Hoogveenveenmos in Nederland is *Sphagnum divinum* Hassel & Flatberg

H. Rudi Zielman

Inleiding

In 2016 en 2017 verschenen publicaties waarin werd gemeld dat er binnen de veronderstelde kosmopoliet *Sphagnum magellanicum* vijf genetische clusters zijn te onderscheiden (Kyrkjeeide et al. 2016) en dat wat wij hier in Europa twee clusters hebben met een geografisch verschillend accent (Schwarzer & Joshi 2017). Gesteld wordt (Hassel et al. 2018) dat het om verschillende soorten gaat. Omdat de oudste geldige naam *Sphagnum magellanicum* Brid. gebaseerd is op materiaal uit zuidelijk Zuid-Amerika en betrekking heeft op een andere soort, zijn voor het Europese materiaal twee andere namen nodig. Eén van de Europese clusters komt overeen met *Sphagnum medium* Limpr., terwijl voor het tweede Europese cluster een nieuwe naam nodig leek: *Sphagnum divinum* Hassel & Flatberg in Hassel et al. (2018). Voor Noord-Amerika is tot op heden geen uitsluitsel gegeven over de taxonomische positie van de andere twee clusters. Voor Nederland ontstond de noodzaak uit te zoeken hoe dit uitpakt.

Zoals bekend onderscheidt *Sphagnum magellanicum* s.l. zich van de andere soorten in *Sphagnum* sectie *Palustre* doordat de chlorocyten de ventrale en dorsale zijde van het takblad niet bereiken. In figuur 1 en 3B zien we dat de hyalocyten over en onder de groene chlorocyten heen 'puilen'.

Werkwijze

Uit het eigen herbarium zijn een aantal oppervlakkig sterk verschillende collecties gelicht. Er leken twee verschillende taxa aanwezig. Een aantal collecties toonde de lange puntige takken die volgens de publicatie van *Sphagnum divinum* karakteristiek zijn voor deze soort, de meeste daarvan afkomstig uit natte heide met bijvoorbeeld beenbreek en regenererend hoogveen. Daarnaast een enkele collectie met een veel dichter hoofdje, donkerder van kleur zoals *Sphagnum medium* dat zou hebben, afkomstig uit de kern van een van onze weinige terreinen met levend hoogveen.

Vanwege het beperkte aantal collecties van dit laatste type zijn er een aantal excursies naar diverse hoogveenterreinen gemaakt. Ook zijn collecties van anderen bekeken om de variatie, zowel in morfologie als in geografische oorsprong, beter te kunnen beoordelen.

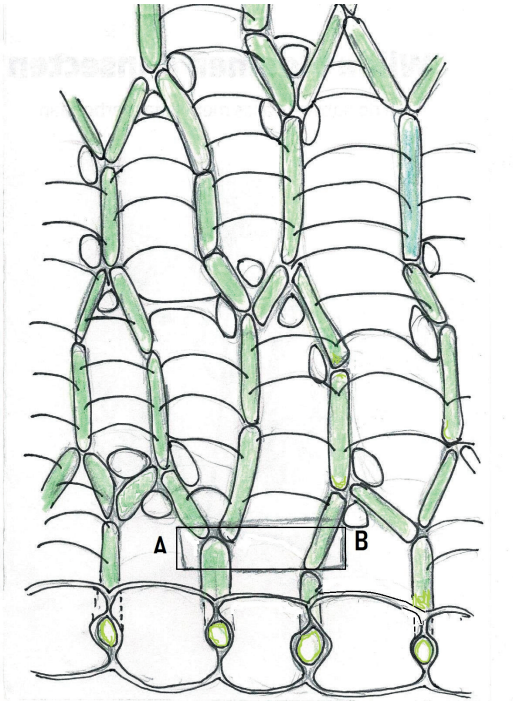
Er is een scoreformulier opgesteld om de kenmerken die door Hassel et al. allemaal genoemd worden te kunnen scoren, meten, tellen, etc.

