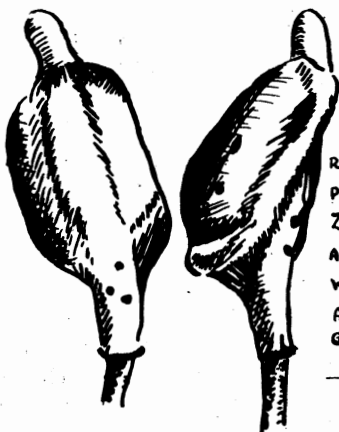


BUCKBAUMIA

MEDEDELINGEN VAN DE
BRYOLOGISCHE WERKGROEP
VAN DE
NED. NAT. HIST. VER.
4e Jaargang No. 4/5
Juli 1950



RED. ADRES: W. MEIJER
PR. HENDRIKKADE 96
ZAANDAM, HOLLAND
ADM.: J. GROENHUYZEN,
WUTTENBACHSTR. 14^E
AMSTERDAM-O.
GEM. GIRO: (3550) G. 183

OVER DE PHYLOGENIE DER LEVERMOSSEN (vervolg)

door Jan Barkman

De Metzgeriaceae hebben een scherp afgegrensde nerf (stengel) en dun thallus, dat zich dichotoom en door ventraal aan de hoofdstengel ontspringende zijstengels (vaak aan de basis ongevleugeld) vertakt. Slijmharen komen voor. Bij de Dilaenaceae zijn de thalluslobben soms duidelijk (Symphyogyna) en komen dorsale schubben voor (Moerckia). Nog duidelijker zijn de lobben bij Blasia, waar tevens per zijlob een ventrale schub voorkomt (schubben in 2 rijen, ter weerszijden van de nerf); bovendien komen slijmharen en holle, halfbolronde schubben ("bladoortjes") voor, waarin Nostockolonies. Slijmharen en bladoortjes zijn echter onregelmatig over het thallus verspreid. Op de bovenzijde van het thallus zijn de slijmharen uitgegroeid tot flesvormige broedbekers. Echte bla-

deren zien we bij Fossombronina (topcel 2-snedig) en Noteroclada (topcel 3-snedig). Petalophyllum heeft een breed, ongelobd thallus met daarop dwarse, verticale, dorsale lamellen ter weerszijden van de nerf. De topcel is 3-snedig evenals bij Treubia. Bij Treubia is hij bovendien zuiver apicaal. Het thallus is hier tot aan de stengel ingesneden en de dorsale schubben zijn beperkt tot de stengel en de bases der thalluslobben (een schub per lob). De nerf is dik, maar niet zeer scherp afgegrensd; de lobben zijn aan de basis meer dan een cel dik. Beschouwde men vroeger de thalluslobben van Blasia e.d. als bladeren, thans is gebleken, dat zij bij Blasia, Treubia, Symphyogyna en Dendroceros (een Anthocerotaceae) reeds direct horizontaal-longitudinaal, loodrecht op de hoofd-segmentwanden aangelegd worden, dus niet homoloog zijn met de bladeren der acrogynae. Het is dan ook onjuist van Castle (1946), als hij, als aanhanger van de reductietheorie de genera Androcryphia, Treubia, Blasia en Fossombronina in één adem noemt als zijnde de meest primitieve, "want meest folieuze", anacrogynae.

Door verbreding van de nerf komen deze, aanvankelijk gescheiden lobben dan op een gemeenschappelijk "grondvlies" te zitten. Een andere vorm van thalluslobben ontstaat bij Metzgeria, de Marchantiales en Dendroceros door vertakking: daar elk vegetatiepunt in een inbochtung ligt, ontstaat dan tussen de twee vegetatiepunten een middenlob. Wel met bladeren homoloog zijn echter gebleken de thalluslobben van Fossombronina en Noteroclada, de dorsale lamellen van Petalophyllum en de dorsale schubben van Treubia; zij staan alle in 2 lengterijen, ter weerszijden van de nerf één, en worden evenwijdig aan de apicale hoofdwand van elk segment aangelegd. Daardoor blijven zij bij Fossombronina en Noteroclada vrijwel longitudinaal langs de thallusrand staan, maar stralen bij Treubia en Petalophyllum uit, en komen verder van de top af dwars te staan. Het is evenwel merkwaardig, dat de bladeren van alle 4 genera geen spoor van tweelobbigheid vertonen. De thalli bij deze genera zijn op te vatten als vleugelvormige stengelverbredingen. De dorsale schubben van Moerckia staan niet in 2 regelmatige, overlangse rijen en zijn dus waarschijnlijk niet homoloog met bladeren, maar met slijmharen. Ook bij acrogyne levermossen komen dorsale lamellen voor (Schistochila). Dat het geen bladeren zijn, blijkt al daaruit, dat zij op echte

