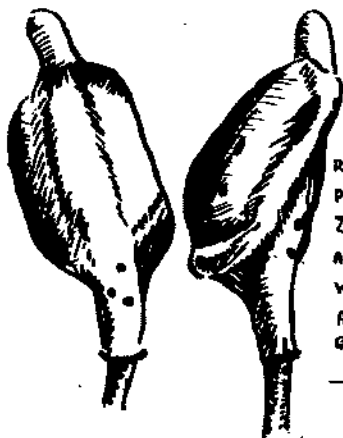


BUKBAUMIA

MEDEDELINGEN VAN DE
BRYOLOGISCHE WERKGROEP
VAN DE
NED. NAT. HIST. VER.

4e Jaargang No. 2/3
Juni 1950



RED. ADRES: W. MEIJER
PR. HENDRIKKADE 96
ZAANDAM, HOLLAND
ADM.: S. GROENHUIZEN,
WYTTENBACHSTR. 14
AMSTERDAM-O.
GEM. GIRO: (3550) G. 183

DE VOORJAARSEXCURSIE IN DWINGELO (1949)

door R.v.d.Wijk

Nadat de oorspronkelijk vastgestelde datum door omstandigheden onmogelijk was geworden, werd deze excursie gehouden op Zaterdag, 30 April, en Zondag, 1 Mei.

Het was mij een genoegen de deelnemers te kunnen ontvangen in mijn zomerhuisje "Calluna". Met enige moeite is het gelukt aan allen een geschikte rustplaats te verschaffen.

Gezien de grote afstand, die vrijwel alle deelnemers moesten afleggen, was de opkomst bevredigend te noemen. Ik mocht n.l. verwelkomen onze leden: Agsteribbe, Booy, Groenhuizen, Margadant, W.Reynders, Schimmel,

Sixma, Vergouw en van Borssum waalkes.

Na de aankomst, van sommigen op een boerewagen, werd direct begonnen met de inspectie van een greppel dicht bij "Calluna". In deze greppel groeide enige jaren geleden, vlak nadat ze "geschoond" was, het mos *Oligotrichum hercynicum* in grote hoeveelheden als pioniervegetatie op de afgestoken kanten. Thans hebben andere planten en van de mossen vooral *Polytrichum commune* haar verdrongen. Toch gelukte het aan agsterribbe nog enkele exemplaren den volke te tonen.

Opvallend groot was het aantal levermosjes, dat langs de steile kanten van de thans droge greppel groeide, terwijl ze bijna allemaal perianthen en sporekapsels droegen. Met name mag hiervan *Scapania nemorosa* genoemd worden. We vonden veel *Nardia* en hielden het eerst voor *N. scalaris*. Later is gebleken, dat vrijwel alles *Nardia geoscyphus* was. *Nardia scalaris* zat misschien wel helemaal niet in deze greppel, maar toch was het in elk geval aanwezig op een steil Noordhellinkje in de buurt, tezamen met *Scapania compacta*. Langs de greppelkant groeide ook veel *Cladonia verticillata*.

's Middags werd een tocht gemaakt door de beboste heeërzanden. Eerst over een stukje hei, toen door een vennetje en daarna over zandduinen met bos. In het heitje vonden we veel *Sphagnum molle* met de habitus van *compactum*. Verder groeide in een typisch *Ericetum* weer *Nardia geoscyphus*. In het vennetje zaten andere *Sphagnum*soorten temidden van opschietende stengels van *Narthecium*. Hier verzamelde Margadant van *Sphagnum recurvum* mooie mannelijke plantjes. In het bos vonden we tot onze grote verrassing de soort, die de naam aan ons blad gegeven heeft: *Buxbaumia aphylla*. De *Prodomus* vermeldt slechts één vindplaats in Friesland, verder liggen alle vindplaatsen in Gelderland of zuidelijker. Ook de groeiplaats was eigenaardig. In het bos zijn tijdens de bezetting vele schuilplaatsen gegraven voor de jongens van het dorp om zich 's nachts in te verbergen. Langs de rand van één van deze nu ingestorte kuilen vond Groenhuijzen vele kapsels. En zie, toen we er op gingen letten, vonden we 500 M. verder bij een dergelijke kuil opnieuw *Buxbaumia*.

Bij de Davidshoeve werd weer een mooie greppel bekeken. Hier zat veel *Pogonatum*, dat door ons voor *Pogonatum aloides* werd gehouden. Maar hier ontdekten we ook afwijkende planten, die later *Pogonatum urnigerum* bleken te zijn, zowel mannelijke planten met antheridiënbekertjes als vrouwelijke met kapsels. In massa groeide hier *Plectocolea crenulata*.

De tocht bereikte tenslotte de Staatsbossen, waar op afgestoken wegen de pionier *Oligotrichum hercynicum* in volle glorie en alleenheersend werd gevonden. De enigszins geelgroene kleur doet de zoden reeds direct onderscheiden van *Polytrichum piliferum*. Hier vonden we ook exemplaren met antheridiën. Kapsels werden ook thans niet aangetroffen.

In het bos zelf mochten we nog drie aardige vondsten doen. In de eerste plaats kapsel dragende exemplaren van *Dicranum rugosum* (-undulatum). In de tweede plaats het levermos *Diplophyllum obtusifolium* met broedkorrels en tenslotte nog een levermos n.l. *Orthocaulis kunzeanus*. Dit laatste mos is tot nu toe drie keer in ons land gevonden en wel in 1928 door Jansen en Wachter bij Loenen, dan in Mei '47 en Nov. '47 door Agsterribbe bij de Imbos en bij Laag-Soeren.

Hoewel ik mijn microscoop meegenomen had om 's avonds enkele dubieuze soorten op naam te kunnen brengen, lukte dit niet, want het sleuteltje was thuis gebleven. Alle ingenieuze pogingen om het kistje toch open te krijgen mislukten. Het gevolg was, dat we ons onderzoek dus tot de loupe moesten beperken. Maar het had nog een ander gevolg: in het donker gingen we op stap voor een fikse avondwandeling door denebossen en over de hei. Boven ons was de strakke, diep-donkere sterrenhemel, om ons de heilige stilte van de zachte geluiden der natuur. Zo sliepen we, thuisgekomen, verfrist en moe, spoedig in.

