Wiadomości Botaniczne **39**(3/4): 69–76, 1995

WSPÓŁCZESNE KIERUNKI BADAŃ W TAKSONOMII RODZAJU *SPHAGNUM* L.

Contemporary trends in taxonomical research of genus *Sphagnum* L.

Iwona MELOSIK

Summary. The article includes a description of a present state of taxonomic research on genus *Sphagnum* L. Morphological criteria are still basic in the species concept in *Sphagnum* and other *Bryophyta*. They are based mostly on the structure of gametophyte. Specimens for studies were taken both from the natural habitat and from greenhouse culture, although the optimal conditions to grow *Sphagnum* species in the greenhouse are not yet established. Some authors take into account morphological and anatomical features and elaborate the results with statistic methods.

In the field of taxonomic studies research on *Bryophyta* and particularly on *Sphagnum* there are not many attempts to use other criteria based usually on evolutionary and biological species concepts.

In the taxonomic studies of mosses also other sources of information should be considered: especially promising results are gained with the use of proteins and secondary metabolites.

Key words: taxonomy, methods, *Sphagnum*

Dr Iwona Melosik, Zakład Geobotaniki, Wydział Biologii, Uniwersytet im. A. Mickiewicza, Al. Niepodległości 14, 61–713 Poznań.

Z blisko 22 000 – 24 000 znanych nauce gatunków należących do mszaków – *Bryophyta* [27, 80] żadna grupa nie posiada tak dużego znaczenia gospodarczego, ekologicznego, a nawet medycznego jak podklasa torfowce – *Sphagnidae*, a w niej rodzaj *Sphagnum* L. Na obecnym etapie naszej wiedzy nie możemy podać dokładnej liczby gatunków należących do *Sphagnum*. Vitt w 1982 roku (za [68]) szacowała, że jest ich od 100 do 120, natomiast Crum w 1984 roku [16] podawał, że rodzaj ten liczy około 200 gatunków. W Polsce występuje ich ponad 30. Są one klasyfikowane w literaturze zagranicznej [m.in. 27] w 7 sekcjach.

Jest to grupa roślin niezwykle trudna pod względem taksonomicznym. Trudności spowodowane są ogromną plastycznością cech morfologiczno–anatomicznych torfowców, zdeterminowaną w dużym stopniu zmiennymi warunkami ekologicznymi w jakich żyją. Zmienność ta występuje nie tylko w odniesieniu do cech powszechnie uznawanych za zależne od środowiska, takich jak kolor czy pokrój roślin (formy mocne lub delikatne), ale również w stosunku do cech kluczowych, jak kształt liścia łodygowego i gałązkowego, liczba i ułożenie porów w komórce, kształt i położenie komórki chlorofilowej w przekroju poprzecznym liścia gałązkowego, liczba gałązek w pęczku.

Częste występowanie całego szeregu form pośrednich powoduje, iż badacze przyjmują subiektywnie dobrane – zwykle morfologiczne – kryteria, co prowadzi do różnego ujmowania poszczególnych gatunków. W rezultacie autorzy nie są zgodni ani co do układu sekcji w obrębie rodzaju *Sphagnum* ani liczby gatunków. Jak pisze Szafran [82: 234] – "...silne powiązania międzygatunkowe w sekcjach stwierdzają, że mamy tu do czynienia z systematycznie różnowartościowymi, małymi gatunkami, niejednokrotnie

z ekotypami, łatwo zmieniającymi się pod wpływem zmian wilgotności i tu też spotykamy częściej formy przejściowe." O ogromnej zmienności taksonów tego rodzaju, a tym samym o trudnościach w ich klasyfikowaniu niech świadczy fakt, że w jednej tylko sekcji *Sphagnum* (*Palustria*) znakomity niemiecki briolog Warnstorf w 1911 roku [86] wyróżnił, biorąc pod uwagę przede wszystkim kryteria morfologiczne, 40 gatunków występujących w Ameryce Południowej. W późniejszych latach (1941) liczbę tę Andrews [2] zredukował do siedmiu. W najnowszej pracy, dotyczącej brioflory Brazylii, Crum [22] wyróżnił 17 uznanych gatunków tej sekcji i 2 o niepewnym statusie taksonomicznym. Problemy tego typu występują we wszystkich sekcjach rodzaju.

Prace taksonomiczne nad rodzajem *Sphagnum* prowadzone są przy zastosowaniu z jednej strony klasycznych metod taksonomii opisowej, z drugiej strony istnieje nasilająca się (szczególnie w ostatnich latach) tendencja wykorzystania, poza klasycznym opisem morfologicznym, informacji gromadzonych dzięki użyciu metod statystycznych, biochemicznych, genetycznych i in.

Punktem wyjścia do wszelkich rozważań taksonomicznych są studia nomenklatoryczne nad rodzajem. Niezwykle cennym osiągnięciem na tym polu była praca Isowiity [48] i późniejsze prace m.in. Andrusa [4].