Van alle collecties van anderen zijn semipermanente preparaten bewaard (druppel nagellak op de hoekjes, glycerol). Erg plezierig was de mogelijkheid de collecties van Dirk De Beer uit Vlaanderen en Wallonië te kunnen bekijken. In het begin zijn ook van de eigen collecties semipermanente preparaten bewaard. Toen eenmaal duidelijk werd dat in Nederland alleen *Sphagnum divinum* voorkomt, zijn collecties alleen nog nagelopen op afwijkingen ten behoeve van de kartering.

Aanvankelijk zijn veel collecties gefotografeerd, zowel in het veld, als de habitus, als de microscopische kenmerken. Sommige blaadjes zijn gekleurd met methyleenblauw of saffranine. Microscopische opnamen zijn gemaakt met een Leica S6D binoculair en een Leica DME microscoop en Nikon D5300 camerabody, vervolgens gestacked met CombineZM en nabewerkt (kleurenbalans, randen wegknippen) met GIMP 2.10. Een zeer kleine selectie van de foto's is gepresenteerd tijdens de BLWG-lezingendagen in februari 2019 en 2020. Alle foto's (ook die van de stacks), preparaten, scoreformulieren en collecties zijn bewaard (privéherbarium).

Beknopt overzicht resultaten

Als uitgangspunt zijn de beschrijvingen, kenmerken en maten genomen die door Hassel et al. gepresenteerd worden. Het belangrijkste kenmerk dat zij noemen is de dikte van de celwand tussen hyalocyten en chlorocyten. *Sphagnum medium* heeft dan een dikke tussenwand, terwijl die tussenwand bij *Sphagnum divinum* dun is, zonder dat dit nader gespecificeerd is. Die dikte is lastig te meten met de middelen die ons



Figuur 1. Sterk geschematiseerde weergave van de ligging van chlorocyten tussen hyalocyten, resulterend in een sigmoïde vorm van de hyalocyten. AB: zie toelichting.

Schematic illustration of chlorocysts between hyalocysts, resulting in sigmoid hyalocysts.

Toelichting

Chlorocyten bevatten de bladgroenkorrels en zijn veel kleiner dan de hyalocyten. Chlorocyten zijn min of meer recht, ze komen vaak in een driehoekje bij elkaar. Hyalocyten zijn dode cellen met gaten erin: poriën. In de sectie Palustre liggen die poriën vaak in “trio’s” in de binnenhoeken. Een coupe bij AB zal resulteren in een beeld met 2 chlorocyten die zijn ingebed in de hyalocyten. Bij de linker chlorocyt zal op de achtergrond het beeld van de 2 aangrenzende chlorocyten doorschemeren zoals in fig. 3B. Het beeld in zijaanzicht, de transversale coupe, is ook wat ingewikkelder om te interpreteren doordat de fibrillen, de verstevigingshoepels die de grote hyalocyten open moeten houden, doorschemeren en met de tussenwand vergroeid zijn.

Abbr. expl. Often 3 chlorocysts come together. They are smaller than hyalocysts. The result is a sigmoid hyalocyst. In sect. *Palustre* pores are often arranged in trio’s in the corners where chlorocysts meet. AB will result in a transverse section in which behind the left chlorocyst, 2 other chlorocysts will be vaguely visible. Compare Fig. 3B.

ter beschikking staan, die wand is rond de 2 µm dik en dat is op de grens van de resolutie voor doorvallend-lichtmicroscopen. De illustraties in Hassel e.a. zijn met zo’n doorvallend-lichtmicroscoop gemaakt. Hiervoor moeten bladdoorsnedes gemaakt worden waarbij het snijvlak er erg toe doet, immers, als je bijvoorbeeld een stokbroodje schuin doorsnijdt krijg je geen rondjes met een overal even dikke korst, maar ovaaltjes met aan de zijkanten een dikkere korst. Op verschillende manieren is geprobeerd vat te krijgen op dit kenmerk, er zijn foto’s gemaakt van boven (dus door het hele blad) en van opzij, een reguliere (handgesneden) transversale coupe.