De volgende morgen stond een tocht naar de heide op het programma. "De heide" in het Geusingerveld, eigendom van Natuurmonumenten, dat met het Kraloërveld, aangekocht door de Staat, ongeveer 3000 ha beslaat en dat naar alle waarschijnlijkheid binnen afzienbare tijd het enige grote heideveld in Drente zal zijn, dat nog van de uitgestrekte Drentse heide

is overgebleven. De heide is bezaaid met prachtige vennen. Ons doel was het Droste-ven, bekend door zijn mooie Sphagnumvegetatie: magellanicum, papillosum, molluscum, cuspidatum enz. Hier in de buurt vonden we Campylopus brevopilus, een soort, die hier in prachtexemplaren groeide, voorzien van het typische glashaar, dat soms wel 400 M lang was. Vermoedelijk zal deze soort binnenkort uitsluitend in onze door Natuurmonumenten behouden heidevelden overblijven.

De tocht 's middags langs Oldengaerde en door de krentebossen van de Bork leverde niet veel nieuws op. Op Oldengaerde vonden we Isopterygium elegans, een mos, dat in het Noorden algemener schijnt te zijn dan tot nu toe werd aangenomen (ik vond het ook enige keren in Paterswolde).

Al met al was het een uitstekend geslaagd weekend, waarbij alle deelnemers behalve van de aardige vondsten, genoten hebben van Drente's landschap-schoon, van het wijde vergezicht op de heide, van de vennen, van de es met de eigenaardige toren op de achtergrond en van de zandduinen.

Ik zal de groep er gaarne nog eens ontvangen. Thans volgt nog een lijst van de gevonden soorten, gerangschikt naar de kwartierhokken van het IVON.

Afk. Vindplaatsen en terreinomschrijving IVON-hok, Dat.

A	Anserveld, Natuurmonument Geusingerveld, hoofdzakelijk heide (Callunetogenistetum), met enkele meer open of vochtige plaatsen.	K7-41-13, I
DAG	Greppel langs het weiland bij de Davidshoeve	K7-41-11, 30, I
DAP	Davidsplas, heiplas met uitgebreide Sphagnum- en Erica gordel.	K7-41-11, I
DV	Drosteveen, heiplas in A met Sphagnum en Erica-rand, maar smaller	K7-41-13, I
DZ	Dwingelderzand, zandverstuiving met dennenopslag	K7-31-33, 30, I
DZZ	Idem, Zuidelijke gedeelte.	K7-41-11, I

DZB	Dwingelderzand, berkenbosjes en andere loofbosjes bij "Calluna"	K7-31-33, 30 I
DZG	Dwingelderzand, greppels	K7-31-33, 30 I
IB	Israëlitische begraafplaats	K7-31-33, I
IH	Iheeder heitje (Bij "Welpenkamp") laag en vochtig terrein tussen dennenbossen met half dichtgegroeide veenputjes,	K7-31-33, I
LNW	Iheederzand, bebost met dennen, noordwestelijk deel.	K7-31-33, 30
IZW	Idem, zuidwestelijk gedeelte.	K7-41-II, 30
LNO	Idem, hoofdzakelijk het staatsbos.	K7-31-34, 30
IZO	Idem, zuidoostelijk deel met staatsbos.	K7-41-12, 30
N	Noormansdal (op excursie "Ansense veentje" genoemd)	K6-48-22, I
O	Oldegaerde, parkachtig landgoed	K6-38-43, I
P	Potteveen (dennenbos, weiland en greppels).	K6-38-44, I

Indien achter een soort geen letters staan, betekent, dat ze gevonden is in alle goed onderzochte kwartierhokken (K7-31-33³⁴, K7-41-II en 12, K6-38-44)

Hepaticae

Calyptogea	trichomanis DZG, IZO, A, P.
Cephalozia	bicuspidata DZG; var. lammersiana P.
C. connivens	DAP
C. media	DV
Cladopodiella	francisci DZ
Diplophyllum	albicans DZG, IZO, A.
D. obtusifolium	c. per. & gemm. IZW, IZO.
Gymnocolea	inflata DZG, DV.
Isopachus	bicrenatus DZD, IZO, A
Lepidozia	setacea DAP, DV
Lophocolea	bidentata DZB, DAG, IZO.
L. cuspidata	DZB.
L. heterophylla	DZB, IZO, LNO, P.
Lophozia	incisa. A.
L. ventricosa	DZD, LNO.
Nardia	geoscyphus DZG, IH, DAG, A, P.
N. scalaris	DZG, IZO.
Odontoschisma	sphagni A.

- Orthocaulis kunzeanus LNO, IZW.
 Pellia epiphylla DZG, DAG, P.
 Plectocolea crenulata DZG, DAG, greppel tussen
 DZZ en DAP.
 Pilidium ciliare DZ, LNO.
 Scapania compacta DZG (boven aan droog beschaduwd
 hellinkje), LNO (pad in staatsbos)
 S.nemorosa DZG (c.spor), LNO, IZW.

Mosci

- Amblystegium serpens IZW.
 Atrichum undulatum DZG, IZO, DAG, P
 Aulacomnium androgynum DZB.
 A.palustre IH, IZO, P.
 Brachythecium rutabulum DZB, DAG.
 B.salebrosum IZO.
 Bryum argenteum LNO.
 B.capillare DAG, LNO, P.
 Buxbaumia aphylla LNW, IZW.
 Campylopus brevipilus DAP, A.
 C.flexuosus IZO.
 C.fragilis IZO, DZB.
 C.pyriformis P
 Ceratodon purpureus
 Climacium dendroides P
 Dicranella cerviculata DAP, DV, P.
 Dicranoweisia cirrata DZB, LNO, IZO, P.
 Dicranum rugosum DZD, LNW, LNO, IZW, IZO c.spor.P
 D.scoparium (niet genoteerd in A).
 D.spurium IH, DAP, A, P.
 Ditrichum homomallum DZG.
 Drepanocladus fluitans IZO, DAP, DAG (drinkput) P
 Eurhynchium stokesii DZB.
 Funaria hygrometrica IZO (brandplek), P.
 Grimmia pulvinata IB.
 Hylocomium splendens DZB, IZO, LNO, P.
 Hypnum cupressiforme.
 Isopterygium elegans O.
 Leucobryum glaucum DZD, IH, IZO, P.
 Mnium hornum DZB, IZO, O, P.
 Oligotrichum hercynicum DZG, LNW. (krilwandén)
 Orthotrichum diaphanum O.
 Plagiothecium denticulatum DZB, IZO, P.

