

VERGELIJKENDE ONTOGENIE VAN HET PERISTOOM DER BRYALES.

door dr R.v.d. Wijk.

Het peristoom van de Bladmossen levert ons niet veel kenmerken op, welke phylogenetische betekenis hebben. Zo kunnen we aan het aantal tanden, enige, zij het een kleine, betekenis toekennen. Bij de meeste families is het aantal tanden binnen de familie constant. Er zijn echter enkele, waar dit niet zo is, o.a. de Polytrichaceae. Hier zijn (16), 32 en 64 tanden aanwezig. Vooraf dient opgemerkt te worden, dat dit aantal bij veel soorten niet zo constant is, als vele systematici in de flora's aangeven. Zo wisselt het aantal bij Polytrichum marginatum tussen 32 en 64 (V a n d e r W i j k, 1929). Dit is begrijpelijk, omdat het aantal bepaald wordt door radiale celdelingen in de peristoomzone. Blijft zo'n radiale celdeling geheel of gedeeltelijk achterwege, als er reeds 32 cellen gevormd zijn, dan wordt het getal 64 niet bereikt, uitsluitend benaderd. Het moet ieder verwonderen, dat in het algemeen die delingen zo regelmatig verlopen, dat bij vele soorten het aantal 64 toch sterk favoriet is. Uit het voorgaande volgt, dat een groter aantal afhankelijk is van een verdere ontwikkeling van de peristoomzone, wat tevens betekent een sterkere ontwikkeling van het kapsel, dus van de gehele sporophyt. In veel gevallen (echter niet in alle) wijst dit tevens op een hogere ontwikkelingstrap van de sporophyt. Echter kunnen ook reductieverschijnselen het aantal beïnvloeden, zodat dit aantal alleen niet voldoende is om een ontwikkelingsrij, zelfs niet binnen een familie, op te stellen. In vele families bv. kan men soorten en geslachten zonder peristoom aantreffen. Meestal is dit een afgeleide toestand, doordat het peristoom gereduceerd is. Natuurlijk kan het in andere gevallen ook een primitieve toestand zijn, zoals bij Sphagnum, dat niet tot de Bryales behoort.

Naast dit weinig bruikbare kenmerk zijn er nog vele andere eigenschappen van het peristoom, die, hoewel in de systematiek van groot belang voor de in-

deling en rangschikking der bladmossen, voor de phylogenie niet te gebruiken zijn, b.v. de splitsing der tanden, de papillenvorming, de kleur, lengte en torsie. Er blijft feitelijk maar één kenmerk over, dat we op de phylogenetische betekenis hebben te onderzoeken, dat is de plaats van vorming, en de wijze, waarop het peristoom zich daar ontwikkelt.

Nu weet men uit de klassieke onderzoeken van LANTZIUS-BENINGA (1847) en later van VOUK (1876), dat het peristoom der Bryales aangelegd wordt in het amphithecium, vlak boven de ring. Bij enkele geslachten der bladmossen bestond nog twijfel, of het peristoom zich inderdaad in het amphithecium vormde. Het waren Dawsonia en Tetraphis. De onderzoeken van GOEBEL (1906) hebben echter duidelijk aangetoond, dat Dawsonia in dit opzicht niet afwijkt van de andere bladmossen. Bij Tetraphis daarentegen vindt men tot heden ten dage in de Handboeken vermeld, dat het peristoom gevormd wordt uit het amphithecium en de dekselcolumella (die zoals bekend tot het endotheicum gerekend wordt). Deze bewering is m.i. onjuist. Ze berust waarschijnlijk op een figuur van LANTZIUS-BENINGA, die in alle handboeken overgenomen is en waarin een splitsing van het gehele weefsel in vier sectoren waargenomen kan worden. Daar de figuur echter een doorsnede voorstelt van een nog niet rijp kapsel, is de figuur misleidend. Immers bij rijpheid is het grootcellige, dunwandige weefsel samengeschrompeld, zoals dit ook bij andere mossen het geval is. De rijpe tanden zijn slechts twee cellen dik, dat zijn de beide buitenste cellagen, waarvan de celwanden verdikt zijn. Deze twee behoren echter tot het amphithecium.

