

Over de vorming van sporenkapsels door *Fontinalis antipyretica* Hedw. (Gewoon bronmos)¹

M.J.H. (Joop) Kortselius

Morsebellaan 88, 2343 BN Oegstgeest (e-mail jkortselius@hetnet.nl)

Summary: On the production of sporophytes in *Fontinalis antipyretica* Hedw.

It is widely believed that *Fontinalis antipyretica* produce sporophytes only when emerged. Evidence is presented that sporophytes are produced when submerged. However, dry conditions are required for dehiscence of the operculum. When ripe capsules become desiccated, the operculum is torn loose, and then lifted by hygroscopic movements of the exostome teeth. The release of spores is promoted by –reversible– shape changes of the capsule.

Gewoon bronmos (*Fontinalis antipyretica*) is zo'n bekende waterplant, dat er niet veel nieuws aan te ontdekken lijkt. Toch zijn er nog onopgeloste vragen omtrent de omstandigheden waaronder bevruchting optreedt, waaronder de sporenkapsels zich ontwikkelen en waaronder de sporen vrijkomen. Algemeen wordt aangenomen dat de bevruchting en de ontwikkeling van sporenkapsels vooral plaatsvinden aan planten die een poosje droogliggen. Uit mijn waarnemingen blijkt echter, dat bevruchting en ontwikkeling van sporenkapsels volledig onder water kan plaatsvinden. Een periode van uitdroging aan de lucht is wel noodzakelijk voor het openen van het kapsel (afvallen van het dekseltje) en het uitstrooien van de rijpe sporen. Rijpe sporenkapsels die op hun natuurlijke groeiplaats permanent onder water bleven, slaagden er niet in zich van het afsluitende dekseltje te ontdoen (gedurende de observatieperiode van 7 maanden).

Inleiding

Gewoon bronmos (*Fontinalis antipyretica* Hedw.) is wijdverspreid op het noordelijk halfrond. Bijna alle lokale mosflora's vermelden dat er slechts zelden sporenkapsels worden gevormd, ook in West- en Midden-Europa (Frahm et al. 1995; Smith 1978). De uitzondering wordt gevormd door onze bladmosflora, De Nederlandse Bladmossen, die vermeldt dat kapsels in ons land vrij vaak worden gevormd (Touw 1989). Maar zo vaak toch ook weer niet, want tot vorig jaar (2001) had ik slechts twee toevallige vondsten gedaan, namelijk in 1995 in een drooggevalen duinplasje bij Oostvoorne en in 1996 in de bronvijvers van de Springendalse beek bij Tubbergen (Kortselius 1997).

¹ Dit artikel is gebaseerd op een voordracht tijdens de lezingendag van de BLWG op 2 maart 2002.

Een bericht op Bryonet vestigde de aandacht op de problemen rond de kapselvorming van Bronmos. Bryonet is een discussieplatform over mossen op het internet. Ron Porley, een vooraanstaande Britse bryoloog, wees op onduidelijke en tegenstrijdige opvattingen in de literatuur. Alle teksten die Porley had geraadpleegd, stelden dat "*Fontinalis antipyretica* produce sporophytes only when emersed, that is, above water level". Er was echter één uitzondering, namelijk een artikel van Vitt & Glime (1984), waarin wordt gezegd dat "*Fontinalis* sporophytes are present not above the water but are maintained in the aquatic habitat". Porley noemde nog meer tegenstrijdigheden in de literatuur over de ecologie van *Fontinalis* en verzuchtte "I'm more confused than ever".

De belangrijkste vraag kan als volgt worden geformuleerd: Kunnen *Fontinalis*-planten kapsels vormen als ze permanent onder water groeien? Of moeten ze daarvoor eerst enige tijd droogvallen? In de discussie op Bryonet die volgde werden allerlei aspecten van het probleem belicht. Zelf deed ik een duik in het zakje door te verwijzen naar de planten in de Springendalse beek, die zich permanent onder water bevonden en toch kapsels droegen (Kortselius 1997). Voor mij was dit een overtuigend bewijs dat Bronmos niet per se periodiek hoeft droog te vallen om sporenkapsels te vormen.

In dit artikel wordt verslag gedaan over nieuwe waarnemingen en een zoektocht in de literatuur.