- Pleurozium schreberi
 Pogonatum aloides IZO, DAG, P.
 P.urnigerum DAG. (c.anther. & spor.)
 Pohlia nutans DZG, DZD, LNW, IZO, LNO, A, P.
 Polytrichum alpestre DV (c.arth.), N.
 P.commune DZG, DAG, P.
 P.formosum DZB; O.
 P.juniperium IZO, IZW, A, P.
 P.marginatum. IZW, DV, P.
 P.piliferum DZ, IZO, LNO, IZW, A, P.
 Pseudoscleropodium purum DZB, IZO, P.
 Racomitrium canescens: de Bork (K6-48-21)
 R.lanuginosum DV.
 Rhytidiadelphus squarrosus P
 Sphagnum compactum IH, DAP, DV.
 S.inundatum DZG.
 S.magellanicum IH, DAP, DV.
 S.molle IH, D.
 S.molluscum IH.
 S.obesum IH.
 S.palustre IH.
 S.papillosum IH, DV, N.
 S.plumulosum IH.
 S.recurvum DV, N.
 Tortula muralis P.

Lichenes

- Anaptychia ciliaris IB.
 Caloplaca murorum P
 Cladonia gracilis IZW, LNO.
 C.uncialis A
 C.silvatica DZ, IZW.
 C.verticillata DZ, DZZ, DZG.
 Cornicularia aculeata DZ, DZZ.
 Evernia prunastri DZB.
 Lecanora DZB.
 Parmelia physodes DZD.
 Peltigera sp.DAG.
 Rhizocarpon concentricum DZZ (grindsteentjes van
 helpaadjes)
 Stereocaulon sp.DZZ.

OVER DE PHYLOGENIE DER LEVERMOSSEN

door Jan Barkman

Onlangs verscheen een artikeltje van Miss M. Fulford (1948), waarin zij een aantal recente opvattingen over de evolutie van de levermossen in het kort de revue laat passeren, zonder hierin evenwel partij te kiezen. Het artikel is daardoor nogal on samenhangend, alhoewel nuttig als uittreksel en als literatuurbron. Volledig is het niet, en hier en daar is het wat oppervlakkig. Het is jammer, dat zij zoveel aandacht besteedt aan de afleiding der levermossen uit andere groepen en zo weinig diep en weinig gedocumenteerd ingaat op de evolutie binnen de groep zelf. Dit artikel hier uitvoerig te refereren is ondoenlijk; ten eerste is het immers zelf al een referaat, en ten tweede is het onderwerp te veel omvat t end om in kort bestek op verantwoorde wijze behan deld te kunnen worden. Ook ben ik langzamerhand steeds sceptischer geworden ten aanzien van de mogelijkheid om bij onze huidige kennis van zaken veel met zeker heid te zeggen omtrent de afleiding van de bryophyten uit andere groepen. In mindere mate geldt dit ook voor het traceren van mogelijke evolutielijnen binnen de musci. De hepaticae bieden in dit opzicht meer perspectieven. Ik wil mij daarom tot deze groep be perken en speciaal iets schrijven over het vraagstuk of wij de folieuze levermossen afgeleid moeten denken van de frondeuze, of omgekeerd, mij daarbij in hoofd zaak beperkend tot de Jungermanniales.

Fossielen zeggen ons hierover bitter weinig. Onze huidige kennis der fossiele bryophyten is als volgt:

Uit het hele Palaeo- en Mesophyticum zijn slechts ongeveer 15 levermossen en 2 bladmossen be schreven. Daarvan is meestal alleen de uitwendige vorm van het thallus overgebleven. Slechts van 9 hepaticae (5 palaeophytische en 4 mesophytische) zijn de celstructuur en de rhizoiden geconserveerd, slechts van één (Naiadita) de archegonieën en de sporophyt. De oudst bekende bryophyten zijn hepaticae uit het Boven-Carboon, n.l. 5 Hepaticites-soorten, die grote

gelijkenis met de recente Jungermanniales anacrogyna e vertonen, n.l. met Treubia, Fossombronia, Riccardia en Metzgeria. Alle recente typen van deze groep, tot de meest gedifferentieerde toe, kwamen dus toen al voor. Van de 2 eveneens uit het Boven-Carboon be schreven musci (Muscites polytrichaceus en M. Bert randi) is het lang niet zeker, of het wel musci zijn. Uit het Perm zijn geen bryophyten bekend. De eerst volgende fossielen duiken weer op in het Rhaeticum (boven-Trias), n.l. 2 hepaticae: Hepaticites solenot us (vgl. de recente Riccardia incurvata) en Naiadita lanceolata (vgl. Riella). Van het direct daarop vol gende Onder-Lias (Jura) zijn ook nog 2 hepaticae be kend, n.l. Hepaticites laevis (vgl. Pellia epiphylla) en H. globosus (vgl. Moerckia Flotowiana), maar ver der zijn uit het hele Mesophyticum geen hepaticae meer bekend, althans niet met thallusstructuur, zodat zij niet met recente vormen te vergelijken zijn. Ge noemde 4 soorten behoren, evenals de Carbonische he paticae, tot de Jungermanniales anacrogynae, uitge zonderd Naiadita, die in de buurt van de recente Sphaerocarpaceae staat. Alleen van Naiadita zijn voortplantingsorganen bekend. Musci ontbreken in het hele Mesophyticum. Zij treden eerst op in het Oud-Tertiair, tezamen met hepaticae fraai geconserveerd in barnsteen. Zowel deze musci als deze hepaticae be horen tot de hoogst ontwikkelde vormen, die wij thans kennen! In het Krijt kwamen dus zeker al bladmossen voor. Na een onderbreking in het Midden-Tertiair tre den in het Pliocen weer een aantal bryophyten op. In het Quartair groeit dit aantal geweldig aan: tot nu toe zijn fossiel uit het Quartair 250 spp. musci en 20 spp. hepaticae bekend, verreweg de meeste uit Europa, enkele uit N. Amerika en Siberië, uit de ande re werelddelen geen. Het is wel merkwaardig, dat in dit tijdperk de musci in aantal domineren, wat dus klopt met onze verwachting (mossen zijn steviger, dus beter fossiliseerbaar), in Palaeo- en Mesophyticum de verhouding juist omgekeerd is. Verdere onderzoekin gen zullen nodig zijn om uit te maken, of dit feit van werkelijke betekenis is. Behalve Naiadita leveren deze fossielen geen nieuwe morphologische gezichts punten op; wij zullen bij onze beschouwingen dus

vrijwel geheel moeten steunen op de vergelijking van recente vormen, hetgeen een factor van onzekerheid introduceert.

