

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 onsamenvattend, 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 omvattend om in kort bestek op verantwoorde wijze behandeld te kunnen worden. Ook ben ik langzamerhand steeds sceptischer geworden ten aanzien van de mogelijkheid om bij onze huidige kennis van zaken veel met zekerheid 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 beperken en speciaal iets schrijven over het vraagstuk of wij de folieuze levermossen afgeleid moeten denken van de frondeuze, of omgekeerd, mij daarbij in hoofdzaak 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 beschreven. 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 anacrogynae* 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 beschreven musci (*Muscites polytrichaceus* en *M. Bertrandii*) is het lang niet zeker, of het wel musci zijn. Uit het Perm zijn geen bryophyten bekend. De eerstvolgende fossielen duiken weer op in het Rhaeticum (boven-Trias), n.l. 2 hepaticae: *Hepaticites solenotus* (vgl. de recente *Riccardia incurvata*) en *Naiadita lanceolata* (vgl. *Riella*). Van het direct daarop volgende Onder-Lias (Jura) zijn ook nog 2 hepaticae bekend, n.l. *Hepaticites laevis* (vgl. *Pellia epiphylla*) en *H. glebosus* (vgl. *Moerckia Flotowiana*), maar verder zijn uit het hele Mesophyticum geen hepaticae meer bekend, althans niet met thallusstructuur, zodat zij niet met recente vormen te vergelijken zijn. Genoemde 4 soorten behoren, evenals de Carbonische hepaticae, tot de *Jungermanniales anacrogynae*, uitgezonderd *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 behoren 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 treden 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 andere 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 onderzoekingen zullen nodig zijn om uit te maken, of dit feit van werkelijke betekenis is. Behalve *Naiadita* leveren deze fossielen geen nieuwe morphologische gezichtspunten 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 gametophyt (aan het waterleven aangepast) steeds meer gereduceerd wordt, terwijl de sporophyt (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 gametophyt veel hoger ontwikkeld dan bij welke hogere cormophyt ook, en ongeveer even hoog als, of hoger dan de sporophyt 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 gametophyt gereduceerd wordt, maar de sporophyt ook (als we in de ene richting lezen), of dat de sporophyt zich meer en meer ontwikkelt, maar dan de gametophyt 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 bryophyt 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 voorloper-type der 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 sporophyt van dit reeds langer bekende fossiele waterleversmos 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 gametophytenkenmerken.

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, ééncellig, 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 broedbeker met een 1 cel dikke wand, een gelobde, soms tot aan de voet ingesneden rand, en eivormige 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,

in bouw overeenkomend met de recente hepaticae. Door intercalaire groei ontwikkelt zich onder het archegonium een steel. Tegelijk ontstaat als uitgroeiing van de archegoniumvoet een perianth van 4, elkaar aan de basis met hun randen bedekkende bladeren, die tot boven de archegoniumhals gaan uitsteken. In vorm verschillen zij niet van de loofbladeren. Inmiddels zijn archegoniumbuik en top van het pseudopodium geweldig gegroeid, waardoor de sporophyt er geheel in opgesloten blijft. Er is een halfbolvormige voet, geen seta en een bolvormige theca. Het omhulsel van de voet en van de onderste helft van de theca wordt gevormd door het pseudopodium, het omhulsel van de bovenste helft van de theca door de archegoniumbuikwand. Op de grens van beide, dus halverwege de theca, zit het perianth ingeplant. De kapselwand bestaat uit één laag van regelmatig gerangschikte cellen met sterk verdikte radiale en binnenwanden. Steriele cellen, elateren en columella ontbreken, althans in het rijpe sporangium. Dit is cleistocarp. Waarschijnlijk liet het in zijn geheel los van de moederplant, om door het water meegevoerd te worden. De sporen hebben een vorm, typisch voor vele hepaticae.

