

Ecophysiological adaptations of coexisting *Sphagnum* mosses

Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta, České Budějovice

Botanický ústav AVČR

Oponentský posudek zpracoval: RNDr. Jan Pokorný, CSc.

Předložená disertační práce sestává ze tří publikovaných prací, jedné práce podané do tisku a stručného úvodu. Práce je napsána v angličtině a je po formální stránce velice pěkně provedena.

Předložené publikace byly publikovány v *Annals of Botany*, *Ecological Research* a *Oikos*. Podíl autora na předložených pracích je jasně definován a doložen prohlášením spoluautorů. Předložené práce na sebe tématicky těsně navazují: 1) primární produkce a dekompozice různých druhů rašeliníku, 2) vysychání a obnova metabolických funkcí rašeliníku. Strategie druhů na bultech a ve šlencích. Tolerance a avoidance (obcházení) 3) Minerální výživa a kompetice mezi rašeliníky 4) Světelné závislosti fotosyntézy mechů rašelin – klíčové procesy při přežívání poklesu hladiny vody.

Autor využil náročné metodiky pro fyziologické a ekofyziologické studie. Data jsou zpracována statisticky a výsledky jsou přehledně prezentovány. Výsledky ekofyziologických měření a experimentů jsou diskutovány jak na úrovni jedné rostliny, tak na úrovni porostů a ekosystémů. Diskuse a závěry jsou vedeny snahou vysvětlit funkce ekosystému na základě zjištěných ekofyziologických charakteristik.

Všechny předložené práce prošly pečlivou recenzí. Zaměřím se na interpretaci výsledků některých měření.

- a) dekompozice rašeliníku probíhá pomaleji na bultech, což přispívá k udržení struktury rašeliníště. Na bultech je biomasa hustší, dusík je zde pevněji vázán.

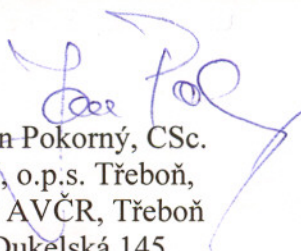
Klimatická změna je provázána prodloužením období beze srážek a prudkými srážkami. Lze odhadnout, jak se projeví snížení frekvence malých srážek a prodloužení období beze srážek na produkci a dekompozici? Bude opad na bultech lépe rozložitelný po odvodnění (nástup jiných druhů)? Jak se projeví klimatická změna na akrotelmu? Na území ČR jsou četná rašeliníště v povodí vodárenských nádrží. Například v nádrži Fláje, se zvyšuje koncentrace huminových kyselin, což výrazně zhoršuje kvalitu vody. Čistá roční produkce rašeliníků byla v rozsahu cca 200 –

360g.m⁻².rok⁻¹. Lze alespoň velmi zhruba odhadnout, jaká by byla rychlost dekompozice po odvodnění?

- b) Autor přirovnává rašeliníky k sukulentům – pletiva nejsou tolerantní k vysušení, udržují si vodu. Za jak dlouho po rehydrataci se obnoví fotosyntéza, když rašeliník ztratil vodu na úroveň mírného vyschnutí (-20MP)?
- c) V kyselém prostředí rašelinistiště je amonný dusík ze srážkové vody ve formě NH₄⁺, neuniká jako NH₃ a může být přijat rašeliníkem. Jak se v těchto podmínkách přeměňují oxidované formy dusíku ze srážkových vod? Při vápnění lesů se někdy dostal vápenec i do rašelinistišť. Lze si negativní efekt nadbytku vápníku vysvětlovat obsazením vazebných míst s negativním nábojem na povrchu lístků?
- d) *S. magellanicum* vykazoval fotosyntetické charakteristiky poškození světelným stresem (světelná inhibice) : poměrně vysoký světelný kompenzační bod, pomalé sycení fotosyntézy světlem (plochá směrnice). Fluorescenční měření prokázala poškození fotosystému II. Projevovala se nějaká rychlejší aklimatizace tohoto druhu při měření fotosyntézy nebo byla fotosyntetická odezva spíše opakovatelná?