Het onderzoek

In 2001 werden 3 nieuwe populaties met kapselende planten gevonden: Amsterdamse waterleidingduinen (Wim Kuijper), Oostvoorne (BLWG-excursie), Arnhem (Joop Kortselius). Alle in dit artikel besproken waarnemingen zijn echter gedaan aan de Arnhemse bronmosplanten. Van juli 2001 t/m februari 2002 werd in Arnhem eens per 3 à 4 weken studiemateriaal verzameld, in totaal 11 keer. De bronmosplanten werden direct in het veld en thuis bestudeerd, maar ook thuis geruime tijd in kweekbakken bewaard ter observatie en ter latere bestudering.

De SEM-opnames² werden in december 2001 gemaakt door Cris Hesse van het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden. De gebruikte procedure (Kruijer 2002) kan als volgt worden samengevat: Aan het verse (nog natte) materiaal werd in een aantal stappen water onttrokken met behulp van ethanol en DMM (dimethoxymethaan). Daarna werd het materiaal

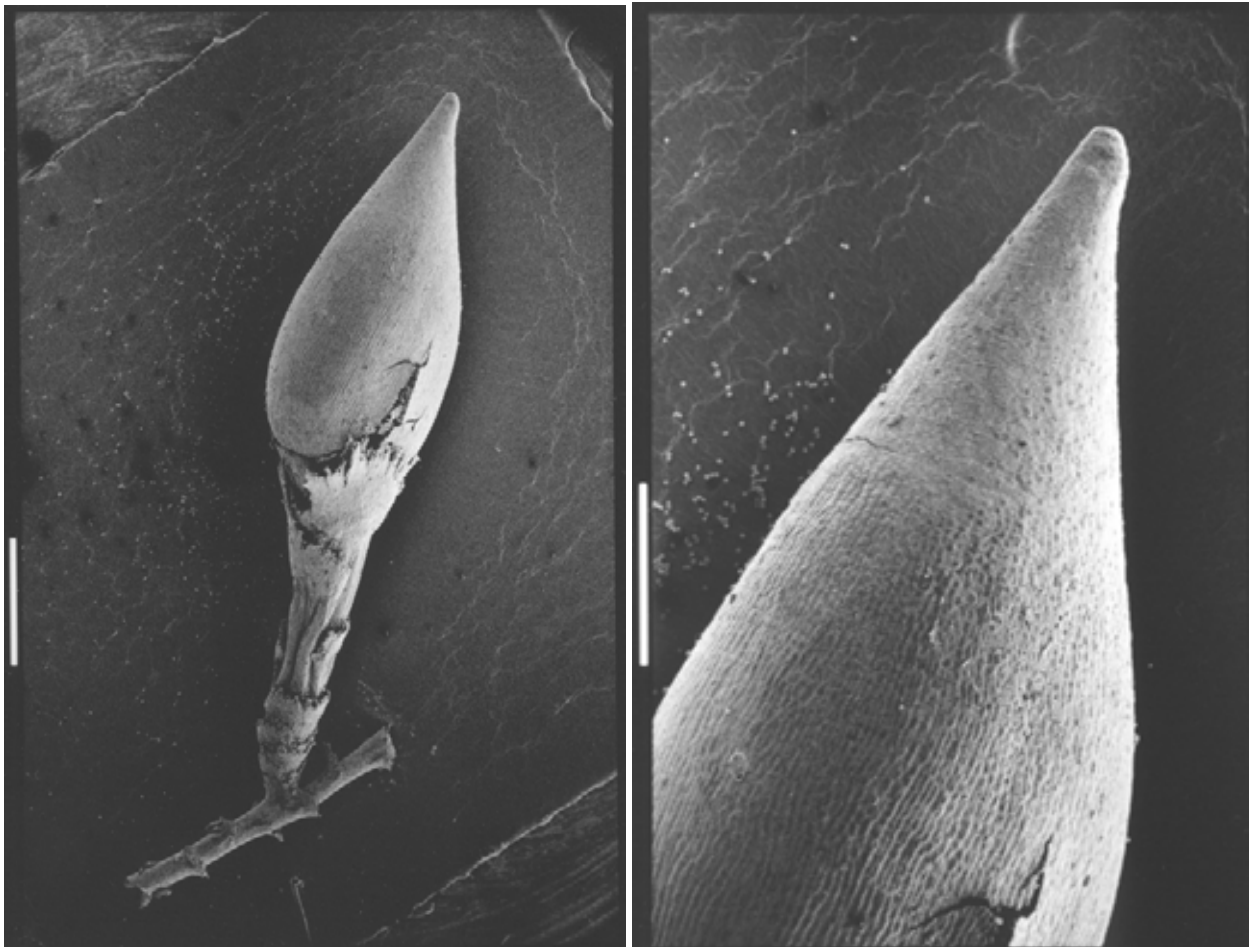
² SEM = Scanning Electronen Microscoop.

