

De ondersoorten van *Marchantia polymorpha* L. (parapluitjesmos) in Nederland

Jurgen Nieuwkoop

1. Inleiding

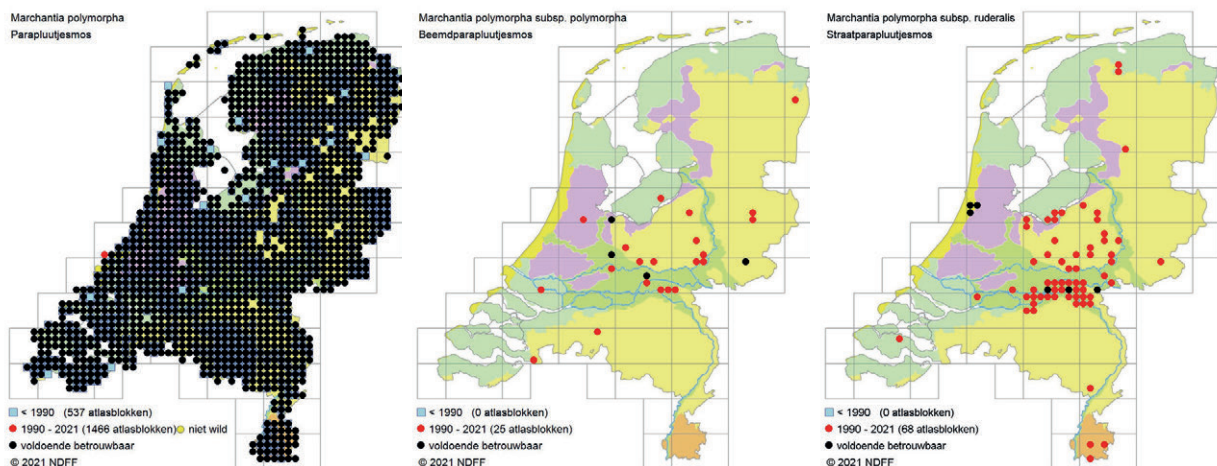
Een blik op de verspreidingskaartjes van *Marchantia polymorpha* s.l., *M. polymorpha* subsp. *polymorpha* (beemdparapluitjesmos) en *M. polymorpha* subsp. *ruderalis* (straatparapluitjesmos) op Verspreidingsatlas.nl maakt duidelijk dat slechts enkele bryologen het onderscheid tussen de ondersoorten van parapluitjesmos maken. Het kaartje op soortniveau laat zien dat *M. polymorpha* misschien wel het algemeenste levermos van Nederland is: vrijwel alle atlasblokken zijn gevuld. Het kaartje van subsp. *polymorpha* daarentegen laat slechts een 25-tal atlasblokken verspreid over het midden van het land zien. En het kaartje van subsp. *ruderalis* zou de indruk kunnen wekken dat deze ondersoort beperkt is tot het rivierengebied en de Veluwe. Niets is minder waar! Deze verspreidingspatronen komen tot stand doordat slechts een handjevol bryologen de ondersoorten noteert. En de stippen staan alleen in de gebieden waar zij doorgaans komen.

Dit gebrek aan aandacht is enerzijds wel begrijpelijk: de ondersoorten worden niet in de 'Beknopte mosflora van Nederland en België'

beschreven (Siebel & During 2006). En ook de 'Standaardlijst van de Nederlandse blad-, lever- en hauwmossen' vermeldt hen niet (Siebel et al. 2005). In 'De Nederlandse levermossen & hauwmossen' worden de twee subspecies wel genoemd, maar is de onderverdeling door de aanwezigheid van tussenvormen niet doorgevoerd (Gradstein & Van Melick 1996). Gebruikers van deze flora's zijn daardoor wellicht niet op de hoogte van het bestaan van de ondersoorten of menen dat zij niet goed te onderscheiden zijn.