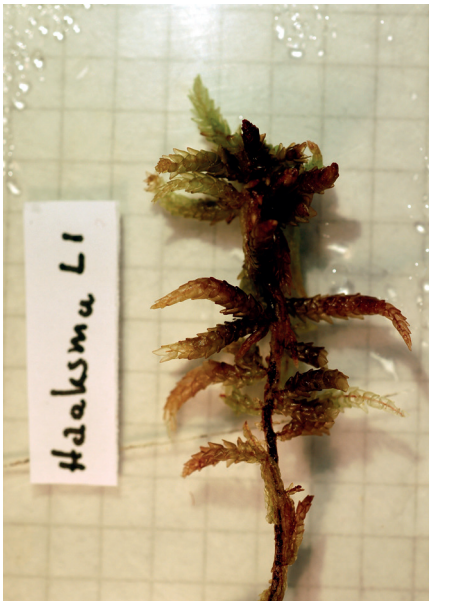
In Figuur 1 is een beknopte en schematische uitleg gegeven over de onderlinge ligging van chlorocyten en hyalocyten. Chlorocyten liggen niet recht achter elkaar, ze maken hoekjes waardoor het typische sigmoïde beeld ontstaat. Fibrillen en poriën maken het ook wat lastiger een goed beeld te vormen van de wanddikte. Deze tussenwand is ook de plek waar de rode pigmenten meestal het duidelijkst zijn. Dit versterkt de zichtbaarheid en de indruk van de wanddikte. Hierdoor wordt de dikte van de tussenwand een moeilijk te interpreteren kenmerk. Binnen de onderzochte collecties varieert het kenmerk, ook binnen één doorsnede.

Overzicht en variatie van kenmerken bij *Sphagnum divinum*

Aan de hand van twee collecties worden deze kenmerken besproken. Eén collectie ‘Haaksma L1’, toont het beeld van een karakteristieke *Sphagnum divinum*: puntige takjes (Fig. 2) met aanliggende blaadjes. De planten in Figuur 2 tonen rode en groene kleuren. Vaak is de bovenkant van een tapijt hoogveenveenmos rood gekleurd, en blijken daaronder veel planten meer of minder groen. In beschaduwde situaties zijn geheel groene planten gebruikelijk, die dan vaak door argeloze passanten voor gewoon veenmos (*Sphagnum palustre*) worden aangezien.

De poriën in het onderste deel van het blad zijn duidelijk veel smaller dan de halve celbreedte (Fig. 3A) en de wand tussen de hyalocyten en chlorocyten is erg dun (Fig. 3B). Figuur 3A laat





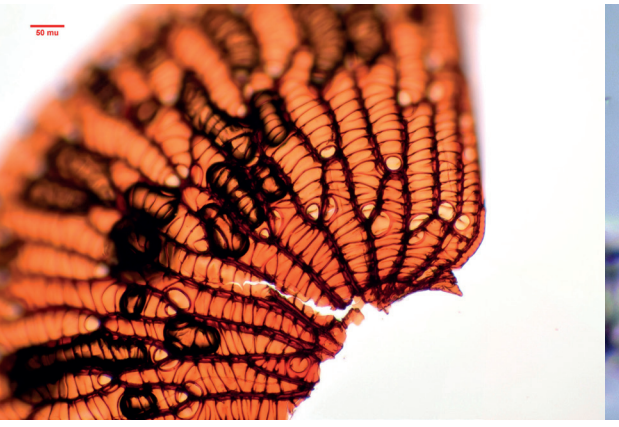
Figuur 2. *Sphagnum divinum*. Links droog, rechts de middelste plant nat.

Sphagnum divinum. On the left 3 dry plants, on the right the middle plant wet. Coll. Haaksma L1.

kenmerkende spoelvormige cellen in de bladvoet zien, vaak met een soort 'schoudertje' halverwege waar de punt van een naastliggende cel uitwigt. Op een andere manier zien we dat uitwiggen terug in figuur 3B, doordat zichtbaar is dat de chlorocyten die vooraan scherp zijn, naar achteren links en rechts uitlopen, doordat daar twee chlorocyten samenkomen (of afsplitsen zo je wilt), zichtbaar als het vagere groen.

