ФЛОРА

УДК 581.332:582.341

Н. И. Филина, В. Р. Филин

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СПОРОДЕРМЫ У *Sphagnun capillifolinm* (Ehrh.) Hedw. (Sphagnaceae, Musci)

Среди многочисленных (свыше 700 родов и 10 000 видов) современных мхов два рода — андреэя *(Andreaea* Hedw.) и сфагн *(Sphagnum* L.), составляющие до недавнего времени монотипные порядки[1] и вместе насчитывающие, как сейчас полагают, немногим менее 250 видов (Murray, 1982; Vitt, 1982), занимают совершенно особое положение. В большинстве разработанных в XX в. и приведенных у Миллера (Miller, 1979) систем мохообразных эти роды, как правило, выделены в качестве монотипных подклассов; некоторые исследователи (Rothmaler, 1951; Bold, 1973; Smith, 1978; Grum, Anderson, 1981) повышают ранг каждого из подклассов или только одного из них (Козо-Полянский, 1965; Robinson, 1971) до уровня класса.

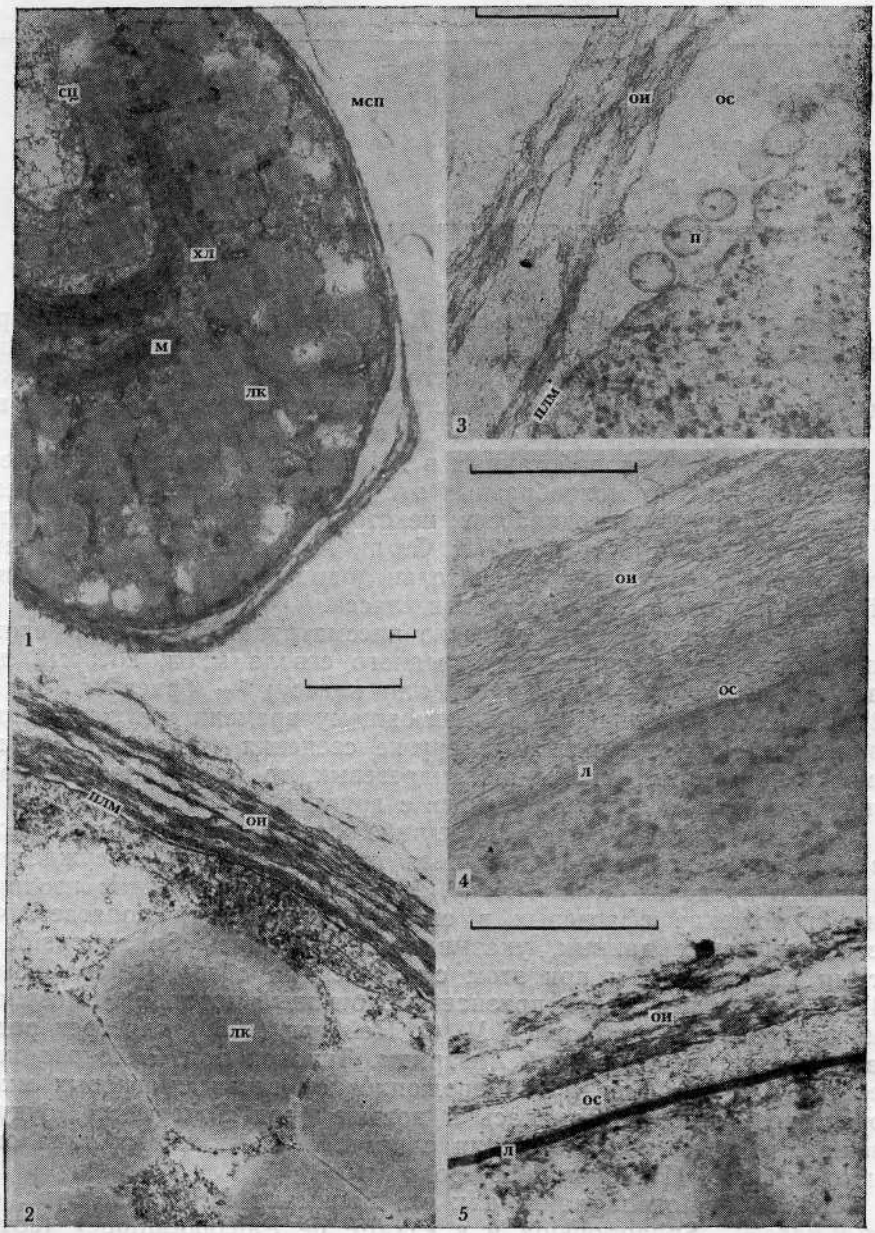
Андреэевые и сфагновые обычно рассматривают как филогенетические ветви, отделившиеся от основного ствола мхов, который дал начало третьей группе (подклассу или классу) — бриевым (Зеров, 1972). Но если накопившиеся к настоящему времени цитологические, сравнительно-морфологические и другие сведения (Филин, 1984) помогают лучше понять эволюцию андреэевых, то материалов, которые бы пролили свет на связь сфагновых с другими мхами, много меньше. Это позволило Эдди заявить: «Какое-либо обсуждение эволюции *Sphagnum* неизбежно должно ограничиться преимущественно обсуждением эволюции в пределах рода» (Eddy, 1979, p. 109). Отмечая изолированное положение сфагновых в системе мхов, Эдди полагает, что палеоботанических данных, указывающих на связь Sphagnopsida с другими мхами, нет, и при этом ссылается на обзор Лейси (Lasey, 1964). А между тем Лейси признает монотипный порядок Protosphagnales, который был установлен М. Ф. Нейбург (1960) для трех родов мхов из пермских отложений Ангариды. Типовой род *Protosphagnum* отнесен М. Ф. Нейбург к той эволюционной ветви сфагновых мхов, которая, возможно, сохранилась и поныне (род *Sphagnum),* будучи связанной в своем происхождении с палеозойскими мхами типа описанного ею ранее (Нейбург, 1956) рода *Intia*[2].