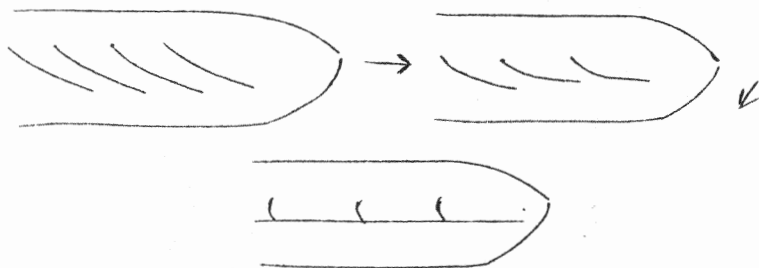
bladeren staan! Zij ontstaan door congenitale vergroeiing van uit celrijen bestaande haren (Buch, 1933). Het probleem van de buikschubben is niet zo eenvoudig. Bij *Fossombronina* vinden we aan onder- en bovenzijde van het thallus knotsharen, die tot blaadjes kunnen uitgroeien. Ook de ventrale slijmharen van *Sphaerocarpus* zijn gereduceerde schubben (of schubben in aanleg, zo men wil). Dergelijke overgangen tussen knotsvormige slijmharen en buikschubben zijn talrijk, ook bij de *Marchantiales* komen ze voor. Daar worden de buikschubben trouwens als haren aangelegd en zijn dan ook gesteeld. Precies zulke haren vinden we bij de *acrogynae* in de oksels der, ^{en} zelfs op de bladeren, waarmee zij dus niet homoloog kunnen zijn. Waar de buikschubben onregelmatig over het thallus verdeeld staan (*Ricciaceae*) of in 6 rijen (*Marchantia*), is een afleiding uit de 2 of 3 rijen echte bladeren der *acrogynae* natuurlijk eveneens uitgesloten. Merkwaardig is evenwel, dat zij bij de overige *Marchantiales* en bij *Blasia* in 2 regelmatige, overlappende rijen staan. Waar wij de thalluslobben hier als stengelverbreedingen opvatten, die vooral door sterke celdeling van het dorsale stengelapex tot stand komen, zouden we ons kunnen indenken, dat de 2 rijen laterale bladeren daarbij naar de onderkant van de stengel verschoven zijn. Evenwel is het misschien beter, voorlopig althans voor het merendeel der buikschubben geen homologie met bladeren, maar met slijmharen aan te nemen. Deze slijmharen kunnen bij *Fossombronina*, gezien zijn 2-snedige topcel, niet homoloog zijn met *amphigastrien*. Maar bij *Noteroclada* met 3-snedige topcel vormen de laterale segmentrijen de bladeren, terwijl uit elk ventraal segment 4 slijmharen ontspringen (Cavers, 1911, p. 85). Hier lighet dus wel voor de hand homologie met *amphigastrien* aan te nemen, dus met echte bladeren. De slijmharen der *acrogynae* zijn echter precies zo gebouwd, maar staan in de oksels van echte bladeren! Eigenaardig is ook, dat de kleine, schubachtige blaadjes van *Riella* in 2 rijen staan, doordat zij door de 2 laterale vlakken van de 4-zijdige topcel afgesnoerd worden, maar dat zij aanvankelijk de vorm van knotsharen hebben! De mogelijkheid, dat de buikschubben dus toch via slijmharen en *amphigastrien* of laterale bladeren homoloog zijn met echte bladeren, moet dus open gelaten worden.

Een geheel aparte vorming, die met geen der vorige homoloog is, is de dorsale vleugel van *Riella*. Als eenzijdig ontwikkeld thallus is deze niet op te vatten daar hij in zijn rand antheridien draagt. Het is een orgaan sui generis onder de *hepaticae*.

Bij *Riella bialata* zijn 2 dorsale vleugels aanwezig. De kleine, schubachtige blaadjes, die *Riella* ook heeft, beschouwt Harris als gereduceerde gewone bladeren, daar hij *Riella* wegens zijn overeenkomst in andere kenmerken van *Naiadita* wil afleiden. Tegelijk met de ontwikkeling van de dorsale vleugel zouden dan de bladeren gereduceerd zijn. Dit wordt gesteund door het feit, dat bij de recente soorten met grote vleugel de bladeren klein zijn, bij die met kleine vleugel de bladeren groot. Voor de ontogenie zie boven.

