

СТРОЕНИЕ БЛЕФАРОПЛАСТА *TAYLORIA TENUIS* (DICKS.) SCHIMP.
(MUSCI, SPLACHNACEAE)

BLEPHAROPLAST STRUCTURE IN *TAYLORIA TENUIS* (DICKS.) SCHIMP.
(MUSCI, SPLACHNACEAE)

Е. Е. ДЕМИДОВА¹, В. Р. ФИЛИН²

ELENA E. DEMIDOVA¹, VLADIMIR R. FILIN²

Резюме

Блефаропласт *Tayloria tenuis* имеет в целом типичное для листостебельных мхов строение, но, в отличие от большинства изученных ранее видов, обладает такой ориентацией базальных телец по отношению к продольной оси слоя S_1 , когда переднее базальное тельце отклоняется от нее вправо, а заднее базальное тельце ей параллельно. Слой S_1 в самом широком участке состоит из 13 микротрубочек, апертюра закрытая, достигающая ширины в 2 диаметра микротрубочки. Из сравнения строения блефаропласта *T. tenuis* и изученного ранее вида *Funaria hygrometrica* (Carothers, Brown, 1985) видно, что наряду с признаками сродства (число микротрубочек в слое S_1 и размер ламеллярной структуры), имеется и целый ряд существенных различий (тип, расположение и ширина апертюры, очертания ламеллярной структуры, ориентация базальных телец). Таким образом, полученные данные не доказывают близкого родства семейств Splachnaceae и Funariaceae и могут являться дополнительным аргументом против отнесения этих семейств к одному и тому же порядку.

Abstract

The spermatid was studied at such developmental stage when the blepharoplast has been already formed but the transitional zones and flagella have not developed yet. Totally, over 150 sections of blepharoplasts from one antheridium were observed. On this basis an approximate reconstruction of the blepharoplast was undertaken. In all, the blepharoplast of *Tayloria tenuis* possesses a suit of morphological features common to most mosses but such an orientation of basal bodies (BBs) when the anterior basal body (ABB) slightly diverges posteriorly from the long axis of the spline and the posterior basal body (PBB) runs parallel to the spline axis. The ABB averages approximately 1.4 μm in length and is positioned approximately 0.1 μm from the anterior margin of the spline. The PBB measures approximately 4.8 μm in length; its proximal limit is situated approximately 0.1 μm from the spline anterior edge and approximately 0.1 μm from the level of the proximal limit of the ABB. The lamellar strip (LS) is characterized by a posterior taper from the right to the left. The length of LS in the middle is approximately 1.1 μm , the maximum width is approximately 0.4 μm . A closed aperture is located beneath the ABB on the right-hand side of the spline between the third and the fourth microtubules (MTs) from the right of spline margin. Its maximal width is two MT-diameter equivalents. The spline reaches a maximum width of 13 (occasionally 12 or 14) MTs in the region between the proximal limit of the PBB and the distal limit of the ABB. Behind this maximum, there is a step-wise deletion of MTs primarily along the right-hand edge of the spline, up to a total of 6 MTs at the level of the distal limit of the PBB. Comparison of blepharoplast morphology in *Tayloria tenuis* and that in a representative of the Funariaceae – *Funaria hygrometrica* studied by Carothers and Brown (1985) suggests that there are both similarities (spline MT number and LS size) and significant differences (spline aperture type, position of aperture, LS outline, orientation of BBs). These differences appear to be too important for considering the Splachnaceae and the Funariaceae be closely related.

¹ - Россия, 125219 Москва, ул. Усиевича 20, ВИНТИ, отдел биологии - E-mail: GorelovVA@mpei.ru - Department of Biology, All-Russian Institute for Scientific and Technical Information (VINITI), Usievich St. 20, Moscow 125219, Russia.

² - Россия, 119899 Москва, МГУ, Биологический факультет, кафедра высших растений - Department of Botany, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia.

ВВЕДЕНИЕ

В результате проведенных в начале XX века исследований (Durand, 1908) был выявлен ход развития мужских гамет мохообразных – от сперматогенных клеток к материнским клеткам сперматидиев и далее к сперматидиям, дифференцирующимся в подвижные сперматозоиды. При детальном изучении сперматидия в его цитоплазме была обнаружена структура, ответственная за формирование жгутиков; эта структура была названа блефаропластом (Wilson, 1911). С появлением трансмиссионной электронной микроскопии стало возможным изучение тонкого строения блефаропласта. К настоящему времени получены данные по строению блефаропласта представителей более чем 40 родов мохообразных, в том числе детально изучена и реконструирована трехмерная структура блефаропласта представителей более чем 20 родов.