Порядок Protosphagnales, как его понимала М. Ф. Нейбург, отнесен к классу Sphagnopsida и в «Traité de Paleobotanique» (Jovet-Ast, 1967), а Робинсон (Robinson, 1971) даже расширил объем этого порядка, включив в него семейство Intiaceae.

По мнению Гамса (Gams, 1962), некоторые признаки объединяемых М. Ф. Нейбург в Protosphagnales родов указывают на их родство с Polytrichales и Dicranales, а род *Intia* следует сближать не с Mniaceae и Bryaceae, как полагала М. Ф. Нейбург, а скорее с Dicranales.

[1] В 1976 г. к Andreaeales было отнесено семейство Andreaeobryaceae с единственным видом — *Andreaeobryum macrosporum* sp. nov. (Steere, Murray, 1976).

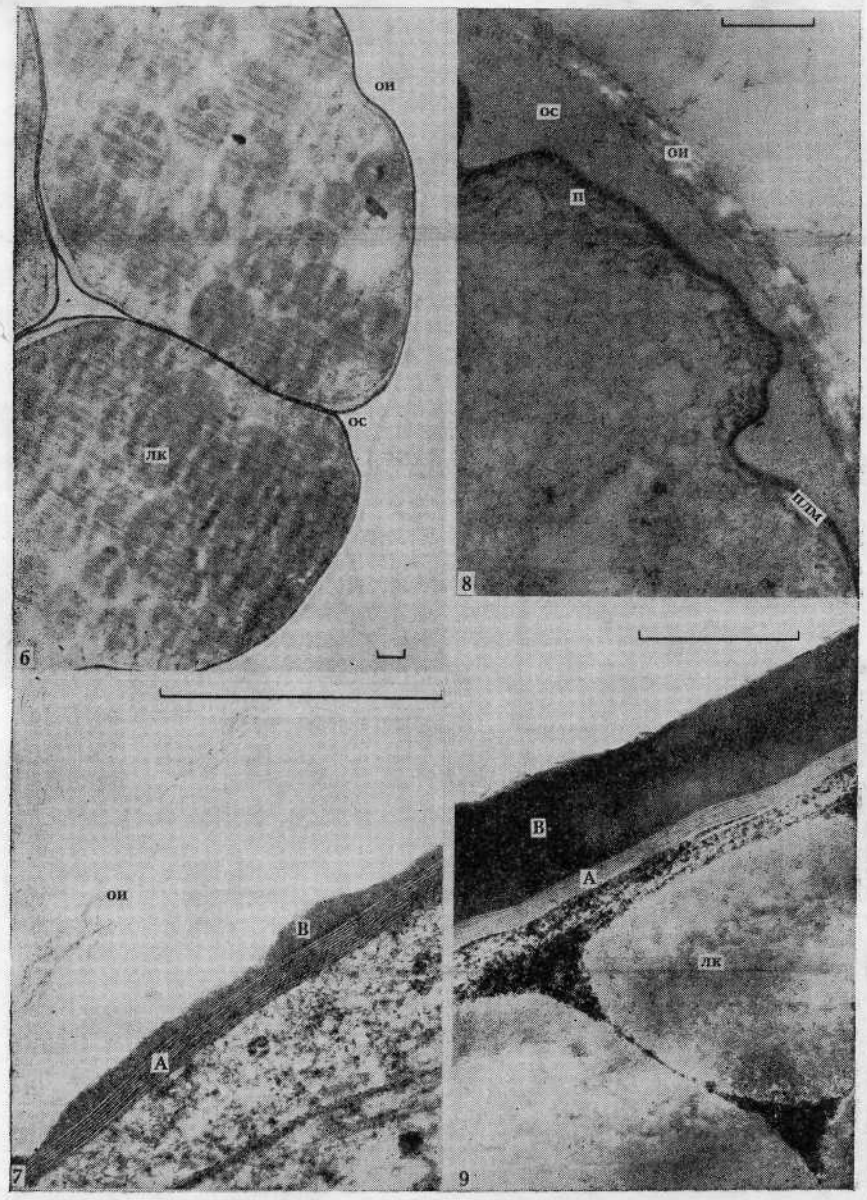
[2] Л. И. Савич-Любицкая и И. И. Абрамов (1963) полагают, что описанные М. Ф. Нейбург виды *Intia* не родственны между собой и могут принадлежать разным семействам.



