносної електрофоретичної рухливості деяких фракцій.

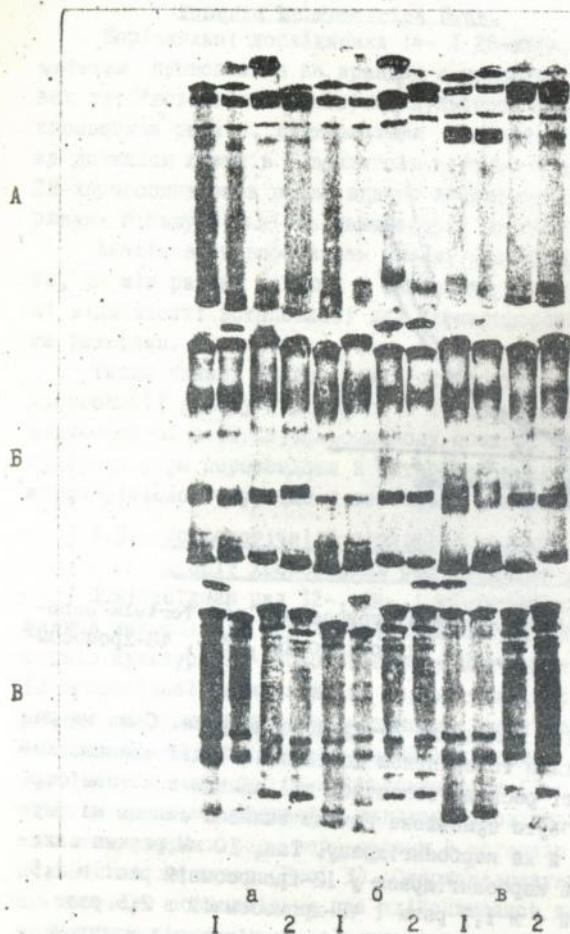


Рис. 3. Электрофоретический спектр пероксидазы (А), эстеразы (Б) и белковых фракций (В) хромосомных рас *Tortula subulata* Hedw. : а, б, в - відповідно 12-, 24- та 48-хромосомні раси; 1 - гаметофори з природи, 2 - гаметофори односпорових лабораторних дернінок.

3.5. Морфо-фізіологічний аналіз хромосомних рас та апоспоричних поліплоїдів моху *Amblystegium serpens* (Hedw.)

B. S. G.

Із численного спектру хромосомних рас *A. serpens* ми проаналізували хромосомний ряд з $n=10, 20$ і 40 . Різні хромосомні раси істотно відрізняються між собою за рядом ознак. Найбільш поширеними в природі є раси близькі до 20-хромосомного (19-22) рівня (Fritsch, 1991).

На відміну від інших досліджуваних електрофоретично хромосомних рядів, у поліплоїдному ряді *A. serpens* на фоні типових для хромосомних рас кількісних є набагато більше якісних відмінностей. Тут в електрофоретичному спектрі білка смуга з відносною електрофоретичною рухливістю (ВЕР) 0,30 наявна у 20- і 40-хромосомних расах, хоча відсутня у 10-хромосомній расі, а смуга з ВЕР 0,95 відсутня у 20-хромосомній расі. У 40-хромосомній расі не проявляються смуги з ВЕР 0,51 і 0,57, які наявні в расах нижчого рівня плоідності. Подібні відмінності зустрічаються також на зимограмах пероксидази окремих хромосомних рас.

Наявність додаткових смуг у 40-хромосомній расі *A. serpens* може свідчити про її непростий генезис. У зв'язку з цим були зроблені порівняльні дослідження вихідних форм і відповідних експериментальних автополіплоїдів, які одержували шляхом регенерації споропиту. В усіх експериментальних автополіплоїдах збільшилися розміри клітин листків, хоча ефект автополіплоїдії поступово знижується з рівнем плоідності цитотипу. Неоднаково проходить і стабілізація експериментальних автополіплоїдів - найшвидше вона настає в автополіплоїді 10-хромосомної і найповільніше у автополіплоїді 40-хромосомної раси (Табл. 1).