В результате исследований по морфологии блефаропласта были выявлены существенные различия между тремя основными группами мохообразных – антоцеротовыми, печеночниками и мхами (Carothers, Duckett, 1980; Duckett et al., 1982) и сделан вывод о том, что эти различия таксономически значимы. На примере печеночников было показано, что данные по строению блефаропласта могут служить дополнением к обычно используемым в систематике признакам и помогают прояснить родственные связи на уровне порядков (Brown et al., 1983; Carothers et al., 1983). В своем обзоре по сравнительной морфологии блефаропласта мохообразных Z. Carothers и A. Rushing (1988) отметили, что для выяснения родственных связей различных групп мохообразных между собой, а также отдела в целом требуется изучение большого числа таксонов, в особенности из значимых в систематическом отношении групп. Одной из таких групп, на наш взгляд, являются и сплахновые мхи.

Семейство Splachnaceae издавна сближали с Funariaceae, и оба эти семейства чаще всего относили к одному порядку Funariales (Miller, 1979). Но проведенный недавно анализ нуклеотидных последовательностей гена *rbcL* дает основание считать, что ближайшими родственниками сплахновых являются не фунариевые, а ортотриховые (Goffinet & al.,

1998). С целью получения дополнительных данных, которые могут быть полезны для уточнения систематического положения Splachnaceae, нами проведено изучение с помощью трансмиссионной электронной микроскопии строения блефаропласта одного из представителей семейства сплахновых – вида *Taylora tenuis*.

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ БЛЕФАРОПЛАСТА МХОВ (КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Блефаропласт мохообразных представляет собой комплекс цитоплазматических компонентов, функция которых состоит в поддержании формы сперматозоида и обеспечении его движения (Carothers, Kreitner, 1967, 1968). Блефаропласт (рис. 1) состоит из двух базальных телец жгутиков – переднего (ПБТ) и заднего (ЗБТ) и подстилающей их многослойной структуры (МСС). Дорзивентрально уплощенная МСС включает обычно четыре слоя (S_1 , S_2 , S_3 и S_4); иногда слой S_3 отсутствует. Слой S_1 является основной частью блефаропласта и участвует в поддержании формы клетки. Этот слой, который можно назвать основной пластинкой (ОП) блефаропласта (“spline” зарубежных авторов), состоит из одного ряда сближенных между собой и идущих параллельно продольной оси сперматидия микротрубочек (МТ). Очертания проксимального края ОП у мхов асимметричные. Обычно ОП несколько расширена в проксимальной части и постепенно сужается в дистальной. Среднее число МТ в наиболее широкой части ОП для 27 видов мхов, представляющих 23 рода и 13 порядков, – 17; 20 видов имеют ОП с числом МТ от 10 до 15, у 11 число МТ – 14 (Carothers, Rushing, 1988). Слои S_2 , S_3 и S_4 , расположенные под проксимальной частью ОП, в совокупности составляют ламеллярную структуру (ЛС). В отличие от слоя S_1 , присутствующего как в сперматидии, так и в зрелом сперматозоиде, ЛС у зрелого сперматозоида по сравнению со сперматидием сильно редуцирована (Carothers, 1975). Слои ЛС состоят из многочисленных параллельных вертикальных ориентированных диагонально по отношению к продольной оси ОП ламелл. На стадии максимального развития ЛС у мхов обычно имеет значительно большую длину, чем ширину. Очертания ЛС у мхов сильно варьируют. Форма

проксимального края ЛС у мхов разнообразна и может как совпадать, так и не совпадать с формой проксимального края ОП, а дистальный край обычно усеченный.

Между МТ ОП, расположенными по большей части вплотную друг к другу, бывает различных ширины и длины зазор – апертура, которая может начинаться непосредственно с проксимального (по отношению к переднему концу гаметы) края ОП (открытая апертура) или на некотором расстоянии от него (закрытая апертура). Дистально апертура ограничена постепенно сближающимися МТ, а проксимально (случай закрытой апертуры) – либо тоже смыкающимися, либо короткими вставочными МТ. Ширина апертуры, измеряемая в самом широком месте и выражаемая в диаметрах МТ, составляет обычно от 2 до 3. Крайняя левая МТ ОП у ряда видов отклоняется от остальных и идет параллельно отклоняющемуся от продольной оси ОП ЗБТ. Функция отклоняющейся МТ, как полагают, заключается в поддержке длинного, значительно отклоняющегося от ОП ЗБТ (Carothers, Brown, 1985).