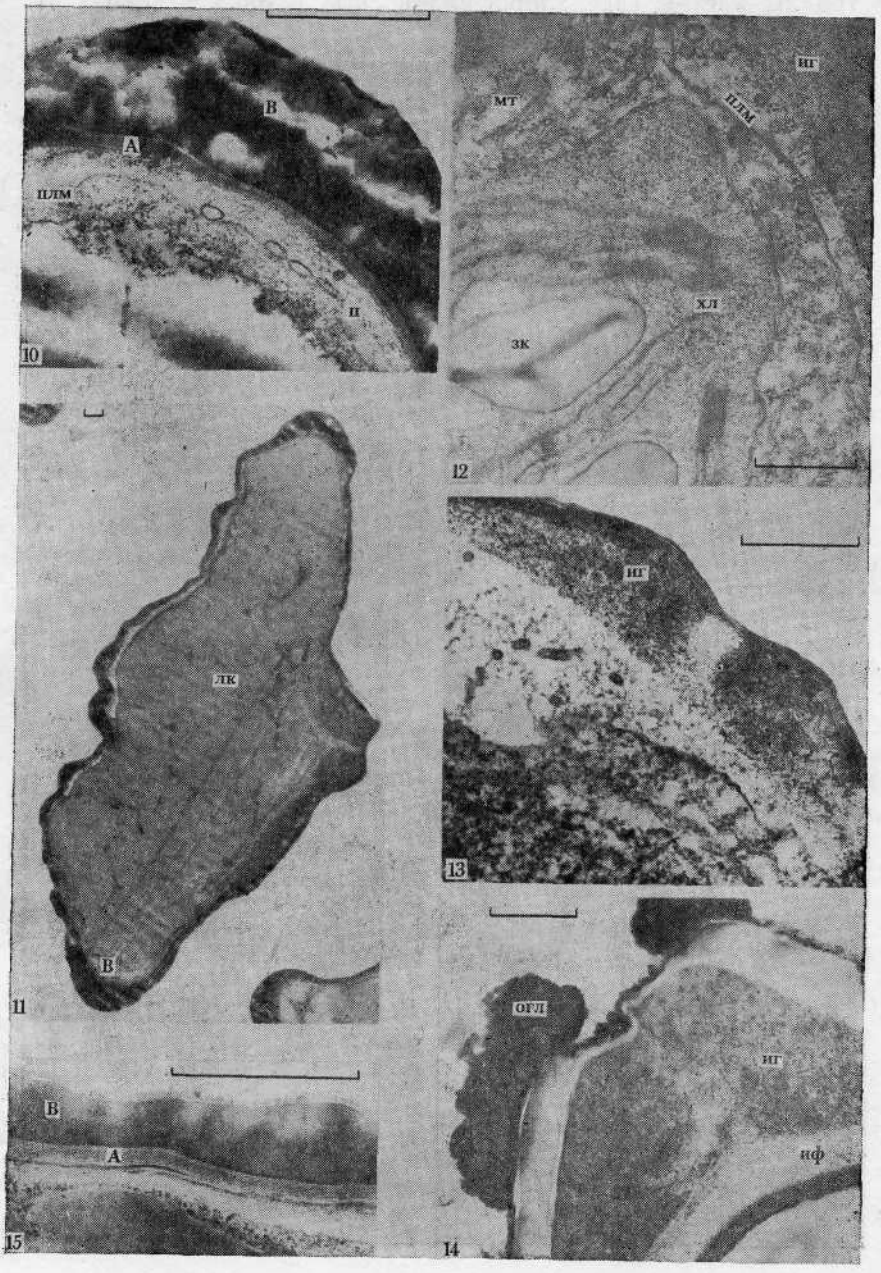
Ультраструктура спороцита (1—3), протопласта и спородермы на разных стадиях развития спор (4—17, 20, 21), телец в полости спорового мешка (т) и поверхность зрелых спор (19) сфагна волосолистного: А — слой А, В — слой В, зк — зерно крахмала, иг — гранулярная зона интины, ил — ламеллятная зона интины, иф — фибриллярная зона интины, л — ламеллы, лк — липидные капли, м — митохондрия, мсп — межспоровая перегородка, мт — микротрубочки, огл — осмиофильные глобулы, ои — оболочка инициальная, ос — оболочка специальная, п — пузырьки, плм — плазмалемма, сц — спороцит, хл — хлоропласт, эпс — электронноплотныи слой скульптины. Величина линейки-масштаба 1 мкм

Л. И. Савич-Любицкая и И. И. Абрамов (1963) все описанные М. Ф. Нейбург роды относят к группе мхов неопределенного систематического положения, считая, что наличие жилки в листьях *Protosphagnum* «ставит под сомнение правильность отнесения этого рода к сфагновым мхам, анатомо-морфологическая структура которых исключает возможность существования жилки» (с. 411).

