# Estudio sobre la morfología y germinación de las esporas de tres especies de *Sphagnum* (Musci, *Sphagnaceae*)

Esther Fuertes\* y Mónica Rodríguez\*\*

Resumen: Fuertes, E. & Rodríguez, M. 2009. Estudio sobre la morfología y tipos de germinación de las esporas de tres especies de Sphagnum (Musci, Sphagnaceae). Bot. Complut. 33: 29-35.

Se estudia la morfología de las esporas, la ornamentación de la exina, tipos de germinación y desarrollo del protonema de *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. fimbriatum* Wilson y *S. cuspidatum* Ehrh. Hoffm. Los especimenes fueron recolectados en diferentes turberas Andino patagónicas de Argentina.

Palabras clave: esporas, morfología, tamaño, ornamentación de la exina, germinación, protonema, Sphagnaceae, Musci, Argentina.

Summary: Fuertes, E. & Rodríguez, M. 2009. Study on the morphology and patterns of spore germination of three species of Sphagnum (Musci, Sphagnaceae). Bot. Complut. 33: 29-35.

The morphology of spore, the exine ornamentation, patterns of spore germination and the protonema development of *Sphagnum magellani*cum Brid., *S. fimbriatum* Wilson and *S. cuspidatum* Hoffm. is studied. The specimens were collected in different Andino-patagonian peatlands from Argentine.

Key words: espore, morphology, size, exina ornamentation, germination, protonema, Sphagnaceae, Musci, Argentina.

#### INTRODUCCIÓN

El estudio de los caracteres esporales de los briófitos tiene gran importancia taxonómica y en la mayoría de los casos aportan un dato más en la caracterización de las especies, que permiten separarlas definitivamente (Clarke & Duckett 1979, Erdtman 1965, Jovet-Ast 1971-72). La microscopia electrónica ha proporcionado, sin duda, un gran avance en las posibilidades de realizar estudios morfológicos, taxonómicos y filogenéticos basados en la diversidad de estructuras que exhiben las esporas. El conocimiento de los diferentes modelos de germinación de las esporas es, a su vez, una importante herramienta para averiguar la filogenia de los briófitos y puede ser de gran ayuda para clarificar su taxonomía. Algunas observaciones sobre germinación de las esporas de los briófitos y la formación del protonema ya fueron aportadas por Hedwig (1782) quien fue el primero en ilustrar el protonema. Hofmeister (1854) describe detalladamente las secuencias del desarrollo protálico de S. acutifolium, desde la germinación hasta la formación de un protalo laminar, y muestra que el gametófito folioso se origina desde la base de dicho protalo. Posteriormente Schimper (1858), da cuenta que los cultivos en agua de las esporas de *S. acutifolium* y *S. subsecundum* producen protonemas filamentosos muy ramificados, bastante semejantes al resto de los musgos, sin embargo en medio sólido obtuvo protonemas laminares desde donde se originaban los gametófitos. Otros autores, como Goebel (1889), Müller (1909) y Campbell (1928) han discutido ampliamente sobre el modelo de germinación de las esporas en esfagnos.

Actualmente, destacamos, entre otros, los estudios sobre el proceso de germinación en *S. palustre* (Bold 1948), en *S. girgensohnii* y *S. squarrosum* (Noguchi 1958), en *S. cuspidatum* (Nishida & Saito 1961) y *S. fimbriatum* (Nishida 1970).

El objetivo de este trabajo es el de contribuir al conocimiento de la morfología de las esporas, del patrón de germinación y desarrollo del protonema de *S. magellanicum* Brid. (Sect. *Palustre*), inédito hasta la actualidad. Tambien incluimos en éste trabajo el mismo estudio en *S. fimbriatum* Wils. (Sect. *Acutifolia*) y *S. cuspidatum* Ehrh.

<sup>\*</sup> Departamento de Biología Vegetal I. Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid, E- 28040 Madrid, efuertes@bio.ucm.es
\*\* Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata (Argentina), mora\_jade@hotmail.com
Recibido: 19 enero 2009. Aceptado: 9 febrero 2009

ex Hoffm, muy comunes en las turberas andino patagónicas de las provincias de Tierra del Fuego y Río Negro, cuyo estudio sobre estos caracteres son inéditos en la flora briológica de Argentina.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El material procede de ejemplares de *S. magellanicum, S. fimbriatum* y *S. cuspidatum* recolectados por los autores en varias campañas realizadas durante los meses de marzo y noviembre del 2005 y de marzo-abril de 2006, en las provincias de Río Negro y Tierra del Fuego, área donde están circunscritos estos taxones en Argentina. Los especimenes están depositados en los Herbarios: BA, MA, MACB, MAF, MO, NY y LIL.