Фенотипічна подібність природних цитотипів ($n=10, 20$ і 40), а також нормальний хід мейозу можуть свідчити про дію стабілізуючого добору, скерованого на елімінацію різниць поліплоїдів щодо анцестрального фенотипу. Стабілізуючий добір спрямовується не тільки на уподібнення фенотипів, але й на вирівнювання вмісту ядерної ДНК. Так, в ядрах 10-хромосомної раси *A. serpens* міститься $1,39 \pm 0,05$ в.о., 20-хромосомної - $1,62 \pm 0,09$ в.о. і 40-хромосомної - $2,11 \pm 0,13$ в.о. Незважаючи на деяке збільшення вмісту ядерної ДНК з рівнем плоідності, воно далеко не кратне числу хромосом, хоча в експериментальних автополіплоїдах вміст ядерної ДНК завжди кратний числу хромосом.

Таблиця I

Розміри клітин листків хромосомних рас *Amblystegium serpens*
(Hedw.) B. S. G., мкм²

Гаметофіт	Хромосомні раси		
	n = 10	n = 20	n = 40
Природний (n)	200,4	156,4	170,9
Апоспоричний (2n)			
I вегетативна репродукція	794,2	417,5	386,6
II вегетативна репродукція	751,3	455,3	296,1
III вегетативна репродукція	660,9	521,1	300,0
IV вегетативна репродукція	684,8	530,0	294,6
V вегетативна репродукція	654,5	545,5	272,7
VI вегетативна репродукція	700,0	512,7	276,4
VII вегетативна репродукція	694,5	480,0	316,4
VIII вегетативна репродукція	618,2	421,8	287,3
IX вегетативна репродукція	640,0	447,2	314,5
X вегетативна репродукція	598,2	387,2	338,2
XI вегетативна репродукція	534,5	376,3	318,2
XII вегетативна репродукція	531,6	392,2	329,1

В експериментальних автополіплоїдах поряд з кількісними виявляються також якісні відмінності в електрофореграмах білків та вимогограмах ферментів.

Для аналізу стійкості рас різного рівня плоідності й генезису до несприятливих факторів навколишнього середовища досліджували їх реакцію на різні концентрації свинцю. Тільки високі концентрації свинцю істотно вплинули на швидкість росту протонеми та активність карбоангідрази. Так, свинець у концентрації 10 мМ знижує активність карбоангідрази 10-хромосомної раси в 3,9 рази, 40-хромосомної - в 3,0 рази і 20-хромосомної - лише в 2,3 рази. 20-хромосомна раса *A. serpens* вирізняється серед інших рас не лише за активністю карбоангідрази, але й за стійкістю до токсичної дії свинцю. Загальною тенденцією є пряма кореляція активності карбоангідрази з рівнем плоідності, і ця особливість чітко проявляється в експериментальних автополіплоїдах. В апоспоричному 20-хромосомному автополіплоїді активність карбоангідрази підвищилася в 1,4 рази, в 40-хромосомному - 2,7 рази і 80-хромосомному - в 3,5 рази. Апоспоричні поліплоїди відрізняються від спонтанних не лише

підвищеною активністю карбоангідрази, але й вищою резистентністю до інактивуючої дії свинцю. За концентрації свинцю 10 мМ активність карбоангідрази аспоричної 20-хромосомної раси знижується в 2,0 рази, 40-хромосомної - в 1,6 рази, а 80-хромосомної - в 2,2 рази. Підвищена активність карбоангідрази в аспоричних автополіплоїдах різного рівня плідності, а також більша резистентність ферменту до інактивуючої дії свинцю можуть свідчити не лише про зростання сумарної активності його ізоферментних варіантів, але й про зміни конформаційної гнучкості білкових молекул, що й підвищило їх толерантність до важких металів.

Морфо-фізіологічний та електрофоретичний аналізи спектрів і толерантності до токсичної дії важких металів не дають переконливих фактів для остаточного висновку щодо природи спонтанного поліплоїдного ряду ($n=10, 20$ і 40) *A. versiplex*, 20-хромосомна раса за багатьма характеристиками випадає з цього ряду і в зв'язку з цим вимагає додаткових досліджень.

