

Nieuwe inzichten in de taxonomie en herkomst van het mysterieuze mos

Ben van Zanten

Biologisch Centrum, Afd. Plantenoecologie, Haren

This is an abbreviated version of an article which will be published in the issue of the Journal of the Hattori Botanical Laboratory commemorating the late Dr. S. Hattori, on the origin and taxonomic status of *Hypnum heseleri* Ando & Higuchi. Two hypotheses are proposed: a) the species is a recent introduction via aerial long-distance dispersal, e.g. from Latin America, and b) the species is a recent mutant of *Hypnum cupressiforme*. The last hypothesis is considered as being the most likely one.

In Buxbaumiella 23 (1990) is door mij melding gemaakt van de ontdekking van een nieuw, mysterieus mos voor de Nederlandse bryoflora. De soort werd gevonden langs het Anlooër diepje in Noord-Drenthe (op 1 febr. 1990) en was voordien ook al ontdekt in de omgeving van Saarbrücken (Frahm 1990). Volgens Dr. Hisa Ando (Japan) gaat het waarschijnlijk om een nieuwe soort behorende tot de *Hypnaceae* en welke beschreven zal worden als *Hypnum heseleri* (genoemd naar de eerste ontdekker, Ulf Heseler). In het Buxbaumiella-artikel werden 4 hypothesen genoemd over de herkomst van het mos, nl.

- 1) voorheen over het hoofd gezien of niet herkend als nieuwe soort,
- 2) een recente mutatie,
- 3) adventief, aangevoerd door de mens of door vogels en
- 4) lange-afstand-verspreiding b.v. vanuit Latijns-Amerika.

Twee van deze hypothesen wil ik hier nader toelichten, nl. 2 en 4. De andere twee lijken mij nog steeds zo onwaarschijnlijk dat ik ze verder buiten beschouwing laat.

Hypothese 4 (lange-afstand-verspreiding)

Van de reeds eerder aangekondigde resistentie-proeven met sporen van het Duitse materiaal zijn de resultaten intussen bekend geworden:

- * droogte-resistentie: ca. 80% kieming na 6 weken, ca. 40% na 1 jaar, ca. 20% na 2,5 jaar en 0% na ca. 3 jaar van uitdroging;
- * resistentie tegen nat-vriezen: ca. 70% kieming (na 4 dagen bevriezing bij -30°C in vochtige toestand);
- * resistentie tegen droog-vriezen: ca. 50% kieming (als boven maar in

droge toestand bevroren);

- * resistentie tegen UV-straling: ca. 50% kieming na 7 uur, ca. 10% na 14 uur en ca. 2% na 21 uur zonneshijn (maand mei).

Deze resultaten zijn ongeveer dezelfde als die welke gevonden werden bij een aantal andere pleurocarpe mossen uit de gematigde streken (van Zanten 1984 en 1992), zoals b.v. *Hypnum cupressiforme* en *Drepanocladus uncinatus*. Deze twee soorten komen, behalve in het Holarctische gebied en de gematigde delen van de continenten van het Zuidelijk Halfrond, ook voor op een aantal Subantarctische eilanden. Deze eilanden waren gedurende de ijstijden bijna geheel bedekt met landijs, zodat beide soorten daar hoogstwaarschijnlijk toen niet konden groeien (van Zanten 1971). Het is aannemelijk dat ze de eilanden bereikt hebben door middel van transoceanische lange-afstand-verspreiding via de westelijke luchtstromingen vanuit zuidelijk Zuid-Amerika. In analogie hiermee lijkt het mij daarom niet uitgesloten dat *Hypnum heseleri* Europa heeft kunnen bereiken via transoceanische lange-afstand-verspreiding.