Klasyczne studia taksonomiczne prowadzone są głównie dla obszarów do niedawna stanowiących „białą plamę" w badaniach briologicznych. Zaowocowały one w ostatnich dwudziestu latach obszernymi opracowaniami flory torfowców Azji tropikalnej [30], Afryki [29], Ameryki Północnej [3, 16], Ameryki Centralnej i Południowej [15, 17, 18, 20, 21, 22, 23], obszarów borealnych i arktycznych [19, 40, 41, 54, 55] oraz Japonii [m.in. 81]. Najnowsze studia nad torfowcami Europy przedstawione zostały w pracy Danielsa i Eddyego [27].

Dla niektórych krajów europejskich zostały opracowane obszerne monografie dotyczące rodzaju *Sphagnum* [m.in. 69, 72]. Torfowce Polski zaprezentowane zostały w pracach Lubliner – Mianowskej [56] i Szafrana [83]. Studia te wymagają jednak uaktualnienia, zgodnie z najnowszymi osiągnięciami taksonomicznymi i znacznego rozszerzenia przede wszystkim o wyniki prac nad rozmieszczeniem torfowców. Dla Europy (kontynentu najlepiej zbadanego pod względem brioflory) ukazały się również obszerne studia taksonomiczne, dotyczące takich gatunków, jak: *Sphagnum majus* [34], *S. viridum* [38], *S. imbricatum* [32], *S. annulatum* i innych [37], a także wybranych sekcji, np. sekcji *Subsecunda* [28 i 33].

W ostatnich latach, w celu maksymalnego zobiektywizowania wyników prac taksonomicznych, część badaczy [m.in. 8, 13, 43, 46, 53, 59, 64, 66, 74] w swoich studiach poświęconych wybranym taksonom z różnych sekcji rodzaju *Sphagnum* rezygnuje z kryterium morfologicznego w jego tradycyjnej wersji. Stosują oni natomiast całe zespoły cech morfologiczno – anatomicznych, opracowując wyniki pomiarów metodami statystycznymi. W większości prac tego typu pod uwagę brano budowę morfologiczą i anatomiczną gametofitu. Badania te stanowią egzemplifikację fenetycznej systematyki utożsamianej przez wielu badaczy z numeryczną taksonomią zaproponowaną przez Sokala i Sneatha [78].

Dotychczas nie były podejmowane szczegółowe prace nad wykorzystaniem cech morfologiczno-anatomicznych sporofitu jako kryterium klasyfikacji taksonomicznej. Wynika to, jak się zdaje, z biologii rozsiewania zarodników. Podczas rozsiewania puszka zarodnikowa, uczestnicząca aktywnie w wyrzucaniu zarodników, zmienia swoją wielkość i kształt. Puszka torfowców pozbawiona jest również perystomu, organu z powodzeniem wykorzystywanego w klasyfikacji mchów brunatnych.

Wytwarzanie sporofitu nie jest ponadto u większości gatunków rodzaju *Sphagnum* zjawiskiem częstym. Zdecydowanie natomiast dominuje rozmnażanie wegetatywne, polegające na wytwarzaniu bocznych odgałęzień gametofitu. Wstępne badania Melosik [66] nad cechami anatomicznymi sporofitów różnych taksonów sekcji *Sphagnum* nie są obiecujące. W materiale zielnikowym, zgromadzonym w polskich herbariach sporofity występowały tylko u niewiele

ponad 1 % okazów. U niektórych gatunków obserwuje się częste wytwarzanie sporofitu na pewnych tylko obszarach, na innych zjawiska tego nie zanotowano [14]. Cronberg [14] uważa, że związane jest to, między innymi, z warunkami klimatycznymi i poziomem wody podczas okresu reprodukcji. Brak różnic w budowie sporofitu trzech gatunków *Sphagnum magellanicum, S. palustre* i *S. centrale* [66] potwierdza opinię Steere [79], że sporofit jest „ewolucyjnie konserwatywny". Umieszczony na gametoficie i odizolowany od bezpośrednich wpływów podłoża, z maskującym mutacje diploidalnym garniturem chromosomowym, w większości przypadków służy do rozróżniania wyższych jednostek taksonomicznych niż gatunki.

Niewiele jest prac poświęconych morfologii zarodników i wykorzystania tych cech jako kryterium taksonomicznego [m.in. 10, 84]. W ostatnich latach próbę taką podjął McQueen [60] w odniesieniu do gatunków sekcji *Acutifolia*. Autor ten zwraca uwagę, że pewne cechy zarodników mogą być przydatne w taksonomii, choć jak zaznaczono wyżej, nie zawsze możliwe jest odnalezienie sporofitu z zarodnikami.