Anderzijds verschenen al in 1989 en 1991 publicaties die duidelijkheid geven in de afbakening van taxa en de taxonomie (Boisselier & Bischler 1989, Bischler-Causse & Boisselier-Dubayle 1991), waarna bijvoorbeeld Paton (1999) en Nebel & Philippi (2000) de subspecies in hun flora's behandelden en Grolle & Long (2000) hen noemden in een voetnoot in de Europese checklist. Sindsdien zijn diverse moleculair-genetische studies aan de drie taxa en hun status gewijd. Tijd om ook in Nederland eens wat meer aandacht aan beide subspecies en hun kenmerken te geven opdat meer bryologen hen gaan herkennen en de verspreidingskaartjes in de

Afbeelding 1: verspreidingskaartjes van *Marchantia polymorpha* s.l. (links), *M. polymorpha* subsp. *polymorpha* (midden) en *M. polymorpha* subsp. *ruderalis* (rechts). Verspreidingsatlas.nl, geraadpleegd op 12 oktober 2021.



Afbeelding 2. Opgericht thallus van subsp. *polymorpha* in rietland in de Everdinger Waarden, 26 november 2021. Foto Dick Haaksma.

toekomst een betrouwbaarder beeld geven. Dat is voor subsp. *ruderalis* misschien niet zo interessant, omdat dat als ruderaal taxon overal zeer algemeen is. Maar subsp. *polymorpha* is een taxon van natte, min of meer natuurlijke standplaatsen waarvoor het wel interessant is om de verspreiding beter te leren kennen.

2. *Marchantia* in Europa

Tot voor kort werden in Europa twee *Marchantia*-soorten onderscheiden: de wijdverspreide en variabele *M. polymorpha* en de mediterrane *M. paleacea*. Die laatste onderscheidt zich door een blauwgroen thallus zonder donkere middenstreep, met een rode thallusrand en rode buikschubben in twee rijen (drie rijen bleke buikschubben bij *M. polymorpha*). Deze soort komt voor op vochtige rotsen in warme gebieden. De zuidrand van de Alpen vormt ongeveer de begrenzing naar het noorden. Een opmer-



Afbeelding 3. Liggende thalli van subsp. *polymorpha* op de oever van een plas in de Hedelsche Bovenwaard, 26 november 2021. Foto Dick Haaksma.



Afbeelding 4. Thallus van subsp. *polymorpha* met sterk ontwikkelde, continue middenstreep. Foto Dick Haaksma.

kelijk noordelijke vondst werd gedaan langs de Rijn bij St. Goar (Frahm 2009).

Recent zijn er dankzij moleculair-genetisch onderzoek twee soorten aan *Marchantia* toegevoegd: *M. quadrata* (synoniem *Preissia quadrata*) en *M. romanica* (synoniem *Bucegia romanica*). De eerste is wijd verspreid in kalkrijke gebieden en komt ook zeldzaam in Nederland voor. De tweede heeft in Europa een klein verspreidingsgebied in de Karpaten en Hoge Tatra. Door deze naamswijzigingen telt *Marchantia* nu vier soorten in Europa.

3. De subspecies van *Marchantia polymorpha*

Al lange tijd werd onderkend dat er binnen *M. polymorpha* verschillende vormen te onderscheiden zijn. Zelfs Linnaeus (1753) noemde al een α , β en γ vorm. Macvicar onderscheidde in 'The student's handbook of British hepatics'

naast de ruderaal *M. polymorpha* s.s. twee vormen: forma *aquatica* Nees van natte plekken en forma *alpestris* Nees uit de bergen (Macvicar 1926). Müller onderscheidde in 'Die Lebermoose Europas' dezelfde vormen als variëteit en voegde daar nog een var. *mamillata* Hagen uit Noorwegen aan toe (Müller 1954). Burgeff beschreef de variëteiten op soortniveau als *M. polymorpha*, *M. aquatica* en *M. alpestris* (Burgeff 1943). Hij deed dat omdat hij (vrijwel) geen vruchtbare nakomelingen bij kruisingen tussen de drie vormen kreeg, met uitzondering van de kruising van vrouwelijke *M. alpestris* met mannelijke *M. aquatica*. Hij ontwikkelde de theorie dat *M. polymorpha* (die we nu kennen als subsp. *ruderalis*) een kruising zou kunnen zijn van *M. aquatica* en *M. alpestris*. In zijn kruisingsexperimenten vond hij namelijk nakomelingen van *M. alpestris* $\times$ *M. aquatica* die sterk leken op *M. polymorpha* (huidige subsp. *ruderalis*).

Tabel 1: Naamgeving van de drie ondersoorten van *Marchantia polymorpha*.