Para la obtención de protonemas, las esporas de cada muestra se sembraron en placas de Petri de 6 cm de diámetro, con un medio nutritivo solidificado con agar (Dyer 1979), mantenidas en una cámara de cultivo a  $20 \pm 2^{\circ}$ C, con 12 horas de luz fluorescente (con 28 µEcm<sup>-2</sup> de energía) y 12 horas de oscuridad. El tiempo transcurrido desde la colección de las plantas hasta la siembra de las esporas fue, aproximadamente de 16 semanas, durante las cuales, las muestras se mantuvieron a temperatura ambiente. Todos los dibujos se realizaron con una cámara clara modelo Olympus Cx41, U-DA. Para el estudio al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), las esporas se montaron directamente sobre un taco-pedestal, después de sombreado en alto vacío con una película de oro paladio para la metalización de la muestra. La observación se realizó en un MEB JEOL 25 S, con una aceleración de los electrones de 5 KV. Las fotografías fueron tomadas en el Servicio de Microscopia del Real Jardín Botánico de Madrid. Para cada uno de los taxones se da la localidad y los caracteres externos de la espora: tamaño, forma y ornamentación.

Para la nomenclatura y taxonomía de los esfagnos, se siguió a Crosby *et al.* (1999) y para la descripción de las esporas adoptamos el criterio de Erdtman (1965).

## RESULTADOS

## Morfología de la espora

Al examen óptico todos los ejemplares presentaban las esporas tetraédricas de lados convexos en la cara distal y una abertura trirradiada (trilete) en la cara proximal. Las esporas se desarrollan usualmente en tétradas tetraédricas y la superficie de la exina en general varía de rugosa a casi lisa y en algunos casos con microornamentaciones papilosas.

## Sphagnum magellanicum Brid.

Esporas tetraédricas, triletes, de color pardo rojizo, diámetro ecuatorial entre 22-30 µm, exina densamente papiloso-rugosa (Fig. 1: 9-12).



Fig. 1– 1-12. Morfología y ornamentación de la exina de las esporas de Sphagnum: 1-4, S. cuspidatum: 1, Vista proximal de una tetrada de S. cuspidatum al MEB, mostrando el trilete; 2, vista proximal de la espora; 3, cara distal de la espora; 4, Detalle de la ornamentación de la exina. 5-8, S. fimbriatum: 5, Grupos de esporas; 6, vista por la cara proximal de la espora; 7, cara distal de la espora; 8, Detalle de la ornamentación de la exina. 9-12, S. magellanicum: 9, Vista de dos esporas por la cara distal y dorsal respectivamente; 10, detalle, desde la cara proximal, de la abertura trilete de una espora, 11, vista de la cara dorsal de una espora; 12, detalle de la ornamentación de la exina.

14014 1			
Relación de localidades donde se han recolectado las especies de Sphagnum y su registro en herbario.			
TF: Tierra del Fuego, RN: Río Negro			

Especie	Localidad y coordenadas	Herbario, legit
S. magellanicum	TF: Laguna Blanca, entre Tolhuin y Las Termas 240 m, 54° 40′ 8″ S 67° 20′ 40″ W.	BA, MA-Musci, MACB 90040, 90041, 2164, Fuer- tes & Rodríguez 2005.
	TF: Laguna Negra, 20 m, pH 4,5, 54° 49' S 68° 33' W.	BA, Fuertes 2006.
	TF: Estancia Moat, 54° 56′ S 66° 54' W. RN: Bariloche, Puerto Blest, 41° 02′ S 71° 49′ W.	BA, MACB, Fuertes & Rodríguez 2005. MAF 2528, NY, Fuertes & Rodríguez 2006.
S. fimbriatum	TF: Laguna Blanca, entre Tolhuin y Las Termas, 240 m, 54° 40′ S 67° 20′ W .	MACB 92165, Fuertes & M. Rodríguez 2005.
	TF: Laguna Negra, 20 m, pH 4.5, 54° 49 S 68° 33' W. TF: Estancia Moat, 54° 56′ S 66° 54' W.	BA, MACB, Fuertes 2006. BA, MACB, MA, MAF, H, NY, Fuertes & Rodrí- guez, 2005.
	TF: Ushuaia, Glaciar El Martial 54° 44′ S 68° 33′ W. RN: Bariloche, Puerto Blest, 41° 02′ S 71° 49′ W.	MAF 90038, Fuertes 2005. BA, Fuertes & Rodríguez, 2006.
S. cuspidatum	TF: Laguna Blanca, c. Tolhuin, 240 m, 54° 40′ S 67° 20′ W.	BA, MA, MACB 92165, Fuertes & Rodríguez 2005.
	TF: Laguna Negra, 20 m, c. Ushuaia, pH 4.5, 54° 49 S 68° 33' W.	MAF 2497, Fuertes & Rodríguez, 2005.