Дополнительные находки и описания представителей Protosphagnales (Мейен, Твердохлебов, 1966; Фефилова, 1978) не добавили существенно нового к познанию морфологии протосфагновых, но еще раз подтвердили, что в основе строения клеточной сети *Protosphagnum* лежат триады клеток (две хлорофиллоносные и одна водоносная), Мы



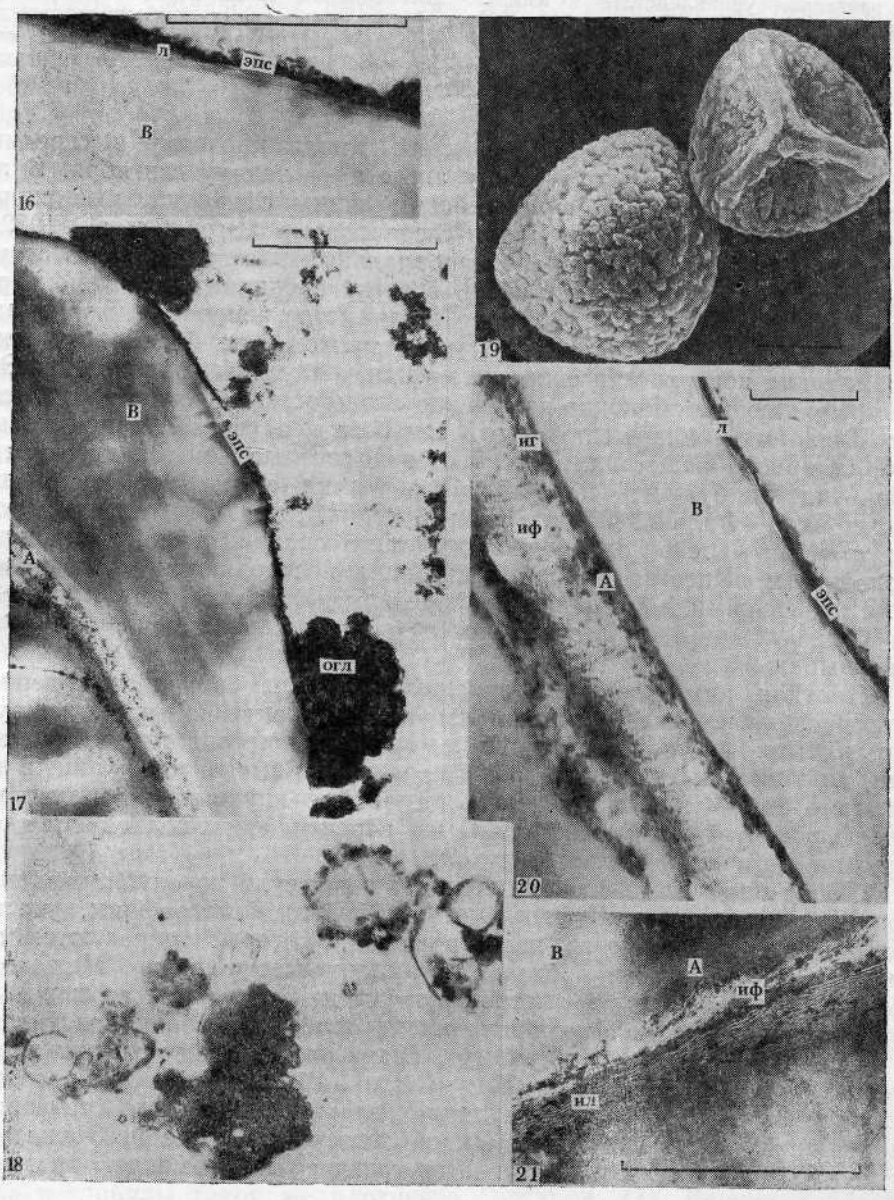
считаем, что М. Ф. Нейбург была права, придавая большой таксономический вес этому признаку, связанному, безусловно, с особенностями онтогенеза листа. Даже если *Protosphagnum* и не является непосредственным предком *Sphagnum,* он во всяком случае близок к группе, давшей начало современным сфагновым, которые, судя по палеоботаническим сведениям (Савич-Любицкая, Абрамов, 1963; Jovet-Ast, 1967), возникли, вероятно, уже в палеозое, что находит подтверждение и в особенностях распространения современных видов *Sphagnum* (Eddy, 1979).