Er zijn luchtstromingen vanuit het Caribische gebied naar West-Europa (nl. tropische stormen: de restanten van hurricanes) welke in 3 tot 4 dagen (niet 2-3 dagen zoals eerder door mij vermeld werd) de Atlantische oceaan kunnen oversteken. Aangenomen dat dit gebeurt in het winterhalfjaar (de kapsels van *H. heseleri* zijn rijp in maart), krijgen eventueel meegevoerde mosssporen ongeveer 30-40 uren daglicht gedurende het transport. De UV-resistentie is echter slechts ca. 20 uur. Wanneer de sporen gedurende het transport vol zonlicht te verduren zouden krijgen, zullen ze dit ongetwijfeld niet overleven, temeer daar de straling hoog in de lucht nog intensiever is dan op zeeniveau waar de proeven zijn gedaan. Gedurende het transport via de genoemde tropische stormen zullen de sporen echter beschermd zijn door een dicht wolkenpakket dat de UV-straling voor een belangrijk deel zal absorberen en reflecteren, waardoor overleving tot de mogelijkheden zal behoren.

Uit electroforetisch onderzoek is gebleken dat de Duitse en de Nederlandse populaties zeer waarschijnlijk niet van elkaar afstammen. Indien de hypothese van de lange-afstand-verspreiding juist is, moet er dus sprake zijn geweest van meerdere sporen welke zich onafhankelijk van elkaar (al of niet met dezelfde sporenwolk) tot de bestaande populaties hebben kunnen ontwikkelen. Een effectieve transoceanische lange-

afstand-verspreiding vanuit Latijns-Amerika ten noorden van de evenaar lijkt mij dan ook om deze redenen niet uitgesloten.

Hypothese 2 (recente mutatie)

Hoewel deze hypothese in mijn vorig artikel minder waarschijnlijk werd geacht dan hypothese 4 zijn er uit nieuwe gegevens sterke argumenten naar voren gekomen welke een recent ontstaan door somatische mutatie steunen (somatisch = betrekking hebbend op lichaamscellen i.t.t. voortplantingscellen).

Deze argumenten zijn de volgende:

A. Electroforetisch onderzoek. Zoals reeds eerder is opgemerkt is gebleken dat de Duitse en Nederlandse populaties zeer waarschijnlijk niet van elkaar afstammen. Zowel in Duitsland als in Nederland groeide *Hypnum heseleri* gemengd met *H. cupressiforme*. Uit het onderzoek bleek echter dat het electroforetische bandenpatroon van de Duitse *H. heseleri* nagenoeg identiek was met dat van de *H. cupressiforme* waarmee het gemengd voorkwam. Hetzelfde geldt voor het Nederlandse materiaal. Dit suggereert dat beide populaties van *H. heseleri* afstammen van de ermee gemengd groeiende *H. cupressiforme*. De eenvoudigste manier om dit te verklaren is door aan te nemen dat er een mutatie is opgetreden in een apicale cel (topcel) of in een cel van een meristematisch weefsel (een weefsel bestaande uit jonge, zich delende en nog ongedifferentieerde cellen). Indien, zoals in het laatste geval, alle cellen van het meristematische weefsel welke een nieuwe stengel of tak vormen, bij toeval van die ene gemuteerde cel afstammen, behoudt de nieuwe stengel of tak de gemuteerde eigenschap. Door afsterven van de oudere plantendelen kunnen de nieuwe gemuteerde delen losraken van de moederplant en het gevolg is dat er een nieuwe, genetisch gefixeerde eenheid (van welke rang dan ook) is ontstaan. Hetzelfde gebeurt natuurlijk in het geval de apicale cel is gemuteerd.

De mutaties welke plaats gevonden hebben in somatische cellen van de gametofyt, worden bij de vorming van archegonia doorgegeven aan de eicellen. Aangezien de planten (hoogstwaarschijnlijk) tweehuizig zijn, zullen er geen gemuteerde spermatozoiden aanwezig zijn voor

bevruchting en kunnen er geen zuivere *Hypnum heseleri*-sporofyten gevormd worden (zie onder "D").

Het zou mogelijk kunnen zijn dat de mutatie een verstoring van de celstrekking van de bladcellen veroorzaakt. Dit zou de oorzaak kunnen zijn zowel van het gekroesde uiterlijk van de bladeren en de plotseling versmalde, getordeerde bladtop als van de relatief korte bladcellen.