Niektórzy briolodzy badali zmienność morfologiczną *Sphagnum* wykorzystując kulturę gametofitów uzyskaną w ujednoliconych warunkach szklarniowych. Zakłada się przy tym, że zastosowanie wyrównanych warunków laboratoryjnych zniweluje ogromną zmienność morfologiczno-anatomiczną badanych taksonów, uwarunkowaną prawdopodobnie modyfikującym wpływem środowiska naturalnego. Zakładając taką kulturę używano materiału pozyskiwanego z naturalnego środowiska. Wyjątkiem jest praca McQueena [58], który hodował rośliny wyprowadzone z zarodnika. Wyniki pomiarów cech morfologicznych, dokonanych na gametofitach pochodzących z kultury, opracowywano statystycznie. Do najnowszych prac tego typu na świecie należą studia McQueena [59] i Cronberga [13] w odniesieniu do *Sphagnum capillifolium* i *S. rubellum*. Metodę tę stosowała też Agnew w swojej pracy nad taksonami sekcji *Cuspidata* [za: 65], Rahman [74] studiujący zmienność *S. subsecundum* oraz Lane [53], która opracowała kilka gatunków z różnych sekcji. W Polsce kulturę torfowców z sekcji *Sphagnum* prowadziła Melosik [66]. Jednak, jak podkreśla McQueen [65], ustalenie warunków prowadzenia takiej kultury dla *Sphagnum* jest w dalszym ciągu na etapie eksperymentów i trudno wyprowadzać wnioski ogólniejszej natury co do optymalnych warunków, w jakich powinna być ona prowadzona. Każdy z badaczy, podejmujących studia nad zmiennością torfowców na podstawie materiału hodowlanego, ustalał – w celu uzyskania tego materiału – różny model eksperymentu.

Szereg doświadczeń nad torfowcami pozyskiwanymi z kultury (m.in. *Sphagnum magellanicum*) opracował Rudolph [75]. Stosował on różne natężenie światła oraz temperaturę. Kulturę prowadził w pojemnikach specjalnie do tego celu zaprojektowanych. Prace te służą jednak badaniom nad chemizmem torfowców, a nie rozwiązywaniu problemów taksonomicznych rodzaju *Sphagnum* z uwzględnieniem morfologii roślin. Model proponowany przez Rudolpha [75] zasługuje to mimo na uwagę, ponieważ uzyskane w warunkach szklarniowych przyrosty roślin w największym stopniu przypominają te, które pozyskiwane są z naturalnego środowiska. Kultura prowadzona w warunkach szklarniowych (według modelu Melosik, por. Tab. 1) wbrew powszechnym oczekiwaniom nie prowadzi do uzyskania torfowców charakteryzujących się mniejszym zakresem zmienności w odniesieniu do cech kluczowych, a wręcz przeciwnie, zakres tej zmienności jest jeszcze większy niż ten obserwowany w warunkach naturalnych [66].

Tabela 1 przedstawia parametry stosowane do tej pory w badaniach taksonomicznych: światła, roztworu którym podlewano rośliny, a także czas trwania kultury torfowców.

W ostatnich latach niektórzy autorzy, w celu rozszerzenia zakresu cech tradycyjnie uwzględnianych w praktycznej taksonomii, prowadzą badania nad izoenzymami w grupie *Bryophyta*. Studia nad polimorfizmem białkowym metodą elektroforezy dają najlepszą możliwość zmierzenia zmienności na poziomie najbliższym poziomowi DNA [73]. Jednak prace te w odniesieniu do *Bryophyta* wciąż są jeszcze na etapie początkowym. Jak podają Stoneburner i in. [80]

Tabela I Media, intensywność światła, temperatura i czas trwania hodowli *Sphagnum* (wg Mc Queena [65], zmienione)
Table I Media, light intensity, temperature and duration of some common garden cultivation (Mc Queen [65], modified)

Badacz	Rahman [74]	Lane [53]	Mc Queen [65]	Melosik 1993 mscr
Media	$H_2O_{dest.}$	woda z jeziora	Boatman & Lark [9] $H_2O_{dest.}$	$H_2O_{dest.}$
Światło	warunki szklarni	warunki szklarni	30–140 uE $m^{-2}s^{-1}$ warunki szklarni	warunki szklarni
Temperatura	21–25°C	20–30°C	20–25°C	18–25°C
Czas trwania (w miesiącach)	2–12	3–5	9–12	7–3

badania prowadzone były na gatunkach należących tylko do 6 rodzin (w 5 rzędach), co stanowi 0.1 % ogółu znanych nauce rodzin *Bryophyta*. Autorzy ci oceniają, że studia nad izoenzymami obejmowały zwykle mniej niż 10 loci genowych. Jednym z najczęściej badanych systemów enzymatycznych są peroksydazy (PER) należące do klasy oksydoreduktaz.

Gatunki rodzaju *Sphagnum* analizowane były pod względem trzech układów izoenzymatycznych (EST, ACP, PER) przez Danielsa [24, 25, 26], a pod względem czterech takich układów (ACP, PER, PGI, AAT) przez Cronberga [13]. Prace te miały na celu badanie podobieństw białkowych (izozymów) w aspekcie taksonomicznym. Obecnie jednak wartość prac Danielsa [24, 25, 26] jest kwestionowana z uwagi na niewłaściwy dobór enzymów, metod, a także genetyczną interpretację [90]. Szczegółowe studia nad peroksydazami, m.in. *S. magellanicum*, przeprowadzili również Matlok i in. [57]. Autorzy ci zwracają uwagę na duży polimorfizm fenotypowy peroksydaz ujawniający się u osobników klonalnych *Sphagnum* w różnych warunkach hodowli. Konkludują więc, że interpretacja uzyskanych wyników musi być przeprowadzona z ostrożnością. Jak podkreśla Rudolph [76] ostrożność tą powinna być podyktowana faktem, że aktywność peroksydaz zmienia się podczas różnicowania się komórek i rozwoju rośliny. Krzakowa [50] wskazuje jednak, że peroksydazy mogą służyć jako dobry marker w badaniach genetycznych i taksonomicznych. Prace nad peroksydazami u *Sphagnum magellanicum* prowadził również Tushek [85], u *S. palustre* – Krzakowa i in. [51], natomiast u *S. magellanicum*, *S. palustre* i S. *centrale* Melosik [66]. Międzypopulacyjną zmienność peroksydaz u *S. girgensohnii* Russ. studiowali Krzakowa i in. [52]. Próby nad innymi izoenzymami (dehydrogenaza glutaminianowa) u *Sphagnum* podejmowali Jacubowski i Rudolph [49].