gedroogd d.m.v. kritisch-puntdrogen, een slimme methode om de natuurlijke (cel-)vormen onder vochtige condities te behouden³. De droge kapsels werden vervolgens met een dun goudlaagje bedekt (sputteren). Via de luchtsluis werd het preparaat in de vacuümruimte van de elektronenmicroscoop (SEM) geplaatst. Na inschakeling van de SEM werd op de monitor het beeld zichtbaar en kon de stand van het preparaat en de vergroting worden ingesteld. Details die met de lichtmicroscoop niet zichtbaar waren, konden zo worden bestudeerd. De planten van SEM-opnames 1, 2 en 3 waren een dag te voren vers verzameld en onder water bewaard (opname 1, 2, 3). De planten van SEM-opnames 4, 5 en 6 waren reeds in augustus verzameld en aan de lucht gedroogd. Ter illustratie van de voordracht en dit artikel werden enkele zorgvuldig uitgekozen beelden fotografisch vastgelegd.

Is bevruchting onder water mogelijk?

Bij veel tweehuizige mossen worden zelden sporenkapsels gevonden. De mannelijke voortplantingscellen, spermatozoïden, moeten via water (regendruppels of dauw) een eicel zien te bereiken. Bij droogte kan dan ook geen bevruchting plaatsvinden. En zelfs onder gunstige vochtig-omstandigheden is de afstand tussen mannelijke en vrouwelijke planten al spoedig te groot en ook dan is bevruchting niet mogelijk. Voor het in water levende Bronmos is droogte meestal geen probleem, en ook de afstand is niet zo gauw een beperkende factor. Er is door verschillende onderzoekers gezocht naar een alternatieve hypothese die de zeldzaamheid van sporenkapsels kan verklaren. Herzog (1926, p.138) wijst erop, dat in ondergedoken toestand de vrijgekomen spermatozoïden door het stromende water worden weggespoeld en daardoor de archegoniën niet kunnen bereiken. Door periodiek lagere waterstanden neemt de stroomsnelheid af, lokaal zelfs tot nul, waarmee deze storende factor vervalt. In stromend water is de kans op bevruchting en kapselvorming dus sterk afhankelijk van periodieke droogte, en dit verschijnsel kan worden geïllustreerd met citaten van Dixon (1924, p.391) "When the plant is totally submerged it rarely fruits, but when this does take place, as often happens in hot summers when the plant is left high and dry, the capsules are often produced in great numbers" en Frahm (1995, p.258) "...dauernd submers oder periodisch trockenfallend, nur dann und sehr selten mit sitzenden Sporophyten".

³ Als vers materiaal van mossen aan de lucht wordt gedroogd, worden de celwanden altijd wat naar het centrum van de cel getrokken. Droge cellen zijn daardoor iets kleiner dan met water gevulde cellen en zijn bovendien ook vaak anders van vorm. Hierdoor kunnen ook weefsels en organen vervormen tijdens het drogen. Droog materiaal ziet er daardoor vaak gerimpeld, gekreukeld, gedraaid of verschrompeld uit.



SEM-opname 1 (links). *Fontinalis antipyretica*. Arnhem, submers, 3 december 2001. Sporofyt op korte zijstengel; de perichaetiaalblaadjes zijn op natuurlijke wijze afgesleten; het scheurtje aan de basis van het kapsel ontstond tijdens het drogen. Maatstreepje 1 mm. Foto: Cris Hesse (NHN/L).