Als hoogst ontwikkelde thallophyten en laagst ontwikkelde Cormophyten nemen de mossen een tussenpositie tussen deze beide groepen in. Van de hogere Cormophyta (varenachtigen en zaadplanten) staat de evolutie nu wel in grote trekken vast; zij toont ons dat bij deze planten met generatiewisseling de gametofyt (aan het waterleven aangepast) steeds meer gereduceerd wordt, terwijl de sporofyt (aan het luchtleven aangepast) zich steeds verder ontwikkelt. Hiermee gaat gepaard, dat de planten steeds meer onafhankelijk worden van een waterig milieu. Bij de bryophyten is de gametofyt veel hoger ontwikkeld dan bij welke hogere cormophyt ook, en ongeveer even hoog als, of hoger dan de sporofyt der mossen. Dienovereenkomstig leiden de bryophyten een in wezen amphibisch leven. Trachten wij nu binnen de bryophyten reeksen op te stellen, dan zien wij, dat of de gametofyt gereduceerd wordt, maar de sporofyt ook (als we in de ene richting lezen), of dat de sporofyt zich meer en meer ontwikkelt, maar dan de gametofyt ook (als we in de andere richting lezen)! Deze beide theorieën worden aangeduid met resp. reductietheorie en progressietheorie ("upgrade theory"). Geen van beide theorieën is waarschijnlijk in deze vorm juist. Er zijn ook intermediaire en andere opvattingen.

Van de musci staan de Sphagnales en de Andreaeales het dichtst bij de hepaticae, van de laatste de (folieuze) Jungermanniales acrogynae (speciaal de Calobryaceae) het dichtst bij de musci, terwijl anderzijds de thalleuze Anthocerotales aan het andere einde van de levermossenreeks weer enige overeenkomsten bezitten met de Sphagnales! De reductietheorie leest in de richting: Bryales-Sphagnales, Andreaeales-Jungermanniales acrogynae, J. anacrogynae-Marchantiales-Anthocerotales, de progressietheorie omgekeerd. Daar de eerste vier dezer groepen folieus, de laatste drie frondeus zijn, zien wij dus dat ons vraagstuk, moeten wij de folieuze van de frondeuze hepaticae afleiden of omgekeerd, van veel verder strekkende betekenis is. Het heeft invloed op de vraag, welke bryofyt als het meest primitief is te beschouwen; het heeft invloed op de

vraag of we de bryophyten van draadvormige of van plaatvormige algentypen moeten afgeleid denken; en tenslotte heeft het invloed op de vraag of we Anthoceros als een levend fossiel van het voorlopertypeder varenachtigen (speciaal van de uitgestorven Psilophytales) mogen beschouwen of niet.

Allereerst moet iets gezegd worden over een merkwaardig levermos, *Naiadita lanceolata*. In 1939 ontdekte Harris de archegoniën en de sporofyt van dit reeds langer bekende fossiele waterlevermos uit het Boven-Trias van Engeland. Deze ontdekking is daarom zo belangrijk, omdat nog van geen enkel meso- of Palaeophytisch mos voortplantingsorganen bekend waren. Hun plaatsing in het systeem en vergelijking met recente soorten kon dus alleen geschieden op grond van gametofytenkenmerken.

Naiadita is een phylogenetisch belangrijke schakel en vertoont een serie hoogst interessante kenmerken. Hieronder volgt een korte beschrijving, ontleend aan Harris (l.c.):

Rechtopstaande, zelden vertakte, dunne, 1-3 cm. hoge stengels, uit een homogeen weefsel van langgerekte parenchymcellen opgebouwd. Rhizoiden onregelmatig over onderste en middendeel van de stengel verspreid, geotroop, éencellig, onvertakt, dunwandig, zonder locale verdikkingen. Bladeren transversaal aangehecht, in een 3/8 spiraal los verspreid langs de stengel, de onderste lijnvormig, de middelste lancetvormig, de bovenste rondachtig, alle gaafrandig met afgeronde top, eenlagig, zonder nerf, met grote, wijde, rechthoekige, dunwandige bladcellen, de randcellen kleiner. Bladeren groeien door middel van een topcel, die in één richting (naar de basis) cellen afsnoert. Celnet gerangschikt in regelmatige dwarsrijen. Elke stengel en tak eindigt in een trechter-trompetvormige broadbeker met een 1 cel dikke wand, een gelobde, soms tot aan de voet ingesneden rand, en éivormige gemmae, die tot een korte draad kiemen, welke ongemerkt in de stengel van de kiemplant overgaat. De bladeren van deze kiemplant komen overeen met de onderste bladeren van een volwassen plant. Antheridiën onbekend. Archegoniën talrijk, lateraal, verspreid langs de stengel, zittend,

rhizoiden, de gaafrandige, ongenerfde bladeren, de bladcelvorm, de verspreide, niet ingezonken archegoniën, de vormgelijkenis tussen perianthbladeren en gewone bladeren, het ontbreken van een seta en de bolvormige theca, die geen speciaal openingsmechanisme heeft. Het is niet mogelijk deze kenmerken alle als reducties in verband met het waterleven te willen verklaren, daarvoor zijn zij te typisch en te talrijk (Harris toont n.l. aan, dat het mos onder water moet hebben gegroeid). We hebben hier dus te maken met een primair watermos, wat ook blijkt uit vorm en ontwikkeling van archegoniën en sporophyt, die op een vorming onder water en een verspreiding van de sporen door het water wijzen. Datzelfde geldt van de recente waterbryophyten alleen voor Riella: de andere vormen hun sporen alleen op het droge en zijn dus geen echte waterplanten. Trouwens ook in morphologisch opzicht toont Riella onder de recente bryophyten de meeste overeenkomst met Naiadita. Harris maakt verder aannemelijk, dat Naiadita groeide op de bodem van ondiepe brak- tot zoetwaterplassen, die door verzoeting van bij regressie afgesnoerde zeelagunen ontstonden en van tijd tot tijd nog weer door de zee overstroomd werden. Dit is nu een ideale overgangsbiootop tussen zee- en zoetwater, en, waar wij algemeen aannemen, dat het mariene leven primair is en zich daaruit de zoetwaterorganismen ontwikkeld hebben, verder alle recente bryophyten zout, de meeste zelfs brak water mijden, is dit weer een argument te meer om in Naiadita het overgangstype tussen(zee)algen en (zoetwater) bryophyten te zien.