*S. magellanicum* es una especie hidrófila, muy común en las turberas ombrógenas que ocupan las etapas aclaradas del bosque caducifolio de ñire (*Nothofagus antarctica*) y lenga (*N. pumilio*), entre los 10-240 m de altitud en Tierra del Fuego extendiéndose su área de distribución en Argentina hasta Río Negro a 900 m de altitud (Tabla 1).

#### Sphagnum fimbriatum Wils.

Esporas tetraédricas, triletes, de color pardo a pardo amarillento; diámetro ecuatorial entre 20-26 µm; la pared esporal con exina finamente rugosa (Fig. 1: 5-8).

S. fimbriatum se comporta como especie acidófila e hidrófila, y puede soportar períodos cortos de sequía. En Argentina, crece preferentemente en la parte periférica de las turberas ombrógenas de S. magellanicum que ocupa las áreas más encharcadas. También crece en laderas de montaña por donde fluye lentamente el agua (p. ej. en el Glaciar El Martial y en las Estancias Moat y Harberton en el departamento de Ushuaia). Es común en las etapas aclaradas del bosque caducifolio de ñire y lenga, entre los 10-640 m de altitud. También se desarrolla en las laderas del bosque perennifolio de guindos (Nothofagus betuloides) de Tierra del Fuego y en los bosques hiperhúmedos mixtos con el "ciprés de los guaitecas" (Pilgerodendron uvife*ra*) de Puerto Blest (Río Negro). Esta última localidad es su límite de área más septentrional en Argentina (Tabla 1).

#### Sphagnum cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.

Las esporas tetraédricas son de color marrón claro a amarillento y tiene un diámetro ecuatorial entre 33-38 µm. La marca trilete de la cara proximal alcanza al margen liso. La superficie de la exina es uniformemente rugosa y presenta una microornamentación formada por numerosas verrugas o gemas (Fig. 1: 1-4).

Crece, casi exclusivamente, inmersa en lagunas, pozas o cubetas, aunque puede soportar cortos periodos de sequía, comportándose como hidrófila y oligotrófica. En Argentina, las poblaciones con esporófitos son poco frecuentes Se ha citado en Islas Malvinas (Matteri 2003) y Tierra del Fuego.

## Germinación y desarrollo del protonema

## Sphagnum magellanicum

En la mayoría de los cultivos, la germinación de las esporas se inició a los 15 días de la siembra. Durante este pe-



Fig. 2– 1-10. Secuencia del la germinación de la espora y desarrollo del protonema en S. magellanicum: 1-4: germinación de la espora y formación del protonema filamentoso (cloronema) y del primer rizoide cloronemático; 5-8: formación del protonema taloso maduro y formación de rizoides caulonemáticos; 9, diferenciación de la yema caulógena que da origen al gametófito; 10, morfología del filidio caulinar del gametófito juvenil.

riodo las esporas aumentan de tamaño casi el doble del inicial. La célula germinativa aparece como una protuberancia a través del polo proximal de la espora (Fig. 2: 1-2). En los cultivos, la célula germinativa, usualmente ovoide, comienza a dividirse, y a los 17-18 días de la siembra desarrolla un corto filamento de 2-3 células muy ricas en plastos esféricos, de color verde intenso, que es el protonema filamentoso (cloronema), que presenta los tabiques rectos (Fig. 2: 3, 4). Hacia los 19-20 días se inicia el desarrollo de un rizoide protonemático que se alarga hasta formar un filamento pluricelular de 2-3 células (Fig. 2: 5). A los 20-22 días la célula terminal del cloronema se divide rápidamente en dos por un tabique transversal oblicuo, la célula superior actúa como célula meristemática, que origina por sucesivas divisiones anticlinales y periclinales, un protonema laminar de aspecto más o menos espatulado de donde nacen varios rizoides filamentosos protálicos, con tabiques oblicuos (rizoides caulonemáticos) (Fig. 2: 5, 6).