Huidige naam:	Voorheen geïnterpreteerd als:
<i>M. polymorpha</i> L. subsp. <i>polymorpha</i>	<i>M. polymorpha</i> L. var. <i>aquatica</i> Nees <i>M. aquatica</i> (Nees) Burgeff
<i>M. polymorpha</i> L. subsp. <i>ruderalis</i> Bischl. & Boisselier	<i>M. polymorpha</i> L. s.s. <i>M. latifolia</i> Gray
<i>M. polymorpha</i> L. subsp. <i>montivagans</i> Bischl. & Boisselier	<i>M. polymorpha</i> L. var. <i>alpestris</i> Nees <i>M. alpestris</i> (Nees) Burgeff

Tabel 2: Kenmerken van de drie ondersoorten van *Marchantia polymorpha*, naar Paton (1999) en Hugonnot & Chavoutier (2021).

	subsp. <i>polymorpha</i>	subsp. <i>ruderalis</i>	subsp. <i>montivagans</i>
kleur van het thallus	donkergroen	groen of grijsgroen	geelgroen
groeiwijze	thallus liggend tot rechtopstaand	thallus liggend	thallus liggend tot opgericht
donkere middenlijn op het thallus	sterk ontwikkeld, min of meer continu	matig ontwikkeld, onderbroken tot vrijwel afwezig	afwezig
aanhangsel buikschubben	vrijwel gaaf tot crenulaat	getand	getand

Schuster borduurt voort op deze gedachte en beschrijft zelfs hoe subsp. *ruderalis* ontstaan zou kunnen zijn toen onze voorouders rivierdalen gingen bewonen en met behulp van vuur dieren in afgesloten canyons joegen. Die vuurplekken waren favoriet voor *M. alpestris* (die volgens Schuster net als subsp. *ruderalis* van verrijkte plekken houdt). Daardoor kwamen *M. aquatica* (die langs de rivieren groeide) en *M. alpestris* (die hoger in de bergen groeide) dichter bij elkaar dan ze zonder de menselijke invloed zouden kunnen, met hybridisering tot gevolg. De resulterende hybride (*M. polymorpha*, nu subsp. *ruderalis*) vertoont sterker ‘onkruidgedrag’ dan beide ouders en verspreidde zich steeds meer en sneller op door mensen beïnvloede plekken (Schuster 1992, p. 331). Een mooi verhaal, maar helaas wordt de hybride-hypothese niet bevestigd door later onderzoek (Boisselier-Dubayle et al. 1995, Bischler & Boisselier-Dubayle 1998, Linde et al. 2020). Linde et al. (2020) laten zien dat subsp. *ruderalis* geen relatief recente hybride van beide andere subspecies is, maar in plaats daarvan ongeveer even oud als beide andere taxa is.

Boisselier & Bischler (1989) deden elektroforetisch onderzoek aan de eiwitten in *Marchantia*