Dat we met een levermos te doen hebben, blijkt uit de combinatie van de volgende kenmerken: eencellige rhizoiden, ongenerfde bladeren met kleinere randcellen en afgeronde top, in dwarse rijen gerangschikte bladcellen, gemmen, die tot een korte draad kiemen, welke ongemerkt in een stengel overgaat, de aanwezigheid van een perianth en last not least de bouw der archegoniën en de vorm der sporen. Zeer merkwaardig is evenwel, dat *Naiadita* als folieus levermos broedbekers draagt, dat de bladeren in een spiraal staan en groeien door middel van een topcel; de late ontwikkeling van het perianth, dat uit geheel onvergroeide, in vorm met de gewone bladeren geheel overeenkomende bladeren bestaat, en last not least het pseudopodium! Al deze kenmerken komen bij de recente hepaticae niet meer voor.

De eenvoudigste mogelijkheid van stengelgroei is die door een topcel, die één of meer overlangse segmentrijen afsnoert. Inderdaad hebben alle recente hepaticae en enkele recente musci een topcel, die 2 of 3 zuiver overlangse segmentrijen afsnoert. Daardoor komen de bladeren ook in 2 of 3 rijen te staan en niet in 8,

zoals bij de Naiadita. Het is dan ook gebleken, dat de musci met hun veelal verspreide bladstand, maar steeds 3-snedige topcel, alle in aanleg een $1/3$ bladstand hebben. Door torsie van de segmentrijen, die reeds van tevoren kan zijn bepaald doordat de topcel zelf getordeerd is, gaan de 3 overlangse rijen over in 3 spiralen, waarin dan weer overlangse rijen zijn te onderscheiden, maar in ander aantal. Hierdoor verandert de bladstand en wel neemt de hoek, die twee opeenvolgende bladeren met elkaar maken (de z.g. divergentie) toe. Bij bladstand $1/3$ bedraagt deze $1/3 \times 360^\circ = 120^\circ$. Het eerst volgt hierop bladstand $3/8$ (divergentie 135°), dan $2/5$ (145°), pas tenslotte $1/2$ (180°). Ook bij de hals-bryophytenarchegonia treedt torsie op. Waarschijnlijk had dus ook bij de stengel van Naiadita een dergelijke torsie plaats, zij het een geringe (bladstand $3/8$).

Het eenvoudigst denkbare topceltype is het 1-snedige, d.w.z. een topcel, die slechts één rij cellen afsnoert, zoals dit bij de draadalgen voorkomt. Bij bryophytenstengels komt dit niet voor, bij de mosbladeren alleen bij Naiadita. De bladeren der mossen kunnen we ons het beste ontstaan denken uit zijtakken van draadalgen, wier lengtegroei zich beperkte en waarin de door de eensnedige topcel afgesnoerde cellen zich overlangs gingen delen. Dit type vinden we alleen bij Naiadita. Het ligt dus voor de hand zowel het bladtype der musci met hun 2-snedige topcel als dat der hepaticae zonder topcel af te leiden uit het bladtype van Naiadita met 1-snedige topcel.

Dat de bladeren in spiralen staan en dat zij een topcel bezitten, zijn kenmerken, die Naiadita met de musci gemeen heeft, evenals de van de stengel duidelijk afgescheiden archegoniën.

Het pseudopodium wijst op verwantschap met *Sphagnum*, *Andreaea* en *Archidium*. De broedbekers tonen gelijkenis met die van *Marchantia* en oppervlakkig met die van *Georgia*. Hieruit blijkt fraai de sleutelpositie van Naiadita. Voorts toont het mos een opeenhoping van primitieve kenmerken, waarvan de 1-snedige topcel der bladeren reeds genoemd is. Verder zijn nog te noemen: het homogeen stengelweefsel, de over de stengel verspreide, eencellige, onvertakte, onverdikte

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.

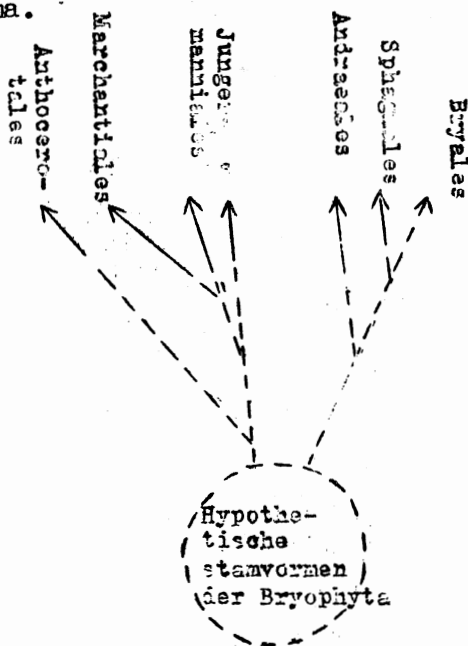
DE REDUCTIETHEORIE.