Samenvattend kunnen we dus vaststellen, dat de plaats van vorming van het peristoom bij alle Bryales dezelfde is, n.l. in het amphithecium vlak boven de ring. Mijn eigen onderzoeken aan het Polytrichum-peristoom (1929) hebben aangetoond, dat ook daar deze regel volkomen opgaat. Door deze volkomen gelijke vormingszone komen we dus phylogenetisch ook niet verder.

Kijken we nu echter nog eens naar de figuur van Tetraphis, dan blijkt dat het amphithecium bij dit geslacht uit drie cellagen bestaat en dat het peristoom zich in de beide binnenste cellagen vormt, waarvan de

celwanden bijna alle op dezelfde wijze verdikt zijn. De derde, de buitenste, laag, vormt het deksel, dat loslaat van het peristoom.

De peristoomtanden zijn bij Tetraphis dus uit een dubbele laag van gehele cellen ontstaan, het zijn cel-complexen. Opvallend is, dat iedere tand uit 2×16 cellen¹⁾ is opgebouwd, dit wijst toch ook hier op een grote regelmatigheid in de opeenvolgende celdelingen in de peristoomzone, een regelmatigheid, die we, zij het dan met uitzonderingen, bij alle Bryales terugvinden en die verantwoordelijk is voor het aantal tanden (4, 8, 16, 32 of 64).

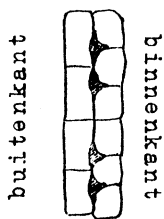
Ik beschouw de toestand bij Tetraphis, waar het nog niet tot een splitsing in enkelvoudige tanden gekomen is, als primitief. Zelfs ben ik geneigd deze "in viersplitsing" te vergelijken met de vier kleppen der *Jungermanniales*, waarbij de elaterenbundels aan de toppen der kleppen dan misschien homoloog te denken waren met het peristoom. De *Anthocerotales*, met hun beide kleppen en zonder elateren, zouden dan een nog primitievere toestand voorstellen.

Ik wil thans trachten in het vervolg van dit opstel de peristoomvormingen bij de andere Bryales uit de m.i. primitieve toestand bij Tetraphis af te leiden, voorzover dit althans mogelijk is, omdat nog slechts weinig onderzoekingen over de ontwikkeling van het peristoom verricht zijn. Anders gezegd: het volgende is een korte samenvatting van de tot nu toe bekende onderzoekingen en tevens een poging ze onder één gezichtspunt te brengen.

In de eerste plaats zijn er dan de onderzoekingen van EVANS en HOOKER over het peristoom van Ceratodon (1913). Dit mos bezit een enkelvoudig peristoom. EVANS geeft aan, hoe de ontwikkeling van dit peristoom begint. Ze blijkt overeen te komen met de ontwikkeling van vrijwel alle andere Bryales: eerst een quadrantendeling (vier cellen), vervolgens ontstaat er door een antikline, gevolgd door een perikline wand in ieder der cellen een scheiding tussen een endothecium van vier cellen en een amphithecium van 8 cellen. Vervolgens ontwikkelen zich deze beide onafhankelijk van el-

1) wisselend van 13-16, als de figuren betrouwbaar zijn!

kaar, in de meeste gevallen het eerst het amphithecium. Dit leidt spoedig tot een amphithecium van 5 cellagen dikte, ongeveer zoals we bij Tetraphis als eindstadium gezien hebben. Bij Ceratodon treedt in zoverre een verdere ontwikkeling in de buitenste cellaag op, doordat er perikline delingen in plaats vinden en het operculum dus enige cellen dik wordt. De beide andere, meer naar binnen gelegen, cellagen vormen, evenals bij Tetraphis, het peristoom. Echter geschiedt dit op een geheel andere wijze. De wanden verdikken zich niet allemaal en slechts gedeeltelijk. Wanneer we de drie concentrische tangentialen wanden: buitenwand, middenwand en binnenwand noemen (er zijn verder natuurlijk nog radiale wanden en horizontale, de laatste op een dwarse doorsnede niet te zien), dan kunnen we



2 groepen
van 5 cellen
(4 tanden)

vaststellen, dat bij Ceratodon de verdikkingen alleen optreden in de middenwand en uitsluitend daar, waar twee cellen van de binnenste cellaag aan elkaar grenzen. Nu bestaat deze cellaag uit 24 cellen (de buitenste daarentegen uit 16, zodat er telkens 5 cellen bijeenhoren (2 buitenste en 3 binnenste). Elke groep van 5 vormt 2 peristoomtanden (zie figuur). De peristoomtanden bestaan dus niet uit gehele cellen zoals bij Tetraphis. De wandgedeelten, welke onverdikt blijven, worden verscheurd

of opgelost, in elk geval ze verdwijnen. De zigzaglijn welke we aan de binnenkant van een tand vinden, wordt door de aanhechting van de radiale wanden gevormd. Ook de horizontale wanden laten strepen (balken) op de tanden achter. Naar boven zijn de tanden gespleten, doordat de verdikkingen in het midden ontbreken.