Большинство бриологов считают сфагновые очень древней группой, отношения которой с остальными мхами неясны; Гамс (Gams, 1959) полагает, что *Sphagnum* — род сравнительно молодой, связанный в своем происхождении через *Ochrobryum* и *Leucobryum* с Dicranaceae.

Пока новые палеоботанические находки, которые могли бы послужить основанием для суждений об эволюции сфагновых, отсутствуют, решение этого вопроса, по-видимому, следует искать в более полном и всестороннем изучении современных мхов.

Первые сведения о тонком строении спородермы одного вида сфагновых появились недавно (Brown et al., 1982a, b), но многих деталей развития и строения оболочки выявить не удалось. Если к тому же



учесть, что *Sphagnum* — род гетерогенный, представляется целесообразным опубликовать результаты изучения спорогенеза и строения зрелой спородермы сфагна волосолистного *S. capillifolium* (syn. *S. nemoreum* auct.) — представителя весьма эволюционно продвинутой, как полагают (Савич-Любицкая, 1952), секции Acutifolia (изученный Брауном с соавторами *S. lescurii* относят к секции Subsecunda).

Материал для исследования собран в июле—августе 1981—1982 гг. на п-ове Киндо (Беломорское побережье Карельской АССР) на территории Беломорской биологической станции МГУ. Молодые коробочки мха после накалывания иглой, а более зрелые разрезанные вдоль фиксировали 3—4 дня при комнатной температуре в смеси 4%-ного раствора глютарового альдегида и 5%-ного раствора формалина (1:5), а затем помещали на сутки в 1%-ный раствор четырехокиси осмия. После обезвоживания материал заключали в смесь эпоксидных смол. Контрастировэнные 2%-ным водным раствором уранилацетата и азотнокислым свинцом срезы изучали с помощью микроскопа Hitachi-II. Поверхность зрелых (ацетолизированных или сохранявшихся в холодильнике живых) спор изучали с помощью сканирующих электронных микроскопов *HSM-2a* и Hitachi *S-405A* в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского университета.

Мейоз у *S. capitlifolium* на п-ове Киндо проходит в середине июля, а споры созревают к концу августа — началу сентября. В полости спорового мешка перед мейозом видны сфероидальные спороциты и структуры, которые Браун с соавторами (Brown et al., 1982a) считают остатками оболочек археспориальных клеток, но часть структур, возможно, представляет собой остатки срединных пластинок (рисунок, *1)*. Крупные, до 130 мкм в диаметре, спороциты обладают тонкой оболочкой, в которой заметны проходящие более или менее параллельно поверхности спороцита тяжи целлулозы (рисунок, *2)*. Эти тяжи, придающие оболочке некоторую слоистость, или подходят близко к плазмалемме, или местами отделены от нее светлой зоной тонкофибриллярного вещества. Вероятно, эти светлые зоны представляют собой участки будущей специальной оболочки, столь характерной для других мхов (Филина, Филин, 1984; Neidhart, 1979). Эта оболочка формируется по мере отхождения протопласта спороцита от инициальной оболочки, и вещества для ее построения поставляются многочисленными пузырьками, выходящими за пределы плазмалеммы (рисунок, *3)*. На более поздних стадиях спорогенеза специальная оболочка отчетливо выражена.

Плотная цитоплазма вступающего в мейоз спороцита содержит многочисленные органеллы, характерные для активно функционирующих клеток: цистерны гладкой и гранулярной эндоплазматической сети, диктиосомы, обильные, иногда очень крупные митохондрии. В цитоплазме много липидных капель, а четыре крупных хлоропласта с хорошо развитой мембранной системой перед мейозом подходят к ядру, окружая его подобно чаше (рисунок, *1*).

Этапы цитокинеза мы не наблюдали, но, судя по опубликованным Брауном с соавторами (Brown et al., 1982a) фотографиям, участки протопласта разделяются перегородками, которые образуются при слиянии выходящих за пределы плазмалеммы пузырьков. Межспоровые перегородки по своей ультраструктуре не отличаются от специальной оболочки, начало формирования которой показано на рисунке, *3.*

Спородерма возникает, видимо, сразу на всей поверхности протопласта. Браун с соавторами (Brown et al., 1982a) с началом развития спородермы связывают аккумуляцию злектронноплотного материала на внешней поверхности плазменной мембраны, после чего кнаружи от мембраны появляются длинные трехчленные ламеллы примерно

той же ширины, что и мембрана. Названные авторы полагают, что по мере добавления изнутри новых ламелл внешние несколько сжимаются, и в конце концов образуется устойчивый к ацетолизу ламеллятный слой, который они называют слоем *А,* так как считают, что он соответствует выделенному Терасмэ (Terasmae, 1955) слою *А,* сильно преломляющему свет при наблюдении экзины спор сфагна в световой микроскоп. Тщательный анализ опубликованных Брауном с соавторами фотографий не позволяет с уверенностью выявить источник появления ламелл у S. *lescurii,* а что касается S. *capillifolium,* то некоторые из полученных нами картин (рисунок, *4)* позволяют предполагать, что ламеллы представляют собой продукт преобразования специальной оболочки. Ламеллятный, или слой *А,* формируется довольно быстро и при малых увеличениях имеет вид темной полосы у внутренней границы специальной оболочки (рисунок, 5). Обладающие этим слоем молодые споры тетраэдрической тетрады либо почти сомкнуты между собой (рисунок, *6),* либо разделены светлой зоной тонкофибриллярного вещества.

