

Unieke manier van vegetatieve voortplanting bij water-vedermos (*Fissidens fontanus*)

Joop Kortselius*, Jouke van der Kamp & Hans Kruijer*

* Naturalis Biodiversity Center, Postbus 9517, 2300 RA Leiden

Inleiding

Het was een intrigerend bericht dat in mei 2016 via Bryonet binnenkwam (zie Kader 1). Het betrof een vraag naar aanleiding van een citaat in *The Student's Handbook of British Mosses* van H.N. Dixon (1924), het boek dat door de generatie bryologen waar-toe de eerste auteur behoort indertijd als het belangrijkste standaardwerk werd beschouwd. De vraagsteller was de Schotse emeritus-hoogleraar prof. dr. James (Jim) Dickson, bekend van zijn onderzoek van pleistocene mossen (Dickson 1973) en van de mossen die aangetroffen werden op en in Ötzi de ijsmummie (Dickson 1996, 2003). Het Bryonet-bericht ging over het onder water groeiende watervedermos (*Fissidens fontanus* (Bach. Pyl.) Steud., syn. *Octodice-ras fontanum* (Bach. Pyl.) Lindb.; Fig. 1). Eén van de vragen luidde vrij vertaald: Hoe komt het dat we in Groot-Brittannië geen sporenkapsels aan *Fissidens fontanus* vinden? De reacties op Bryonet varieerden

van: 'wij vinden ze ook nooit, omdat ze nu eenmaal zeer zeldzaam zijn', tot 'in ons land zijn ze wel gevonden, maar omdat de sporofyten heel klein zijn (1–2 mm) worden ze gemakkelijk over het hoofd gezien'. De andere vraag was lastiger te beantwoorden: 'wat zou Dixon bedoelen met de door hem vernomen bewering dat er jonge plantjes kunnen ontspruiten aan de calyptra?' Op deze vraag kwamen minder reacties, maar de eerste auteur herinnerde zich ooit een tekening te hebben gezien van een sporenkapsel met een calyptra waaruit een bebladerd stengeltje groeide. De tekening was in 1902 gepubliceerd (Britton 1902) en na verloop van tijd blijkbaar vergeten. Ook was niet duidelijk of het destijds een eenmalige waarneming was of dat het een meer voorkomend verschijnsel betrof. Na overleg met de tweede auteur, die ervaring heeft met het kweken van sporofyten aan water-vedermos (van der Kamp 2018), besloten we het raadsel te onderzoeken.

Bouw van de sporofyt

Sporofyten van watervedermos zijn in 2009 gekweekt aan planten die eerder onder water verzameld waren aan een kademuur van de Kromme Rijn in Utrecht (van der Kamp 2018). De sporofyten zijn heel klein (<2 mm) en groeien aan een kort zijtakje vanuit een bladoksel. In verhouding tot het ondiepe urntje (theca) van het sporenkapsel zijn de calyptra (huikje) en het operculum (dekseltje) nogal groot (Fig. 2). Het rode bandje in de foto van een sporofyt wordt gevormd door de doorschijnende peristoomtanden. Iets boven de basis van de peristoomtanden bevindt zich ook de onderrand van het operculum. De calyptra is weliswaar relatief groot maar bedekt toch niet het gehele operculum, dat er nog net onderuit steekt. De calyptra, die bij de meeste bladmossen als een dun vliesje tijdelijk de top van het jonge sporenkapsel

Kader 1. De intrigerende vraag van Jim Dickson in een bericht op Bryonet in mei 2016.

Bryonet. 29/5/2016:

Dear Bryonetters,

Following by email recently about *Fissidens fontanus* (*Octodice-ras*), can anyone throw light on this quotation from Dixon, H.N. 1954. *The Student's Handbook of British Mosses*. Sumfield & Day; Eastbourne. Reprint of third edition.

Page 135. "Mr. J. B. Duncan's investigations..... **It is said to be not unusual for the capsule to fall off and new plants to spring from the margins of the calyptra.**"

Could this possibly mean that the capsule is the dispersal unit? And so this **accounts for the scarcity of observations of fruiting material which many keen field bryologists have never seen?**

Thanks, Jim D.