Předložená doktorská disertační práce má vysokou úroveň. Práce prošly přísným recenzním řízením. Jako celek předložená práce přispívá k poznání ekofyziologie rašeliníků a ekologie rašelinistišť. Práci doporučuji bez výhrad k obhajobě.

2.12.2008


RNDr. Jan Pokorný, CSc.
ENKI, o.p.s. Třeboň,
ÚSBE AVČR, Třeboň
Dukelská 145

Oponentský posudek

na disertační práci **Mgr. Tomáše Hájka**

Ecophysiological adaptations of coexisting Sphagnum mosses

Oponent: Prof. RNDr. Jan Gloser, přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity v Brně.

Rašeliniště s dominujícími porosty různých druhů mechů rodu *Sphagnum* (rašeliník) představují z mnoha hledisek mimořádně zajímavé, plošně i produkčně významné typy ekosystémů, a proto je jim oprávněně věnována v celosvětovém měřítku značná pozornost. Pro hlubší pochopení mechanismů podmiňujících úspěšnost rašeliníků při kolonizaci trvale či periodicky zamokřených míst má nepochybně klíčový význam studium jejich fyziologických procesů. Mechy obecně (a rašeliníky zvláště!) představují ovšem velmi obtížný objekt pro exaktní fyziologická měření, především pro velmi složité prostorové uspořádání svých drobných orgánů, ztěžující přesné definování vnějších podmínek v jejich nejbližším okolí. Ekofyziologické práce s rašeliníky také komplikuje téměř trvalá přítomnost externě lokalizované vody a silné zpětnovazební vztahy jejich stélek s okolním prostředím. S vědomím těchto skutečností jsem posuzoval disertační práci Mgr. Tomáše Hájka.

Předloženou disertaci tvoří soubor čtyř samostatných rukopisů, které byly již zčásti publikované či předložené k publikaci, doplněný společným úvodem a závěry. Celý spis je vyveden v anglickém jazyce a z formálního hlediska má přímo vzornou úroveň. Prezentovaný soubor je zcela logicky uveden rukopisem shrnujícím výsledky převážně terénních prací zaměřených na kvantifikaci rychlosti produkce biomasy a rychlosti dekompozičních procesů několika druhů rašeliníků obsazujících rozdílné niky v heterogenním prostředí rašelinišť. Navazující práce pak detailněji rozebírají některé aspekty jejich vodního provozu, minerální výživy a využívání záření ve fotosyntéze. Nejprve uvedu některé připomínky k dílčím rukopisům, a v závěru pak jejich souhrnné hodnocení.

První ze souboru prací má název *Habitat and species controls on Sphagnum production and decomposition in a bog*. Jsou v ní uvedeny údaje o rychlosti tvorby biomasy apikálních částí šesti druhů rašeliníků v průběhu dvou vegetačních období, a současně i údaje o rychlosti rozkladu neživých částí rašeliníků a vzorků standardního substrátu (čistě celulosy). Výsledky přispěly k potvrzení hypotézy, že k nápadně většímu hromadění biomasy a nekromasy u druhů vytvářejících vyvýšené bulvy přispívá jak rychlejší produkce, tak i pomalý rozklad ve srovnání s druhy rostoucími v mokřejších depresích (šlenky). Prezentované údaje o rychlostech uvedených procesů, získané pracovními odběrovými metodami na přírodních lokalitách jsou nepochybně cenným východiskem pro další hlubší analýzu nalezených mezidruhových rozdílů. Nicméně je velká škoda, že tato analýza bude velmi ztížena především nedostatečně monitorovanými faktory prostředí na jednotlivých stanovištích. Skutečně nebyl měřen ani celoroční průběh teploty v aktivních vrstvách mechových porostů? Teplota má přece zcela zásadní vliv na rychlost růstových i dekompozičních procesů! Z toho pak vyplývají i potíže s vysvětlením neobyčejně velkých rozdílů v rychlosti produkce a rozkladu biomasy na stejných stanovištích ve dvou po sobě následujících letech.