Jak zaznacza jednak Wyatt [89], przytaczając słowa Fergusona, elektroforeza może wykazać różnice między badanymi próbami, jeśli one istnieją, nie może jednak jednoznacznie pokazać identyczności protein. Wyatt [89] wskazuje również na pewne ograniczenia wynikające z zastosowanych metod badawczych (odpowiednie techniki barwienia) i stąd badanie tylko niektórych loci genowych. Nie wiemy również na ile wykrywane przez nas różnice w proteinach odzwierciedlają istotne różnice z punktu widzenia specjacji.

Dla celów taksonomii studiowano również barwniki zawarte w ścianie komórkowej *Sphagnum* [7]. Cecha ta sama w sobie nie jest jednak wystarczająca dla rozróżniania gatunków.

Trudności w klasyfikacji torfowców były również inspiracją dla podjęcia badań cytologicznych, a w szczególności studiów nad chromosomami. Prace takie zapoczątkowali m.in. Bryan [11] i Holmen [47], a kontynuowali m.in. Anderson [1], Newton [67] i Fritsch [42]. W ostatnim czasie obszerne omówienie wyników badań cytologicznych przedstawiła Newton [68]. Bryan [11] podaje, iż u *Sphagnum* podstawową i niezwykle stałą liczbą chromosomów jest n = 19

lub rzadziej n = 38. Jednak wykorzystanie samej tylko liczby chromosomów, dla rozróżniania taksonów, jest ograniczone – 5 gatunków europejskich jest reprezentowanych zarówno przez formy z pojedynczym jak i podwójnym garniturem chromosomów [68].

Przyjmuje się, że n = 19 i n = 38 odpowiadają odpowiednio stanowi haploidalnemu i diploidalnemu. Niektórzy autorzy uważają jednak, że osobniki n = 19 są paleopoliploidami [67 i 68]. Duża liczba chromosomów oraz obecność specyficznych, małych m-chromosomów stawia *Sphagnum* na unikatowej pozycji w stosunku do innych mchów, dla których n = 5, 6 lub 7 [68]. Jak sugeruje Newton [68], obiecujące wyniki, które rzuciłyby pewne światło na pozycję filogenetyczną *Sphagnum* mogłyby przynieść prace nad transpozonami, izolacja kompleksów synaptonemalnych i zastosowanie techniki prążków C-Giemsy. Autorka ta ocenia, iż dotychczas posiadamy dane cytologiczne w odniesieniu do 20.5–41% gatunków głównie z półkuli północnej i postuluje przeprowadzenie prac cytogenetycznych nad gatunkami *Sphagnum* z obszarów tropikalnych.

Wykorzystanie innych kryteriów, takich jak na przykład reproduktywna izolacja, stosowana przez zwolenników biologicznej koncepcji gatunku, napotyka w odniesieniu do studiowanych taksonów na poważne ograniczenia. Nasze wiadomości dotyczące biologii reprodukcji (np. jakie odległości pokonuje plemnik czy zarodnik, a tym samym na ile limitowany jest przepływ genów, częstość występowania osobników z anterydiami i z archegoniami, możliwość samozapłodnienia w przypadku gatunków jednopiennych) wciąż jeszcze, mimo podejmowanych, w tych kwestiach wstępnych badań [9, 14, 31, 44, 61, 62] – są niekompletne. Dotychczasowe prace wskazują [62], że odległości, na jakie odbywa się przepływ genów są krótkie. Stąd Wyatt [89] sugeruje, iż istnieje wobec tego możliwość genetycznego różnicowania się między izolowanymi klonami jednego morfologicznego gatunku.