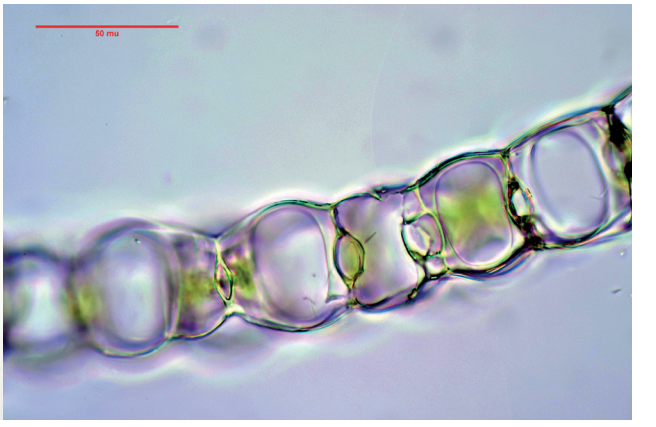
Naast planten met het karakteristieke beeld van sliertige, puntig uitlopende takjes zijn er ook planten te vinden met kortere, stompere takjes in het hoofdje (Fig. 4A). Kristian Hassel (pers. comm.) maakt ervan gewag dat *Sphagnum divinum* hiermee meer op *Sphagnum medium* gaat lijken als het uit het vlakke tapijt omhoog gaat groeien en bulten vormt.

De stengelblaadjes hebben stevige wanden tussen de cellen, maar er zijn geen fibrillen, septae, poriën of gaps (geërodeerde wanden) zichtbaar (Fig. 4B). Sommige tussenwanden tussen hyalocyten en chlorocyten lijken dun, zoals in Fig. 3,



Figuur 3A. *Sphagnum divinum*. Bladvoet met spoelvormige cellen en smalle poriën.

Sphagnum divinum. Branch leaf base cells with tapering ends and small pores. Coll. Haaksma L1.



Figuur 3B. *Sphagnum divinum*, dwarsdoorsnede.

Sphagnum divinum. Transverse section.

Coll. Haaksma L1.



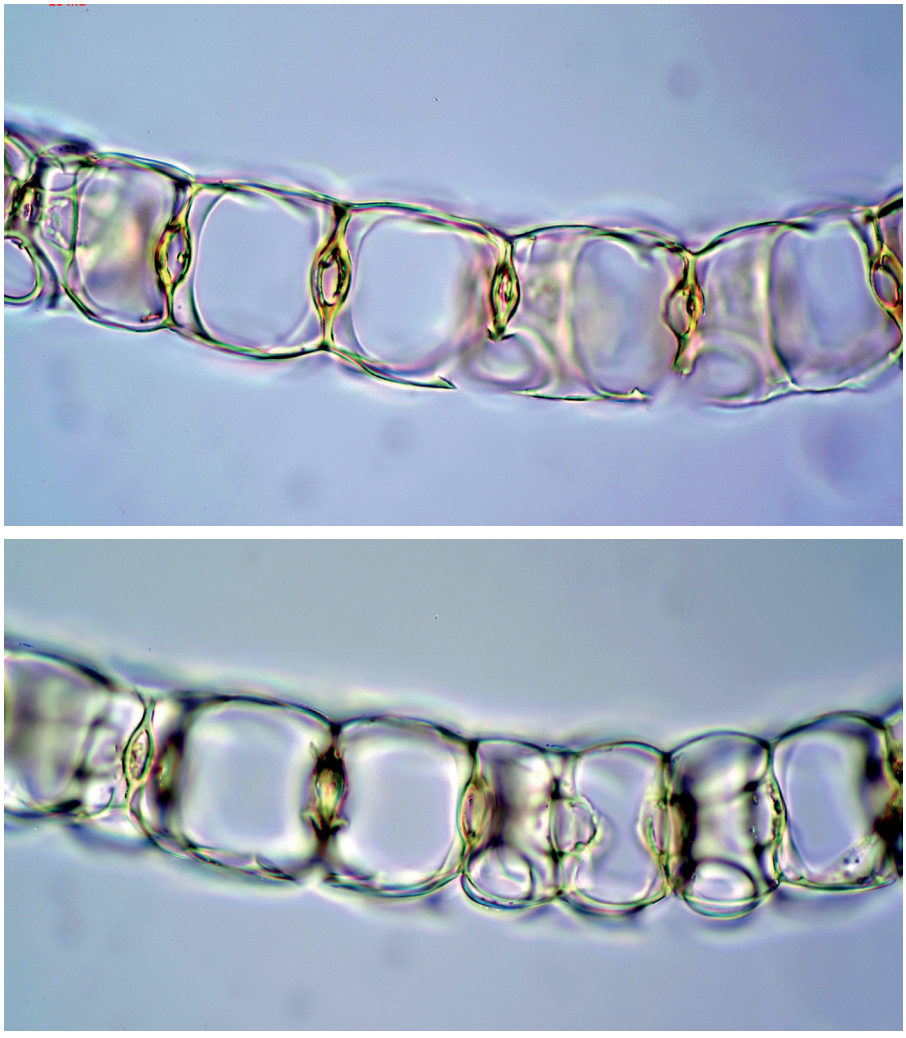
Figuur 4A. *Sphagnum divinum*. Veldbeeld met korte stompe takjes.