Bij LANTZIUS-BENINGA vinden we nog meer voorbeelden van een enkelvoudig peristoom. Zo o.a. het geslacht Dicranum. Ook hier is evenals bij Ceratodon een peristoomzone van twee cellagen, terwijl ook de verdikkingen vrijwel dezelfde zijn. Thans worden echter ook de radiale wanden van de binnenste cellaag vrij sterk verdikt, waardoor de zigzaglijn duidelijker wordt. Aan de basis zijn bovendien een aantal gehele cellen verdikt, een duidelijke benadering van de toestand bij Tetraphis. Bij Fissidens daarentegen, hoewel verder volkomen iden-

Siek met Dicranum, ontbreekt een dergelijke basale verdikking volkomen.

Bij Splachnum zijn van de beide concentrische cellagen der peristoomzône twee tangentiale celwanden verdikt n.l. de buitenwand en de middenwand, de eerste vormt de hoofdverdikking. Deze wanden zijn verbonden door radiale en horizontale wanden, die eveneens verdikt worden. De tanden bestaan derhalve uit gehele cellen, echter is elke tand slechts één cel dik en niet twee cellen, zoals bij Tetraphis. Bovendien zijn de tanden veel smaller: elke tand (van de 16) bestaat in de breedte slechts uit 2 cellen, bij Tetraphis waren het 13-16 cellen.

Uit de laatste peristoomvorming bij Splachnum kan men nu gemakkelijk het dubbele peristoom van Funaria afleiden: als de verdikking van de radiale wanden achterwege blijft of gedeeltelijk geschiedt, dan blijven buiten- en middenwand vrij van elkaar; de buitenwanden vormen dan het exostoom, de middenwanden het endostoom. Deze hypothese wordt gesteund door een figuur van Sachs, (zie Manual of Bryology Pl.V). Bij deze opvatting is het endostoom van Funaria homoloog met het enkelvoudige peristoom van Ceratodon, beide immers ontstaan door verdikking der middenwanden. Natuurlijk is de enkele figuur van Sachs (o.a. overgenomen door Campbell, maar veranderd) geen afdoend bewijs -- verdere onderzoekingen zijn nodig, vooral ook omdat de figuren van Lantzius-Beninga eerder tot een tegenovergestelde mening zouden kunnen leiden. Voorlopige waarnemingen van mijzelf aan Funaria wijzen echter op een bevestiging van de hypothese, later hoop ik er dus op terug te komen. Tegelijkertijd wordt dan de afwijkende vorm van het endostoom bij Funaria verklaard: tanden en geen ciliën, terwijl ook het opponeren der beide peristomen duidelijk wordt evenals het volledig ontbreken van een voorperistoom.

Zoals bekend zijn er echter nog een zeer groot aantal Bryales met dubbel peristoom. Als eerste voorbeeld neem ik Aulacomnium. Duidelijk is het peristoom hier anders gebouwd dan bij Funaria: het endostoom bestaat uit een basilairnembraan met dunne tanden en met ciliën. De tanden wisselen met die van het exostoom af. Figuren van Lantzius-Beninga tonen aan, dat ook hier

twee concentrische cellagen aan de peristoomvorming deelnemen, maar dat zich hier zeer bepaald de middenwand en de binnenwand verdikken. Thans is derhalve het exostoom homoloog met het enkelvoudige peristoom van Ceratodon, ze zijn dan ook in vrijwel alle opzichten gelijk ontwikkeld. Het endostoom ontstaat in dit geval op de grens van amphithecium en endothecium en dat verklaart haar afwijkende vorm.

Het is zeer waarschijnlijk, dat het dubbele peristoom bij alle verdere Bryales overeenkomt met dat van Aulacomnium. In ieder geval laten de figuren van LORCH (1930) duidelijk zien, dat het bij Mnium volledig klopt.