Каждый из двух жгутиков сперматозоида мохообразных состоит из трех различающихся по структуре участков: расположенного проксимально базального тельца, короткой переходной зоны и длинного тела жгутика. Из них к блефаропласту относятся только базальные тельца, лежащие на поверхности МСС. Они развиваются из центриолей, но значительно длиннее своих предшественников. Базальные тельца у мхов характеризуются значительным диморфизмом: расположенное ближе к проксимальному краю блефаропласта ПБТ короче, чем расположенное ближе к дистальному краю ЗБТ. Наибольшее различие между длинами базальных тельц среди мхов отмечено у *Polytrichum juniperinum* Hedw. (Paolillo et al. 1968), где ЗБТ в 8 раз длиннее ПБТ, наименьшее – ЗБТ примерно в 3 раза длиннее ПБТ – у *Sphagnum palustre* L. (Duckett, Carothers, 1979) и *Hypnum mamillatum* (Brid.) Loeske (Duckett, Renzaglia, 1986). Значительны различия ПБТ и ЗБТ и по длине триплетов МТ. Три самых длинных триплета ЗБТ всегда занимают вентральное положение, т.е. идут близ верхней поверхности ОП. Самые длинные трип-

леты ПБТ идут по бокам центральной втулки. Число триплетов возрастает на более дистальных уровнях, и на дистальном конце базальное тельце совершенно сходно по строению с центриолью и имеет все девять триплетов МТ.

У мхов отмечено два типа расположения базальных тельц относительно продольной оси ОП. У большинства видов базальные тельца ориентированы так, что ПБТ идет параллельно продольной оси ОП, а ЗБТ отклоняется влево, однако у *Sphagnum palustre* (Duckett, Carothers, 1979) наоборот, ЗБТ ориентировано параллельно оси ОП, а ПБТ отклоняется вправо. Дистальный конец ПБТ у мхов обычно совпадает с дистальным краем ЛС.

По мере накопления данных по структуре блефаропласта мохообразных было выявлено, что наиболее важными для сравнительного анализа являются следующие признаки: 1) форма проксимального края ОП; 2) число МТ в ОП; 3) наличие и характеристики апертуры ОП; 4) размеры и очертания ЛС; 5) размеры, морфология и ориентация базальных тельц (Carothers, Rushing, 1988).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Живые растения *Tayloria tenuis* были собраны на полуострове Киндо Кандалакшского залива Белого моря на территории Беломорской биологической станции МГУ (Карелия, подзона северной тайги) в июле 1993 г. Вычлененные из андроеев антеридии фиксировали в течение ночи в 5% растворе глютаральдегида в фосфатном буфере с pH 7,3. После промывки в рабочем буфере материал постфиксировали в 2% растворе тетроксид осмия в фосфатном буфере в течение ночи. Затем материал проводили через серию ацетонов; при проводке на стадии 70% ацетона проводилось окрашивание материала 2% спиртовым раствором уранилацетата в течение ночи. После полного обезвоживания материал заключали в смесь эпонов. Ультратонкие срезы получали с помощью ультрамикротомы LKB Ultratome V. Срезы окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца и изучали и фотографировали с помощью микроскопа Jeol 100В в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