Field view of *Sphagnum divinum* with shorter, blunt branches.



Figuur 4B. *Sphagnum divinum*. Stengelblaadjes, hier zonder septae.

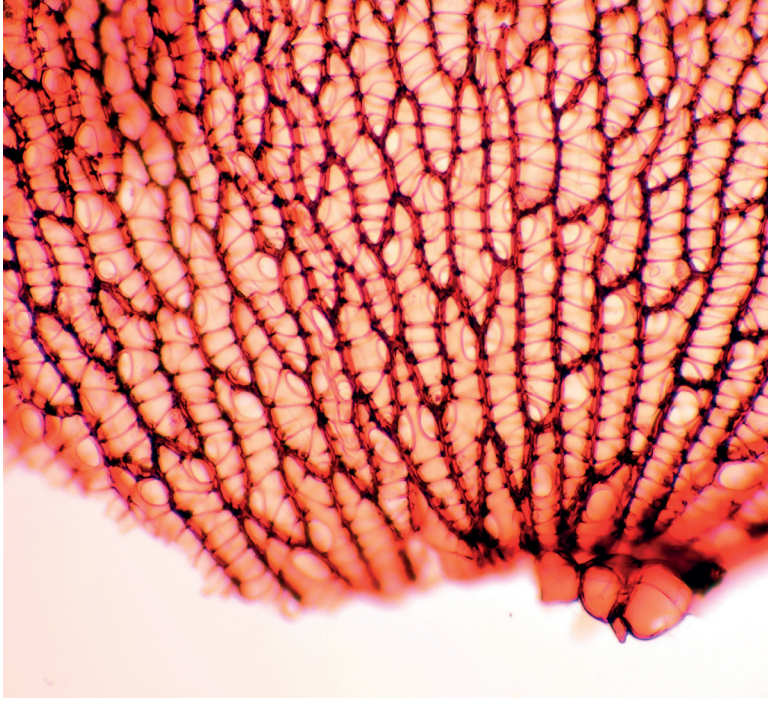
Stem leaves of *Sphagnum divinum*, in this case without septae. Coll. Zielman 18482.



Figuur 5. Twee keer dezelfde bladdoorsnede, de bovenste met een klein deel van de stack, de onderste met een groter deel van dezelfde stack.

Twice the same transverse section, the upper one with a small subsample of the stack, the lower one with a larger subsample.

Coll. Zielman 18482.



Figuur 6. *Sphagnum divinum*. Voet takblad met smalle poriën.
Base branch leaf with small pores.
Coll. Zielman 18482.

maar in Figuur 5 zien we ook tussenwanden die wat steviger lijken, wat ook weer in de richting van *Sphagnum medium* zou kunnen duiden.

Uiteindelijk blijkt uit de breedte van de poriën, afgebeeld in Figuur 6, dat het hier toch om *Sphagnum divinum* gaat. Het is hier van belang te weten dat de alleronderste rij cellen daarbij niet beschouwd wordt. De meeste cellen zijn spoelvormig en er zijn meerdere poriën, verreweg de meeste duidelijk smaller dan de halve cel breedte, hoewel er ook enkele bredere poriën voorkomen.