Zaměření druhého dílčího rukopisu začleněného do disertace je zřejmé z jeho názvu: *Effect of water content components on dessication and recovery in Sphagnum mosses*. Základní charakteristiky vodního režimu rašeliníků byly měřeny v laboratorních podmínkách na vzorcích odebíraných z jihočeských lokalit. Zastoupení jednotlivých druhů ve studovaném souboru je bohužel poněkud jiné, než tomu bylo v předcházející práci, a soubor je navíc doplněn o jihoafrický mech *Atrichum androgynum*. Důvody pro včlenění tohoto druhu nejsou z textu dostatečně zřejmé. Nicméně se jednalo se o vesměs velmi dobře promyšlené i technicky velmi dobře provedené experimenty, a dosažené výsledky považuji z obecného hlediska za mimořádně cenné a v mnoha směrech originální.

Pro správnou ekologickou interpretaci (tedy nikoli jen spekulativní) významnosti zjištěných mezidruhových rozdílů v celé řadě měřených parametrů vodního provozu by však bylo velmi žádoucí získat ještě doplňující informace o kolísání parametrů vodního režimu asimilačních orgánů rašeliníků na přírodních stanovištích. Zejména by byly potřebné alespoň nějaké kvantitativní údaje o výskytu, frekvenci a délce časových period (v denním i v sezónním měřítku) s výskytem kritického vodního deficitu apikálních částí mechových rostlin v odlišných typech porostů. Nebo snad již byly na jihočeských lokalitách prováděny nějaké (byť jen orientační) měření v tomto směru?

Název třetího příspěvku – *Mineral nutrient economy in competing species of Sphagnum mosses* – je formulován poněkud obecněji, než je jeho skutečný obsah. Ten zahrnuje jen jistý dílčí aspekt hospodaření s minerálními živinami – jejich obsahy v různých kompartmentech a výměnnou kapacitu pro kationty (CEC) v apoplastu mechových lístků. Opět se jedná o laboratorní analýzy prováděné na vzorcích rašeliníků z jihočeských lokalit. Zpracování zvoleného tématu je velmi kvalitní a přínosné, neboť mezidruhové rozdíly v CEC mohou hrát značnou roli v rychlosti příjmu živin a jejich následnému využití v růstových procesech. Možný mechanismus benefičního účinku CEC je v rukopise popsán. Významnost nalezených mezidruhových rozdílů v CAC pro kompetiční vztahy a sukcesní procesy na přírodních stanovištích je však přesto možno dosud hodnotit jen velmi opatrně vzhledem k velmi komplexnímu charakteru celé problematiky minerální výživy rašeliníků.

Poslední příspěvek ze souboru čtyř dílčích prací se v mnoha směrech odlišuje od ostatních. Tato odlišnost nespočívá jen v odborném zaměření (reakce různých druhů rašeliníků na množství dopadajícího záření), ale zejména v tom, že měření byla prováděna na rostlinách ze skandinávských lokalit a řazení studovaných druhů do ekologických skupin bylo prováděno podle jiného schématu než v ostatních rukopisech. Je sice pravda, že vložení této práce do předloženého souboru zvyrazňuje značnou šíři záběru Mgr. Hájka při ekofyziologickém studiu rašeliníků, ale na druhé straně malá kompatibilita s ostatními pracemi i velmi omezená platnost získaných výsledků mne vedou k přesvědčení, že její zařazení do souboru nebylo nutné. Proto také ani nechci detailněji rozvádět nedostatky tohoto rukopisu, které jsou jednak formálního rázu (např. ne zcela správné používání termínů *light – PPFD – irradiation – irradiance*), ale i metodického a interpretačního. Patří sem např. zjevně nevhodný postup při měření světelných křivek, který s velkou pravděpodobností zatížil odvozené hodnoty maximálního kvantového výtěžku neúnosně velkou chybou. Také nejsou brány v úvahu možné (a jen obtížně eliminovatelné) chyby při měření radiačních závislostí způsobené vertikální heterogenitou absorpce záření v měřených vzorcích, možný vliv externě lokalizované vody na přesnost měření výměny CO₂, atd. Nikde jsem nenašel údaje o mezidruhových rozdílech v rychlosti respirace, které jsou pro posuzování schopnosti tolerovat nedostatek záření obvykle mimořádně důležité. Vůbec celý koncepční přístup k hodnocení potenciální úspěšnosti jednotlivých skupin druhů na stanovištích s rozdílným radiačním režimem trpí značným zjednodušením a nutně vede k nepřiliš přesvědčivým závěrům. Pro hodnocení úrovně celé disertace však nejsou uvedené vady podstatné.