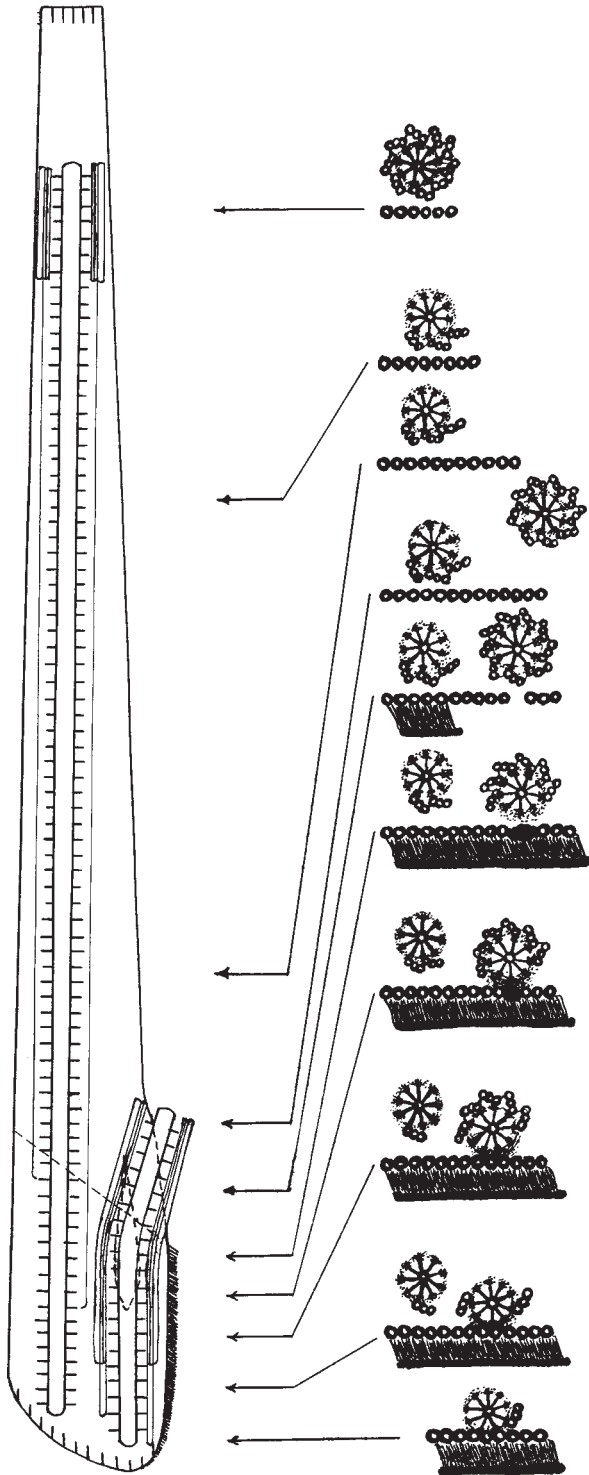


Рис. 1. Реконструкция блефаропласта *Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp. — Fig. 1. Reconstruction of blepharoplast of *Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp.

Проанализировано больше 150 микрофотографий блефаропласта, полученных при изучении серий срезов одного антеридия. Сперматидии находились на довольно ранней стадии развития, когда блефаропласт сформирован, но тела жгутиков еще не образовались.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Блефаропласт *Tayloria*, как и у других мохообразных, состоит из двух базальных телец и расположенной под ними МСС (рис. 1-19). Верхний слой МСС, S_1 , или ОП, состоит из тяжа параллельных МТ, длина его составляет около $5.6 \mu\text{m}$. Ниже S_1 расположена ЛС, в которой четко выделяются два слоя: S_2 и S_4 (рис. 2, 3). Слои ЛС образованы параллельно идущими ламеллами, ориентированными под углом около 60° к продольной оси ОП (рис. 3).

Получить срез, проходящий точно в плоскости ОП и ЛС и иллюстрирующий очертания проксимального края ОП и очертания и размеры ЛС, нам не удалось. Однако на основании анализа поперечных и продольных разрезов нами произведена приблизительная реконструкция трехмерной структуры блефаропласта (рис. 1). По всей видимости, ЛС имеет в плане ромбоидальную форму; ее ширина в самом широком месте составляет около $0.4 \mu\text{m}$, длина в средней части — около $1.1 \mu\text{m}$; в дистальной части ЛС сужается справа налево, проксимальный край ЛС повторяет очертания ОП (рис. 1).

У большинства исследованных сперматидиев количество МТ в самом широком участке ОП — 13. Встречены также сперматидии с 12 и 14 МТ в ОП. Самым широким участком ОП является промежуток между проксимальным концом ЗБТ и дистальным концом ПБТ. В дистальном направлении ОП постепенно сужается, преимущественно с правого края, достигая ширины 6 МТ на уровне дистального конца ЗБТ (рис. 19). В передней части ОП между 3-й и 4-й МТ с правого края имеется закрытая апертура (рис. 1, 11-15), в самом широком месте достигающая ширины в 2 диаметра МТ (рис. 12). Длину апертуры на основании наших данных точно определить нельзя; предположительно, она составляет около $0.6 \mu\text{m}$ (рис. 1).