A los 25 días de la germinación, el protonema laminar presenta numerosos rizoides pluricelulares hacia la parte basal (Fig. 2: 7). Entre los 35-40 días de iniciado el proceso se aprecia la diferenciación de una célula inicial caulógena (Fig. 2: 8) que dará origen al caulidio y los filidios del gametófito (Fig. 2: 9, 10). El protonema maduro alcanza una longitud entre 2-3 mm. La espora frecuentemente permanece en el protonema filamentoso hasta la aparición de la yema caulógena. Las esporas presentan una vitalidad del 100% después de 4 meses de recolección.

#### Sphagnum fimbriatum Wils.

La germinación de las esporas es exospórica y se inicia entre los 12-14 días después de la siembra, se produce a través de la ruptura de la pared de la espora hacia el vértice y origina una protuberancia alargada, con contenido celular rico en clorofila (Fig. 3: 1, 2). A los 17 días



Fig. 3– 1-10. Secuencia del la germinación de la espora y desarrollo del protonema en S. fimbriatum: 1-3, germinación de la espora y formación del protonema filamentoso (cloronema) con 2-3 células de tabiques rectos e iniciación del primer rizoide cloronemático; 5-9, formación del protonema taloso maduro y de los rizoides caulonemáticos; 10, diferenciación de la yema caulógena que dará origen al gametófito.

se produce la primera tabicación de la célula vegetativa que origina un corto filamento, el protonema filamentoso (cloronema) de 2-3 células rectangulares, la célula terminal usualmente es ovoide (Fig. 3: 3, 4). A los 20 días de la siembra, la célula apical del protonema filamentoso actúa como célula meristemática, que se divide sucesivamente por una serie de tabiques anticlinales y periclinales dando lugar a un protonema masivo, verde, pluricelular (Fig. 3: 5, 6). Entre los 25-30 días de la iniciación del proceso, el protonema, laminar lobulado, muestra el primer rizoide protonemático y la diferenciación de la célula apical que se va multiplicando sucesivamente hasta desarrollar un protonema maduro, laminar, monoestratificado (Fig. 3: 7, 8, 9) provisto de varios rizoides pluricelulares.

El proceso de maduración del protonema es variable, usualmente culmina a los 25-35 días cuando se inicia la diferenciación de la célula meristemática que dará origen al desarrollo del gametótifo (Fig. 3: 10). El tamaño del protonema varía entre 0,5-1 mm de longitud. La espora usualmente permanece en el protonema filamentoso hasta la aparición de la célula meristemática que dará origen al gametófito. La vitalidad de las esporas después de 4 meses de recolección fue del 100%.

#### Sphagnum cuspidatum Hoffm.

La germinación de las esporas de todos los cultivos y el posterior desarrollo del protonema es exósporea y se resume en dos fases: en la primera, la espora, después de la protrusión del contenido celular al producirse la apertura de la pared por el vértice trilete y separarse tres valvas, origina, a los 15-20 días de cultivo, una célula clorofilosa, con plastos abundantes, esféricos, de color verde (Fig. 4: 1, 2), posteriormente la célula germinativa se divide y forma un filamento, usualmente de 2-3 células rectangulares, alargadas, separadas por tabiques transversales rectos, que constituye el protonema cloronemático (cloronema) (Fig. 4: 3). Entre los 25-30 días, la célula terminal del cloronema se divide en dos por un tabique transversal oblicuo y actúa como célula apical del protonema; que se divide repetidamente hasta formar un masa celular que luego dará lugar a la formación de un protonema taloso verde, pluricelular, monoestratificado, con algunos rizoides pluricelulares en la región basal (Fig. 4: 4, 5, 6, 7). En todos los cultivos, los protalos mostraron siempre un marcado carácter fototrópico.