Р о з д і л 4. ВНУТРІШНЬОВИДОВА МІНЛИВІСТЬ МОХІВ І ЇЇ РОЛЬ У ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ Й ЕВОЛЮЦІЇ ГРУПИ

Мінливість - загальна властивість живих організмів. Можи реалізують її в окремих клітинах чи рослинах, у ході індивідуального розвитку, в життєвих формах, а також у ряді поколінь статевого чи вегетативного розмноження. Мінливість несе важливе функціональне навантаження - вона забезпечує нормальний хід адаптаційного та еволюційного процесів. Онтогенетичну мінливість, яка відображає реалізацію закономірних змін у ході індивідуального розвитку мохів аналізували, застосовувавши як модель *F. hygrometrica*. Індивідуальний розвиток фунарії вологомірної, як й інших видів мохів є суворо впорядкованим процесом і здійснюється в результаті реалізації генетичної програми під впливом факторів зовнішнього середовища. Здійснюється він шляхом ускладнення росту від нитчастої структури (протонеми) через тримірний листостебловий гаметофор до двоединої гаметофітно-спорофітної рослини.

Кожна стадія розвитку фунарії вологомірної характеризується лише її властивими спектрами електрофоретичних фракцій білка. Максимальним вмістом загального білка відзначається протонема, мабуть, у зв'язку з переважанням у ній функціонально активних ростучих клітин. У листостеблових пагонах, поряд із зниженням загального вмісту і перерозподілом білка в електрофоретичному спектрі, має місце часткове збільшення кількості фракцій розчинних білків, що

відображає різке зростання морфо-фізіологічної диференціації клітин за переходу від нитчастого до тримірного росту. В зелених спорогонах, навпаки, кількість фракцій у порівнянні з гаметофорами зменшується, вони істотно відрізняються від білкового електрофоретичного складу протонеми, що також відображає відмінності ростової форми і характеру диференціації клітин.

Пероксидаза в протонемі представлена, в основному, повільними і швидкими фракціями. З розвитком організму відбувається поступове розширення електрофоретичного спектру пероксидази, що може свідчити про поступове посилення з віком ресинтетичних процесів у порівнянні з синтетичними.

Зміни електрофоретичного спектру множинних молекулярних форм кислоти фосфатази прямо корелюють із змінами розчинних білків. Такий розподіл може свідчити про те, що енергетичний обмін досягає свого максимуму в листостеблових пагонах, де відбувається активний синтез і забезпечується акропетальний транспорт, у тому числі й до спорофіту. Збіднення електрофоретичного спектру кислоти фосфатази в спорофіті може свідчити про наявність тісного зв'язку між морфологічною будовою і характером функціонування клітин мохів.

Таким чином, в основі індивідуального розвитку мохів, який включає закономірні зміни ростової моделі і її поступове ускладнення, лежать відхилення клітинного метаболізму шляхом зміни структури і концентрації макромолекул, а також регуляції їх функцій.

Морфологічно близькі, але репродуктивно ізольовані раси *F. hygrometrica* ($n=14$ і $n=28$) відрізняються між собою, в основному, за кількісними показниками: 28-хромосомна раса характеризується і вищою швидкістю росту, і більшою кількістю гаметофорів на дернінку, і значно частішою зустрічністю в природних популяціях. Що ж до спектру електрофоретичних фракцій білків і множинних молекулярних форм пероксидази й естерази, то наявні відмінності розподілені випадково і незавжди скорельовані з фізіологічними (швидкість росту) чи формотворчими (закладка бруньок гаметофорів) процесами.

Генетична одноманітність географічно віддалених 28-хромосомних, як і їх уподібнення до 14-хромосомної раси *F. hygrometrica* не може мати однозначного пояснення. Вона може бути зумовлена як добором відповідних батьківських форм, так і наступним уподібненням до найбільш адаптованої раси у процесі поступової стабілізації новоутвореного поліплоїда. Витіснення 28-хромосомною расою вихід-

ної 14-хромосомної з усіх місцезростань її природного ареалу може свідчити про те, що поліплоїди чи то в результаті вдалого поєднання генотипів, чи в результаті стабілізації набули переваг, у результаті чого розширилися їх адаптивні потенції.

Таким чином, фізіологічні й біохімічні відмінності природних поліплоїдних рас, їх частота трапляння у межах ареалу виду відображають різні сторони генезису, стабілізації, добору і, накінець, дивергенції репродуктивно ізольованих рас у межах єдиного морфологічного виду.