Базальные тельца значительно различаются по длине центральной втулки и триплетов МТ (рис. 1). Длина ПБТ составляет около 1.4 μm , ЗБТ – 4.8 μm . Проксимальный конец ПБТ расположен на расстоянии около 0.1 μm от проксимального края ОП (рис. 1, 4), а проксимальный конец ЗБТ – примерно на 0.1 μm дистальнее (рис. 1, 5). ПБТ проходит обычно над апертурой (рис. 1, 11-15) и несколько отклоняется от продольной оси ОП вправо, а ЗБТ на всем протяжении идет вдоль продольной оси ОП (рис. 1, 9-19). Самыми длинными триплетами у ПБТ являются боковые, затем появляются верхние триплеты, а примерно за 0.4 μm до конца ПБТ – нижние (рис. 1, 8-16). У ЗБТ самые длинные триплеты МТ – нижние (вентральные), и лишь примерно за 0.4 μm до дистального конца ЗБТ появляются боковые и верхние (рис. 1, 7, 9-19). Переходные зоны и тела жгутиков у сперматидиев еще не сформировались (рис. 6, 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Блефаропласт *Tayloria* имеет в целом типичное для представителей класса Bryopsida строение: дистальный край ЛС в очертании усеченный; в правой части ОП имеется апертура; ЗБТ значительно длиннее ПБТ; проксимальный конец ЗБТ расположен близко к проксимальному краю ОП, дистальный конец ПБТ – недалеко от дистального края ЛС, а дистальный конец ЗБТ – недалеко от дистального края ОП и значительно удален от дистальных концов ПБТ и ЛС. Типичными для мхов являются и длина и расположение триплетов МТ в обоих базальных тельцах. Вместе с тем в строении блефаропласта *Tayloria* обнаруживаются два признака, редко отмечавшиеся у мхов и мохообразных в целом: трехслойная МСС и такая ориентация базальных телец по отношению к продольной оси ОП, когда ПБТ отклоняется от нее вправо, а ЗБТ ей параллельно. Отсутствию в МСС четко заметного слоя S_3 нельзя придавать большого значения, так как этот слой тонкий и слабо прокрашивается, кроме того, его отсутствие может быть связано со стадией роста и физиологическим состоянием ЛС (Carothers, Duckett, 1980). Ориентация базальных телец, подобная таковой у *Tayloria tenuis*, была отмечена ранее у мхов только у *Sphagnum palustre* (Duckett, Carothers, 1979).

К настоящему времени изучено строение блефаропласта лишь немногих видов мхов, большинство из которых принадлежит к неблизкородственным порядкам, что затрудняет использование признаков строения блефаропласта в систематике этой группы. Однако при изучении блефаропласта представителей родов *Thuidium* (Rushing, Carothers, 1986) и *Hypnum* (Duckett, Renzaglia, 1986), принадлежащих к различным семействам одного порядка Hymenobryales, было выявлено, что они очень сходны по общей морфологии блефаропласта. Большинство различий незначительны и касаются только размеров. Принципиальные различия между ними – тип апертуры ОП (открытая у *Thuidium* и закрытая у *Hypnum*) и очертания проксимального края ЛС.

Из сравнения признаков строения блефаропласта *Tayloria tenuis* и единственного представителя семейства Funariaceae, для которого произведена реконструкция блефаропласта – вида *Funaria hygrometrica* (Carothers, Brown, 1985) видно, что сходство в строении блефаропласта у этих видов заключается в основном в числе МТ ОП (у обоих видов 13) и размерах (но не очертаниях) ЛС. В литературе есть данные о том, что у *Splachnum rubrum* Hedw. ОП состоит из 12 МТ (Heitz, 1960); это число близко к таковому *Tayloria* и *Funaria*. Правда, эти данные не учитывают возможной изменчивости, которая бывает весьма значительной: так, у *Funaria* основное число МТ в ОП – 13, но встречаются образцы с числом МТ от 11 до 17 (Carothers, Brown, 1985). Вместе с тем пока неизвестно, насколько характерна ОП из 13 МТ для семейства Funariaceae и порядка Funariales, поскольку у другого представителя этого семейства, вида *Physcomitrium coorgense* Broth., в ОП обнаружено 25 МТ (Lal, Bell, 1975). К числу принципиальных различий между *Tayloria* и *Funaria* можно отнести следующие признаки строения блефаропласта: 1) тип апертуры ОП (открытая у *Funaria* и закрытая у *Tayloria*); 2) положение апертуры на ОП и ее ширина (у *Funaria* апертура шириной 3 диаметра МТ расположена между 4-й и 5-й МТ с правого края ОП, у *Tayloria* – шириной 2 диаметра МТ и расположена между 3-й и 4-й МТ); 3) очертания ЛС (у *Funaria* дистальный край ЛС сужается слева направо,