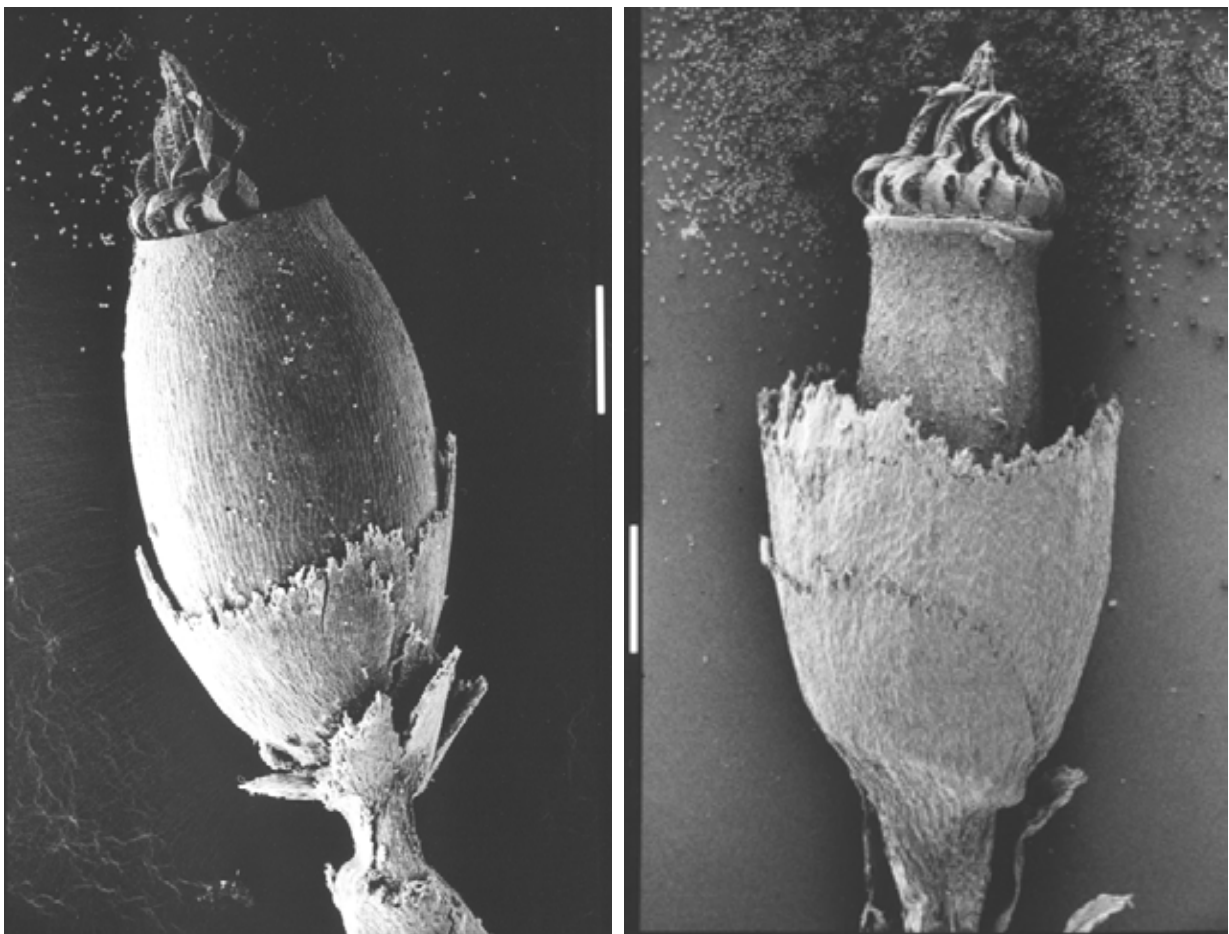
SEM-opname 2 (rechts). *Fontinalis antipyretica*. Hetzelfde kapsel sterker vergroot. De grens van het dekseltje is zichtbaar als een groefje dat reeds iets is gescheurd. Maatstreepje 0,5 mm. Foto: Cris Hesse (NHN/L).

De voorwaarde voor bevruchting en kapselvorming, globaal geformuleerd als “periodiek droogvallend”, werd gesteld voor stromend water. In ons land komen talrijke Bronmospopulaties voor in stilstaand water, waar het wegspoelen van spermatozoïden geen enkele rol kan spelen. Toch heb ik jarenlang gemeend dat ook bij ons het periodiek droogvallen een voorwaarde voor kapselvorming zou zijn. Achteraf niet erg logisch! Maar dachten we dat niet allemaal? Rechtstreekse en telefonische vragen aan bryologen die veldwerk verrichtten in gebieden met Bronmos in stilstaand water, leidden steeds tot reacties als “Nee, kapsels komen bij ons niet voor want de planten vallen nooit droog”. Inmiddels weten we dat permanent onder water staande planten wel degelijk kapsels kunnen hebben,

maar je moet er wel goed naar zoeken. Bevruchting onder water is dus mogelijk in stilstaand water.