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 dekcel 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 dien-
 "overeenkomstig de levermossen als de meest afgeleide
 "vormen, waarbij er met nadruk op gewezen wordt, dat
 "zij niet van de recente bladmosser afgeleid kunnen
 "worden, maar dat deze afleiding v r terug geschoven
 "gedacht moet worden, en dat de musci in de ontwikke-
 "ling van afzonderlijke delen (sporogoon, blad) ver-
 "boven die vormen uitgegaan zijn, waarvan de aflei-
 "ding kan plaats vinden."

Wettstein verduidelijkt dit door het onder-
 staande schema.



De reductietheorie leidt de thalleuze hepaticae (althans de Jungermanniales anacrogynae) van de folieuze hepaticae (de J.acrogynae) af, door reductie of versmelting van de bladeren. Zij leest dñs 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 stomatan 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 daarmede 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 theoriën, 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 uitgangsstadium 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 vormingen onderling homoloog zijn. Het volgende schema moge dit verduidelijken:

REDUCTIETHEORIE van Harris (m o n o p h y l e t i s c h) :

	MUSCI CALOBRYACEAE	J. ACROGYNAE	J. ANACROGYNAE SPHAEROCARPALES MARCHANTIALES	(Homologe organen in een horizon- tale rij)
1	bladeren	laterale bladeren ventrale bladeren	thallus (lobben ventrale schubben → slijmharen	

PROGRESSIETHEORIE van Cavers (d i p h y l e t i s c h) :

43

1	bladeren ←	laterale bladeren ←	thallus (lobben)
2	bladeren ←	ventrale bladeren ←	ventrale schubben ← slijmharen

Tegenover deze mono- en diphyletische theorieën staat nog een derde theorie, die van Schoute (1943), die wij de triphyletische theorie zouden kunnen noemen:

BLADTHEORIE van Schoute (t r i p h y l e t i s c h) :

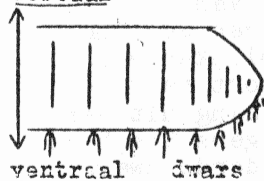
1	bladeren	laterale bladeren ventrale bladeren	_____
2	_____	_____	thallus (lobben)
3	_____	slijmharen	slijmharen, ventrale schubben

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 Sphaerocarpales 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 Fossonbronia 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 Fossonbronia 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

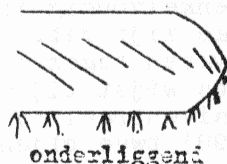
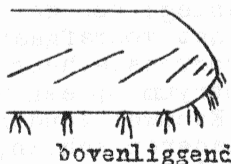
later een verschuiving, totdat 2 rijen in één vlak ter weerszijden van de stengel liggen (de divergentie neemt dus toe van 120° tot 180°), terwijl de 3e rij (de amphigastriën) loodrecht daarop aan de ventrale zijde ingeplant staat. De amphigastriën blijven meestal in de ontwikkeling ten achter bij de 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:

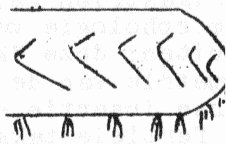
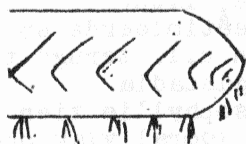
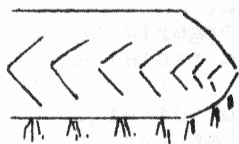
coraal



a.



b.



Lejeuneaceae p.p.

Radula (bovenliggend)

Scapania p.p.
(onderliggend)

(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.drs. 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 anacrogynae 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 morfologie van geïsoleerde en van opgerichte spruiten: deze "keren 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 dekkerde randen logischer uit dwars geïnsereerde af te leiden dan uit overlans 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.1. 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.