B. Kweekproeven met de gametofyt. Zowel het Duitse als het Nederlandse materiaal van *H. heseleri* is verder gekweekt. Beide planten behielden de "*heseleri*"-eigenschappen, waaruit blijkt dat deze genetisch vastliggen.

Zo nu en dan worden normale planten van *Hypnum cupressiforme* gevonden welke enkele takjes hebben met sterk gekroesde bladeren en een plotseling versmalde, vaak wat gedraaide bladtop. Deze takjes lijken daardoor veel op *H. heseleri*. Wanneer dergelijke takjes verder gekweekt worden, groeien er echter steeds weer normale *Hypnum cupressiforme*-planten uit (op één uitzondering na, zie hierna). Dit zou erop kunnen wijzen dat ook hier een tijdelijk storing in de celstrekking is opgetreden, temeer daar deze bladeren ook relatief korte bladcellen hebben. Waardoor zo'n groeistoring veroorzaakt wordt, weten we niet. Een mogelijke verklaring is, dat in het meristematische weefsel een mutatie is opgetreden maar dat bij verdere groei de niet-gemuteerde cellen de overhand krijgen. De oorzaak zou echter, behalve in een mutatie, ook in milieufactoren gelegen kunnen zijn (zie ook onder "E"). Behalve bij *Hypnum cupressiforme* hebben we dit verschijnsel ook geconstateerd bij *Brachythecium rutabulum*, *Isopterygium elegans*, *Eurhynchium praelongum*, *Plagiothecium curvifolium* en *Calliargonella cuspidata*. Dries Touw en Wim Rubers vermelden het ook voor de twee eerstgenoemde soorten (Touw & Rubers, 1989).

Jacob Koopman (Wolvega) stuurde mij een exemplaar van *Hypnum cupressiforme* (Friesland, langs het Tjeukemeer, s.n., 1-2-1992) welke gedeeltelijk "*heseleri*"-takjes had. Deze takjes werden verder gekweekt met het resultaat dat enkele ervan meer of minder van het "*heseleri*"-type bleven, andere werden weer gewone *H. cupressiforme*, maar de meeste werden afwisselend van het "*cupressiforme*"- en het meer of minder duidelijke "*heseleri*"-type. Deze plant bestaat hierom waarschijnlijk uit een mengsel van gemuteerde en niet-gemuteerde cellen samengroeiend in een soort mozaiek-structuur.

Al deze gegevens passen goed in de hypothese van recente mutaties, die meerdere keren onafhankelijk van elkaar kunnen ontstaan, gezien het voorkomen ervan bij meerdere soorten.

C. Geslachtsverdeling. Het exemplaar van *H. heseleri* uit Drente heeft geen sporofyten. Wel zijn enkele gynoecia gevonden maar geen androecia. Het is dus waarschijnlijk dat de plant dioecisch is. Het Duitse exemplaar heeft wel sporofyten en veel gynoecia. Ook hier zijn geen androecia gevonden. Wel zijn er enkele heel jonge gametocia gevonden waaraan nog niet te zien was of ze archegonia of antheridia bevatten. De geslachtsverdeling van het Duitse materiaal blijft dus voorlopig onbeslist.

Het voorkomen van sporofyten kan verklaard worden door aan te nemen dat de jonge gametocia mannelijk zijn en dat de antheridia die de spermatozoïden leverden, verdwenen zijn. In dit geval zou de plant éénhuizig zijn. Een andere verklaring kan zijn, dat de sporofyten hybriden zijn met als vader de met *H. heseleri* gemengd voorkomende *H. cupressiforme* (zie onder "D").