Nu volgen nog enkele geslachten, waarbij het aantal concentrische cellagen, dat aan de peristoomvorming deelneemt, niet twee, maar hoger is.

a. Buxbaumia. Hier zijn er drie cellagen, doordat uit de binnenste cellaag van de oorspronkelijke twee, door scheve perikline delingen er twee ontstaan. De laatstgenoemde wanden vormen nu bij Buxbaumia een tralievormig vlies, de beide andere, meer naar buiten gelegen wanden, dus de buitenwand en de middenwand vormen resp. het exostoom en het endostoom, welke dus overeenkomen met de beide peristomen van Funaria. Bij Buxbaumia aphylla zijn deze tanden in het geheel niet ontwikkeld; bij B. indusiata is het buitenste peristoom heel klein; het wordt door de systematici voorperistoom genoemd, terwijl het tweede, dat duidelijke tanden heeft, door hen exostoom genoemd wordt. Duidelijk is uit het bovenstaande, dat het tralievormig vlies (endostoom der systematici) een nieuwvorming is. Deze rechtvaardigt het plaatsen van Buxbaumia in een aparte onderorde, die dan bij Funaria aansluit.

Opgemerkt dient nog te worden, dat door de geringe ontwikkeling van de tandvormige peristomen bij Buxbaumia indusiata het niet mogelijk was vast te stellen, of ze alterneren of opponeren zoals bij Funaria.

b. Polytrichum. Eigen onderzoekingen, spoedig bevestigd door LORCH, hebben aangetoond, dat ook hier primair twee cellagen voorhanden zijn. De buitenste van deze beide cellagen deelt zich twee maal, waardoor er tenslotte 4 cellagen zijn ontstaan. In deze zone ontwikkelt zich dan op een wijze, die LORCH en ik verschillend aangeven het zeer bijzondere peristoom van Polytrichum (en ver-

wante geslachten). Daarbij staat het vast, dat alle celwanden zich verdikken en het peristoom uit gehele cellen, die U-vormig gekromd zijn, is opgebouwd. c. Dawsonia. Hierover bestaan alleen onderzoeken van GOEBEL. Waarschijnlijk bestaat de peristoomzone uit 8 cellagen; of deze op twee zijn terug te voeren is niet bekend. Verdikkingen treden alleen bij bepaalde celwanden op, de overigen blijven dun en verdwijnen. Er ontstaat een penseelvormig peristoom, dat wel uit gehele cellen bestaat, maar waarvan de samenhang met het Polytrichum-peristoom overigens verre van duidelijk is. GOEBEL meent nauwe verwantschap te mogen aannemen, enkel gegrond op het feit, dat hij enkele, heel korte U-cellen heeft gevonden bij het macereren van het Dawsonia-peristoom.

Tot zover het overzicht van de vergelijkende ontogenie van het peristoom. Heeft dit nu phylogenetische betekenis? Het is moeilijk te zeggen, of de samenhang, die men meent te kunnen vaststellen, ook inderdaad een phylogenetische ontwikkelingsgang voorstelt. Maar desalniettemin is het van belang de samenhang, die de vergelijking der ontogenie ons laat zien, vast te leggen. Nemen we Tetraphis als uitgangspunt, dan heeft men een peristoomzone van twee cellagen, waarvan de cellen zich alle gelijk gedragen en vrijwel niet gescheiden worden. We zeggen, dat Tetraphis vier tanden heeft, maar in vergelijking met de andere mossen zijn het duidelijk samengestelde tanden. Van deze grondvorm leidt enerzijds Splachnum over tot het dubbele peristoom van Funaria, waarbij verder Dicranum een overgang van Splachnum is tot het enkelvoudige peristoom van Ceratodon en Fissidens. En waarschijnlijk sluit zich bij Funaria ook het eigenaardige peristoom van Buxbaumia aan.

Anderzijds echter kunnen we uit het peristoom van Tetraphis het dubbele zeer sterk op elkaar gelijkende peristoom der Bryaceae en der Hypnaceae (s.l.) afleiden. Waar Polytrichum en Dawsonia moeten aansluiten is niet duidelijk, ze stellen een hogere ontwikkeling voor, omdat de peristoomzone door tangential delingen verbreed is, evenals bij Buxbaumia, maar hier staat een primitievere toestand tegenover, n.l. dat gehele