Závěrečné hodnocení: Soubor vědeckých článků věnovaných srovnávacímu studiu fyziologických procesů koexistujících druhů rašeliníků s cílem přispět ke kauzálního vysvětlení jejich rozdílné úspěšnosti v různých typech prostředí, předložený Mgr. Hájkem jako disertační práce, dokládá nejen jeho velmi dobré osvojení techniky moderní vědecké práce, ale současně přináší i velké množství nových ekofyziologických poznatků, o jejichž významnosti nemůže být pochyb. I když všechny tyto získané poznatky stále ještě nedostačují pro vytvoření jednotící mechanismové syntézy umožňující predikovat populační dynamiku v porostech rašeliníků, představují asi maximum toho, co lze v průběhu doktorandského studia stihnout. Současně představují i velmi cenný základ pro další doplňující studie, ve kterých by bylo velmi žádoucí pokračovat. Proto celkově hodnotím předloženou disertační práci Mgr. Hájka vysoce kladně a vřele ji doporučuji k obhajobě.

V Brně dne 18. 11. 2008.

Report by R.M.M. Crawford on the thesis

Ecophysiological adaptations of coexisting Sphagnum mosses

Submitted by Tomáš Hájek for the degree of Doctor of Philosophy

Choice of topic

This choice of topic for this thesis, *Ecophysiological adaptations of coexisting mosses*, is well chosen and addresses both practical problems and basic scientific questions in relation to the ecology of wetlands. The *Sphagnum* mosses are of worldwide distribution and in many regions of the World form dominant features of the environment changing entire landscapes in a manner that favours their biological success to the detriment of many other species of plants and animals. The spread of *Sphagnum* can also create severe consequences for human settlement in removing large areas of land from cultivation. Current climatic trends may also have significant effects on the viability of *Sphagnum* dominated plant communities. While drought may adversely affect the viability of *Sphagnum* populations in areas with decreasing rainfall there are nevertheless oceanic regions where precipitation is increasing and this will have positive effects on *Sphagnum* populations. Increasing paludification due to the spread of *Sphagnum* species will be disadvantageous to both agriculture and forestry. The choice of topic for this thesis is therefore very timely.

Apart from the above current practical considerations the research reported in this thesis is central to several present-day evolutionary questions that have profound ecological significance and remain unsolved even although it is now nearly 200 years since the birth of Darwin (12 February, 1809). The thesis could have been entitled, why are there so many species of *Sphagnum*? That such a diminutive plant can exert such a powerful effect on the environment is a cause for wonder. It is also astonishing that any one bog should contain so many species of this genus living in close proximity to one another, especially when outwardly they appear so similar in form and function. This last aspect of the ecology of *Sphagnum* is the particular emphasis of this thesis. As with all ecological situations there are numerous possible explanations for the questions under examination and this is duly reflected in this thoughtful, detailed, and painstaking enquiry into different aspects of the

ecophysiology of these remarkable plants. The thesis is divided into four main sections, namely, growth and decay, desiccation, mineral nutrition, and light responses, all of which play a significant role in the physiology and ecology of *Sphagnum*.