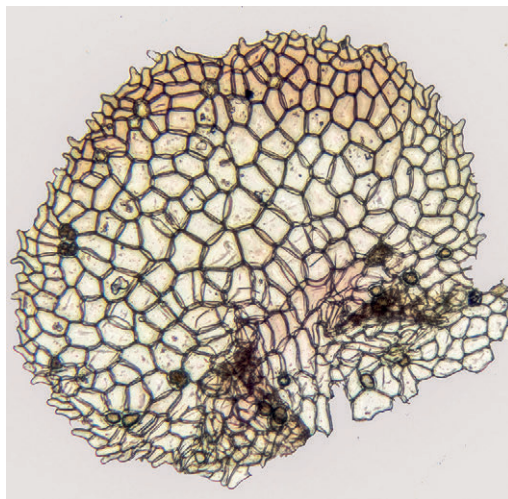
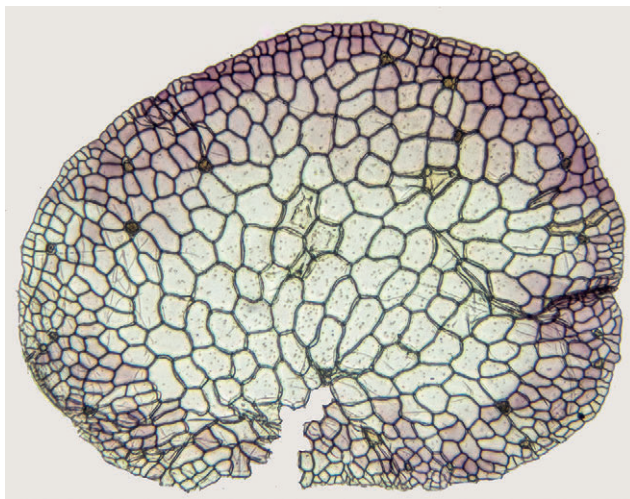
polymorpha en konden op basis daarvan drie groepen onderscheiden die correleren met de habitatvoorkeuren van de drie vormen. Omdat ze ook aanwijzingen vonden voor genenuitwisseling tussen twee groepen kozen ze twee jaar later voor het beschrijven van de taxa op subspeciesniveau. Omdat de naamgeving inmiddels zeer verwarrend was geworden en niet duidelijk was welk type materiaal bij welke naam hoorde, kozen Bischler-Causse & Boisselier-Dubayle (1991) een illustratie van Dillenius als type voor subsp. *polymorpha* en beschreven subsp. *ruderalis* en subsp. *montivagans* nieuw. Daarbij kwam aan het licht dat wat voorheen als var. *aquatica* werd onderscheiden, de echte *M. polymorpha* s.s. is, terwijl wat vroeger als *M. polymorpha* s.s. werd beschouwd, overeenkomt met wat we nu subsp. *ruderalis* noemen. Let dus op: dat wat in Müller (1954) en Schuster (1992) nog *M. polymorpha* var. *aquatica* of *M. aquatica* genoemd wordt, is nu *M. polymorpha* subsp. *polymorpha*. En hun *M. polymorpha* s.s. is nu *M. polymorpha* subsp. *ruderalis*. In Paton (1999) worden de taxa wel benoemd overeenkomstig de namen zoals we die nu gebruiken. De keuze voor onderscheid op subspecies- en niet op speciesniveau wordt ondersteund door recent moleculair-genetisch



Afbeelding 5.
Liggende thalli
van subsp. *ru-
deralis* tussen
straatklinkers
in Zaltbommel,
26 november
2021. Foto Dick
Haaksma.

Afbeelding 6. Thallus van subsp. *ruderalis* met onderbroken middenstreep. Foto Dick Haaksma.





Afbeelding 7. Aanhangsels van de buischubben van subsp. *polymorpha* (links) en subsp. *ruderalis* (rechts). Foto Dick Haaksma.

onderzoek zoals dat van Linde et al. (2020). Dat laat zien dat er door introgressie nog genenuitwisseling tussen de taxa plaats vindt.

4. *Marchantia polymorpha* in Nederland

Tabel 2 geeft de verschillenmerken tussen de ondersoorten. Subsp. *montivagans* is een ondersoort uit de bergen en komt niet voor in Nederland, zodat we ons tot subsp. *polymorpha* en subsp. *ruderalis* kunnen beperken. In het veld vormen kleur, groeiwijze en middenlijn belangrijke eerste aanwijzingen. Subsp. *polymorpha* is meestal donkergroen van kleur, groeit onder natte omstandigheden met rechtopstaande thalli (maar op drogere plekken en bij jonge planten liggen de thalli net als die van subsp. *ruderalis* op het substraat) en heeft een sterk ontwikkelde en continue, zwarte middenstreep. Die donkere middenstreep ontstaat doordat luchtkamers ter plekke ontbreken. Subsp. *ruderalis* is groen tot grijsgroen, groeit liggend op het substraat (in zeer dichte populaties of op natte plekken kan het thallus ook opgericht zijn, maar zelden zo rechtop als bij subsp. *polymorpha*) en heeft een middenstreep die onderbroken of soms bijna afwezig is. Over het algemeen is subsp. *polymorpha* ook groter dan subsp. *ruderalis*, maar de leeftijd van de planten is hierop van invloed. Een enkele keer kan subsp. *polymorpha* lichter van kleur zijn terwijl subsp. *ruderalis* soms donker-

groen is. Ook komt het af en toe voor dat subsp. *ruderalis* een sterker ontwikkelde middenstreep heeft.