Figuur 1. Waternedermos, bebladerde stengels met in de bladeren goed zichtbaar de gevouwen schede (donkergroen) in het onderste bladdeel. De plant is afkomstig uit aquariumcultuur (in de handel via internet) en is gedetermineerd met Pursell (1987). Foto: Joop Kortselius.

beschermt, is bij waternedermos niet dun en vliezig, maar dik en vlezig. Bovendien is de calyptra groen door het bezit van talrijke chloroplasten in de cellen en blijft ze lang op het operculum zitten, zelfs als dat al van het sporenkapsel heeft losgelaten.

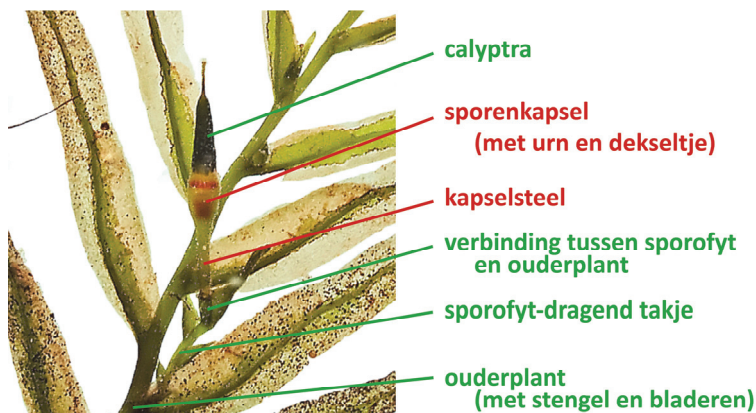
Aan de calyptra van waternedermos kan een nieuwe plant ontspruiten

Bladmossen kunnen zich geslachtelijk voortplanten door de vorming van sporen en ongeslachtelijk door afgebroken fragmenten van de mosplant of door speciale, gemakkelijk afbrekende broedlichamen. Ook bij waternedermos kunnen fragmenten afbreken en zelfstandig verder leven.

Calyptra's zijn organen die op een gegeven moment, meestal kort voor het rijp worden van de kapsels, losraken van het operculum van de sporofyt waar ze op zitten. Omdat ze licht en meestal vliezig zijn, kunnen ze gemakkelijk door water of wind worden verspreid, maar voor zover bekend komt het bij andere mossen niet voor dat uit calyptra's nieuwe planten groeien. Calyptra's spelen bij de meeste bladmossen dan ook geen rol bij ongeslachtelijke voortplanting.

Bij waternedermos laat de sporofyt, met daarop de calyptra, al ruim voordat de sporen rijp zijn los van de ouderplant. De calyptra's blijven nog geruime tijd op de losgeraakte juveniele sporofyten zitten. Dit alles vindt plaats in water! Dat is een andere situatie dan bij andere bladmossen. De vragen zijn nu of (1) waternedermos zich wel vegetatief kan voortplanten doordat uit de calyptra een nieuwe plant kan groeien en zo ja, of (2) dat incidenteel of vaker voorkomt. Om die vragen te kunnen beantwoorden, werden in februari 2017 opnieuw verse, onder water groeiende planten van waternedermos verzameld van de kademuur van de Kromme Rijn in Utrecht, die vervolgens werden doorgekweekt zoals beschreven door van der Kamp (2018).

Het kweken ging goed, maar net als tevoren was er weer aangroei van algen, diatomeeën en slijmvlies en hadden de planten last van vraat. Om te voorkomen dat de planten geheel overgroeid dan wel opgevreten werden, werd het water om de twee weken voor ongeveer 80% ververs (met leidingwater of met spa blauw). Het detritus (afval) op de bodem dat in 2009 bij het verversen nog onopgemerkt in het afval-