Los rizoides se inician en el protonema filamentoso, en la fase juvenil del cloronema, entre los 22-23 días, que están formados por 1-3 células (Fig. 4: 2). Cuando la cé-



Fig. 4– 1-9. Secuencia del la germinación de la espora y desarrollo del protonema en S. cuspidatum: 1-3, germinación de la espora y formación del protonema filamentoso (cloronema); 4-8, formación del protonema taloso maduro; 9, yema caulógena que dará origen al gametófito folioso.

lula terminal del protonema filamentoso se alarga, y se inicia el desarrollo del protonema taloso, acintado, donde se desarrollan rizoides formados por unas pocas células alargadas e incoloras (Fig. 4: 4, 5, 6, 7). El proceso de formación completa del protonema concluye entre los 40-45 días y alcanza entre 2-2,5 mm de longitud. La vitalidad de las esporas, después de 4 meses de recolección, fue aproximadamente del 70%.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La morfología y el desarrollo del protonema es uno de los procesos más importantes para determinar la filogenia y la clasificación de los grandes grupos de briófitos. Las clases Sphagnosida y Andreaeopsida presentan un protonema característico y diferenciado del resto de los briófitos (Schofield 1969).

En este trabajo se confirma que *S. magellanicum* sigue las mismas pautas de germinación de la espora que en el resto de las especies de *Sphagnum*, tal como corresponde al tipo establecido por Schimper (1858), Goebel (1889)

 Tabla 2

 Resumen de caracteres sobre tamaño de las esporas, ornamentación de la pared, vitalidad y tiempo de maduración del protonema de Sphagnum

Caracteres	S. magellanicum	S. fimbriatum	S. cuspidatum
Tamaño espora (µm)	22-34	20-26	33-38
Ornamentación exina	Papiloso-rugosa	Finamente rugosa	Rugosa con papilosidades
Vitalidad de las esporas (%)	100	100	70
Madurez del protonema	35-40 días	25-30 días	40-45 días
Morfología protonema	Espatulado-lobulado	Laminar-lobulado	Laminar-acintado
Tamaño del protonema (mm)	2-3	0,6-1	1,5-2,5

y Nishida (1978), es decir que 1º se desarrolla un protonema filamentoso, tabicado, corto, 2-3 células (cloronema), 2º se inicia el primer rizoide cloronemático, 3º se produce el desarrollo de un protonema pluricelular, laminar, monoestratificado y provisto de rizoides caulonemáticos pluricelulares. Las diferencias entre las especies de *Sphagnum* están marcadas por los procesos que se suceden en la germinación de la espora y la formación del protonema.

La mayoría de los especímenes de *S. cuspidatum* revisados y recolectados en el campo, no presentaban esporófitos, sin embargo *S. fimbriatum* y *S. magellanicum* poseían gran abundancia de cápsulas de color marrón rojizo durante los meses de marzo-abril, en la estación del otoño austral, siendo menos frecuente en la primavera.

De nuestras observaciones, en relación al tamaño de la espora y ornamentación de la pared de la exina, *S. cuspidatum* es el taxón que presenta las esporas más grandes y la exina es uniformemente rugosa, a veces casi lisa y con numerosas papilas esféricas (verrugas o gemas), similar a la dada para este taxón, recolectado en la Península Ibérica (Munín & Fuertes 2001).

La vitalidad de germinación de *S. cuspidatum* alcanza aproximadamente el 70%, mientras que *S. fimbriatum y S. magellanicum* tienen las esporas más pequeñas pero su vitalidad es del 100%. Posiblemente las preferencias de *S. cuspidatum* a crecer y desarrollarse inmerso en lagunas y cubetas permanentemente inundadas, hace innecesario el desarrollo de esporófitos por reproducción sexual ya que su propagación por multiplicación asexual está garantizada. De acuerdo con Hurel-Py (1949) y Nehira (1963), la germinación de las esporas comienza generalmente entre los 10-15 días de la siembra; en la mayoría de nuestros cultivos, casi el 90% de las esporas germinaron entre los 15-17 días.