Growth and decay

This opening chapter of the thesis is devoted to the growth and decomposition of *Sphagnum* in relation to variations in microhabitat that are found in a raised mountain bog in the Bohemian Forest at an altitude of 1115 m a.s.l. Numerous interpretations have been presented in the past to try and explain this phenomenon. Early studies considered the distinction between hollows and hummocks to be transitory as it was thought that the hummocks eventually decayed and reverted to hollows and that the hollows gradually emerged to form new hummocks. This interpretation is now generally rejected in favour of a permanent distinction between hummocks and hollows that can be traced back through the peat record for centuries. This present thesis is based on this latter interpretation and seeks to determine the processes that cause the *Sphagnum* vegetation to adapt to one or other of these microhabitats, i.e. the hummock or hollow. The investigation centres entirely on the ecophysiology of the *Sphagnum* species. This is an understandable position as obviously the micro-environmental differences between hummocks and hollows provide distinct habitats that will call for specific adaptations. However, it is also possible that the micro-topography of the bog surface may be modified by flowering plants. It has been suggested (Malmer et al., 1994) that the growth form and architecture of the vascular plants determine the occurrence and distribution of the structural units on a mire, namely the hummocks, lawns and hollows. Dwarf shrubs, and other vascular plants with orthotropic growth-patterns, characterise hummocks, where they form a firm matrix which reinforces and supports the spongy biomass of *Sphagnum*. In a similar way, clonal herbs stabilise the lawns, because of the predominantly plagiotropic, or only weakly orthotropic, growth pattern of the rhizomes and coarse roots in the upper, oxic layers. Extended periods of drought often may have deleterious effects on wetland mosses, while at the same time having a less severe impact on the vascular plants because of their more efficient water conducting system. Field observations also suggest that in particular *Calluna vulgaris* is an important species particularly in north-western Europe in relation to the development of hummocks and where this

species is not present, either because it is too wet or too cold for this semi-oceanic species, then a lawn type of bog surface prevails. Given the finding that tussock *Sphagnum* species decay slowly, what are the factors that retard their decomposition in hummocks as opposed to hollows? All the *Sphagnum* species showed a similar rate of decomposition over the first 5 months. Does this not suggest that the conditions in the habitat determine the decomposition of the hummocks rather than the species? Is it possible that the hummocks may owe their preservation to the lignin-protected tissues of dead vascular woody species? The candidate will be asked to comment on these aspects of hummock and hollow differentiation in relation to his own researches.

Evolution of *Sphagnum* species

Although this is a thesis concerned with ecophysiological adaptations some consideration needs to be given as to how any adaptations that may be present have evolved. There is evidence for hybridization in at least one of the species mentioned in this study i.e. *Sphagnum capillifolium* (Cronberg and Natcheva, 2002; Natcheva and Cronberg, 2007a, b). Genetic diversity studies in eight populations of *Sphagnum capillifolium* from different Bulgarian mountains have shown high levels of allelic diversity comparable to earlier estimates for northern European populations. Strong differentiation among populations and a low number of widespread genotypes indicate a high degree of isolation and restricted gene flow between populations, which is consistent with generally small and scattered populations (Natcheva and Cronberg, 2003). The large proportion of distinguishable genotypes suggests high levels of out-crossing either currently or in the past. This is a topic on which the candidate might like to comment in relation to his choices of location for this present study.

Water Relations

This section of the thesis presents new data as a result of a considerable technological achievement, namely the first use of thermocouple psychrometry to estimate accurately the amount of water associated with the moss thallus. The candidate has

cautiously used the word “stored” in parentheses. This is presumably because the water is not contained in the cytoplasm or vascular tissue, as might be the case in higher plants. The results obtained demonstrate a distinct differentiation between hummock and hollow *Sphagnum* species with the former holding a greater amount of water and also being able to recover more rapidly from periods of desiccation.