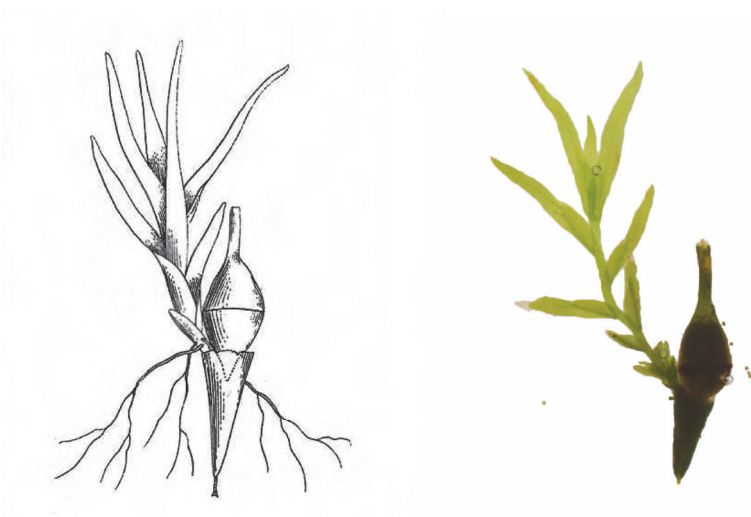


Figuur 2. Watervedermos, detail van een sporofyt met onderdelen. Een mosplant is haploïd, dus met één set chromosomen, hier aangegeven met groene bijschriften. Na de bevruchting ontstaat een sporofyt die diploïd is, hier aangegeven met rode bijschriften, en dus twee sets chromosomen heeft, waarvan één set afkomstig is van de vrouwelijke en één van de mannelijke voortplantingscel. Het rode bandje wordt gevormd door de rode peristoomtanden die door de wand van het urntje zichtbaar zijn. Merk op dat de calyptra een haploïd onderdeel van de ouderplant is. Kweek: Jouke van der Kamp, 2009. Foto: Bart Horvers, bewerkt door Hans Kruijer.

putje verdween, werd bij de huidige proef zorgvuldig nagekeken op losgeraakte sporofyten (met sporenkapsels). Die werden inderdaad met vele tientallen gevonden tussen het detritus op de bodem, maar ook drijvend aan het wateroppervlak in de hoek van het water met de glaswand (holle meniscus). De eerste losse sporofyten wer-

den na 8 tot 10 weken gevonden. In de maanden april, mei en juni werden steeds nieuwe losse sporofyten gevonden, daarna hield het op.

De losgeraakte sporofyten werden tijdens de tweewekelijkse inspecties verzameld en overgebracht in aparte kweekglazen. We hoopten dat enkele calyptra's jonge plantjes



Figuur 3. Watervedermos. Links een bijna vergeten tekening van een sporofyt met jonge spruit aan de calyptra uit Britton (1902). Daarnaast een door ons gekweekte sporofyt met jonge spruit aan de calyptra in dezelfde positie als op nevenstaande tekening. Foto: Joop Kortselius.



Figuur 4. Watervedermos. Tableau met sporofyten en calyptra's waarvan een groot deel jonge planten heeft gevormd. Merk op dat calyptra's die samen met het dekseltje van de urn zijn losgeraakt toch nog nieuwe planten kunnen vormen. De enkele losliggende urntjes zijn opmerkelijk ondiep. Foto: Joop Kortselius.

zouden voortbrengen. Tot onze vreugde verschenen er aan enkele sporofyten inderdaad nieuwe plantjes, die aan de calyptra's leken te ontspruiten. Dit is een bevestiging van Dixons (1924) beweringen dat (1) de sporofyten vroeg loslaten van de ouderplant en (2) dat aan de rand van de calyptra een nieuwe plant kan ontspruiten.

Spruitende calyptra's geen uitzondering maar regel

Zodra de eerste spruitende calyptra's verschenen, kwam de vraag wat we nu precies hadden gezien. Ontstond de nieuwe spruit echt uit de calyptra, of toch uit het dekseltje of uit een rijpe spore? Om dit vast te stellen werden enkele exemplaren onder een stereomicroscop (binoculair) uitgerepareerd om te zien waar die jonge plantjes aan vast zaten. Alle gevonden spruiten bleken te ontspringen uit cellen aan de binnenzijde van een calyptra (Fig. 3).

Gedurende onze kweekproef verschenen er steeds meer calyptra's met spruiten, ook

calyptra's die samen met een operculum waren losgeraakt van de rest van de sporofyt (Fig. 4). We besloten om te tellen hoeveel van de nog aanwezige calyptra's spruiten hadden gevormd. De uitkomst van de telling was verbluffend: het bleek dat uit 60% van de calyptra's één of twee bebladerde stengeltjes groeiden (78 van de 131). De calyptra's van watervedermos hebben kennelijk een functie bij de ongeslachtelijke voortplanting. Dit is uniek: er is ons geen enkel ander mos bekend waarbij de calyptra een functie bij de ongeslachtelijke voortplanting heeft.