Część briologów próbuje zastosować w badaniach nad rodzajem ewolucyjną koncepcję gatunku, nie podając jednak bliższych szczegółów interpretacyjnych. Daniels i Eddy [27] przedstawiają gotowy model możliwych filogenetycznych powiązań w obrębie europejskich gatunków rodzaju *Sphagnum*, nie precyzując jednak sposobów dochodzenia do takiego obrazu. Prawdopodobnie w pracy tej posługiwano się subiektywnymi metodami oceny morfologicznego podobieństwa [63]. Interesującą próbą wyjaśnienia związków filogenetycznych między sekcjami torfowców jest praca Szafrana [82]. Autor ten, wykorzystując cechy morfologiczno–anatomiczne i klasyfikując je jako prymitywne lub zaawansowane, proponuje inny układ sekcji niż ten, który jest ogólnie przyjęty przez większość autorów. W odniesieniu do rodzaju *Sphagnum* brak jest na razie opracowanego kladogramu wzorowanego na zasadach zaproponowanych przez Henniga [45]. Wynika to prawdopodobnie z faktu jeszcze niedostatecznego zbadania, pod względem briologicznym, całych kontynentów, takich np. jak Ameryka Południowa. Dla tych obszarów opisuje się nowe gatunki z nieznanych dotąd sekcji [20]. Nawet dla Europy, która uchodzi za kontynent najlepiej florystycznie zbadany, w dalszym ciągu opisuje się nowe gatunki *Sphagnum* [35, 36, 38, 39]. Brak całościowej wiedzy o rodzaju stawia pod znakiem zapytania podstawową zasadę taksonomii filogenetycznej. Zasada ta głosi, że taksony powinny być monofiletyczne (w sensie zaproponowanym przez Henniga [45]). Ponadto przy tak wycinkowej wiedzy, ocena czy dana cecha jest apomorficzna czy plezjomorficzna, który to krok jest konieczny przy konstrukcji kladogramu, wciąż jeszcze jest niepewna. Podobnego zdania jest McQueen [63].

Z punktu widzenia taksonomii na uwagę zasługują również prace prowadzone nad ekologią mikrosiedlisk i zawartością makroelementów u różnych gatunków torfowców. W Polsce prace te prowadzi Wojtuń [m.in. 87, 88], na świecie m.in. Pakarinen, Tolonen [70, 71], Aulio [5, 6], Clymo, Hayward [12]. Studia te potwierdzają, że większość gatunków *Sphagnum* zajmuje wąskie nisze ekologiczne (przynajmniej w części swojego zasięgu geograficznego) ograniczone takimi parametrami, jak na przykład: poziom wody, odczyn pH czy koncentracja poszczegól-

nych jonów. W ostatnim czasie ukazało się kilka prac wskazujących na ścisłą zależność pomiędzy morfologią torfowców, a warunkami siedliskowymi [m.in. 77].

Podsumowując – kryterium morfologiczne, przyjmowane jako podstawowe w koncepcji gatunku u *Sphagnum* i innych *Bryophyta*, w największym stopniu spełnia wymogi praktycznej taksonomii. Na obecnym etapie wiedzy istnieje jednak potrzeba dalszego pogłębienia informacji z zakresu morfologii o dane z innych dyscyplin naukowych, np. fitochemii (poprzez wykorzystanie białek dla celów taksonomii, a także metabolitów wtórnych, np. fenoli).

Taka klasyfikacja fenetyczna, oparta na podobieństwach i różnicach między roślinami, z wykorzystaniem informacji z różnych dyscyplin naukowych (biochemicznych, cytologicznych, strukturalnych, ekologicznych i in.) i przy zastosowaniu różnych metod badawczych, pozwoliłaby na stworzenie systemu o większej prognostyczności.

Odrębną kwestią (wyjściową dla podjęcia zaawansowanych prac taksonomicznych) jest uściślenie metod pozyskania materiału do badań. Zbiór roślin z warunków naturalnych, rosnących bardzo blisko siebie, daje nam bez wątpienia większe szanse studiowania osobników należących do jednego taksonu. Z uwagi jednak na przewagę rozmnażania wegetatywnego nad generatywnym, nie wiemy czy badamy klon, czy produkt więcej niż jednej spory. Użycie izoenzymów lub radioaktywnie znakowanych spor mogłoby pomóc w rozwiązaniu tego problemu.

LITERATURA

[1] Anderson L. E. 1980. Cytology and reproductive biology of mosses W: R. J. Taylor, A. E. Lewiton (red.), *The mosses of North America*, San Francisco, California ss. 37–76.

[2] Andrews A. L. 1941. Notes on the Warnstorf *Sphagnum* herbarium III. The subgenus *Inophloea* in South America. *Bryologist* **44**: 155–159.

[3] Andrus R, E. 1980. *Sphagnaceae* (Peat moss Family) of New York Stat W: R. S. Mitchell (red.), *Contributions to a Flora of New York State III. Bull. N. Y. St. Mus.* **442**: 1–89.

[4] Andrus R. E. 1987. Nomenclatural changes in *Sphagnum imbricatum* sensu lato. *Bryologist* **90**(3): 217–220.

[5] Aulio K. 1980. Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. I. A multivariate summarization of the mineral element composition of 13 species from an ombrotrophic raised bog. *Ann. Bot. Fennici* **17**: 307–314.

[6] Aulio K. 1982. Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. II. Intra – and interspecific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. *Ann. Bot. Fennici* **19**: 93–101.

[7] Bendz G., Martensson O., Nilsson E. 1967. Moss pigments. On the Pigmentation of *Sphagnum* Species. *Bot. Notiser* **120**: 345–354.

[8] Bjorkback F., Norling L. 1984. Discriminant analysis of stem – and branchleaf variation in *Sphagnum subfulvum* Sjörs and *S. subnitens* Russow & Warnst. *Lindbergia* **10**: 169–174.