There is no explanation in the thesis as to precisely what technical problems had to be overcome in order to make this technique of thermocouple psychrometry function so that it could be applied to plant material such as *Sphagnum*. Thermocouple psychrometry depends on measuring the rate of evaporation of small drops of water from a thermocouple and it would be of considerable interest to know in more detail how the technique was able to differentiate between the different water pools within the moss thallus. This pioneering work has been published in an international journal and therefore it can be assumed that the validity of the technique has already passed critical examination. However, in view of the novelty of the method it would be helpful to have some more detail of how this technical advance was achieved.

Mineral Nutrition

This section of the thesis contains another novel advance in that the candidate has been able to separate extracellular and intracellular exchangeable cation fractions in *Sphagnum*. It is clearly demonstrated that *Sphagnum* vegetation has a high capacity for retaining cationic nutrients from rainwater. Ion retention is also facilitated by the high acidity of the bog water due to high levels of proton production by the moss. It is also notable that the hummock species were found to have the highest content of exchangeable cations. However, cations are transferred from hummocks to hollows in rainwater. There might therefore be a case for considering the evolution of co-existing *Sphagnum* mosses as having a mutualistic basis. The hummocks are effective at trapping nutrients as they are precipitated in rainwater and the species in the hollow with their capacity to preserve the level of the perched water table ensure the integrity of the *Sphagnum* community as a whole. The candidate might like to comment on the possibility of a mutualistic relationship between the *Sphagnum* species from the hummocks with those of the hollow in terms of their water and mineral nutrition relationships.

Competition

The underlying philosophy in this thesis is that the different species of *Sphagnum* are in competition with each other. Darwin's name is popularly associated with selection due to competition. However he also emphasized the evolutionary significance of mutualism, a reciprocal positive interaction between two organisms that has posed an ecological and evolutionary quandary since Darwin's time. More recently additional theories and concepts have been proposed such as *Improved Community Stability Optimization Theory*, as originally proposed by Maynard Smith and disputed by others (Sarkar, 2005) and other similar concepts including group selection and meta-populations (Hanski, 1999). It could be possible therefore to recognise the existence of mutualistic relationships in *Sphagnum* bogs between the hummock and hollow species by considering the two communities as inter-dependent. What is important for both groups is the maintenance of the *Sphagnum*-dominated bog environment. The differences in *Sphagnum* species distribution recorded in this thesis on mineral nutrition and water relations might be considered as reinforcing the mutualistic view, even although adaptation inevitably leads to micro-habitat specialisation and the coexistence of divergent adaptations which cannot exist in the same individual plant. Nevertheless, within the bog community, the existence of the hummock and hollow species ensures the continuity of success of *Sphagnum* domination on the bog in both wet and dry periods to the exclusion of non-*Sphagnum* species. The candidate might like to comment on these suggestions and discuss the possible usefulness of the concepts of group selection, meta-populations and optimisation theory.

Light responses

The candidate considered it surprising that the *Sphagnum* plants in the open bog habitats in full sunlight had lower photosynthetic capacity than those plants grown in the shade. When compared with flowering plants this finding is not altogether surprising. In areas with low nutrient availability and high levels of illumination the assimilation and further metabolism of fixed carbon compounds is commonly nutrient limited. Excess sugar production can impair the working of the photosynthetic electron chain and cause photo-oxidative damage. This can be avoided by quenching with carotenoids if they are closely associated with the site of production of singlet oxygen. Anthocyanin production, which is common in many bog plants, and also in arctic vegetation, has long been considered as an overflow mechanism for excess

carbohydrate production in nutrient-limited habitats by reducing the exposure to active radical damage (McDonald, 2008). There are also reports of high levels of futile cycles where excess carbohydrate can be burnt off without generating ATP as in the alternative oxidase pathway. This is particularly the case when the flux through the mitochondrial chain is restricted through a lack of ADP availability as can happen when limited mineral nutrient supplies hinder further metabolism and assimilation of accumulating sugars as reported in arctic plants exposed to long light periods. It is therefore possible that the pigmentations of *S. magellanicum* is due to the adoption of this particular survival strategy when growing in full sunlight. In the hummock species this behaviour must therefore be looked upon as a positive adaptation and not as a sign of being a poor competitor. The candidate might like to comment on these suggestions.