Als we aannemen, dat de thalleuze hepaticae van de folieuze afstammen, hoe moeten we ons dit proces dan voorstellen? Vroeger meende men: door zijdelingse vergroeiing van longitudinale bladeren. *Blasia* zou dan een mooi voorbeeld van een overgangsgeval zijn. Daar de meeste thalleuze acrogynae (*Zoopsis*, *Schiffneria*) onderliggende bladeren hebben, de meeste folieuze anacrogynae (*Fossombronia*, *Noteroclada*), eveneens, werd de afleiding uit folieuze vormen met onderliggende bladeren gedacht. De dorsale schubben en vleugels van *Treubia* en *Petalophyllum* vonden dan meteen een prachtige verklaring in de achterrand (bovenlob) dezer bladeren (S.O. Lindberg):

Fig. 2



Tegelijk hiermede werd de 3-snedige topcel 2-snedig. Het enige recente acrogyne genus met 2-snedige topcel, *Pleurozia*, heeft echter bovenliggende bladeren!

Nu weten wij, dat de lobben van *Blasia* niets met bladeren te maken hebben, die van *Fossombronia* wel. *Fossombronia* kan in zwak licht zelfs rechtopstaande, vrij normaal bebladerde spruiten vormen (Harris, 1939). Overgangen van *Fossombronia* naar zuiver thalleuze vormen bestaan echter niet. Tegenwoordig neemt Buch (1930) dan ook een ander proces aan, bestaande

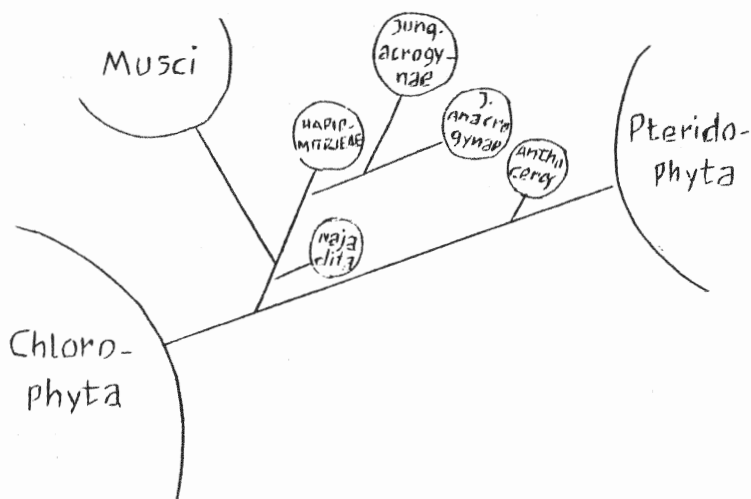
in een verbreding van het dorsale stengelweefsel. Bij sommige acrogynae is er op de bovenkant van de stengel slechts een zigzaglijn waar te nemen, die de grens tussen de hoofdsegmentrijen van linker- en rechterbovenzijde vormen. De implantingen der bladeren van de linkerszijde reiken tot deze lijn, die van de rechterszijde eveneens (*Calobryaceae*, *Plagiochila*, *Calypogeia*, *Lophozia* e.a.). Bij andere acrogynae ontwikkelt zich door longitudinale celdeling een overlangse rij van cellen, die vrij is van bladplantingen, de e.g. dorsale streep (*Cephalozia*, *Lophocolea*, *Chiloscyphus* e.a.). Deze wordt steeds breder en buigt zijdelings om de stengel heen. Zoopsis heeft daardoor een op dwarse doorsnede elliptische stengel. Het meest extreme geval is *Schiffneria* met een compleet thallus, op welks rand de bladeneus geplaat staan. De homologie blijkt uit de ontwikkeling en uit zwak ontwikkelde stengels. Tevens zijn de bladeren enkelvoudig en zo breed, dat hun randen elkaar raken, zelfs lichtelijk overlappen (onderliggend). In de reeks *Cephalozia* - *Zoopsis* - *Schiffneria* is nl. tevens de drasing der insertie voortgeschreden, zodat de bladeren bij *Schiffneria* practisch longitudinaal staan. Misschien is dus toch ook wel een zijdelingse vergroeiing van bladeren denkbaar, gecombineerd met het stengelverbredingsproces. Zola zijdelingse vergroeiing neemt Buch (1952) nog steeds aan voor *Pteropsiella frondiformis*, een zeer merkwaardig acrogyn genus, dat uit volkomen ongelobde thallusstroken zonder bladachtige aanhangsels bestaat, net als *Heteria*, maar waarvan de fertiele zijtakken, die ventraal uit de middennerf ontspruiten, normaal 3-rijig bebladerd zijn!