[9] Boatman D. J., Lark P. M. 1971. Organic nutrition of the protonemata of *Sphagnum papillosum* Lindb., *S. magellanicum* Brid., and *S. cuspidatum* Ehrh. *New Phytol.* **70**: 1053–1059.

[10] Boros A., Jarai-Komlodi M. 1975. An Atlas of Recent European Moss Spores. Akademiai Kiado, Budapest, ss.465.

[11] Bryan V. S. 1955. Chromosome studies in the genus *Sphagnum*. *Bryologist* **58**: 16–39.

[12] Clymo R., Hayward P. M. 1982. The ecology of *Sphagnum*. W: A. J. E. Smith (red.), *Bryophyte ecology*. Chapman and Hall, London. ss. 229–289.

[13] Cronberg N. 1989. Patterns of variation in morphological characters and isoenzymes in populations of *Sphagnum capillfolium* (Ehrh.) Hedw. and *S. rubellum* Wils. from two bogs in southern Sweden. *J. Bryol.* **15**: 683–696.

[14] Cronberg N. 1989. Reproductive biology of *Sphagnum*. Introductory Thesis (in press).

[15] Crum H. A. 1980. A guide to the identification of Mexican Sphagna. *Contr. Univ. Michigan Herb.* **14**: 25–52.

[16] Crum H. A. 1984. North American Flora. *Sphagnopsida ,Sphagnaceae* **2** (11), New York Botanical Garden, New York, ss. 181.

[17] Crum H. A. 1984 Two new species of *Sphagnum* from Costa Rica. *Cryptogamie, Bryol. Lichenol.* **5**(3): 293–297.

[18] Crum H. A. 1985. New Sphagna from Brazil. *Cryptogamie, Bryol. Lichenol.* **6**(2): 181–184.

[19] Crum H. A. 1986. *Sphagnaceae* W: G. S. Mogensen (red.) *Illustrated Moss flora of Arctic North America and Greenland. Meddelelser om Gronland, Bioscience* **18:** ss.61.

[20] Crum H. A. 1990. *Sphagnum inretorum*, a New Species in a New Section from Bolivia. *Bryologist* **93**(3): 283–285.

[21] Crum H. A. 1992. Miscellaneous Notes on the Genus *Sphagnum*. 3. New Species from Brazil. *Bryologist* **95**(4): 419–429.

[22] Crum H. A. 1993. Progress toward understanding *Sphagnum* section *Sphagnum* in Brazil. *Advances in Bryology* **5**: 9–29.

[23] Crum H. A. 1994. *Sphagnaceae* W: A. Bruce (red.),

Moss flora of Central America Part. 1 Sphagnaceae-Calymperaceae. Missouri Botanical Garden, ss. 242

[24] DANIELS R. E. 1982. Isozyme variation in British populations of *Sphagnum pulchrum* (Braithw.) Warnst. *J. Bryol.* **12**: 65–76.

[25] DANIELS R. E. 1985. Isozyme variation in populations of *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* from Britain and Finland. *J. Bryol.* **13**: 563–570.

[26] DANIELS R. E. 1985. Isozyme variation in Finnish and British populations of *Sphagnum compactum*. *Ann. Bot. Fennici* **22**: 275–279.

[27] DANIELS R. E, EDDY A. 1985. Handbook of European Sphagna Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon ss. 262.

[28] DIRKSE G. M. 1985. *Sphagnum* sect. *Subsecunda* in Nederland Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Leersum. RIN-rapport 85/2: 1–28.

[29] EDDY A. 1985. A revision of African *Sphagnales*. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* **12**(3): 77–162.

[30] EDDY A. 1977. A *Sphagnales* of tropical Asia. *Bull. Br. (Nat. Hist.) Bot.* **5** (7): 357–445.

[31] FABRE M. C. 1987. Etude de l'archegone de *Sphagnum palustre*. I. Le gamete femelle et la fecondation. *Can. J. Bot.* **65**: 2233–2242.

[32] FLATBERG K. J. 1984. A taxonomic revision of the *Sphagnum imbricatum* complex. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* **3** ss.80

[33] FLATBERG K. I. 1986. Taxonomy of crispate morphotypes in *Sphagnum* sect. *Subsecunda*. *Lindbergia* **11**: 99–113.

[34] FLATBERG K. I. 1987. Taxonomy of *Sphagnum majus* (Russ.) C. Jens. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* **2**: 1–42.

[35] FLATBERG K. I. 1988. *Sphagnum troendelagicum* sp. nov. (sect. *Cuspidata*). *Lindbergia* **14**(1): 33–39.

[36] FLATBERG K. I. 1988. *Sphagnum skyense* sp. nov. *J. Bryol.* **15**: 101–107.

[37] FLATBERG K. I. 1988. Taxonomy of *Sphagnum annulatum* and related species. *Ann. Bot. Fennici* **25**: 303–350.

[38] FLATBERG K. I. 1988. *Sphagnum viridum* sp. nov., and its relation to *S. cuspidatum*. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* **1**: 1–64.