Van de recente bryophyten staan de Haplomitriaceae (Calobryaceae) het dichtst bij Naiadita als de enige orthotrope, bebladerde hepaticae, en zijn zelfs door hun 1/3 bladstand en door het ontbreken van broedbekers, misschien ook door het ontbreken van een perianth en van rhizoiden, primitiever dan Naiadita, maar daar staat tegenover, dat de terminale archegonia, de aanwezigheid van een seta, waardoor de theca uit de calyptra losbreekt, de opening door kleppen en de bispirale elateren alle op een hogere ontwikkeling wijzen. De Haplomitriaceae zijn evenwel in de volgende opzichten primitiever dan de overige acrogynae: de laterale, langs de stengel verspreide positie der

antheridia (acr.: aan bepaalde o takken), de betrekkelijk korte seta, waardoor de theca lang in de calyptra opgesloten blijft (seta bij Naiadita 0, bij de overige acrogynae lang), het feit, dat de 4 kleppen van de theca nog onvolledig zijn, er soms maar 2 of 3 zijn, of zelfs maar 1 lengtespleet (Naiadita: geen kleppen; acrogynae: 4 volledige kleppen) en tenslotte de één cel dikke thecawand (overige Jungermanniales meercellig).

DE PROGRESSIETHEORIE ("upgrade theory").

Deze theorie is opgesteld door Lotsy (1909) en uitgewerkt door Cavers (1911). Cavers neemt de volgende evolutiestadia in de gametophyt der bryophyten aan:

1. De plant bestaat uit een dichotoom vertakt thallus zonder aanhangsels: "Sphaero-riccia".
2. Ter bescherming van het vegetatiepunt ontwikkelen zich aan de onderzijde nabij de top slijmharen. De rand wordt gelobd: Pellia, Blasia.
3. De slijmharen verbreden zich tot ventrale schubben. De randlobben worden duidelijker: Fossombroonia.
4. Een middelnerf blijft over en wordt één liggende stengel met 3-kantige topcel. De randlobben differentiëren zich in longitudinaal aangehechte bladeren. Deze ondergaan een draaiing tot schuine insertie. De ventrale schubben worden bladachtig (amphigastrieën): Jungermanniales acrogynae.
5. De spruit richt zich op. De laterale bladeren komen dwars aangehecht te staan en worden gelijk aan de ventrale: Calobryum.
6. Het volgende, door Cavers niet vermelde stadium zou hij, indien hij Naiadita gekend had, waarschijnlijk daarin hebben laten bestaan, dat de 3-rijige bebladering overgaat in spiraalstand; tegelijk krijgt het blad een topcel, die evenwel nog slechts naar één kant cellen afsnoert: Naiadita.
7. De topcel wordt 2-snedig. Het blad differentieert

een verdikte rand en een nerf van toenemend gecompliceerde bouw: musci.

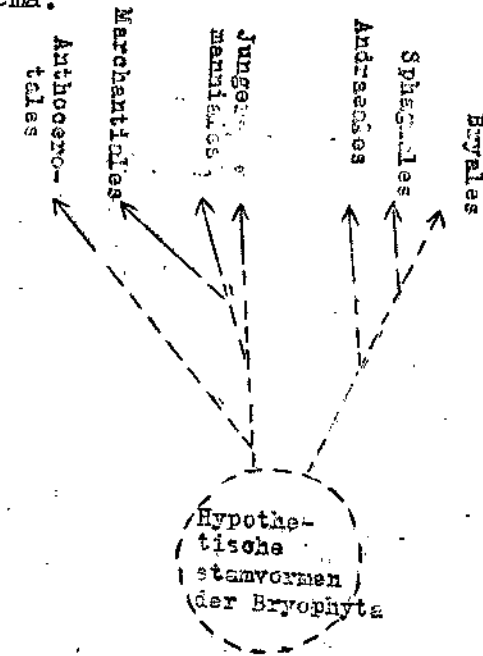
DE REDUCTIETHEORIE.

Deze theorie (uitgangspunt bijv. Archidium) neemt alle stadia in omgekeerde volgorde aan. Zij werd opgesteld door R. von Wettstein alleen, maar Verdoorn's classificatie der hepaticae (1932) is erop gebaseerd, evenals die van Evans (1939). Wettstein formuleert en argumenteert zijn standpunt als volgt:

"De bladmossen verschillen van de levermossen vooral door de sterkere ontwikkeling van het protonema, door de niet dorsiventraal gebouwde gametophyt (uitzonderingen bij afgeleide vormen), door het gedrag van de archegoniumwand tijdens de ontwikkeling van het sporogoon (calyptravorming), door het lang aanhoudende delingsvermogen van de deksel van het archegonium, alsmede door bouw en openingsmechanisme van het sporokapsel. De verschillen zijn in de meeste gevallen scherp. De volkomen homologieën en het bestaan van verwante vormen over en weer (Sphagnales en Andreaeales enerzijds, Haplomitriaceae anderzijds) doen zonder twijfel blijken, dat beide groepen phylogenetisch samenhangen, al gaat deze samenhang ook tot een verleden terug. Moeilijker te beslissen is de positie der beide groepen tot elkaar. Zoals op p. 288 ff. werd uiteengezet, berust de evolutie der Cormophyten als geheel op de geleidelijke reductie van de gametophyt: daarnaar te oordelen zouden de levermossen als de meest afgeleide groep beschouwd moeten worden. Voor die opvatting spreekt ook het feit, dat de afleiding van de levermossen van het bladmosstype geen moeilijkheden biedt, wel echter de omgekeerde afleiding, verder dat de schijnbaar zo eenvoudige gametophyt der levermossen niet oorspronkelijk, maar afgeleid is, dat er onder de levermossen vormen voorkomen, die blijk geven van duidelijke relaties met de Pteridophyten, terwijl dergelijke vormen onder de bladmossen ontbreken. Met genoemde opvatting laat zich ook rijmen, dat vormenreeksen, die zich vroeg van de Bryales afsplitsen zoals de Sphagnales en Andreaeales, derhalve typen, die relatief dicht bij de oorspronkelijke bladmossen staan, betrekkin-

gen met de levermossen tonen. Wij beschouwen dienovereenkomstig de levermossen als de meest afgeleide vormen, waarbij er met nadruk op gewezen wordt, dat zij niet van de recente bladmossen afgeleid kunnen worden, maar dat deze afleiding v. r. terug geschoven gedacht moet worden, en dat de musci in de ontwikkeling van afzonderlijke delen (sporogoon, blad) ver boven die vormen uitgegaan zijn, waarvan de afleiding kan plaats vinden."