На відміну від *F. hygrometrica*, між поліплоїдними расами *T. subulata* ($n=12, 24$ і 48) відмінності чисто індивідуальні: найшвидше росте і формує найбільші дернинки 24-хромосомна раса, хоча за кількістю гаметофорів на дернинку вирізняється 12-хромосомна раса; 48-хромосомна раса за всіма показниками розвивається найповільніше. Біохімічні відмінності (за електрофоретичним спектром розчинних білків і множинних молекулярних форм ферментів) носять переважно кількісний характер і мало скорельовані з плоідністю. Зимограми естерази і пероксидази в односпорових дернинках трьох досліджуваних рас однотипні й відрізняються в основному інтенсивністю забарвлення. Таким чином, морфологічному виду *T. subulata* властива широка внутрішньовидова морфо-фізіологічна, цитологічна й біохімічна мінливість. Виділення в межах виду дискретних, репродуктивно ізольованих рас різного рівня плоідності не вирішує цієї проблеми, бо, незважаючи на крестну зміну чисел хромосом ($12 - 24 - 48$) і те, що внутрішньовидова мінливість часто перевищує розмах внутрішньорасових, вона не пов'язана зі змінами чисел хромосом. На думку А.С.Лазаренка (Лазаренко и др., 1971), деякі, а може й усі з наявних хромосомних рас виникли політопно з різних хромосомних рас нижчої плоідності.

Найокладнішими для аналізу виявилися результати дослідження ряду *A. serpens* ($n=10, 20$ і 40). Цей вид надзвичайно мінливий як морфологічно, так і каріологічно. Поведінка відібраних до аналізу рас істотно відрізняється від поліплоїдного ряду *F. hygrometrica* і *T. subulata*, а також від загально прийнятих уявлень - швидкість росту протонеми не знижується, а навпаки, зростає із збільшенням рівня плоідності, хоча величина клітин з рівнем плоідності не зростає, а навпаки, знижується. В експериментально одержаних автоплоїдах кожного цитотипу поліплоїдизація спричинилася до збільшення площі клітин. Аналіз спектрів електрофоретичних досліджуваних ви-

хідних цитотипів, як й експериментальних автополіплоїдів кожного з цих цитотипів, виявив як кількісні, так і якісні відмінності, які важко пов'язувати з морфологічними змінами і рівнем плоідності. Така причина змін, як і в інших випадках виявлених відмінностей, може бути зумовлена поліфакторною залежністю, як також незалежним походженням рас. У різноманітті рас *A. serpens* 20- і 40-хромосомні раси могли виникнути не обов'язково в результаті подвоєння 10- чи 20-хромосомних рас, але також можна допустити аллоплоїдну природу 20-хромосомної раси з участю, наприклад, 9- і 11-хромосомних рас. Якщо врахувати можливість хромосомного скиду, на наявність якого вказує різноманіття некратних чисел хромосом в поліплоїдному спектрі виду, то ймовірність не автополіплоїдного виникнення 20- і 40-хромосомних поліплоїдних рас значно зростає.

Вибрані нами види виявилися високотолерантними до токсичної дії важких металів. Найбільш дослідженим, звичайно, є *F. hygrometrica* (Лобачевська й ін., 1992). *T. subulata* і *A. serpens* досліджені значно слабше, але їх широка розповсюдженість, у тому числі в забруднених екотопах підтверджують наші експериментальні дослідження. Аналітично було встановлено, що в забруднених екотопах відбувається добір більш толерантних до важких металів форм *F. hygrometrica* (Shaw et al., 1987). Не виключено, що диференціація популяцій пов'язана з їх гетерогенністю і наявністю в них індивідумів преадаптованих до важких металів.

Мохи були одними з перших рослин, які колонізували високоінералізовані, нерідко агресивні субстрати, в умовах підвищеної газозаносності і гіпоксії, радіоактивного і УФ-опромінення. Можна думати, що адаптація мохів до високих доз іонізуючого випромінювання і підвищених концентрацій важких металів виробилася на перших етапах їх еволюції і пройшла з ними "скрито" геологічно довгу історію.