Hoewel kleur, groeiwijze en middenstreep dus bruikbaar zijn voor een eerste onderscheid, geven ze geen eenduidig uitsluitsel. Daarom is controle van de aanhangsels van de buischubben noodzakelijk voor een zekere determinatie. Die buischubben komen bij *M. polymorpha* voor in 3 rijen van thallusrand naar thallusmidden (aan weerszijden van het thallusmidden, in totaal dus 6 rijen over de breedte van het thallus). De buischubben van de binnenste rijen hebben een cirkelvormig aanhangsel. Bij subsp. *polymorpha* is dat aanhangsel gaaf tot crenulaat (met iets uitpuilende cellen) en bij subsp. *ruderalis* is het getand. Je kunt de aanhangsels zien als je de onderkant van het thallus onder de stereomicroscoop bekijkt. Maar dikwijls lukt het ook en zelfs beter door naar de bovenzijde van het thallus te kijken. Aan het thallusuiteinde overlappen de aanhangsels vaak de groeppunt van het thallus en zijn ze als het ware naar boven over het thallus heen gevouwen. De jongste schubben laten doorgaans de duidelijkste tanden zien. Wanneer de aanhangsels paars getint zijn (ze variëren van hyalien tot paars) kun je op deze manier ook in het veld met een goede loep al zien of de aanhangsels getand zijn of niet.

Met de kenmerken van Tabel 2 heb ik 72 collecties *Marchantia polymorpha* in de herbaria van

Tabel 3. Revisie van 72 collecties *Marchantia polymorpha* s.l. uit de herbaria van H. van Melick en J. Nieuwkoop.

subsp.	collec- ties	aanhangsel buik- schubben	middenstreep	kleur	groeiwijze
<i>polymorpha</i>	31	23 glad 3 glad tot crenulaat 3 crenulaat 2 crenulaat tot fijn getand	31 continu	30 groen tot donkergroen 1 helder groen	11 liggend 7 opgericht 13 rechtop
<i>ruderalis</i>	41	41 getand	38 onderbroken 2 onderbroken tot continu 1 continu	33 grijsgroen 6 lichtgroen 2 groen	36 liggend 4 opgericht 1 rechtop

Huub van Melick en mijzelf bestudeerd. Hiervan behoren er 31 tot subsp. *polymorpha* en 41 tot subsp. *ruderalis*. Het aanhangsel van de buikschubben gaf in bijna alle gevallen duidelijkheid: alle subsp. *ruderalis*-collecties hebben een getand aanhangsel, die van subsp. *polymorpha* zijn glad tot crenulaat (in 2 collecties fijn getand). De tanden van subsp. *ruderalis* zijn soms scherp en staan dan haaks op de rand van het aanhangsel, maar vaker hebben ze een afgeronde top en staan ze onder een scherpe hoek ten opzichte van de rand. Meestal zijn de aanhangsels van de buikschubben van subsp. *ruderalis* rondom getand, maar het komt ook voor dat er maar enkele tanden aanwezig zijn. Bij subsp. *polymorpha* ontbreken tanden; de rand van het aanhangsel is glad of hooguit steekt een enkele cel wat uit. Daarbij komt dat de aanhangsels meestal een zoom van een of twee rijen opvallend kleinere cellen hebben. Dergelijke rijen van kleinere cellen ontbreken bij subsp. *ruderalis*.

De combinatie van de tanding van de aanhangsels en de ontwikkeling van de middenlijn maakte in alle gevallen een eenduidige toedeling mogelijk. Kleur en groeiwijze blijken te variabel voor een doorslaggevende toedeling. Hoewel subsp. *polymorpha* overwegend groen tot donkergroen is en subsp. *ruderalis* overwegend liggend op het substraat groeit.

5. Ecologie in Nederland

Uit de etiketgegevens van de 72 bestudeerde collecties komt het volgende beeld naar voren. Subsp. *polymorpha* werd verzameld op taluds van sloten en greppels, oevers van plassen, rivieren, meertjes, vennen en poelen, in broekbossen

en grienden, in greppels in naald- en loofbossen, bij bronnen, in trilvenen, blauwgraslanden en rietlanden. Dit zijn overwegend natte standplaatsen in (half)natuurlijke biotopen. Subsp. *ruderalis* werd verzameld in greppels, tuinen, op akkers, begraafplaatsen, braakliggende terreinen, afgegraven terreinen, ruderaal plekken, rivieroevers, op paden, in een kleigroeve, in een berkenbosje, op steentjes van een bassin van een RWZI en op een kademuur. In het algemeen zijn dit wisselvochtige, min of meer verstoorde plekken met menselijke beïnvloeding.