Het afzakgedrag van planten met kapsels

De tijd die verloopt tussen de bevruchting en het opengaan van de kapsels is bij een flink aantal bladmossen vastgesteld, maar niet bij *Fontinalis*. Bij veel soorten duurt de hele ontwikkeling wel een jaar, soms zelfs langer, en dat zou bij Bronmos ook kunnen. Maar of de kapsels zich onder water openen, en zo ja wanneer, is niet met zekerheid bekend.



SEM-opname 3 (links). *Fontinalis antipyretica*. Arnhem, submers, 3 december 2001. Het dekseltje werd onder water kunstmatig verwijderd; bij het prepareren voor de SEM-opnames behield het kapsel zijn natte vorm (breed-spoelvormig), maar verkregen de buitenste peristoomtanden hun droge vorm (schroefvormig gewonden). Maatstreepje 0,5 mm. Foto: Cris Hesse (NHN/L).

SEM-opname 4 (rechts). *Fontinalis antipyretica*. Arnhem, submers, 27 augustus 2001. Aan de lucht gedroogd kapsel; het droge kapsel is flesvormig met brede hals en omgeven door nog intacte perichaetiaalblaadjes. Maatstreepje 0,5 mm. Foto: Cris Hesse (NHN/L).

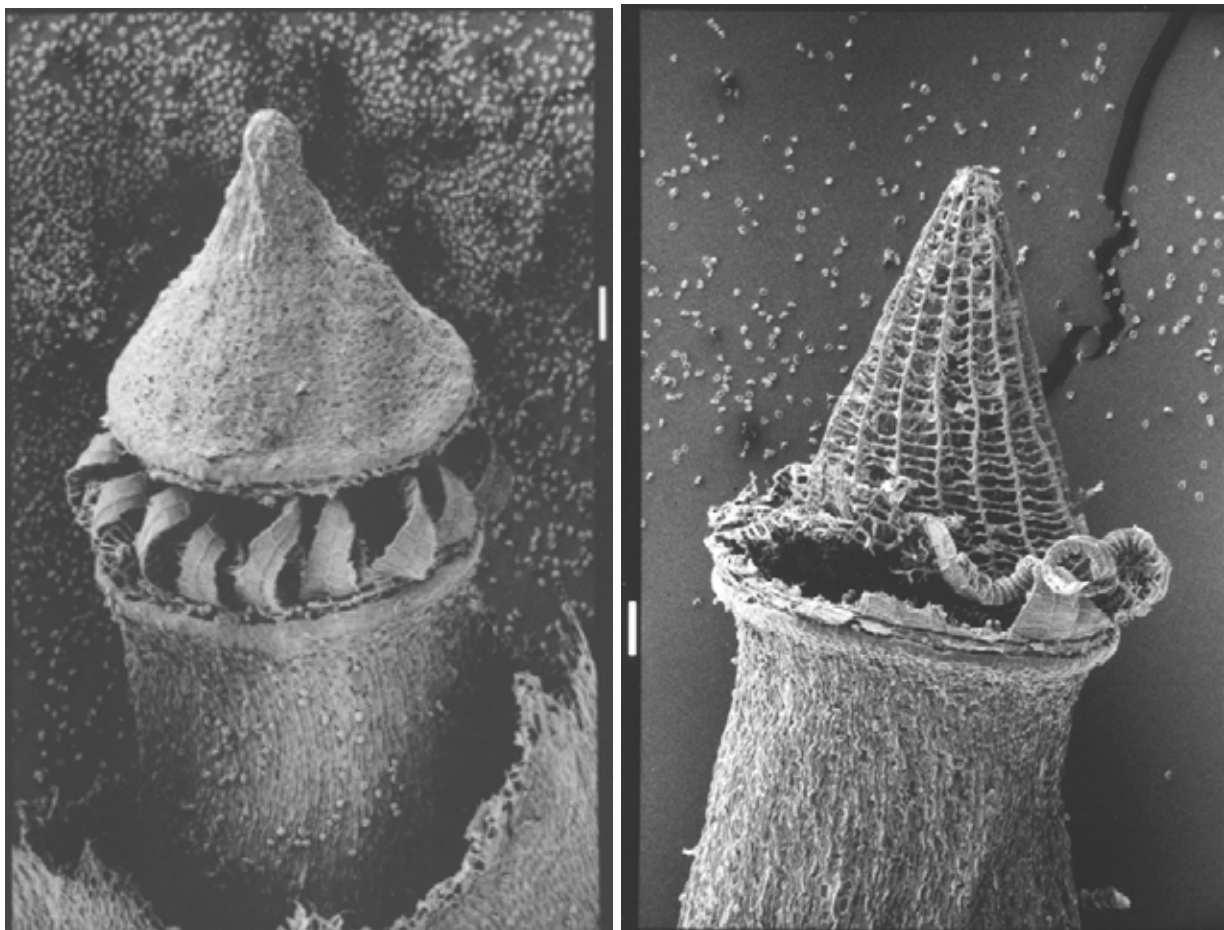
De enige bron die vermeldt dat de kapsels zich onder water openen, is er vaag over en vermeldt geen waarnemingen (Vitt & Glime 1984). Onze sporenkapsels leken al in juli rijp te zijn, maar 7 maanden later had nog geen enkel kapsel zich spontaan onder water geopend. Echter, bij te drogen gelegde planten (in juli verzameld) gingen de dekseltjes er na een paar dagen af en werd er een hoopje groene sporen naar buiten geperst. Zelfs bij planten (in augustus verzameld) die geheel onder water werden gehouden, maar zo dat enkele sporofyten juist boven water uitstaken, gingen de dekseltjes er na enkele dagen af.