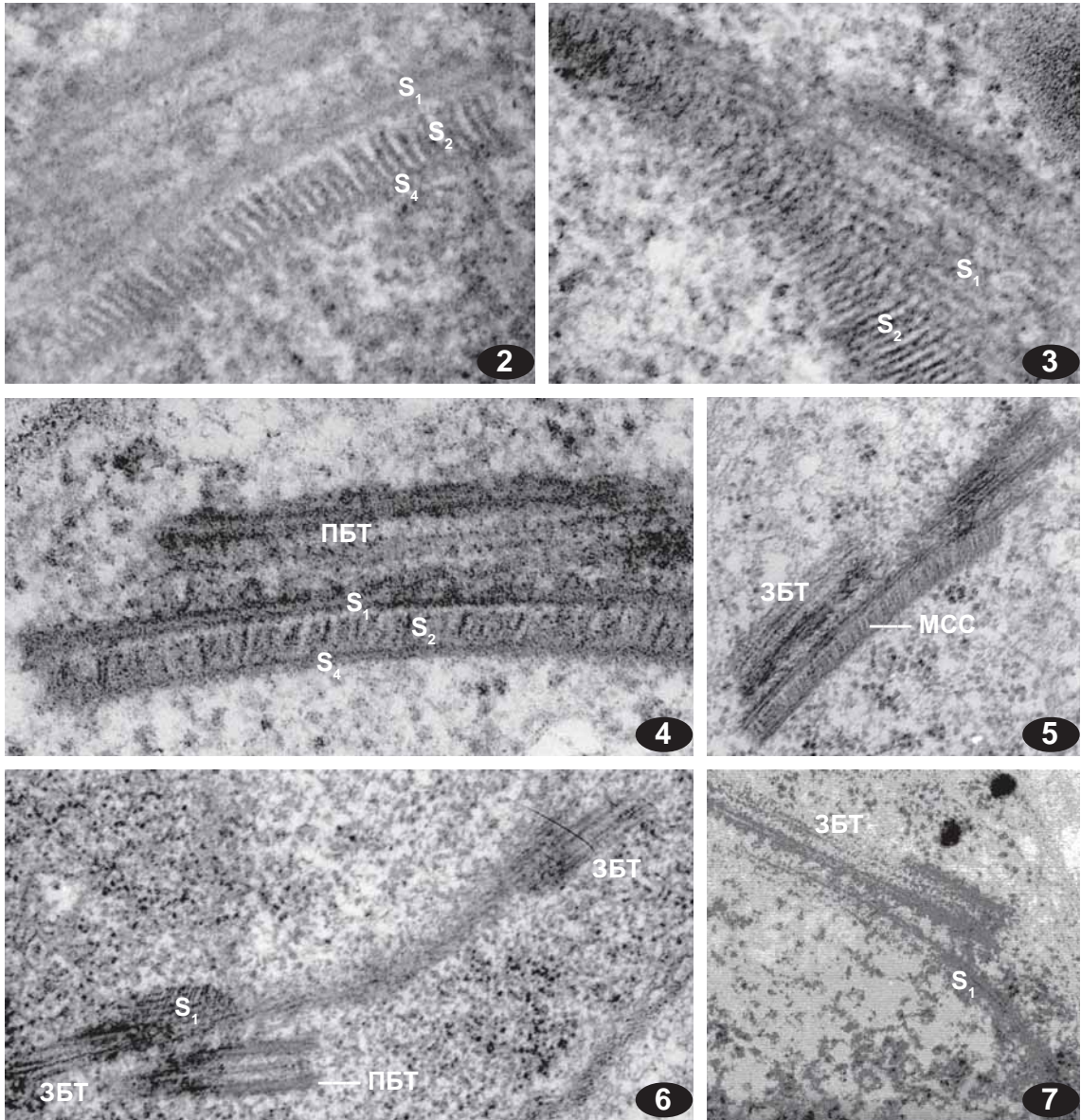


Рис. 2-7. Детали строения блефаропласта *Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp.: 2 – разрез под углом около 60° к продольной оси (иллюстрирует слои ЛС); 3 – тангентальный разрез (иллюстрирует слои МСС, S₁ и S₂); 4 – продольный разрез через проксимальный конец ПБТ; 5 – продольный разрез через проксимальный конец ЗБТ; 6 – срез, проходящий через дистальный конец ПБТ, участки ОП и ЗБТ, иллюстрирующие отклонение дистального конца ПБТ от ОП и ЗБТ; 7 – продольный разрез блефаропласта через дистальный конец ЗБТ.

2 – 144000x; 3 – 10000x; 4 – 94000x; 5 – 40000x; 6 – 38700x; 7 – 42500x;

Fig. 2-7: Details of blepharoplast of *Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp.: 2 – section at 60° to longitudinal axis (showing layers of LS); 3 – tangential section (showing layers of multistratose structure, S₁ and S₂); 4 – longitudinal section across proximal part of ABB; 5 – longitudinal section across proximal part of PBB; 6 – section across distal part of ABB, and parts of spline and PBB, showing the deviation of ABB from basal lamella and PBB; 7 – longitudinal section across distal part of PBB. [ЗБТ – PBB; ПБТ – ABB; МСС – Multistratose structure]

у *Tayloria* – справа налево); 4) ориентация базальных телец относительно продольной оси ОП (у *Funaria* ПБТ параллельно продольной оси ОП, ЗБТ отклоняется влево, у

Tayloria ПБТ отклоняется вправо, ЗБТ параллельно) и связанное с ней 5) наличие отклоняющейся МТ у *Funaria* и ее отсутствие у *Tayloria*. Кроме того, имеются заметные раз-