За час тривалої еволюції мохи виробили різноманітні пристосування, що значно розширило їх екологічну валентність. Одним з них є формування різних органів вегетативного розмноження як протидія, після виходу мохів на сушу, утрудненому генеративному розмноженню, яке пов'язане з процесом запліднення у воді (Goebel, 1930). Показовим є той факт, що забруднення навколишнього середовища одночасно гальмує генеративне і стимулює вегетативне розмноження моховидних (Шляков, Константинова, 1982).

У зв'язку з цим ми досліджували толерантність одного з найбільш консервативних представників ферментативних систем до ток-

сичної дії важких металів, невідомо для автотрофних організмів ферменту - карбоангідрази, яка в рослинних клітинах каталізує реакцію дегідратації вугільної кислоти з утворенням CO_2 .

Спонтанні поліплоїди *A. serpens* ($n=10, 20$ і 40) істотно не відрізняються за активністю карбоангідрази. Крім того, карбоангідраза, виділена з листостеблових пагонів, виявилася слабо чутливою до токсичної дії свинцю. Тільки за дуже високих концентрацій (10 мМ) активність ферменту знизилася в 2-4 рази. Найбільш вразливою до свинцю виявилася 10-хромосомна, а найбільш толерантною 20-хромосомна раса *A. serpens*. На підставі одержаних результатів можна думати, що поліплоїдія мохів така ж древня, як і самі мохи, і що вона сформувалася на зорі еволюції. Не виключене й інше пояснення таких результатів, а саме, що поліплоїдизація ядра з наступним скидом ДНК не зачіпає кардинально важливих і древніх генетичних систем, відповідальних за синтез карбоангідрази. Цитофотометрично ми визначили, що поліплоїдні раси мало відрізняються між собою (в 1,2 і 1,3 рази відповідно) за вмістом ядерної ДНК, тобто, що поліплоїдний ряд з кратними числами хромосом ($n=10, 20$ і 40) аж ніяк не відповідає вмісту ДНК. Можна допустити, що стабілізація спонтанних поліплоїдів відбувалася за істотного скиду ядерної ДНК. В експериментальних автополіплоїдах кратно збільшилися число хромосом, вміст ядерної ДНК і, відповідно, їх толерантність до токсичної дії свинцю (Баїк, 1990). Таким чином, можна допустити, що однією з причин, яка сприяла широкому поширенню поліплоїдних рас мохів було зростання їх стійкості до токсичної дії важких металів і, що така їх здатність виробилася ще на світанку еволюції; вони вижили і донесли до нас відгомін цих далеких епох.

Найскладнішою проблемою, однак, є не характер біохімічних змін, а їх еволюційна інтерпретація. Більшість сучасних авторів дотримується думки, яку Г.Л.Стеббінс (Stebbins, 1974) назвав "генетичним уніформізмом". Згідно з цією думкою, мутації і генетичні рекомбінації служать джерелом мінливості, природний добір - скерованим стабілізуючим фактором, а репродуктивна ізоляція - основою дивергенції і каналізованості еволюції. В природних популяціях постійно діють дві протилежно спрямовані сили: добір і мутаційний процес. Це дозволяє їм (природним популяціям), з одного боку, звільнятися від шкідливих мутацій, а з другого, підтримувати мінливість на певному рівні, який необхідний для життєвості популяцій. Багато дослідників, які займаються питаннями популяційної генетики, дотри-

мується думки про те, що пристосування популяції залежить від механізмів, які забезпечують їх генетичне різноманіття (Шмальгаузен, 1946; Darlington, 1946; Левонти, 1978; Майнард Смит, 1981). На думку І.І.Шмальгаузена (1968), для вищих організмів різко зростає значення внутрішніх факторів, унаслідок чого добір скеровується, головним чином, на підвищення стійкості до перешкод і створення стабільного спадкового апарату.

Високий вміст ядерної ДНК у більшості видів мохів (Лобачевська, Демків, 1990), хромосомний скид і скид ДНК у поліплоїдах, високий відсоток кількісних, в основному, модифікаційних змін в електрофоретичних спектрах розчинних кислих білків і множинних молекулярних форм ферментів і, основне, фенотипічне уподібнення поліплоїдів до вихідних (анцестральних) найкраще адаптованих до конкретних умов навколишнього середовища форм - все це може свідчити, що внутрішні регуляторні системи мохів спрямовані в основному на збереження статус-кво, тобто працюють на стабілізуючий добір (за І.І.Шмальгаузеню).