[39] FLATBERG K. .I. 1993. *Sphagnum rubiginosum* (sect. *Acutifolia*) sp. nov. *Lindbergia* **18**(2): 59–70.

[40] FLATBERG K. I. 1993. *Sphagnum olafii* (Sect. *Acutifolia*), a new peat-moss from Svalbard. *J. Bryol.* **17**: 613–620.

[41] FLATBERG K. I. 1994. *Sphagnum tundrae*, a new species in Sect. *Squarrosa* from the Arctic. *Lindbergia* **19**: 3–10.

[42] FRITSCH R. 1991. Index to bryophyte chromosome counts. *Bryophytorum Bibliotheca* **40** ss. 285.

[43] GERDOL R. 1987. Discrimination of *Sphagnum* sect. *Acutifolia* based on a quantitative expression of stem-leaf forms. *Lindbergia* **13**: 150–154.

[44] GOODE J. A., STEAD A. D., DUCKETT J. G. 1993. Experimental Studies of Protonemal Morphogenesis in *Sphagnum*. The role of growth regulators and the Cytoskeleton. *Advances in Bryology* **5**: 129–151.

[45] HENNING W. 1966. Phylogenetic Systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, ss. 263.

[46] HILL S. 1976. A critical assesment of the distinction between *Sphagnum capillaceum* (Weiss) Schrank and *S. rubellum* Wils. in Britain. *J. Bryol.* **9**: 185–191.

[47] HOLMEN K. 1955. Chromosome numbers of some species of *Sphagnum*. *Saertruk at Botanisk Tridsskrift* **52**: 37–42.

[48] ISOVIITA P. 1966. Studies on *Sphagnum* L. I. Nomenclatural revision of the European taxa. *Ann. Bot. Fennici* **3**: 199–264 (Reprint).

[49] JACUBOWSKI S., RUDOLPH H. 1989. Glutamate dehydrogenase in *Sphagnum* Species. *Journ. Hattori Bot. Lab.* **67**: 395–398.

[50] KRZAKOWA M. 1991. Peroksidases in genetic and taxonomic investigations W: J. LOBARZEWSKI, H. GREEPIN, C. PENEL, Th. GASPAR (red.), *Biochemical, Molecular and Physiological Aspects of Plant Peroxidases*, University of Geneva, ss. 15–20.

[51] KRZAKOWA M. MELOSIK I., WOJTUŃ B. 1991. Genetic variability in natural populations of *Sphagnum palustre* L. (Abstract) *American Journal of Botany* **78** (6, Supplement): 6–7.

[52] KRZAKOWA M., KLAMA H., WOJTUŃ B. 1992. Interpopulation peroxidase variability in *Sphagnum girgensohnii* Russ. *J. Bryol.* **17**: 27–33.

[53] LANE D. M. 1981. Variation in certain taxa of *Sphagnum* from the Atlantic Coastal Plain. *Journ. Hattori. Bot. Lab.* **49**: 169–245.

[54] LANGE B. 1982. Key to northern boreal and arctic species of *Sphagnum*, based on characteristics of the stem leaves. *Lindbergia* **8**: 1–29.

[55] LANGE B. 1984. *Sphagnum* in Greenland, Svalbard, Iceland and the Faroes. *Lindbergia* **10**: 133–158.

[56] LUBLINER-MIANOWSKA K. 1957. Torfowce. PWN Warszawa, ss. 128.

[57] MATLOK J., KRZAKOWA M., RUDOLPH H. 1989. Peroxidase patterns in bryophytes, a critical evaluation. *Journ. Hattori Bot. Lab.* **67**: 407–416.

[58] MCQUEEN C. B. 1985. A Technique for raising and maintaining cultures of *Sphagnum* from spores. *Evansia* **2**(1): 15–16.

[59] MCQUEEN C. B. 1985. Patterns of variation in *Sphagnum capillifolium* sensu lato. *Bryologist* **88**(3): 255–262.

[60] MCQUEEN C. B. 1985. Spore morphology of four species of *Sphagnum* in section *Acutifolia*. *Bryologist* **88**(1): 1–4.

[61] MCQUEEN C. B. 1988. Growth and development of *Sphagnum subtile* protonemata. *Evansia* **5**(2): 17–21.

[62] MCQUEEN C. B. 1988. Spatial pattern and gene flow distances in *Sphagnum subtile*. *Bryologist* **88**(4): 333–336.

[63] MCQUEEN C. B. 1989. Species concepts and taxonomic practices in the genus *Sphagnum* W: T. HERBEN, C. MCQUEEN (red.), *Proceedings of the Sixth Meeting of the Central and East European Bryological Working Group (CEBWG), Liblice, Czechoslovakia. 12–16 September 1988, Bot. Inst. Czechoslov. Acad. Scien.*, Pruhonice, ss. 232–239.

[64] McQUEEN C. B. 1989. A biosystematic study of *Sphagnum capillifolium* sensu lato. *Bryologist* **92**: 1–24.

[65] McQUEEN C. B. 1991. Laboratory and Greenhouse Cultures and the Experimental Taxonomy of *Bryophytes. Advances in Bryology* **4**: 103–120.