Afmetingen van sporofyten en sporen

De losse urntjes die we bekeken hebben, zijn ondiep en hebben gereduceerde peristoomtanden. Een deel van de vrijgekomen sporen bleek al in de kweekglazen te zijn gekiemd. Dit is een aanwijzing dat watervedermos zich ook geslachtelijk via sporen kan voortplanten. Zowel de volgroeide sporofyten als de rijpe sporen zijn duidelijk

groter dan in 'De Nederlandse Bladmossen' gepubliceerd (Touw, 1989). Touw geeft 1,25 mm op voor de sporofyten, terwijl wij 1,9 mm hebben gemeten. Voor de sporen geeft Touw ca. 15–21 μm , wij hebben echter 27–33 μm gemeten. Deze grootteverschillen illustreren dat de door Touw gemeten sporen afkomstig zijn van nog onvolgroeide en onrijpe sporofyten, terwijl de door ons gemeten sporen afkomstig zijn van sporofyten die al geruime tijd van de ouderplant waren losgeraakt en daarna zelfstandig verder zijn gegroeid. Touw schrijft: "In veel herbariummateriaal vindt men uitsluitend losliggende kapseltjes". Zoals eerder al aangegeven is het vroeg losraken van sporofyten een natuurlijk verschijnsel. Onder natuurlijke omstandigheden zouden deze losgeraakte sporofyten los van de ouderplant verder hebben kunnen groeien.

Aanpassingen die een zelfstandig voortleven van de sporofyt van watervedermos mogelijk maken

De sporofyten van mossen groeien altijd aan de ouderplanten. Voor water en voedsel is de sporofyt voor een groot deel afhankelijk van de ouderplant, zoals overzichtelijk beschreven wordt in *Bryophyte Ecology* (Glime, 2017). Er zijn een paar aanpassingen waardoor de sporofyten van watervedermos reeds voordat de sporenkapsels volgroeid zijn losraken van de ouderplant en zich zelfstandig verder kunnen ontwikkelen. Zo is de verbinding tussen de voet van de sporofyt en de vaginula van de ouderplant buitengewoon fragiel waardoor de sporofyt reeds losraakt voordat deze geheel is uitgegroeid. Verder zijn de kapselsteel en de calyptra veel dikker en vleziger dan bij andere mossen. Bovendien bevatten ze allebei chloroplasten (bladgroenkorrels), waardoor ze door fotosynthese extra kunnen bijdragen aan de productie van voedsel voor de zich verder ontwikkelende sporofyt.

Hoewel de sporofyten na het losraken van de ouderplant nog doorgroeien totdat de kapsels rijp worden en nog geruime tijd kunnen voortleven, blijken de diploïde sporofyten of hun onderdelen (seta, urn, operculum) geen jonge planten te vormen. Wij hebben ze in ieder geval niet gevonden.

De calyptra's zijn haploïd, want ze zijn deel van de ouderplant en maken dus geen deel uit van de sporofyt. De jonge planten die uit de calyptra's groeien zijn dus ook haploïd en onderscheiden zich in dat opzicht niet van de ouderplanten, en we mogen ook verder aannemen dat ze genetisch identiek zijn aan hun ouderplant.

Conclusie

Bij watervedermos laat de sporofyt reeds los voordat hij volgroeid is. Daarna groeit de sporofyt nog verder door en dan pas worden de sporen rijp. De calyptra bevat veel chloroplasten die fotosynthese kunnen verrichten, waardoor het mogelijk is dat de losgeraakte sporofyt geruime tijd verder groeit zonder door de ouderplant te worden gevoed.

We hebben waargenomen dat uit de calyptra een nieuwe plant kan groeien. Dat er jonge planten uit een calyptra kunnen groeien is op zich al opmerkelijk, omdat dit verschijnsel niet bekend is van andere mossen. Dat zo'n hoog percentage van de calyptra's een of twee spruiten heeft voortgebracht geeft aan, dat we hier niet te maken hebben met toeval of een incidentele gebeurtenis, maar met een unieke voortplantingsstrategie. Omdat de calyptra zich met de gehele sporofyt of met het losgeraakte operculum door het water kan laten verspreiden, is er bij watervedermos dus echt sprake van ongeslachtelijke voortplanting en van verspreiding middels de calyptra.