Наявність у багатьох видах поліплоїдних рас, дещо відмінних морфологічно й екологічно, може бути фактором їх еволюційного стаєннє (Алтухов, 1989). Підтвердженням такого припущення може служити "вихід" багатьох видів бореальної флори в тундру й "засвоєння" ними нових мікроніш (Бардунов, 1974). Широка норма форм і функцій таких поліморфних видів може мати принципове значення для збереження багатьох видів мохів, особливо бореальної флори, яка на думку А.С.Лазаренка представлена не внутрішньовидовими популяціями, а вегетативними клонами (Лазаренко, 1974). Наявність поліплоїдних рас збільшує внутрішньовидове різноманіття й одночасно з тим надійність саморегуляції життєдіяльності й адаптацій, тобто забезпечує виду обидві його функції - еволюційну гнучкість і необхідну стабільність в різних екотопах видового ареалу.

Культивування експериментальних поліплоїдів у різних екстремальних умовах з наступним аналізом їх стабілізуючих процесів, може мати, на нашу думку, таке ж значення в морфології і фізіології, як експериментальний мутагенез у генетиці й молекулярній біології. Експериментально-аналітичні дослідження внутрішньовидових поліплоїдних комплексів, мабуть, єдиний шлях оцінки внутрішньовидових інгредієнтів і їх участі в життєвій стратегії і надійності функціонування саморегулюючих систем життєдіяльності.

В И С Н О В К И

1. Порівняльними морфо-фізіологічними і біохімічними дослідженнями поліплоїдних рас трьох широко поширених у природі видів - *Funaria hygrometrica* Hedw. (n=14 і 28), *Tortula subulata* Hedw. (n=12, 24 і 48) і *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. (n=10, 20 і 40) встановлено, що міжрасова мінливість носить переважно кількісний характер. Спадкові відмінності, які стабільно зберігаються у контрольованих умовах зумовлені як дивергенцією репродуктивно ізолюваних рас, так і характером їх генезису.

2. Між расами кожного виду встановлені істотні різниці за швидкістю росту протонемами в лабораторній культурі, а також за кількістю бруньок гаметофорів на дернинку. Оптимальними за цими показниками є 28-хромосомна раса *F. hygrometrica*, 24-хромосомна раса *T. subulata* і 20-хромосомна раса *A. serpens*.

3. Експериментальним поліплоїдам усіх рас досліджуваних видів властиве явище "гігантизму", яке проявляється в збільшенні об'єму клітин листкової пластинки, а також розмірів листків. Експериментальні поліплоїди *A. serpens* мало змінилися протягом 12 вегетативних поколінь, що може свідчити про значно нижчі темпи нормалізації гаметофіту цього виду в порівнянні з автополіплоїдом *Bryum caespiticiu*m Hedw. (Wettstein, Straub, 1942).

4. Порівняльними аналізами природних та експериментально індукованих поліплоїдів встановлено відмінності в електрофоретичному спектрі розчинних білків і множинних молекулярних форм ферментів. Найвищим рівнем мінливості характеризуються природні поліплоїдні раси, в лабораторній культурі рівень відмінностей різко зникає. Найменше відмінностей встановлено між вихідними расами і їх автополіплоїдами.

5. Одержані нами дані свідчать, що для оцінки генетично зумовлених відмінностей між хромосомними расами за допомогою гел-електрофорезу білків слід піддавати рослини, які перебувають на однаковій стадії розвитку і вирощені в умовах уніфікованої культури зі спор.

6. Індивідуальний розвиток мохів тісно скорельований з вибірковою експресією генів, про що свідчать зміни в електрофоретичному спектрі розчинних білків і множинних молекулярних форм пероксидази і кислій фосфатази в процесі індивідуального розвитку *F. hygrometrica*. Найбільше різноманіття білкових фракцій і найбільша насиченість фракцій множинних молекулярних форм ферментів встановлені в

гаметофіті на іматурній стадії розвитку.

7. Аналітично встановлено високу стійкість досліджуваних видів до токсичної дії свинцю. Високі концентрації свинцю (10 мМ) пригнічують ріст і розвиток гаметофітів і зумовлюють зміни в спектрі білків і можливих молекулярних форм ферментів. Найстійкішими до свинцю виявилися: 28-хромосомна раса *F. hygrometrica*, 24-хромосомна раса *T. subulata* і 20-хромосомна раса *A. serpens*.