Conclusions

The Candidate has presented a penetrating and original thesis that adds a considerable volume of new information to the study of the ecophysiology of wetlands in general and *Sphagnum* bogs in particular. The comparative studies in growth, decay, water and light relations give an insight into the many ways that these moss species are adapted not only to their habitat, but collectively create a resilient plant community. The investigation has shown, that the diverse nature of the micro-topography, the hummocks, hollows and lawns create a vegetation complex that has built into its structure a capacity for homeostasis which in a time of threatened climatic change will be essential for survival. Ecologically, it is an astonishing feat that such a small plant with a physically unprotected exterior is able to dominate such large areas of the Earth.

Questions raised in the report

Question 1. How were the bogs chosen for this study? What is the variation in species composition in relation to flowering plants between mountain and lowland raised bogs in Central Europe? What woody species are present in the bogs studied in the thesis and do they differ between the Finnish and Czech sites and between high and low altitudes?

Do the various bogs differ in the extent of their differentiation between hummocks and hollows?

Question 2 Is the formation of hummocks entirely dependent on the bryophyte flora of the bog or is it not possible that the woody vascular plants may play a central role in the development and preservation of the hummocks?

Question 3 How does the Finnish site differ from the Czech sites?

Question 4

Are their population differences between the *Sphagnum* species studied in the Czech Republic in relation to altitude and are there also population differences between the plants in the Czech Republic and those examined in Finland?

Question 5

What techniques were employed to allow the use of thermocouple psychrometry in this study that has not been used before? What is a pressure-volume isotherm and how reliable is the method in distinguishing between different water components of the plant tissue? Does not blotting a piece of *Sphagnum* remove freely available water?

Question 6

Would it be possible to reinterpret the findings in this thesis in terms of a mutualistic survival strategy that allows the *Sphagnum* species to survive both dry and wet periods? Is there any value to be gained from *Community Stability Optimization Theory* in the understanding of long-term *Sphagnum* bog vitality?

This is to certify that I have examined this candidate both in written examination and orally and that I recommend the award of Ph.D.

R. L. L. W. S.

17th Feb, December, 2008

References

- CRONBERG N., NATCHEVA R. 2002. Hybridization between the peat mosses, *Sphagnum capillifolium* and *S. quinquefarium* (Sphagnaceae, Bryophyta) as inferred by morphological characters and isozyme markers. *Plant Systematics and Evolution* **234**, 53-70.
- HANSKI I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- MALMER N., SVENSSON B.M., WALLEN B. 1994. Interactions between sphagnum mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **29**, 483-496.
- MCDONALD A.E. 2008. Alternative oxidase: an inter-kingdom perspective on the function and regulation of this broadly distributed 'cyanide-resistant' terminal oxidase. *Functional Plant Biology* **35**, 535-552.
- NATCHEVA R., CRONBERG N. 2003. Genetic diversity in populations of *Sphagnum capillifolium* from the mountains of Bulgaria, and their possible refugial role. *Journal of Bryology* **25**, 91-99.
- NATCHEVA R., CRONBERG N. 2007a. Maternal transmission of cytoplasmic DNA in interspecific hybrids of peat mosses, *Sphagnum* (Bryophyta). *Journal of Evolutionary Biology* **20**, 1613-1616.
- NATCHEVA R., CRONBERG N. 2007b. Recombination and introgression of nuclear and chloroplast genomes between the peat mosses, *Sphagnum capillifolium* and *Sphagnum quinquefarium*. *Molecular Ecology* **16**, 811-818.
- SARKAR S. 2005. Maynard Smith, optimization, and evolution. *Biology & Philosophy* **20**, 951-966.