Maten bij *Sphagnum divinum*

In de publicatie van Hassel et al. is een tabel opgenomen waarin onder meer de maten van stengelblaadjes, takjes en takblaadjes zijn opgenomen als ondersteuning van de verschillen tussen *Sphagnum divinum* en *Sphagnum medium*.

Gemeten waarden in het Nederlandse materiaal zijn: stengelblad lengte 1,25 - 1,9 mm, breedte 0,7 - 0,9 mm; takblad lengte (midden van takjes) 1,5 - 2,4 mm, breedte 0,9 - 1,7 mm. De takjes direct onder het hoofdje zijn 6 - 12 mm lang. Het meest opvallende hieraan is dat deze maten (gemeten aan collecties uit verschillende terreinen) in het algemeen iets kleiner zijn dan de opgegeven maten in de *Veenmosflora* van Ad Bouman (2002). Verder zijn de hoeken waaronder takblaadjes uitstaan ten opzicht van de tak-as gemeten. Bij *S. divinum* zouden ze min of meer aanliggend zijn en bij *S. medium* uitstaand (wijder dan 45°). Gemeten hoeken variëren van 30° tot 60° zonder dat er een duidelijke relatie opviel met poriënwijdte of andere kenmerken.

Hoe ziet *Sphagnum medium* er dan wél uit?

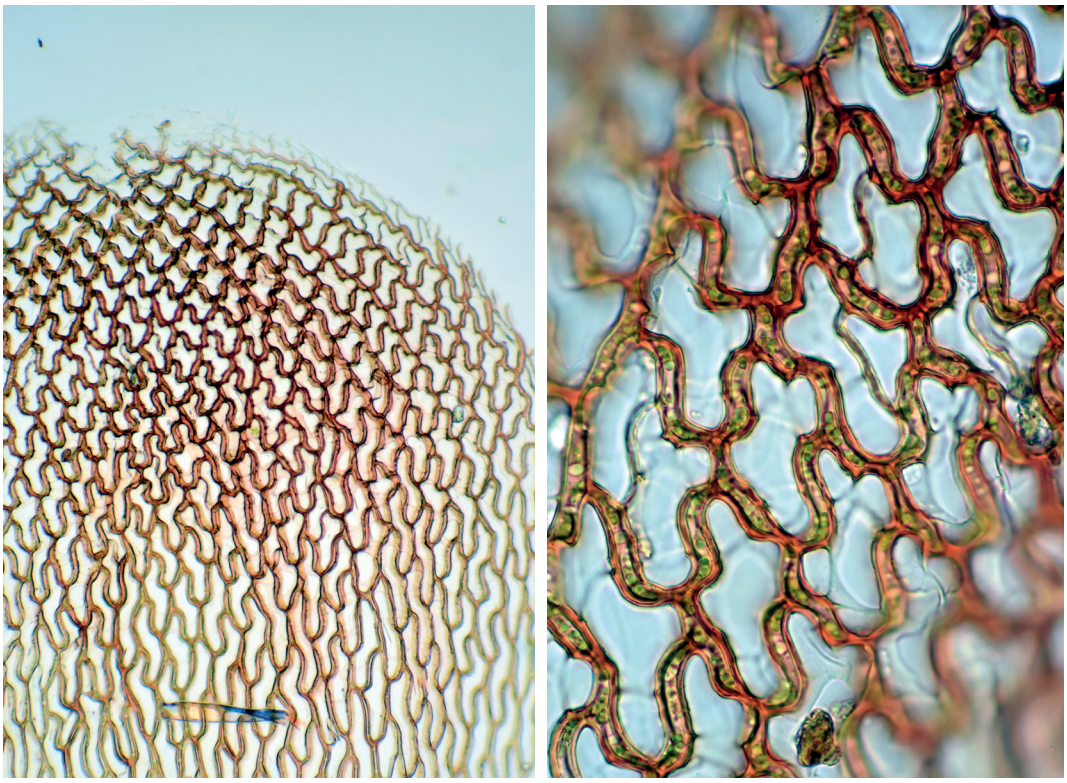
Kristian Hassel was zo vriendelijk wat materiaal van *Sphagnum medium* dat in Noorwegen is verzameld op te sturen om te bekijken. Enkele kenmerken die voor het onderscheid relevant zijn worden hieronder belicht. Het stengelblad heeft wat meer septae (slingerende celwanden zonder ingesloten chlorocyt, Fig. 7) dan we in ons eigen materiaal zien.