Wettstein verduidelijkt dit door het onderstaande schema.

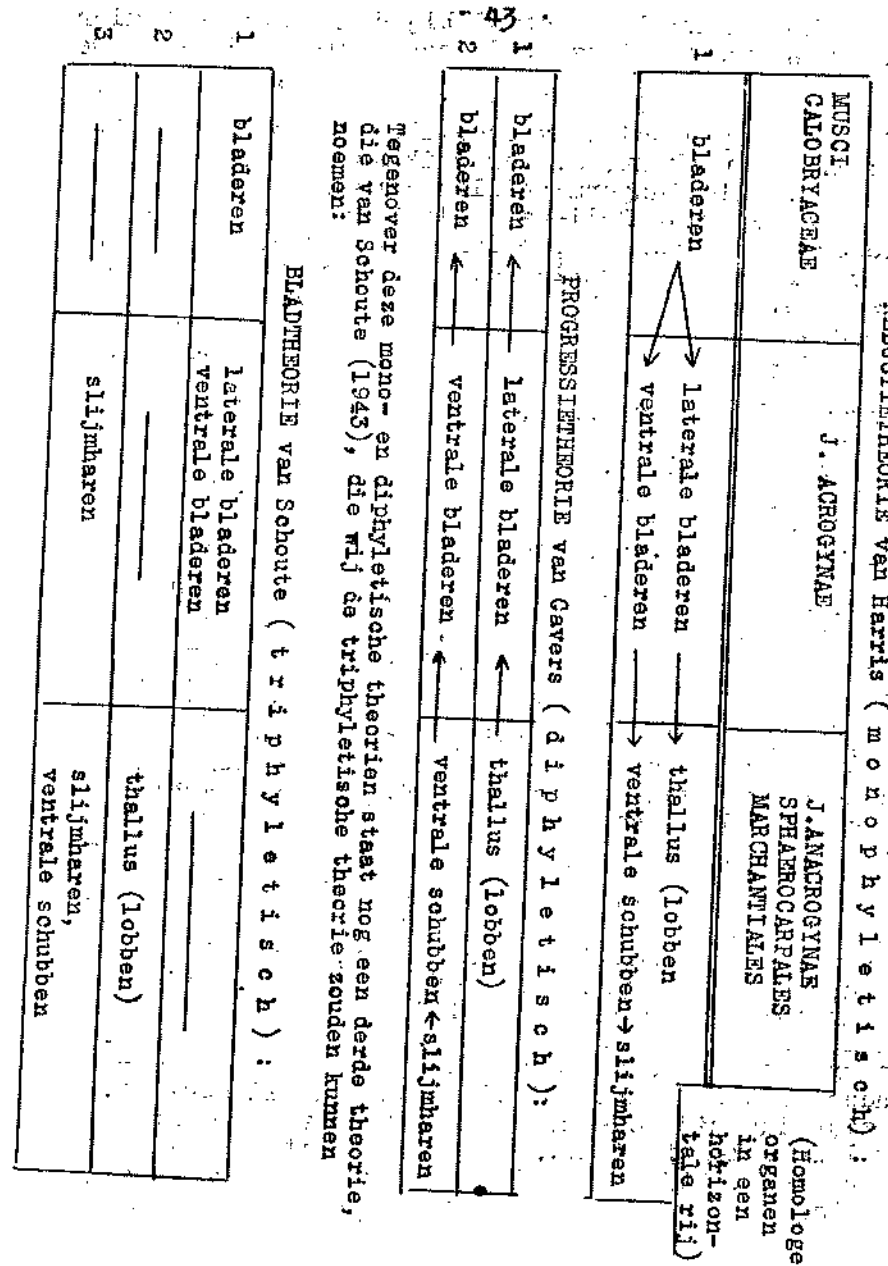


De reductietheorie leidt de thalleuze hepaticae (althans de Jungermanniales anacrogynae) van de folieuze hepaticae (de J.aerogynae) af, door reductie of versmelting van de bladeren. Zij leest dus bovenstaande reeks niet van 1 naar 7, maar van 7 naar 1. De meest extreme vorm van deze theorie vinden we bij Church (1919), die meent, dat ook de sporophyt der

bryophyten oorspronkelijk groen en zelfs vertakt en bebladerd was en direct in de grond wortelde ! De reductie zou hier sneller en verder zijn gegaan dan bij de gametophyt door de meer xerophytische levenswijze van de sporophyt. In deze opvatting zijn dus de sporophyten der Bryales en Anthocerotales met hun bladgroen, stomata en luchtholten primitiever dan die der Sphagnales en Jungermanniales bijv. Er is evenwel geen enkel bewijs voor zijn theorie, behalve de rudimentaire stomata van Sphagnum.

Zowel in de progressie- als in de reductie-theorie neemt Naiadita een intermediaire (zij het sterk excentrische) positie in. In geval wij dus Naiadita als uitgangspunt nemen, vertegenwoordigen wij een derde, intermediaire opvatting, die het dichtst staat bij de reductietheorie en daarmee de ontwikkeling 6 - 1 gemeen heeft, terwijl zij met de progressietheorie de ontwikkeling 6 - 7 deelt. Deze intermediaire opvatting huldigt blijkbaar Harris (1939) voor de hepaticae; Wij willen hem hier uitbreiden tot de musci. Beperken we ons voorlopig tot de hepaticae, dan vallen de intermediaire en reductietheorie samen. Hier zijn dus 2 theorieën, waarvan wij nu pro en contra in overweging zullen nemen. Reeds dadelijk doet zich een bezwaar tegen de progressietheorie voor: het uitgangspunt 1 is hypothetisch: Riccia heeft ventrale schubben, Sphaerocarpus slijmharen en een gelobde rand. Eigenlijk uitgangspunt is dus 2.