Terwijl de sporenkapsels zich ontwikkelen, groeien de jonge spruiten flink door. In december verzamelde planten met kapsels (de 6 op de lezing getoonde dia's, hier niet afgebeeld) varieerden nogal van uiterlijk, voornamelijk door de verschillende verhoudingen tussen jonge groene spruiten en oude zwarte bladloze stengels. Kapsels zaten vooral aan oude zwarte stengels; ze zijn echter ontstaan aan jonge bebladerde stengels.

De sporenkapsels zijn zwaarder dan de groene spruiten. Dit bleek al doordat losgeraakte kapsels naar de bodem zakten van de bakken waarin de planten werden bestudeerd. De kapsels zitten aan de planten vast met een kort, vrij dun steeltje dat gemakkelijk breekt. Soms zijn de meeste kapsels verloren gegaan en resteren slechts de korte zijtakken met eindelijk een kransje van half-afgesleten perichaetiaalblaadjes.

Planten die (vrij zwevend in een badkuip) zo werden geplaatst dat de kapsels en de groene spruiten horizontaal in hetzelfde vlak lagen, namen weldra de positie in waarin ze in het veld werden gevonden: vertikaal, met de groene spruiten oppervlakkig en de oude stengels met kapsels diep in het water. In de dichte bronmosvegetatie in Arnhem moest naar mate het jaar vorderde steeds dieper onder water worden gezocht om planten met kapsels aan te treffen. Het afzakken van een bronmosplant gebeurt onder deze omstandigheden weliswaar langzaam, maar het gebrek aan licht wordt geleidelijk groter, waardoor de groei van de dieper liggende groene spruiten achterblijft en het 'afzakproces' wordt versterkt. In december werd op de bodem van de sloot een groot aantal zwarte stengels zonder groene spruiten maar met sporenkapsels aangetroffen⁴.

⁴ Een deel van deze stengels zal zijn losgebeten door de larven *Limnophilus rhombicus*, een kokerjuffer die ter plaatse voorkomt en hier zijn huisje bouwt uit afgebeten stukjes oude zwarte bronmosstengels, soms zelfs met de sporenkapsels er nog aan.



SEM-opname 5 (links). *Fontinalis antipyretica*. Arnhem, submers, 27 augustus 2001. Aan de lucht gedroogd kapsel; het operculum wordt opgetild door de buitenste peristoomtanden. Maatstreepje 0,1 mm. Foto: Cris Hesse (NHN/L).