D. Kweekproeven met sporen. De protonemata op de agarplaten welke gebruikt werden voor de kiemingsproeven werden verder gekweekt en na ca. twee maanden ontwikkelden zich jonge mosplantjes. Sommige hiervan waren *Hypnum cupressiforme* en andere waren *Hypnum heseleri*. Om te verifiëren of hier geen sprake was van verontreiniging door *H. cupressiforme*-sporen, werden deze proeven herhaald met twee kapsels (nog met dekseltje) welke aan de buitenzijde eerst gesteriliseerd werden met joodjoodkali. De resultaten waren dezelfde: er ontstonden weer beide soorten plantjes in ongeveer gelijke hoeveelheden met op elk protonema slechts één type knopjes. Deze resultaten maken het zeer waarschijnlijk dat de sporofyten van het Duitse materiaal hybriden zijn.

Vervolgens werd de geslachtsverdeling van de *Hypnum cupressiforme* welke gemengd groeide met de Duitse *H. heseleri* onderzocht. Het bleek dat de planten bestonden uit een mengsel van mannelijke en vrouwelijke exemplaren. Ook deze uitkomsten maken het waarschijnlijk dat de sporofyten van *H. heseleri* inderdaad van hybride oorsprong zijn en met *H. cupressiforme* als vader.

De sporofyten zijn nauwelijks te onderscheiden van die van *H. cupressiforme*, alleen lijken de exotheciumcellen iets korter te zijn. Er zijn geen abortieve sporen aanwezig en de kieming van de sporen bedroeg ca. 80%. Zuivere *H. heseleri*-planten kunnen dus ontstaan uit sporen welke gevormd zijn in de hybride kapsels.

Deze gegevens wijzen erop dat *Hypnum heseleri* en *H. cupressiforme* zeer nauw aan elkaar verwant zijn, hetgeen eerder wijst op een intraspecifieke hybride dan op een hybride tussen soorten. Dit is in overeenstemming met de hypothese van recente mutatie.

E. De vondst van een derde exemplaar. Op mijn oproep in mijn vorig artikeltje kreeg ik, behalve het reeds genoemde exemplaar van Jacob Koopman, ook een *Hypnum heseleri* toegestuurd van Wim Rubers. Dit materiaal was verzameld door Arno van der Pluijm in 1984 in De Biesbosch. Ook dit groeide gemengd met *H. cupressiforme* en week morfologisch in niets af van het Drentse en Duitse materiaal. Hieruit blijkt dat de eventuele mutatie niet veroorzaakt kan zijn door radioactieve straling in verband met het ongeluk in de kerncentrale van Tsjernobyl welke pas 2 jaar later plaats vond. Uit recente uitspraken van Sovjet-wetenschappers blijkt echter dat ook in de jaren vijftig radioactieve (hier niet geregistreerde) wolken over Europa getrokken zijn. Deze kunnen eventueel wel verantwoordelijk zijn voor de mutaties. Het zou dan ook interessant zijn om na te gaan of deze mutaties ook al aangetroffen worden in materiaal dat voor 1950 verzameld is.

Ook het voorkomen van dit derde exemplaar van *Hypnum heseleri* past mijns inziens iets beter in de hypothese van een recente mutatie dan in die van lange-afstand-verspreiding. Het zou nl. wel erg toevallig zijn dat op alle drie locaties *H. heseleri* innig gemengd voorkomt met *H. cupressiforme*.

Er blijven echter enkele onduidelijkheden bij aanname van de hypothese van recente mutatie, nl.

- 1) het blijft onduidelijk waardoor in een kort tijdsbestek tenminste 3 maal dezelfde mutatie heeft plaatsgevonden;
- 2) door de mutatie van één gen (althans dat wordt verondersteld) moeten er grote morfologische veranderingen zijn opgetreden; dit is mogelijk als alle morfologische veranderingen het gevolg zouden zijn van een storing in de celstrekking; een andere mogelijkheid is die van een mutatie van een regulator-gen (van Zanten & al. 1988);

3) de kapsels van de vermeende hybride zijn rijp in maart tot ca. half april, terwijl die van *H. cupressiforme* (in Nederland) rijp zijn van oktober tot eind februari, zelden tot begin maart (de Haas-Lely & al. 1990; de Ruiter & al. 1992).