Bryonet is een wereldwijd forum voor discussies (in het Engels) over bryologie en aan bryologie gerelateerde onderwerpen. Voor aanmelding, zie de webpagina: <http://bryophytes.plant.siu.edu/bryonet.html>

Literatuur

- Britton, E.G. 1902. *Octodicerus julianum*, its propagation, distribution and history. The Bryologist 5: 83–84.
- Dickson, J.H. 1973. Bryophytes of the Pleistocene: The British record and its chorological and ecological implications. Cambridge University Press, Cambridge. 256 pp.
- Dickson, J.H. 2016. Email about *Fissidens fontanus* (*Octodicerus*). Bryonet, 29-5-2016.

- Dickson, J.H., S. Bortenschlager, K. Oeggl, R. Porley & A. McMullen. 1996. Mosses and the Tyrolean Iceman's southern provenance. *Proceedings of the Royal Society B* 263: 567–571.
- Dickson, J.H., K. Oeggl & L.L. Handley. 2003. The Iceman Reconsidered. *Scientific American* 288(5): 70–79.
- Dixon, H.N. 1924. *The student's handbook of British mosses*. Third edition. 582 p. Authorized reprint by Wheldon & Wesley Ltd, 1970.
- Dort, K. van, C. Buter & B. Horvers. 2010. *Fotogids Mossen*. KNNV Uitgeverij, Zeist. 284 p.
- Glime, J. M. 2017. *Ecophysiology of Development: Sporophyte*. Chapt. 5-9. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Volume 1. Last updated 8 April 2017 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>.
- Kamp, J.S. van der. 2018. Utrechtse planten van watervedermos (*Fissidens fontanus*, syn. *Octodiceras*) vormen sporenkapsels in een huis-kamercultuur. *Buxbaumiella* 112: 12–13.
- Pursell, R.A. 1987. A taxonomic revision of *Fissidens* subgenus *Octodiceras* (Fissidentaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45:639–660.
- Touw, A. 1989. *Octodiceras*. In Touw, A. & W.V. Rubers. *De Nederlandse bladmossen*. KNNV.

Auteursgegevens

- M.J.H. Kortselius, Morsebellaan 88, 2343 BN Oegstgeest (joop.kortselius@naturalis.nl)
- J.S. van der Kamp, Chatham 20, 3524 JT Utrecht (jsvanderkamp@gmail.com)
- J.D. Kruijer, Salvialaan 56, 2343 XD Oegstgeest (hans.kruijer@naturalis.nl)

Abstract

A unique way of vegetative propagation by Fissidens fontanus

In a Bryonet discussion about *Fissidens fontanus* (*Octodiceras*) in May 2016, Jim Dickson asked

whether anyone could throw light on Dixon's (1924) statement that it is not unusual for the capsule to fall off and new plants to spring from the margins of the calyptra. A possible source for this statement could have been an illustration showing a shoot arising from the inner part of the calyptra of *Octodiceras* published by Britton in 1902. In the Bryonet discussion that followed, several participants suggested this might be a once-only observation. We decided to repeat and extend the culture experiments that van der Kamp conducted in 2009, in which plants of *F. fontanus* successfully produced sporophytes (van der Kamp 2018). For this study, we collected *F. fontanus* from a submerged population on the brick stone wall in a canal in the city of Utrecht (River Kromme Rijn) in February 2017. The plants we collected were very eroded and damaged by grazing invertebrates. To prevent the plants from being overgrown by other organisms, e.g. algae, the plants were transferred into clean bottles and new water fortnightly. The detritus, which in the earlier experiments was thrown away, was in the new experiment accurately inspected on the presence of detached sporophytes. Many sporophytes were found, not only in the detritus at the bottom of the tank, but also floating at the water surface close to the rim of the glass. During the months of April, May, and June, in total c. 175 released sporophytes have been collected, but after this period no new sporophytes were found. The detached sporophytes were placed into small bottles in order to follow their development. After a few months the majority of the calyptrae on these sporophytes developed juvenile plants. All juvenile plants originated at the calyptra base at the inner face. We have come to the conclusion that the production of juvenile plants from the calyptrae of *F. fontanus* is not just a once-only event but reflects a regular strategy for vegetative reproduction and dispersal.