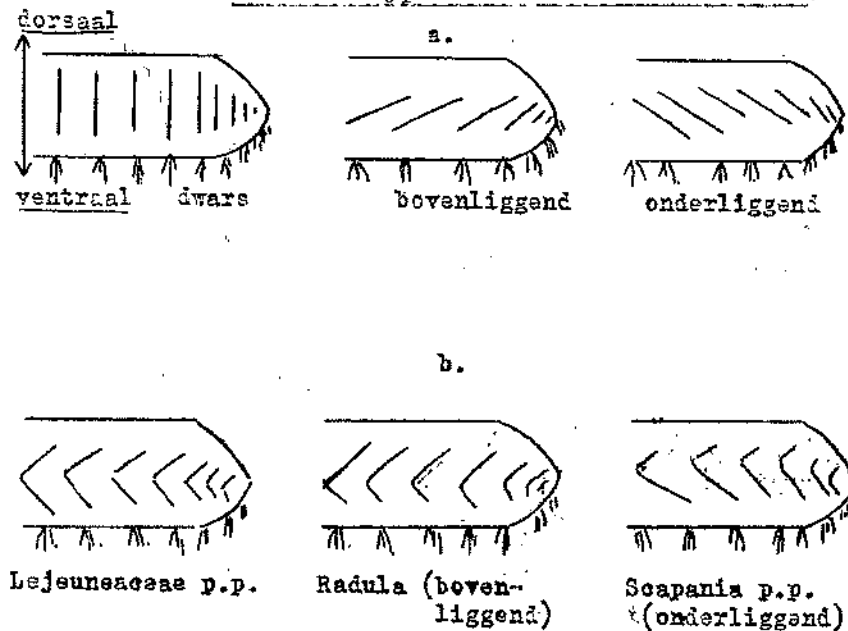
Volgens de progressietheorie zijn de 3 rijen bladeren der Calobryaceae, ofschoon gelijk gebouwd, niet homoloog: 2 rijen zijn n.l. ontstaan uit thalluslobben, de derde uit ventrale slijmharen. Volgens de reductietheorie zijn zij wel homoloog en hebben zich gedifferentieerd enerzijds in thalluslobben, anderzijds in ventrale schubben en slijmharen, zodat ook al deze vormen onderling homoloog zijn. Het volgende schema moge dit verduidelijken:



Hoe is nu de toestand bij de Hepaticae? Hier is het van groot belang op de ontogenie te letten. De Calobryaceae zijn zuiver radiaal gebouwd, alle overige Hepaticae zijn dorsiventraal en hebben aan hun hoofdas 3 morfologisch verschillende kanten ontwikkeld: 1. een rugkant, 2. een buikkant en 3. twee zijkanten. Alle Jungermanniales acrogynae (incl. de Calobryaceae) zijn folieus, alle Marchantiales en Anthocerotales thalleus, onder de J. anacrogynae, de Sphaerocarpaceae en enkele acrogynae treft men overgangen aan. De Marchantiales en Anthocerotales groeien door een groep van initiale cellen, de overige hepaticae door één topcel. Deze is bij de folieuze J. acrogynae (incl. Calobryaceae) en bij Treubia zuiver terminaal, bij de overige, alle min of meer thalleuze hepaticae iets naar de dorsale kant verschoven. De topcel is bij alle J. acrogynae (uitgezonderd Pleurozia) en bij de anacrogynae genera Treubia, Petalophyllum, Noteroclada en Fossombronia 3-kantig en snoert 3 segmentrijen af. Bij Pleurozia en de overige anacrogynae met dun thallus is hij wigvormig 2-kantig (op dw. drs. een verticale ellips) en snoert naar links en naar rechts cellen af, bij Pellia eindigt hij basaalwaarts niet in een punt, maar in een dwars geplaatst vlak en snoert ook in die richting cellen af. Bij de vormen met dik thallus (Pellia endiviaefolia, Moerckia, Pallavicinia, Monoclea) is de topcel 4-snedig en snoert behalve 2 laterale ook een dorsale en een ventrale celrij af. Elke cel vormt een segment. De oorspronkelijke celwanden vormen de hoofdsegmentwanden. Deze staan bij de folieuze hepaticae direct dwars op de lengteas, bij de thalleuze hepaticae vrijwel parallel aan de lengteas en verticaal. Zij ondergaan daar door zijdelingse groei van het thallus een draaiing naar buiten, meestal tot schuin, soms tot dwars toe (Petalophyllum). Bij Fossombronia en Noteroclada blijven zij vrijwel parallel aan de thallusrand lopen. De bladeren der J. acrogynae ontstaan nu parallel aan de hoofdsegmentwanden en wel in het apicale deel van elk segment. Zij zijn dus bij deze groep direct dwars geplaatst en wel in 3 lengterijen. Zij blijven dit ook bij de Calobryaceae. Bij de overige acrogynae ondergaan zij in verband met de liggende houding van de stengel

later een verschuiving, totdat 2 rijen in één vlak ter weerszijden van de stengel liggen (de divergentie neemt dus toe van 120° tot 180°), terwijl de 3e rij (de amphigastriën) loodrecht daarop aan de ventrale zijde ingeplant staat. De amphigastriën blijven meestal in de ontwikkeling ten achter bij de laterale bladeren en zijn dus meestal kleiner en anders gevormd, kunnen zelfs ontbreken, wat zij natuurlijk doen bij Pleurozia met zijn 2-snedige topcel. Soms echter zijn zij van de laterale nauwelijks te onderscheiden (Anthelia, Lepidozia). Bij vele acrogynae (niet alle) is de insertie der laterale bladeren niet dwars, maar schuin en ondergaat een draaiing tot nog schuiner of vrijwel longitudinaal toe. De draaiing kan plaats hebben in 2 richtingen, waardoor 2 typen ontstaan, onderliggend ("succubous") en bovenliggend ("incubous")

Insertietypen van Levermosbladeren:



(Opmerking. Eigenlijk is de insertie alleen bij de Lejeuneaceae en Radulaceae V-vormig; hier is de onderlob steeds kleiner of hoogstens even groot als de bovenlob. Bij Scapania, waar de onderlob groter is, is de insertie zeer variabel (dwars, boogvormig, enz.), maar niet V-vormig. De tekening heeft bij Scapania dus eigenlijk alleen betrekking op een dw.dr.s. door de bladeren op enige afstand van en evenwijdig met de stengel.)