Conclusie

Voor de verklaring van het voorkomen van *Hypnum heseleri* in Europa zijn m.i. twee hypothesen mogelijk, nl.:

- * de soort is door lange-afstand-verspreiding via luchtstromingen in Europa gekomen, eventueel vanuit Latijns-Amerika;
- * de soort is een recente mutant van *Hypnum cupressiforme*.

Discussie over het soortsbegrip

Zoals uit het voorgaande blijkt heb ik een sterke voorkeur voor de laatstgenoemde hypothese. Indien men deze aanneemt, komt echter de vraag naar voren of men een "simpele" mutant wel als een aparte soort of zelfs als een apart taxon van lagere rang moet beschrijven. Ando en Higuchi (die op de hoogte zijn van de experimentele resultaten) hebben toch voor het morfologische soortsbegrip gekozen. Hiervoor zijn m.i. ook goede argumenten, b.v. omdat de morfologie zo sterk afwijkt van die van *H. cupressiforme* en genetisch gefixeerd schijnt te zijn. In het algemeen zijn van nieuw beschreven taxa geen gegevens bekend over de verwantschap op enzymniveau of over de kruisbaarheid met verwante soorten. In al deze gevallen is dan het morfologische soortsbegrip het enige dat, noodgedwongen, gebruikt kan worden. Omdat geen verschillende soortsbegrippen door elkaar gebruikt gaan worden, is het ook hierom goed verdedigbaar het morfologische soortsbegrip te gebruiken. Bovendien is het niet helemaal zeker of de mutatie-hypothese de juiste is.

Aan de andere kant zijn er ook goede argumenten om *H. heseleri* niet als aparte taxonomische eenheid te beschrijven, b.v. alleen al vanwege het voorkomen van fertiele hybriden. Bij elk modern soortsbegrip wordt ervan uitgegaan dat discriminerende morfologische kenmerken gekoppeld zijn aan gescheiden gene-pools. Van dit laatste is hier (als we de mutatie-hypothese aanhouden) geen sprake.

Het feit dat systematici op grond van morfologische kenmerken taxa beschrijven, houdt geenszins in dat ze van mening zouden zijn dat

voor het soortsbegrip niet uitgegaan zou moeten worden van gescheiden gene-pools. Maar omdat over de genetische verwantschap meestal niets bekend is, wordt stilzwijgend aangenomen dat morfologische verschillen wel gekoppeld zullen zijn aan gescheiden gene-pools. Voor deze werkwijze is m.i. in het algemeen maar één alternatief nl. niets meer beschrijven zolang niet is aangetoond dat er sprake is van gescheiden gene-pools met verwante taxa. Dit werkt in de praktijk natuurlijk ook niet, b.v. alleen al omdat men zelden de beschikking heeft over vers of levend materiaal. Nu van *H. heseleri* is aangetoond dat er geen gescheiden gene-pool is met *H. cupressiforme* komen we voor het dilemma te staan van wel of niet beschrijven. Op het ogenblik weet ik nog niet goed wat de beste oplossing zou zijn. Voor de keuze van Ando en Higuchi om *H. heseleri* wel als nieuwe soort te beschrijven, heb ik in ieder geval het volste begrip.

Dit verschijnsel van "conflicting evidence" staat niet op zichzelf. De Zuidoost-Aziatische *Racopilum cuspidigerum* kan morfologisch meestal niet onderscheiden worden van de Afrikaanse *R. africanum*. Uit enzym-electroforetisch onderzoek kwam echter naar voren dat de genetische afstand op het niveau van soort ligt (de Vries & al. 1989). Tijdens onderzoek aan de Zuid-Amerikaanse soorten *Racopilum tomentosum* en *R. intermedium* kwam het omgekeerde naar voren (van Zanten & al. 1988). Uit electroforetisch onderzoek (gedaan door Annelies Hofman) bleek dat de genetische afstand tussen beide soorten op populatieniveau lag. Morfologisch zijn beide soorten echter zo verschillend dat beter gesproken kan worden van twee verschillende genera. In dit geval zit het verschil voornamelijk in de sporofyt. Ook hier weten we nog niet goed hoe we dit in de praktijk moeten oplossen. Of enzym-electroforetische studies zo maar gecorreleerd mogen worden aan opvattingen over het soortsbegrip is voor mij dan ook nog een open vraag.