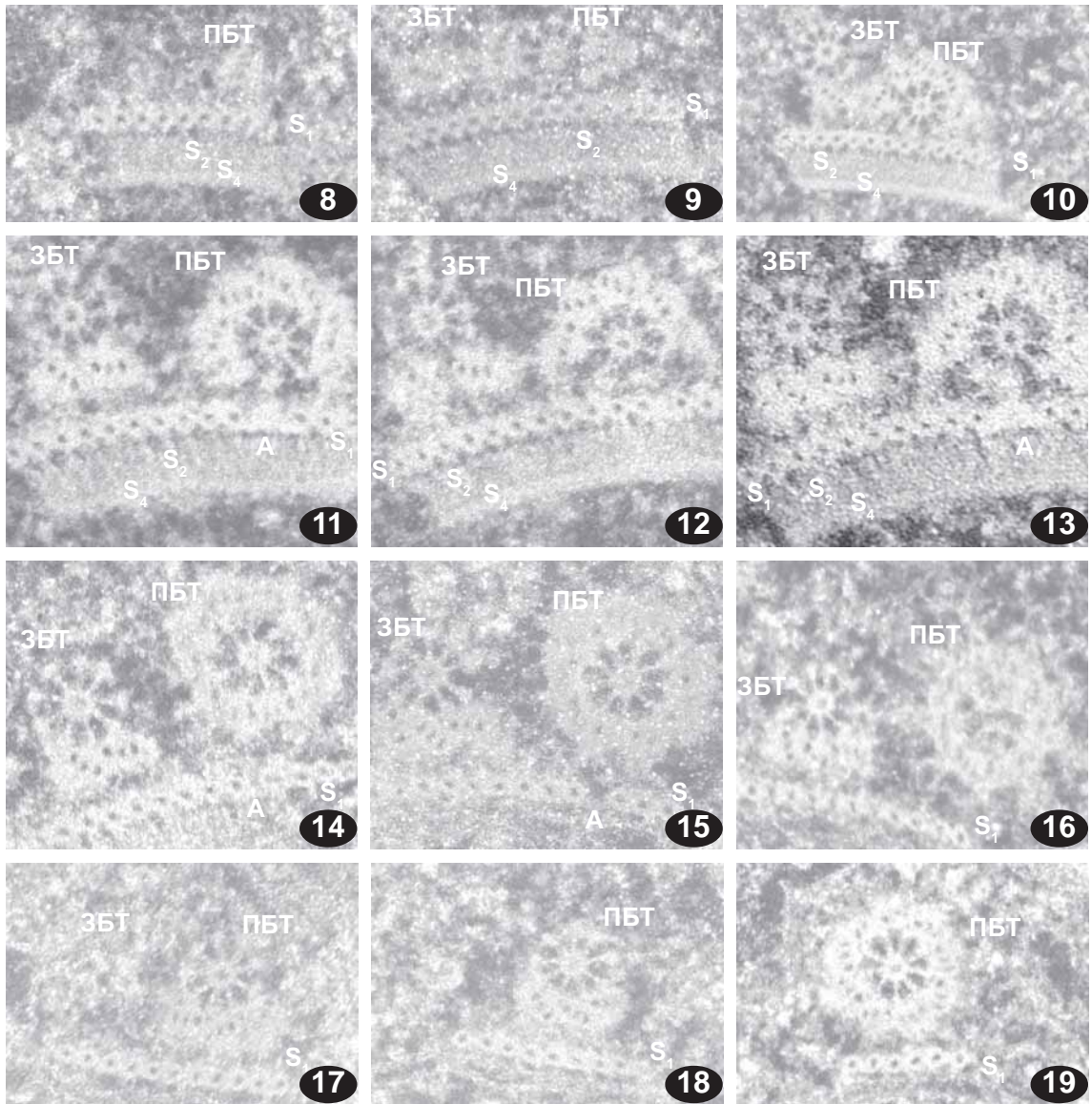


Рис. 8-19. Поперечные срезы блефаропласта *Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp. (ср. Рис. 1):
8-19 – 100000х

Fig. 8-19: Transverse sections of blepharoplast of *Tayloria tenuis* (Dicks.) Schimp. cf. Fig. 1)
[ЗБТ – PVB; ПБТ – AVB; A – Aperture].

личия между этими видами по длине базальных тел, соотношению длин ЗБТ и ПБТ (3,4 у *Tayloria* и 4,4 у *Funaria*), а также по длине отдельных триплетов МТ, в особенности у ЗБТ.