La madurez del protonema en *S. magellanicum* se consigue entre los 35-40 días y presenta, por lo general, un tamaño entre los 2-3 mm de longitud, mientras que *S. fimbriatum* alcanza su madurez entre los 25-35 días y su tamaño es el menor de todos, entre los 0,6-1 mm. En *S. cuspidatum* el proceso de madurez del protonema se alarga hasta los 40-45 días, y el tamaño del protonema varía entre 1,5-2,5 mm de longitud. En la tabla 2 se resumen estos datos.

#### AGRADECIMIENTOS

Nuestro reconocimiento a los Directores y *Curator* de los Herbarios mencionados en el texto, por permitirnos revisar el material. También agradecemos a los Intendentes y personal de los Parques Nacionales argentinos de Los Glaciares, Tierra del Fuego, Los Alerces, Arrayanes, Nahuel-Huapi, Lago Puelo y Lanín, por facilitarnos el acceso a los mismos y proporcionarnos toda la ayuda material solicitada. Esta investigación ha sido subvencionada por la AECI, Proyectos: A/1943//045 y A/3818/05, del Ministerio de Asuntos Exteriores del Reino de España.

#### BIBLIOGRAFÍA

- BOLD, H. C. 1948. The protallium of *Sphagnum plaustre*. *Bryologist* 51: 55-63.
- CAMPBELL, D. H. 1928. The structure and development of Mosses and Ferns. New York.
- CLARKE, G. C. S. & DUCKETT, J. G. 1979. Bryophyte systematics. Academic Press. London.
- CROSBY M. R.; MAGILL, E.; ALLEN, B. & HE, S. 1999. A Checklist of the Mosses. Missouri Botanical Garden. St Louis.
- DYER, A. 1979. The culture of fern gametophytes for experimental investigation. En A. Dyer (Ed.), *The experimental biology of ferns*: 254-305. Academic Press, London.

- ERDTMAN, G. 1965. *Pollen and Spore Morphology*. 7 Plant Taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta. Almquist & Willsell. Stockholm.
- GOEBEL, K. 1889. Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 72: 1-45.
- HEDWIG, J. 1782. Fundamentum historiae naturalis muscorum frondosorum concernens eorum flores, fructus, seminalem propagationem adjecta generum dispositione methodica, iconibus illustratis. Lipsiae, apud Siegfried Lebrecht Crusium.
- HOFMEISTER, W. 1854. Zur Morphologie der Moose. Berichte der Sächsisten Gesellschaft der Wissenschaften 6: 92-106.
- HUREL-PY, G. 1949. Sur le bouturage des Sphaignes en milieu aseptique. *Bull. Soc. Bot. France* 96: 31-32.
- JOVET-AST, S. 1971-72. Distinction de Riccia gougetiana Mont. et de R. ciliifera Link d'après les espores. Rev. Bryol. Lichénol. 38 (2): 161-175.
- MATTERI, C. M. 2003. Los musgos (Bryophyta) de Argentina. Tropical Bryology 24: 33-100.
- MÜLLER, C. 1909. Musci in Engler and Prantl's, Nat. Pflanzenfamilien. Leipzig I: 142-202.

- MUNÍN, E. & FUERTES, E. 2001. Revisión taxonómica del género Sphagnum L. Sect. Cuspidata (Musci, Sphagnaceae) en la Península Ibérica. Lazaroa 22: 21-50.
- NEHIRA, K. 1963. The germination of the spore in Musci. *Hikobia* 3: 288-294.
- NISHIDA, Y. & SAITO, S. 1961. Studies of the germination of the spore in some mosses II. *Diphyscium fulvifolium* Mitt. and *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. *Bot. Mag. Tokyo* 74: 91-97.
- NISHIDA, Y. 1970. Studies on the differentiation of protonema in two species of Sphagnaceae. Bot. Mag. Tokyo 83: 249-253.
- NISHIDA, Y. 1978. Studies on the sporeling types in mosses of Sphagnum. J. Hattori Bot. Lab. 44: 371-444.
- NOGUCHI, A. 1958. Germination of spores in two species of Sphagnum. J. Hattori Bot. Lab. 19: 71-75
- SCHIMPER, W. P.1858. Versuch einer Entwickelunds-Geschichte der Torfmoose (Sphagnum) und einer Monographie der in Europa vorkommenden Arten dieser Gattung. Stuttgart.
- SCHOFIELD, W. B. 1969. Division Bryophyta. En R. F. Scagel et al. (Eds.), Plant Diversity: An Evolutionary Aproach: 221-251. Belmont.