В уже сформировавшемся слое *А* на рисунке, 7 можно насчитать от 6 до 10 светлых полос. Одновременно с завершением образования слоя *А* у спор, еще объединенных в тетраду и окруженных инициальной оболочкой, центростремительно возникает интина, материал для построения которой поставляют пузырьки, выходящие за пределы плазмалеммы при ее отхождении от слоя *А* (рисунок, *8).*

Кнаружи от слоя *А,* согласно Терасмэ (Terasmae, 1955), лежит зернистый (при наблюдении в световой микроскоп) слой *В* экзины. Браун с соавторами (Brown et al., 1982a) считают, что слой *В,* обладающий средней электронной плотностью, формируется после освобождения спор из оболочки спороцита. У 5. *capillifolium* слой *В* возникает рано, когда споры еще окружены инициальной оболочкой спороцита (рисунок, 7); по-видимому, слой *В,* как и *А,* возникает из продуктов биохимической перестройки специальной оболочки и межспоровых перегородок. У S. *lescurii* слой *В* откладывается после завершения образования интины, но у S. *capillifolium* формирование интины, судя по наличию выходящих за пределы плазмалеммы пузырьков (рисунок, *10),* продолжается и после дифференциации большей части слоя *В.* Вполне развитый слой *В* в несколько раз превышает по толщине слой *А* (рисунок, *9)* и особенно сильно развит по экватору споры (рисунок, *10, 11).*

Дифференциация оболочки в области будущей апертуры начинается очень рано, и с этим связаны отмеченная не только у *Sphagnum,* но и у других мхов (Brown, Lemmon, 1980, 1981) миграция в зону апертуры хлоропласта и образование системы микротрубочек (рисунок, *12).* Еще до появления слоя *В* в области апертуры под слоем *А* возникает широкая зернистая (гранулярная) зона интины (рисунок, *13).* По мере развития споры образуется и фибриллярная зона интины, также лучше развитая в области апертуры. У зрелых спор зернистая зона интины мощно развита под гребнями трехлучевого рубца и слабо — в области щели (рисунок, *14).*

Полного развития спородерма *S. capillifolium* достигает лишь после разрушения инициальной оболочки спороцита. Вскоре после расхождения спор тетрады по периферии слоя *В* можно заметить узкую светлую зону (рисунок, *15),* в которой иногда видны ламеллы (рисунок, *16);* отдельные пачки ламелл обнаружены также по периферии слоя *В* у S. *lescurii* (Brown et al., 1982a). Затем на поверхности спор откладываются тонкий, обладающий высокой электронной плотностью слой и глобулы такой же плотности (рисунок, *17).* Вещества для по-

строения этого слоя и глобул поступают из полости спорового мешка, где в это время образуются многочисленные тельца, представляющие собой, вероятнее всего, продукт секреторной деятельности тапетума (рисунок, *18).* Глобулы, или микробугорки, довольно густо покрывают дистальную и проксимальную поверхности зрелых спор (рисунок, *19),* при этом они часто сливаются между собой, а поверхность их, в свою очередь, покрыта микробородавочками. Электронноплотный периферический слой спородермы и глобулы соответствуют тому слою оболочки, который у 5. *lescurii* и других мхов большинство авторов относят к перине. Эрдтман (Erdtman, 1965), комментируя строение спор S. *acutifolium* Ehrh. ex Schrad., отмечал, что хотя внешний слой их спородермы и назван им периной, истинная природа этого слоя не установлена. Поскольку периплазмодия у *Sphagnum* нет, внешний слой спородермы сфагновых следует, на наш взгляд, называть скульптиной, а не периной.

Составить четкое представление о строении интины у S. *lescurii* трудно, так как Браун с соавторами в одной из статей (Brown et al., 1982a) сообщают о наличии в интине двух зон (внешней — из ориентированных параллельно поверхности спор фибрилл и внутренней — более узкой, из беспорядочно расположенных фибрилл), а в другой (Brown et al., 1982b) — пишут о том, что внешняя зона интины включает устойчивые к ацетолизу злектронноплотные глобулы. В интине зрелых спор 5. *capillifolium* можно выделить три зоны, границы между которыми нерезки. На большинстве срезов обычно четко видны лишь две зоны, а самую внутреннюю удалось выявить лишь на некоторых срезах. Внешняя зона интины содержит много обладающих средней электронной плотностью гранул; наибольшей ширины, как мы уже отмечали, эта зона достигает в апертурной области. Средняя зона состоит из светлого матрикса, в который вкраплена сеть из более плотных элементов, иногда формирующих цепочки, направленных более или менее перпендикулярно или наискось к поверхности споры (рисунок, *20).* Внутренняя зона представлена извилистыми, лежащими параллельно плазмалемме ламеллами (рисунок, *21).*