Итак, наряду с признаками сходства, блефаропласты *Tayloria* и *Funaria* имеют также и целый ряд существенных различий. Различия между этими видами намного значительнее, чем между принадлежащими

к разным семействам одного порядка *Thuidium* и *Hypnum*. Таким образом, полученные нами данные по трехмерной структуре блефаропласта представителя семейства Splachnaceae и сравнение их с аналогичными по представителю семейства Funariaceae не указывают на близкое родство и лучше согласуются с рассмотрением этих семейств в составе разных порядков.

ЛИТЕРАТУРА

- BROWN, R. C., Z. B. CAROTHERS & J. G. DUCKETT 1983. Comparative spermatogenesis of the Sphaerocarpaceae. II. Blepharoplast structure in *Geothallus tuberosus* Campb. – *Bryologist* **86**: 234-243.
- CAROTHERS, Z. B. 1975. Comparative studies on spermatogenesis in bryophytes. – *Biol. J. Linnean Soc.* **7**, Suppl. 1: 71-84.
- CAROTHERS, Z. B. & R. C. BROWN 1985. Comparative studies of spermatogenesis in the Bryopsida. I. Blepharoplast morphology in *Funaria hygrometrica* Hedw. – *Bryologist* **88**: 325-332.
- CAROTHERS Z. B., R. C. BROWN & J. G. DUCKETT 1983. Comparative spermatogenesis in the Sphaerocarpaceae. I. Blepharoplast structure in *Sphaerocarpos* and *Riella*. – *Bryologist* **86**: 97-105.
- Carothers Z. B. & J. G. Duckett 1980. A bryophyte spermatozoid: a source of new phylogenetic information. – *Bull. Torrey Bot. Club* **107**: 281-297.
- CAROTHERS, Z. B. & G. L. KREITNER 1967. Studies of spermatogenesis in the Hepaticae. I. Ultrastructure of the Vierergruppe in *Marchantia*. – *J. Cell Biol.* **33**: 43-51.
- CAROTHERS, Z. B. & G. L. KREITNER 1968. Studies of spermatogenesis in the Hepaticae. II. Blepharoplast structure in the spermatid of *Marchantia*. – *J. Cell Biol.* **36**: 603-616.
- CAROTHERS Z.B. & A. E. RUSHING 1988. Comparative morphology of the bryophyte blepharoplast. – *Advances in Bryology* **3**: 95-134.
- DUCKETT, J. G. & Z. B. CAROTHERS 1979. Spermatogenesis in the systematics and phylogeny of the Musci. – In: Clarke, G.C.S. & J. G. Duckett (eds.) *Bryophyte Systematics*. London: 11-39.
- DUCKETT, J. G., Z. B. CAROTHERS & C. C. J. MILLER 1982. Comparative spermatology and bryophyte phylogeny. – *J. Hattori Bot. Lab.* **53**: 107-125.
- DUCKETT, J. G. & K. S. RENZAGLIA 1986. The blepharoplast of *Hypnum*. – *J. Bryol.* **14**: 375-385.
- DURAND, E. J. 1908. The development of the sexual organs and sporogonium of *Marchantia polymorpha*. – *Bull. Torrey Bot. Club* **35**: 321-335.
- GOFFINET, B., R. J. BAYER & D. H. VITT 1998. Circumscription and phylogeny of the Orthotrichales (Bryopsida) inferred from rbcL sequence analysis. – *Amer. J. Bot.* **85**: 1324-1337.
- HEITZ, E. 1960. Ueber die Geißelstruktur sowie die Dreiergruppe in der Spermatiden der Leber- und Laubmoose. – In: Houwink A.L., Spit B.J. (Eds.) *Proc. Eur. reg. Conf. Electron. Microscop. Delft. Vol. 2*: 934-937.
- LAL, M. & P. R. BELL 1975. Spermatogenesis in mosses. – *Biol. J. Linnean Soc.* **7**, Suppl. 1: 85-95.
- MILLER, H. A. 1979. Phylogeny and distribution of the Musci. – In: Clarke, G.C.S. & J. G. Duckett (eds.) *Bryophyte Systematics*. London: 11-39.
- PAOLILLO, D. J.(Jr.), G. L. KREITNER & J. A. REIGHARD 1968. Spermatogenesis in *Polytrichum juniperinum*. I. The origin of the apical body and the elongation of the nucleus. – *Planta* **78**: 226-247.
- RUSHING, A. E. & Z. B. CAROTHERS 1986. Comparative studies of spermatogenesis in the Bryopsida. III. Blepharoplast morphology in *Thuidium delicatulum*. – *Bryologist* **89**: 144-151.
- WILSON, M. 1911. Spermatogenesis in the Bryophyta. – *Ann. Bot.* **25**: 415-457.