Van hetzelfde materiaal is ook de voet van een takblad afgebeeld (Fig. 8), de poriën zijn hier vaker breder dan de halve celbreedte, maar ook zijn er wel wat smallere poriën zichtbaar. Het beeld is ook anders omdat er meer cellen zijn die min of meer een parallellogram als vorm hebben. Vergelijken we dit nog even met Figuur 6 dan zien we daar bij *Sphagnum divinum* ook wel enkele brede poriën maar de verhouding breed/smal is duidelijk anders.

Tot slot is nog een doorsnede door een takblad van dezelfde collectie afgebeeld in Figuur 9. De wand tussen chlorocyten en hyalocyten is in het algemeen stevig, maar het verschil met bijvoorbeeld de wand van *Sphagnum divinum* in Figuur 5 boven lijkt gradueel.

Discussie en conclusies

Vooralsnog is in Nederland en België alleen *Sphagnum divinum* Hassel & Flatberg gevonden en blijft hiervoor de Nederlandse naam hoogveenveenmos in gebruik. Voor België was Dirk De Beer tot dezelfde conclusie gekomen. Karakteristieke planten hebben zijtakken die als 'longhorns' (Fig. 2) uitstaan. Bij erg bossige



Figuur 7. *Sphagnum medium*. Top stengelblad links, enkele cellen met septae rechts.
Sphagnum medium. Stem leaf apex left, cells with septae right. Coll. K. Hassel.



Figuur 8. *Sphagnum medium*. Takblad, voet.
Sphagnum medium. Branch leaf, base.
Coll. K. Hassel.

Figuur 9. *Sphagnum medium*. Doorsnede takblad.
Sphagnum medium. Transverse section branch leaf.
Coll. K. Hassel.



Tabel 1. Onderscheidende kenmerken voor *Sphagnum divinum* ten opzichte van *Sphagnum medium.*

	Sphagnum medium	*Sphagnum divinum*
Habitus: hoofdje	Alleen stompe takjes	Ook puntige takjes
Stengelblad		
Septae	Vaak te vinden, niet in alle blaadjes, soms 2 of 3-voudig	Soms enkelvoudige aanwezig
Poriën dorsaal in het bladmidden	Soms aanwezig, niet rond, overgaand in gaps (onregelmatige gaten)	Bijna altijd ronde te vinden, ook gaps aanwezig
Takblad		
Hyalocyten onderin	Naast versmald veelal parallelogram met afgeronde hoeken ('bonkig')	Meestal versmallend naar de uiteinden (spoelvormig)
Poriën onderin	**1 -3 per cel, vaak rond, vaak over de hele celbreedte**	**(1-) 2-5 per cel, meestal elliptisch, meest veel smaller dan halve celbreedte**
Tussenwand	Vaak wat steviger	Vaak smaller, min of meer lijnvormig

planten is het raadzaam de microscopische kenmerken te checken en te kijken of de poriën in de cellen onderin de takblaadjes duidelijk kleiner zijn dan de halve celbreedte, en meteen even of het algemene beeld daar vooral spoelvormige cellen toont. De aanwezigheid van stengelblaadjes waarin septae vrijwel ontbreken ondersteunt het beeld, maar dit kenmerk is niet erg betrouwbaar.