В более краткой публикации по строению спородермы у *S. lescurii* Браун с соавторами (Brown et al., 1982b) сообщили о наличии между В-слоем экзины и периной ацетолизоустойчивого слоя *Т* (от английского Translucent — полупросвечивающий), состоящего из электронно-прозрачного матрикса и неконсолидированных ламелл. Описывая спородерму более подробно, Браун с соавторами (Brown et al., 1982a) не упоминают о слое *Т,* а указывают лишь на наличие небольших пачек ламелл на поверхности слоя *В.* Таким образом, вопрос о природе слоя *Т* остается открытым. Во всяком случае представляется преждевременным гомологизировать светлую зону, установленную нами по периферии слоя *В у S. capillifolium,* со слоем *Т S. lescurii.*

Выявленная к настоящему времени у двух видов *Sphagnum* структура спородермы на первый взгляд поражает своей сложностью, что и позволило Брауну с соавторами (Brown et al., 1982b) говорить об уникальности (в этом отношении) сфагновых. Но, пытаясь гомологизировать слои оболочки спор *Sphagnum* со слоями, описанными у других высших растений, мы неизбежно приходим к выводу, что по строению спородермы сфагновые принципиально не отличаются от бриевых.

В спородерме *Sphagnum,* как и бриевых, можно выделить интину и экзину. В интине у *S. capillifolium* различимы три, а у *S. lescurii* две зоны. Но и у некоторых бриевых в интине различимы две, а иногда и три зоны (Olesen, Mogensen, 1978); правда, внешний, или зернистый,

слой интины некоторые авторы (например, McClymont, Larson, 1964) выделяют в качестве самостоятельного слоя, предполагая, что он может быть частью экзины. Очень толстой многослойной интиной обладает *Archidium alternifolium* (Dicks.) Schimp. (McClymont, Larson, 1964).

Безусловно, очень своеобразно строение слоя *A* спородермы сфагновых. Но ламеллятность свойственна экзине *Riccardia pinguis* (L.) Gray (Horner et al., 1966), правда, ламеллы эндэкзины у этого печеночника короткие и располагаются рыхло. У некоторых бриевых (во всяком случае в апертурной области) между интиной и экзиной также есть ламеллятный слой, в котором у *Macromitrium sulcatum* (Hook.) Brid. насчитано 8—10 ламелл (Olesen, Mogensen, 1978). И наконец, у самого крупного современного мха, стебли которого достигают 70 см в высоту (Sainsbury, 1955), представителя порядка Polytrichales — *Dawsonia superba* R. Br. спородерма, согласно описанию (Stetler, DeMaggio, 1976), состоит из интины, зернистого разделяющего слоя, мощной ламеллятной экзины и очень тонкой перины. К сожалению, по приведенной в публикации Стетлера и Демаджио фотографии трудно составить четкое представление о характере ламелл экзины и их расположении, но не исключено, что более тщательное и всестороннее изучение спородермы *Dawsonia* и других столь же архаичных родов. Polytrichales не только лишний раз- подтвердит примитивность политриховых, но и поможет правильно оценить таксономическое значение слоя *A* спородермы сфагновых. При отсутствии новых сведений, по-видимому, целесообразно слой *A* сфагновых гомологизировать с эндэкзиной (нэкзиной), а слой *B* — с эктэкзиной (сэкзиной) спор и пыльцевых зерен.

Ламеллы, лежащие на поверхности слоя *B* спородермы *Sphagnum,* отличают этот род от других мхов, но ламеллы (правда, иначе ориентированные) присущи эктэкзине уже упомянутого печеночника *Riccardia*. Откладывающиеся последними на поверхности спор *Sphagnum* электроннoплотные слой и глобулы есть и у других мхов. Эту часть спородермы, как мы уже отмечали, целесообразно называть нейтральным термином — скульптина.

Приносим искреннюю благодарность директору Беломорской биологической станции МГУ Н. А. Перцову за создание исключительно благоприятных условий для работы.