8. Для експериментальних поліплоїдів з кратним збільшенням числа хромосом відповідно зростає вміст ядерної ДНК. У природному поліплоїдному ряді *A. serpens* вміст ядерної ДНК далеко не кратний, що може свідчити про наявність хромосомного скиду у процесі стабілізації поліплоїдів.

9. Встановлена пряма кореляція між активністю карбоангідрази і стійкістю видів і рас до токсичної дії свинцю. Експериментальним автополіплоїдам властива вища активність карбоангідрази. Під впливом свинцю змінюється спектр електрофоретичних фракцій розчинних білків і можливих молекулярних форм ферментів.

10. Порівняльним аналізом природних та експериментальних поліплоїдних рас *A. serpens* виявлено ряд морфо-фізіологічних і біохімічних відмінностей, які можуть вказувати на незалежне походження поліплоїдного ряду ($n=10, 20$ і 40) цього виду.

ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ДИСЕРТАЦІЇ ОПУБЛІКОВАНІ В ТАКИХ ПРАЦЯХ:

1. Баїк О.Л. Хромосомные расы *Funaria hygrometrica* Hedw. //Тез. докл. Укр. ботан. о-ва. - Киев, 1987. - С. 173.
2. Хоркавців Я.Д., Кардам О.Р., Баїк О.Л. Електрофоретична специфічність розчинних білків та ферментів на різних етапах онтогенезу *Funaria hygrometrica* Hedw. //Укр. ботан. журн. - 1987. - 44, 3. - С. 16-19.
3. Данилків І.С., Баїк О.Л. Морфологические особенности хромосомных рас листостебельных мхов //У Всесоюзн. школа по теор. морфологии раст. Науч. докл. - Львов, 1987. - С. 38-42.
4. Баїк О.Л., Данилків І.С., Ріпецький Р.Т. Морфологічна і біохімічна оцінка генетичної диференціації хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw. //Укр. ботан. журн. - 1989. - 47, 1. - С. 59-65.
5. Баїк О.Л. Морфофизиологическая характеристика хромосомных рас мха *Amblystegium serpens* (Hedw.) V.S.G. //Тез. докл. УШ конф. по спорывм раст. Средней Азии и Казахстана. - Ташкент, 1989. - С. 183.
6. Баїк О.Л., Ріпецький Р.Т., Данилків І.С. Морфофізіологічний

аналіз хромосомних рас та апоспоричних поліплоїдів моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. //Укр. ботан. журн. - 1990. - 47, 1. - С. 52-57.

7. Baik O.L. Morphological and biochemical traits of the genetic differentiation of the chromosome races of mosses //Proceeding of the 7th Meeting of the Central and East Bryological Working Group: 25-30 June 1990, Kirovsk, USSR. - P. 9.

8. Baik O.L. Морфологічна та біохімічна характеристика поліплоїдного ряду *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. //Укр. ботан. журн. - 1990. - 47, 6. - С. 46-49.

9. Baik O.L. Генетическая дифференциация хромосомных рас листовых мхов //Актуальные вопросы ботаники и экологии. Тез. докл. науч. конф., 14-16 мая 1990 г. - Каменец-Подольский, 1990. - С. 27.

10. Baik O.L. Внутривидовые морфологические различия между хромосомными расами мхов //Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Конф., посвященная 90-летию со дня рождения А.С.Лазаренко (10-12 сентября 1991 г.). - Львов, 1991. - С. 18-22.

11. Baik O.L. Особливості формування хромосомних рас *Funaria hygrometrica* Hedw. //Актуальні проблеми вивчення фітобіоти Західних регіонів України (Матеріали відкритої конф. молодих ботаніків м.Львова: Львів, 2-5 квітня 1990 р.). - Львів, 1991. - С. 5-7.

12. Baik O.L. Генетична диференціація хромосомних рас листових мохів //Тези доп. IX з'їзду УБТ. - Київ: Наук. думка, 1992. - С. 415-416.