Deze voorbeelden tonen duidelijk aan, dat voorzichtigheid geboden is om zuiver op morfologische gronden taxa te beschrijven zonder iets te weten over de genetische afstand tot verwante taxa.

Hypnum heseleri zal beschreven worden door Ando en Higuchi in een speciale uitgave van de Journal of the Hattori Botanical Laboratory ter nagedachtenis aan de in mei 1992 overleden Dr. Sinske Hattori; deze

uitgave zal volgens plan in 1994 verschijnen. Hierin zal ook een uitgebreidere versie, in het Engels, van dit artikel komen.

Dankzegging

Voor het tot stand komen van dit artikel zou ik graag de volgende personen willen bedanken: Jan-Peter Frahm (Duisburg), Rüdiger Mues en Ulf Heseler (beiden Saarbrücken) voor het toezenden van levend materiaal van *Hypnum cupressiforme* en *H. heseleri* uit Duitsland; Dries Touw en Hans Kruijer voor het trachten het mysterieuze mos op naam te brengen; Wim Rubers, Flip Sollman en Jacob Koopman voor het zenden van materiaal uit Nederland. Bovenal wil ik graag Hisa Ando (Japan), Hans Kruijer, Annelies Hofman, Kuke Bijlsma en Albert Kamping (beide laatste Genetisch Instituut, Haren) bedanken voor hun aandeel in de discussie met betrekking tot de taxonomie van de nieuwe soort en Annelies Hofman en Albert Kamping speciaal ook voor het uitvoeren van de elektroforese-experimenten.

Literatuur

- Frahm, J.-P. 1990. Mysteriöses Moos im Saarland. *Bryol. Rundbriefe* 2: 7-8.
- Haas-Lely, E. de, B.O. van Zanten & W.J. de Ruiter. 1990. Inventarisatieonderzoek van de mossen van het Asserbos. Rapport KNNV afd. Assen. 3 pp. 3 tab.
- Ruiter, W.J. de, B.O. van Zanten & E. de Haas-Lely. 1992. De mossen van de Noorder- en Zuiderbegraafplaats en de Hertenkamp te Assen. Rapport KNNV afd. Assen. en Gemeente Assen dienst Stadsbeheer afd. Bossen en Plantsoenen. 16 pp. 6 tab.
- Touw, A. & W.V. Rubers. 1989. De Nederlandse Bladmossen. *Natuurhist. Bibl.* nr. 50. Utrecht, Stichting Uitgeverij KNNV. 532 pp.
- Vries, A. de, J.P.J. Bramer, B.O. van Zanten, A. Hofman & R. Bijlsma. 1989. Allozyme variation in populations of four *Racomitrium*-species, including the polyploid *R. tomentosum*. *Lindbergia* 15: 47-59.
- Zanten, B.O. van. 1971. Musci: 173-227.
In: Marion and Prince Edward Islands (E.M. van Zinderen Bakker sr., J.M. Winterbottom & R.A. Dyer, eds.). Balkema, Cape Town.
- Zanten, B.O. van. 1984. Some considerations on the feasibility of long-distance transport in bryophytes. *Acta Bot. Neerl.* 33: 231-232.
- Zanten, B.O. van. 1990. Een nieuw mysterieus mos voor de Nederlandse bryoflora. *Buxbaumiella* 23: 30-36.
- Zanten, B.O. van. 1992. Historisch overzicht van het onderzoek naar de mogelijkheden voor lange-afstand-verspreiding bij mossen. *Buxbaumiella* 27: 31-34.
- Zanten, B.O. van, J.P.J. Bramer, A. Hofman & R. Bijlsma. 1988. Conflicting evidence concerning the taxonomic status of *Racomitrium intermedium* Hampe (Racomitriaceae, Bryopsida). *Acta Bot. Neerl.* 37: 546.