SEM-opname 6 (rechts). *Fontinalis antipyretica*. Arnhem, submers, 27 augustus 2001. Aan de lucht gedroogd kapsel; de buitenste peristoomtanden zijn verwijderd, daardoor zijn de endostoomtanden goed zichtbaar: ze zijn onderling verbonden, de sporen worden verstrooid via de openingen (sporen ingeklapt door het drogen). Maatstreepje 0,1 mm. Foto: Cris Hesse (NHN/L).

Gezien het beschreven 'afzakgedrag' is de kans op planten met sporenkapsels in vrij zwevende bronmosvegetaties het grootst onderin die vegetaties. Daar zou bij veldonderzoek op moeten worden gelet.

Een blik op de bouw (architectuur) van de sporenkapsels

De sporofyt groeit eidelings aan een korte zijtak van de bebladerde mosplant. Het sporenkapsel is zeer kort gesteeld (zittend), de basis van het kapsel is omgeven door korte, brede, stompe perichaetiaalblaadjes. Het dekseltje (operculum) is kegelvormig en aanvankelijk bedekt met een eveneens kegelvormig huikje (calyptra). Het geheel van kapsel, deksel en

perichaetiaalblaadjes is spoelvormig en sterk gestroomlijnd, zoals goed te zien is op SEM-opname 1.

Op de grens van urn en deksel bevindt zich een smalle zone afwijkende cellen, een gepreformeerde 'afscheurzone' die door mij wordt opgevat als een annulus; nader onderzoek van deze structuur is nodig. Op SEM-opname 2 is de afscheurzone uitwendig zichtbaar als een groefje dat voor een deel reeds is gescheurd.

Bij oudere kapsels die voortdurend onder water zijn gehouden, zijn tijdens de waarnemingsperiode de dekseltjes niet spontaan losgeraakt. Het is echter eenvoudig om ze met een prepareernaal los te maken. De vorm van de urn verandert daarbij onder water niet, zoals te zien is op SEM-opname 3. De buitenste peristoomtanden zijn onder water schuin afstaand tot enigszins teruggebogen (niet schroefvormig gedraaid), maar na het kritisch-punt drogen voor de SEM-opnames zijn ze schroefvormig gedraaid.⁵

De cellen van de wand van het urntje zijn groter dan die van het dekseltje (vaag te zien op SEM-opname 1). Daardoor krimpt de wand van het urntje bij het drogen (aan de lucht) sterker dan het dekseltje. De spanning tussen kapsel en dekseltje die ontstaat bij het drogen aan de lucht, levert mogelijk een bijdrage aan het losmaken van het dekseltje. Maar ook de droog schroefvormig gedraaide buitenste peristoomtanden, die aan de basis naar buiten buigen, zullen een bijdrage leveren door het dekseltje op te duwen. Het spoelvormige urntje verandert bij het drogen in een soort vaasje met een brede rechte hals (utriform), zoals op SEM-opname 4. Deze vormverandering door het drogen aan de lucht is een reversibel proces. Als het kapsel weer onder water geraakt, wordt het wederom breed spoelvormig (als in SEM-opname 3). Inmiddels waren de buitenste peristoomtanden door het opdrogen schroefvormig gedraaid, maar ook dit is reversibel: onder water worden deze tanden weer recht, schuin naar voren staand en later enigszins teruggebogen.

Het dekseltje wordt niet afgeschoten zoals bij veenmossen, waarbij het dekseltje vaak enkele decimeters door de lucht vliegt. Het dekseltje wordt er eerder afgeschoven, en valt meestal niet ver van het urntje (tot 1 cm). In sommige gevallen blijft het dekseltje na het losraken zelfs losjes op het peristoom zitten, zoals te zien op SEM-opname 5.

⁵ Tijdens de voorbehandeling behielden de urntjes de 'onder-watervorm', maar kregen de buitenste peristoomtanden de schroefvormig gedraaide 'luchtdroge vorm'.