13. Baik O.L. Вплив свинцю на деякі біохімічні ознаки хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw. //Актуальні питання ботаники та екології. Тези доп. конф. молодих учених і спеціалістів України. - Полтава, 1992. - С. 4.

14. Baik O.L. Мініливість поліплоїдних рас *Tortula subulata* Hedw. під впливом свинцю //Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тез. докл. междунар. науч. конф. (Кривой Рог, май 1993 г.). - Донецк, 1993. - С. 76-77.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами морфо-физиологические и биохимические исследования позволили охарактеризовать уровни и характер внутривидовой изменчивости полиплоидных рас широко распространенных видов мхов. Использование в качестве объекта исследований полиплоидных рядов *Funaria hygrometrica* Hedw. (n=14 и 28), *Tortula subulata* Hedw. (n=12, 24 и 48), а также *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G.

($n=10, 20$ и 40) позволили выявить как основные закономерности их изменчивости, так и особенности отдельных видов и рас.

Индивидуальное развитие мхов тесно сопряжено с выборочной экспрессией генов, о чем свидетельствуют изменения электрофоретических спектров растворимых белков и множественных молекулярных форм пероксидазы и кислой фосфатазы. Наибольшее разнообразие белковых и наивысшая насыщенность фракций множественных молекулярных форм ферментов установлены в гаметофите на иматурной стадии развития.

Между расами каждого вида отличия (по скорости роста протонемы в лабораторной культуре, а также по количеству почек гаметофоров на дерновинку), как правило, количественного характера. Экспериментальным полиплоидам исследуемых видов свойственно явление "гигантизма", которое проявляется в увеличении объема клеток листовидной пластинки, а также размеров листьев. Экспериментальные полиплоиды *A. serpens* мало изменились на протяжении 12 вегетативных поколений, что может свидетельствовать о сравнительно низких темпах нормализации гаметофита этого вида.

Сравнительными анализами природных и экспериментальных полиплоидов установлены отличия в электрофоретическом спектре растворимых белков и множественных молекулярных форм ферментов. Самый высокий уровень изменчивости установлен между природными полиплоидными расами, в лабораторной культуре отличия резко сжимаются.

Аналитически установлен высокий уровень толерантности исследуемых видов к токсическому действию свинца. Высокие концентрации свинца (10 мМ) угнетают скорость роста и развития гаметофита. Наиболее толерантными к влиянию свинца оказались 28-хромосомная раса *F. hygrometrica*, 24-хромосомная раса *T. subulata* и 20-хромосомная раса *A. serpens*.

У экспериментальных полиплоидов кратно увеличивается число хромосом и содержание ядерной ДНК. У природного полиплоидного ряда содержание ядерной ДНК далеко не кратное, что может свидетельствовать о наличии "сброса" в процессе его стабилизации.

Установлена прямая корреляция между активностью карбоангидразы и толерантностью видов и рас к токсическому действию свинца. Экспериментальными автополиплоидами свойственна высшая активность карбоангидразы, чем природным соответствующего уровня. Под влиянием свинца изменяется спектр электрофоретических фракций растворимых осадков и множественных молекулярных форм ферментов.

Сравнительным анализом природных и экспериментальных полиплоидных рас *A. serpens* выявлено ряд морфо-физиологических и биохимических отличий, которые могут свидетельствовать о независимом происхождении полиплоидного ряда ($n=10, 20$ и 40).

В условиях интенсивного загрязнения внешней среды экспериментально-аналитический анализ полиплоидных рядов, по-видимому, является единственной возможностью оценки внутривидовых ингредиентов и их участия в жизненной стратегии и надежности функционирования саморегулируемых систем жизнедеятельности.

... (faint text) ...

Модулю (форма кожного виду організму (на основі в-чл. простого) ... (faint text) ...

Средствотворення (визначення природних і лабораторіальних ... (faint text) ...

Ізотопична утримання (визначення утримання ... (faint text) ...

У ... (faint text) ...

Підписано до друку 29.09.93. Формат 60x84/16. Друк офсет. Папір друк. №1. Умов. друк. арк. 1, 4. Умов. фарб. - відб. 1, 6. Обл. - вид. арк. 1, 2. Тираж 120 прим. Зам. 3125.

Обласна книжкова друкарня, 290000, Львів, вул. Стефаника, 11.

495800

AB 28.348

AB 28.348