Ook is duidelijk uit Tabel 1 door woorden als 'vaak', 'soms', dat het onderscheid niet helemaal zwart-wit is maar dat er een grijs gebied is. Zoals zo vaak moeten daar alle kenmerken in ogenschouw genomen worden om tot een verantwoorde determinatie te komen. Het kenmerk van de dikte van de wand tussen hyalocyt en chlorocyt lijkt overgewaardeerd. De resultaten laten ook zien dat er ruimte lijkt voor andere opvattingen over de taxonomische status van de in de inleiding genoemde clusters. Schwarzer & Joshi (2017) spraken over 'cryptic species', nadat wel genetische verschillen waren gevonden maar zij in een snel assessment geen morfologische verschillen konden vinden. Michael Lüth zegt dat alleen de poriën in het onderste deel van het blad gebruikt kunnen worden voor onderscheid (pers. comm.) en Adam Hölzer meldt dat er erg veel overlap en niet gecorreleerde variatie in kenmerken is binnen *Sphagnum magellanicum* s.l. in een groot aantal Midden-Europese collecties (pers. comm.). De tijd zal leren of we in de toekomst nog een keer een naamsverandering zullen moeten doorvoeren. *Sphagnum divinum* als ondersoort of variëteit van een van die andere taxa: *Sphagnum medium* of *Sphagnum magellanicum*?

Het verspreidingsbeeld is in Nederland gelijk aan dat van wat wij voorheen aanduidden als *Sphagnum magellanicum* Brid. Een bijgewerkt verspreidingskaartje is beschikbaar op https://www.verspreidingsatlas.nl/3690.

Sphagnum divinum komt ook voor in Ost-Friesland en Emsland (eigen collecties: Krs. Aurich, Krs. Leer, Krs. Emsland).

Dankwoord

Allereerst dank aan Heinjo During, voor het beschikbaar stellen van collecties, het meekijken naar collecties, het meedenken over mijn twijfels en het doorlezen van de tekst. Verder stelden Jurgen Nieuwkoop, Henk Siebel, André Aptroot en Huub van Melick collecties beschikbaar. Dirk De Beer stelde collecties uit België beschikbaar. Heel speciaal waren de kersverse collecties uit Brabant van Dick Haaksma nadat hij tijdens de lezingendag in 2019 aandacht vroeg voor het karakteristieke beeld van *Sphagnum divinum*. Voor gezelschap tijdens sommige 'veldtochten' en facilitering dank ik met name SBB-boswachters Rick Ruijs, Jakob Hanenburg en Kees van Eerde. Rick Ruijs krijgt ook dank voor de vele foto's met 'geeltjes' die we in het veld maakten.

Special thanks to Kristian Hassel for support by making available collections of *Sphagnum divinum* and *S. medium* and for the discussions via e-mail and face-to-face during examination of collections and to Kjell Ivar Flatberg for commenting on identifications.

Literatuur

Bouman, A.C. 2002. De Nederlandse Veenmossen. BLWG.

Hassel, K., M.O. Kyrkjeeide, N. Yousefi, T. Prestø, H.K. Stenøien, A.J. Shaw & K.I. Flatberg. 2018. Sphagnum divinum (sp. nov.) and S. medium Limpr. and their relationship to S. magellanicum Brid. Journal of Bryology 40 (3): 197 – 222.

Kyrkjeeide, M.O., K. Hassel, K.I. Flatberg, A.J. Shaw, N. Yousefi & H.K. Stenøien. 2016. Spatial Genetic Structure of the Abundant and Widespread Peatmoss Sphagnum magellanicum Brid. Plos One 11(2): e0148447. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148447

Schwarzer, C. & J. Joshi. 2017. Parallel adaptive responses to abiotic but not biotic conditions after cryptic speciation in European peat moss Sphagnum magellanicum Brid. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 26: 14 – 27.

Auteursgegevens

H.R. Zielman, rudi-zielman@wxs.nl

Abstract

All Sphagnum magellanicum *Brid. in the Netherlands turns out to be* Sphagnum divinum *Hassel & Flatberg*

After the recent splitting of *Sphagnum magellanicum* Brid., prompted by genetic analysis, two names are available for European collections, *Sphagnum medium* Limpr. and *Sphagnum divinum* Hassel & Flatberg. An effort has been made to assess the Dutch situation and it is shown that only one taxon occurs, for which *Sphagnum divinum* seems the most appropriate name. Traits originally presented to separate S. medium and S. divinum are discussed and some of them illustrated. For the time being the only reliable characteristic to separate the species seems to be the size of the pores in the lower part of branch leaves. A map showing the distribution in The Netherlands is available online, some additional collections from N.W. Germany and Belgium are examined.