Uit dit alles blijkt dus wel duidelijk, dat we de laterale en ventrale bladeren der acrogynae als onderling en met die der Calobryaceae homoloog moeten opvatten. Alleen één feit spreekt hier tegen: de laterale bladeren der acrogynae s.s. worden steeds 2-lobbig aangelegd en wel reeds bij de tweede celdeling. Bij de later enkelvoudige bladeren wordt de aldus ontstane inham secundair opgevuld. Een uitzondering vormen alleen bladeren aan zeer zwak ontwikkelde spruiten van Cephalozia en Zoopsis, waar de aanleg direct enkelvoudig is. Volgens Buch (1932, p.64) zouden de acrogynae misschien oorspronkelijk 5-rijig bebladerd zijn geweest. Bij de Calobryaceae daarentegen zijn de bladeren van alle 3 rijen enkelvoudig in aanleg; ook de bladeren der acrogynae zijn dat. Uit het voorafgaande blijken ernstige bezwaren tegen de progressietheorie voort te vloeien:

1. Niets wijst bij Calobryum op een afleiding uit een dorsiventraal type. Evenwel zouden volgens Stephani (1898) twee rijen bladeren schuin, de derde dwars geïnsereerd staan. Volgens Goebel (1890) zouden bovendien de dwars geïnsereerde bij de Calobryum Blumei tweemaal zo klein zijn als de schuin geïnsereerde ! (beide opgaven volgens Cavers, 1911).
2. Veel wijst echter bij de acrogynae op een afleiding uit een radiaal type: de ontogenie, d.w.z. de in aanleg dwars of vrijwel dwars geïnsereerde, aan de amphigastriën gelijke, laterale bladeren, maar ook de morphologie van geïsoleerde en van opgerichte spruiten: deze "koren n.l. terug" tot de radiaire symmetrie van de jeugdstadia !
Dwarse insertie en isophyllie zien we ook dikwijls aan fertiele takken, vooral vlak onder het perianth; dit zou erop wijzen, dat deze toestand de oorspronkelijke is, aangezien de geslachtsorganen en hun hulporganen zich in phylogenetisch opzicht dikwijls conservatief gedragen, ook bij hogere planten.

3. Een afleiding der folieuze uit thalleuze hepaticae veronderstelt, dat aanvankelijk de bladeren horizontaal-longitudinaal geïnsereerd waren, later dwars. Behalve dat dit eveneens in strijd is met de onder 2 genoemde feiten, zijn onder- en bovenliggende bladeren met elkaar dekkende randen logischer uit dwars geïnsereerde af te leiden dan uit overlangs geïnsereerde. Dit geldt zeker voor de V-vormig geïnsereerde ! Bovendien zijn hepaticae met zuiver longitudinale insertie onbekend. (Harris, 1939).

4. Volgens de progressietheorie zou Naiadita een sterk afgeleide vorm zijn. Ook dit is door de zeer primitieve kenmerken van Naiadita onwaarschijnlijk.

Er is dus meer te zeggen voor een afleiding der thalleuze uit de folieuze hepaticae. Daarbij denken we in de eerste plaats aan de met de acrogynae meest verwante groep J. anacrogynae. Ook tegen deze reductietheorie zijn echter bezwaren aan te voeren:

1. Wij moeten ons voorstellen, dat de 3/8 bladstand der bladeren van Naiadita overging in een drierijige bebladering, terwijl juist een omgekeerde evolutie waarschijnlijk is, zoals hierboven is uiteengezet. Ook in de broedbekers toont Naiadita een specialisatie.

Deze bezwaren vervallen, indien wij de intermediaire theorie huldigen en als uitgangspunt voor Musci en Hepaticae niet Naiadita zelf kiezen, maar een (zij het hypothetische) vorm met 3-rijige bebladering zonder broedbekers, die overigens het meeste met Naiadita overeenkwam.

2. Bij een afleiding van thalleuze uit folieuze hepaticae moeten we tevens een afleiding van de 2-snedige uit de 3-snedige topcel aannemen. Hiertegen pleit, dat de antheridiën der musci een 2-snedige topcel hebben, de archegoniën aanvankelijk ook, maar later een 3-snedige, tenslotte dat het protonema van Sphagnum een 2-snedige, de stengel een 3-snedige topcel heeft.
3. Vele folieuze hepaticae hebben thalleuze-kiemplanten, wat, ingeval men de reductietheorie aanhangt, in strijd is met de biogenetische grondwet van

- Haeckel (Chadefaud, 1940) evenals trouwens punt 2. M.i. is dit geen bezwaar, aangezien het protonema een aparte generatie is, en geen jeugd stadium van de gametophoor (bebladerde mosplant).
4. De folieuze hepaticae vertakken zich monopodiaal, terwijl het primitieve vertakkingstype van de dichotomie juist de (afgeleide) frondeuze hepaticae eigen is (Chadefaud, 1940). Genoemde auteur ziet daarin echter geen bezwaar tegen de reductietheorie, integendeel; op grond van een studie bij de algen komt hij n.l. tot de conclusie, dat dichotomie géén primitief kenmerk is. Deze auteur gaat zelfs zo ver, dat hij ook de folieuze hepaticae en de musci als sterk gereduceerd beschouwt en hun bladeren houdt voor sterk vereenvoudigde teloombladeren (tak-systemen). In deze opvatting staat hij echter alleen.
 5. De anacrogynae zijn fossiel veel ouder bekend (Boven-Carboon) dan de acrogynae (Oud-Tertiair)! Minder groot, maar toch nog aanzienlijk is het leeftijdsverschil met de radiair bebladerde Naia-dita (Boven-Trias). Bovendien moeten de anacrogynae een zeer oude basisgroep zijn, daar in het Boven-Carboon reeds alle recente typen (ook het Treubia-type !) vertegenwoordigd waren. Ook het feit, dat alle topceltypen in deze groep voorkomen kan op zijn oude en primitieve karakter wijzen. En ook nu toont het thallus der anacrogynae een dermate ontstellende plasticiteit, dat hij iemand haast doet besluiten zich van alle homologiseringsproblemen af te maken met de constatering, dat alle bladeren, schubben, haren, vleugels, enz. bij de hepaticae blijkbaar variaties van één thallus zijn, dat letterlijk alle vormen aan kan nemen, en dus onderling homoloog zijn. Een zo extreme formulering is echter misschien ook niet geheel juist. Wij zullen zien, waarin de variabiliteit van het anacrogynae-thallus bestaat. De eenvoudigste vorm hebben de Aneuraceae: vertakte, niet gelobde stromen zonder duidelijke nerv en zonder ventrale schubben. Bij Monoclea treden slijmharen op, overigens is het thallus hetzelfde. Bij Pellia is de nerv iets duidelijker, hoewel nog vaag, de thallusrand iets gelobd.
Wordt vervolgd.