N. I. Filina, V. R. Filin

SPORODERM DEVELOPMENT AND STRUCTURE IN *SPHAGNUM CAPILLIFOLIUM* (EHRH.) HEDW. (SPHAGNACEAE, MUSCI)

Sporoderm forms on whole surface of spore at the same time. At first the lamelled layer *A* appears. When tetraspores are else into sporocyte wall, homogenous layer *B* and intine appear simultaneously. After spore isolation thin electronoopaque layer and globules are deposited on their surface. Homology of sporoderm layers in *Sphagnum* and *Bryopsida* are discussed.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеров Д. К. 1972. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев. Козо-Полянский Б. М. 1965. Курс систематики высших растений. Воронеж. Мейен С. В., Твердохлебов В. П. 1966. О находке листостебельных мхов в пермских отложениях Южного Приуралья. — Докл. АН СССР, **166,** № 4, 924—927. Нейбург М. Ф. 1956. Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях СССР. — Докл. АН СССР, **107,** № 2, 321—324. Нейбург М. Ф. 1960. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, № 19, 1—104. Савич-Любицкая Л. И. 1952. Сфагновые (торфяные) мхи. — В кн.: Флора споро-

вых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи. М.—Л., с. 1—252. Савич-Любицкая Л. И., Абрамов И. И. 1963. Тип Bryopsida. Мохообразные. — В кн.: Основы палеонтологии. М., с. 344—414. Фефилова Л. А. 1978. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. Л. Филин В. Р. 1984. О положении Andreaeaceae Lindb. в системах мхов и родственных отношениях этого семейства. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 89, № 6, 111—119. Филина Н. И., Филин В. Р. 1984. Развитие и строение спородермы у *Andreaea rupestris* Hedw. (Andreaeaceae, Musci). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 89, № 3, 86—100. Bold H. 1973. Morphology of plants, 3 ed. N. Y. Brown R. C, Lemmon B. E. 1980. Ultrastructure of sporogenesis in a moss, *Ditrichum pallidum.* 3. Spore wall formation. — Amer. J. Bot, 67, N 6, 918—934. Brown R. C, Lemmon B. E. 1981. Aperture development in spores of the moss, *Trematodon longicollis* Mx. — Protoplasma, 106, N 3, 273—287. Brown R. C, Lemmon B. E., Carothers Z. B. 1982a. Spore wall development in *Sphagnum lescurii.*— Canad. J. Bot., 60, N 11, 2394—2409. Brown R. C, Lemmon B. E., Carothers Z. B. 1982b. Spore wall ultrastructure of *Sphagnum lescurii* Sull. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 38, N 1/2, 91—98. Crum H. A., Anderson L. E. 1981. Mosses of Eastern North America, vol. 1. N. Y. Eddy A. 1979. Taxonomy and evolution of *Sphagnum.* — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec, vol. 14. L. etc., p. 109—121. Erdtman G. 1965. Pollen and spore morphology/Plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta. (Text). (An introduction to palynology. III.) Stockholm. Gams H. 1959. Remarques sur les affinites entre les mousses primitives. — Rev. Bryol. et Lichenol., 28, N 3—4, 326—329. Gams H. 1962. Remarques ulterieures sur la phylogenie des Sphaignes. — Rev. Bryol. et Lichenol., 31, N 1—2, 1—4. Horner H. T., Jr., Lersten N. R., Bowen C. C. 1966. Spore development in the liverwort *Riccardia pinguis.*— Amer. J. Bot., 53, N 10, 1048—1064. Jovet-Ast S. 1967. Bryophyta. — In: Traite de paleobotanique, t. 2. Paris, p. 17—186. Lacey W. S. 1969. Fossil bryophytes. — Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc, 44, N 2, 189—205. McClymont J. W., Larson D. A. 1964. An electron-microscopic study of spore wall structure in the Musci. — Amer. J. Bot, 51, N 2, 195—200. Miller H. A. 1979. Phylogeny and distribution of the Musci.— In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec, vol. 14. L. etc., p. 11—39. Murray B. M. 1982. Andreaeopsida. — In: Synopsis and classification of living organisms, vol. 1. N. Y. etc., p. 301—307. Neidhart H. V. 1979. Comparative studies of sporogenesis in bryophytes. — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec, vol. 14. L. etc., p. 251—280. Olesen P., Mogensen G. S. 1978. Ultrastructure, hystochemistry and notes on germination stages of spores in selected mosses. — Bryologist, 81, N 4, 494—516. Robinson H. 1971. A revised classification for the orders and families of mosses. — Phytologia, 21, N 5, 289—293. Rothmaler W. 1951. Die Abteilungen und Klassen der Pflanzen. — Feddes Repert., 54, 256—266. Sainsbury G. O. K. 1955. A handbook of the New Zealand mosses. — Bull. Royal Soc. N. Z., N 5, 1—490. Smith A. J. E. 1978. The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge. Steere W. C, Murray B. M. 1976. *Andreaeobryum macrosporum,* a new genus and species of musci from Northern Alaska and Canada. — Phytologia, 33, N 6, 407—410. Stetler D. A., DeMaggio A. E. 1976. Ultrastructural characteristics of spore germination in the moss *Dawsonia superba.* — Amer. J. Bot., 63, N 4, 438—442. Terasmae J. 1955. On the spore morphology of some *Sphagnum* species. — Bryologist, 58, N 4, 306—311. Vitt D. H. 1982. Sphagnopsida. — In: Synopsis and classification of living organisms, vol. 1. N. Y. etc., p. 305.

Поступила в редакцию
25.04.84