Dankwoord

Huub van Melick stelde zijn collecties van *M. polymorpha* uit Nederland voor revisie ter beschikking. Bovendien kon ik zijn exemplaar van Schuster (1992) raadplegen. Henk Siebel leverde recente molecuair-genetische literatuur. Dick Kerkhof en Dick Haaksma gingen mee om vers materiaal van *M. polymorpha* subsp. *polymorpha* in de Everdinger Waarden te verzamelen en Dick Haaksma maakte de fraaie foto's.

Literatuur

Bischler-Causse, H. & M.C. Boisselier-Dubayle. 1991. Lectotypification of *Marchantia polymorpha* L. J.Bryol. 16: 361-365.

Bischler, H. & M.C. Boisselier-Dubayle. 1998. Molecular taxonomy of liverworts. in: Bryology for the twentyfirst century. Edited by J.W. Bates, N.W. Aston & J.G. Duckett.

Boisselier, M.C. & H. Bischler. 1989. Electrophoretic studies in *Marchantia polymorpha* L. J.Hattori bot. lab. 67: 297-311.

Boisselier-Dubayle, M.C., M.F. Jubier, B. Lejeune & H.

- Bischler. 1995. Genetic variability in the three subspecies of *Marchantia polymorpha* (Hepaticae): Isozymes, RFLP and RAPD Markers. *Taxon* 44: 363-376.
- Burgeff, H. 1943. Genetische Studien an *Marchantia*. Einführung einer neuen Pflanzenfamilie in die genetische Wissenschaft. Jena.
- Frahm, J.-P. 2009. *Marchantia paleacea* erstmalig in Deutschland gefunden. *Archive for Bryology* 47.
- Gradstein, S.R. & H.M.H. van Melick. 1996. De Nederlandse levermossen en hauwmossen. Utrecht.
- Grolle, R. & D.G. Long. 2000. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 22 : 103-140.
- Hodgetts, N.G. et al. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* 42: 1-116.
- Hugonnot, V. & J.L. Chavoutier. 2021. Les Bryophytes de France, vol. 1 Anthocérotes et Hépatiques.
- Linde, A.-M. et al. 2020. Evolutionary History of the *Marchantia polymorpha* Complex. *Front. Plant Sci.*, 26 June 2020
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. Ed. 1. Stockholm.
- Long, D.G. 1995. *Marchantia polymorpha* in Britain and Ireland. *Bull.Brit.Bryol.Soc.* 66:29-37
- Macvicar, S.M. 1926. The student's handbook of British hepatics. 2nd edition,
- Müller, K. 1954. *Die Lebermoose Europas*. Leipzig.
- Nebel, M. & G. Philippi. 2000. *Die Moose Baden-Württembergs*. Band 1.
- Paton, J.A. 1999. The liverwort flora of the British Isles. Colchester.
- Schuster, R.M. 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America. east of the hundredth meridian, Vol. 6. Chicago.
- Siebel, H.N., H.J. During & H.M.H. van Melick, 2005. Veranderingen in de Standaardlijst van de Nederlandse blad-, lever- en hauwmossen (2005). *Buxbaumiella* 73: 26-64.
- Siebel, H.N. & H.J. During, 2006. *Beknopte mosflora van Nederland en België*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.

Adresgegevens auteur

J.A.W. Nieuwkoop, Vluchtheuvelstraat 6, 6621 BK Dreumel, jurgen.nieuwkoop@icloud.com

Abstract

The subspecies of Marchantia polymorpha L. in the Netherlands

Two subspecies are present: subsp. *polymorpha* and subsp. *ruderalis*. Up till now only few bryologists recorded the subspecies. This paper aims to increase the awareness of the existence of both subspecies. The distinctive features of each taxon are described and illustrated. While subsp. *ruderalis* is a weedy plant in all types of disturbed habitats, subsp. *polymorpha* is characteristic for more or less natural habitats like margins of rivers, lakes, and marshes.