[66] MELOSIK I. 1993. Systematic and phytogeographical studies of three peat mosses taxa *Sphagnum* section – *Sphagnum centrale* C. Jens., *S. magellanicum* Brid., *S. palustre* L. – based on specimens from Poland. Ph. D. Thesis. University of A. Mickiewicz, Poznań, mscr, ss. 106 + aneks [in Polish].

[67] NEWTON M. E. 1984. The cytogenetics of bryophytes. W: A. F. DYER, J. G. DUCKETT (red.), *The experimental Biology of Bryophytes*, London, Academic Press ss. 65–96.

[68] NEWTON M. E. 1993. Cytogenetics of *Sphagnum. Advances of Bryology* **5**: 61–78.

[69] NYHOLM E. 1969. Illustrated Moss Flora of Fennoscandia II, *Musci* 5. The Botanical Society of Lund, Lund Sweden, ss. 407–647.

[70] PAKARINEN P. 1978. Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in southern Finnish raised bogs. *Ann. Bot. Fennici* **15**: 155–26.

[71] PAKARINEN P., TOLONEN K. 1977. Nutrient contents of *Sphagnum* mosses in relation to bog water chemistry in northern Finland. *Lindbergia* **4**: 27–33.

[72] PILOUS Z. 1971. *Bryophyta*, Mechorosty *Sphagnidae* – Mechy raselnikove. Flora CSSR Rada C, svazek 1. Ceskoslovenske Akademie Ved, Praha, ss. 412.

[73] PRUS-GŁOWACKI W. 1982. Badania nad zmiennością genetyczną w klasach wiekowych naturalnie odnawiającej się populacji sosny (*Pinus silvestris* L.) *Wyd. Nauk. UAM.*, Poznań, Ser. *Biologia* **24**: 5–88.

[74] RAHMAN S. M. A. 1972. Taxonomic investigations on some British SPHAGNA I. *Sphagnum subsecundum* sensu lato. *J. Bryol.* **7**: 169–179.

[75] RUDOLPH H. 1977. 15 Jahre Kultur von Sphagnen unter definierten Bedingungen: eine Tbersicht tber Resultate, Probleme und Perspektiven. Congres International de Bryologie Bordeaux, 21–23 Novembre 1977, *Bryophytorum Bibliotheca* **13**, ss. 280–309.

[76] RUDOLPH H. 1990. Biochemical and physiological aspects of Bryophytes, W: H. D. ZINSMEISTER, R. MUES (red.), *Bryophytes their chemistry and chemical taxonomy*. Proceedings of the Phytochemical Society of Europe ss. 227–252.

[77] SASTAD S. M., FLATBERG K. I. 1994. Leaf size and shape in the *Sphagnum recurvum* complex: taxonomic significance and habitat variation. *J. Bryol.* **18**: 261–275.

[78] SNEATH P. H. A., SOKAL R. R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Company, San Francisco, ss. 453.

[79] STEERE W. C. 1958. Evolution and speciation in mosses. *Am. Nat.* **92**: 5–20.

[80] STONEBURNER A., WYATT R., ODRZYKOSKI I. J. 1991. Applications of Enzyme Electrophoresis to Bryophyte Systematics and Population Biology. *Advances in Bryology* 4, ss. 27.

[81] SUZUKI H. 1956. Studies on the *Palustria* Group of the Sphagna of Japan. *Jour. of Science of the Hiroshima University* B, **2**(7): 153–171.

[82] SZAFRAN B. 1946. Próba wyjaśnienia związku filogenetycznego między sekcjami torfowców. *Acta Soc. Bot. Polon.* **17**(2): 219–237.

[83] SZAFRAN B. 1957. Mchy (*Musci*) I, Flora Polska. Rośliny zarodnikowe Polski i Ziem Ościennych. PWN Warszawa, ss. 448.

[84] TALLIS J. H. 1962. The identification of *Sphagnum* spores. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* **4**(2): 209–213.

[85] TUSHEK R. 1979. Characterization of a peroxidase from *Sphagnum magellanicum. Phytochemistry* **18**: 1437–1439.

[86] WARNSTORF C. 1911. *Sphagnales – Sphagnaceae* (Sphagnologia Universalis). W: A. ENGLER (1844–1930). *Das Pflanzenreich. 51* W. Engelmann, Leipzig, ss. 546.

[87] WOJTUŃ B. 1989. Ecological properties of *Sphagnum* mosse's microsites on the Lower Silesia peat bogs. Ph. D. Thesis. University of Agriculture, Wrocław, mscr, ss. 95 [in Polish].

[88] WOJTUŃ B. 1993. Mineral content in *Sphagnum* mosses from ombrotrophic bogs of southwestern Poland: pattern in species and elements. *Acta Soc. Bot. Polon.* **62**: 3–4: 203–208.

[89] WYATT R. 1985. Species concepts in *Bryophytes*: Input from Population Biology. *Bryologist* **88**(3): 182–189.

[90] WYATT R., STONEBURNER A., ODRZYKOSKI I. 1991. Bryophyte Isozymes: Systematic and Evolutionary Implications W: D. E. SOLTIS (red.), *Isozymes in Plant Biology Discorides* Press Portland, Oregon, ss. 221–240.