Opgemerkt kan dus worden met betrekking tot de drie theorieën, dat de meeste thalluslobben niet homolog zijn met de bladeren, dat in zoverre alleen de triphylatische theorie juist is (behalve dat daar de thalluslobben van *Fossonbronja* en *Noteroclada* tezamen met de bladeren genoemd hadden moeten worden en dat de vleugel van *Riella* als vierde zelfstandige orgaan genoemd had kunnen worden). Zowel de progressieve als de reductieve afleiding zijn in hun gegeven vorm dus onjuist. Dit neemt niet weg, dat een afleiding van folieuze uit thalleuze hepaticae of omgekeerd langs andere weg (zie boven) mogelijk blijft. Die weg doet echter de voorkeur geven aan de reductieve afleiding boven de progressieve.

De ontwikkeling van thalleuze uit folieuze hepaticae moet lang voor het Boven-Carboon hebben plaats gevonden, gezien het feit, dat toen reeds zuiver thalleuze vormen voorkwamen. Dit behoeft geen argument tegen de afleiding van alle bryophyten uit

het Naiaditatype, dat wij pas ⁵⁴ uit het Boven-Trias kennen want nog afgezien van het feit dat Naiadita ook voor het Boven-Carboon geleefd kan hebben, is het zonder meer duidelijk dat, indien de Boven-Carbonische anacrogynae en Naiadita zich uit gemeenschappelijke voorouders ontwikkeld hebben, Naiadita door zijn leven in het water het primitieve karakter veel meer bewaard zal hebben. Trouwens, op pag. 37 zagen we reeds dat Naiadita niet in alle opzichten aan het ideale oertype voldoet.

Het phylogenetisch verband tussen de besproken groepen kunnen we als volgt aangeven:



Litteratuur

Buch, H., 1930 Über die Entstehung der verschiedenen Blattflächenstellungen bei den Lebermoosen, Ann. Bryol. 3, p. 25-41

1932 - Morphologie und Anatomie der Hepaticae, in F. Verdoorn Manual of Bryology, p. 41-73

Castle, H. 1946 - Sinnot, Botany, Principles and problems, 726 pp.

Cavers, E., 1911 - The inter-relationships of the Bryophyta, New Phytologist, 4 p. 1-203

- Chadefaud, M., 1940 - La position systématique des hépatiques à thalle, Rev.Sci. 78 p.176-177.
- Church, A.H., 1919 - Thallassiophyta and the subaerial transmigration, Oxford Bot.Memoirs no. 3 p. 1-95.
- Evans, A.W., 1959, - The classification of the hepaticae, Bot.Rev. 5, p.49-96.
- Fulford, M., 1948 - Recent interpretations of the Relationships of the Hepaticae, The Bot.Review 14, 5, p. 127-175.
- Gams, H., 1952 - Quaternary distribution, in F.Verdoorn, Manual of Bryology, p. 297 - 325.
- Goebel, K., 1950 - Organographie der Pflanzen, II. Bryophyten-Pteridophyten, 3e druk, Jena.
- Harris, T.M., 1959 - Naiadita, a fossil Bryophyte with reproductive organs, Ann. Bryol. 12, p. 57-70.
- Hofmeister, W., 1851 - Vergleichende Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen usw., Leipzig.
- Leitgeb, H., 1874 - 1881, Untersuchungen über die Lebermoose, 1-6.
- Lotsy, J.P., 1909 - Vorträge über Botanische Stammesgeschichte II. Cormophyta Zoidogamia, Jena.
- Pottier, M.J., 1920 - La parenté des Andréacées et des Hépatiques et un cas tératologique qui la confirme, Bull. du Mus. Nat. d'Hist. Nat., 26, p. 537-544.
- Schiffner, V., 1909 - Hepaticae, in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, 5, Abt., I. Hälfte, 1e druk, p. 5 - 141.
- Schoute, J.C., 1945 - Uitwendige Morphologie, Hfdt. II, §4 (De uitwendige organen der Bryophyta) in V.J.Koningsberger, Leerboek der Algemene Plantkunde I, p. 23-29.
- Seward, A.C., 1933 - Plant Life through the Ages, Cambridge, p. 121-134.
- Verdoorn, F., 1952 - Classification of Hepatics, in Manual of Bryology, p. 415 - 453.
- Walton, J., 1925 - Carboniferous Bryophyta I. Ann. of Bot. 39 p. 565 - 572.
- 1928 - idem II, Ann. of Bot. 42.
- Wettstein, R. von, 1933 - Handbuch der systematischen Botanik, I. Band, 4e druk.

MONSTRUERUZE SPOROGONIA VAN

FUNARIA FASCICULARIS EN PHYSCOLITRIUM FIRIFORME, door
Wim Meijer, Hugo de Vries Lab., Amsterdam.

Toen ik op 5 Maart 1948 tussen de mossenschotels in een van de kassen van de Hortus Botanicus te Amsterdam inspectie hield over de bakjes waarin beide bovengenoemde mossen gekweekt werden, vielen