Het peristoom bestaat uit twee kransen peristoomtanden (diplolepidisch). Als de buitenste peristoomtanden (het exostoom) met een prepareernaal worden verwijderd, wordt het binnenste peristoom (het endostoom) goed zichtbaar, zoals op SEM-opname 6. Het ontstaan van de peristoomtanden is niet wezenlijk anders dan bij andere diplolepidische mossen, zoals klauwtjesmos. De peristoomtanden worden bij deze mossen gevormd door een kegel van drie, concentrisch naast elkaar gelegen cellagen in het bovenste deel van het kapsel, vlak onder het operculum. De buitenste en middelste cellaag vormen samen het exostoom, de middelste en binnenste cellaag vormen samen het endostoom. Iedere peristoomtand is opgebouwd uit een aantal platen of segmenten van resten celwandmateriaal. Het duidelijkst zijn deze platen te zien bij de exostoomtanden (SEM-opname 4). Deze platen bestaan uit secundair celwandmateriaal afgezet op de celwanden van de buitenste en middelste cellaag waar deze lagen elkaar raken (exostoom) en evenzo op de celwanden van de middelste en de binnenste cellaag waar deze elkaar raken (endostoom). Na afzetting van het secundaire celwandmateriaal worden alle niet-verdikte celwanden (de dwarswanden) afgebroken, waardoor exostoom en endostoom van elkaar worden gescheiden en losse exostoomtanden ontstaan. Meestal bestaat ook het endostoom uit losse tanden, maar bij Bronmos blijft het endostoom één geheel. Onder de binoculair is het felrode kegeltje van opengewerkt kant (de endostoomtanden zijn sterk geperforeerd) van grote schoonheid. Qua functie lijkt het endostoom op een zoutstrooier waar sporen uitkomen (SEM-opname 6).

Het vrijkomen van de sporen

Wanneer een geopend droog sporenkapsel (als in SEM-opname 4) tussen een pincet wordt genomen en voorzichtig aangetikt, valt er een flink aantal sporen uit de gaatjes van de endostoomkegel (trellis, zoutstrooier, SEM-opname 6). Dit kun je vele malen herhalen, steeds met hetzelfde resultaat. Het trellis wordt terecht geïnterpreteerd als een mechanisme dat ervoor zorgt dat niet alle sporen in korte tijd worden verstrooid maar over een veel langere periode, waardoor de kans dat een deel ervan goede omstandigheden treft, toeneemt (Vitt & Glime 1984). Echter, als het kapsel zich nog onder water bevond, lukte het me niet om op deze wijze sporen uit te strooien. Het mechanisme werkt dus niet onder water, zoals (ten onrechte) door Vitt & Glime wordt gesuggereerd: "... a mechanism that will allow gradual dispersal of spores over an extended period of time in an aquatic environment." (l.c. p.108).

Het beroeren van droge kapsels leidt dus tot het vrijkomen van sporen. Maar ook tijdens het opdrogen en de daarmee gepaard gaande vorm-

verandering van het urntje komen veel sporen vrij. Ze worden naar buiten geperst alsof er in een tube tandpasta wordt geknepen. Dit kan vele malen worden herhaald: bij kapsels die ik beurtelings liet opdrogen en weer onder water bracht (om vast te stellen dat de vormverandering van het urntje inderdaad reversibel is) verschenen telkens bij het opdrogen weer een nieuw hoopje sporen. Onder natuurlijke omstandigheden zal dit uitknijpen van rijpe sporen het meest voorkomen op plaatsen met wisselende waterstanden: een elegante adaptatie.

Functie van de exostoomtanden

Vitt & Glime filosoferen voorts over het belang van het *Fontinalis*-peristoom: "... selectional pressure to maintain peristomial control of spore dispersal would no longer be of importance and gradual loss of peristome movement would take place." (l.c. p.108).

De werkelijkheid is genuanceerder. De exostoomtanden voeren opvallende hygroscopische bewegingen uit als de vochttoestand verandert: onder water vormen ze een stijf schuinafstaand rokje dat het fragiele endostoom enige beschutting biedt, boven water zijn ze schroefvormig gedraaid. Tijdens het opdrogen buigt het onderste deel naar buiten, drukt tegen het dekseltje aan, dat (mede) daardoor van de urn wordt weggeschoven (SEM-opname 5). Wat op het eerste gezicht van weinig belang lijkt, is hier uiterst functioneel. Het endostoom heeft weliswaar zijn beweeglijkheid verloren, maar heeft wel een zekere controle over het geleidelijk uitstrooien van de sporen.

Evaluatie

De verwarring over periodiek droogvallen als voorwaarde tot bevruchting en kapselvorming lijkt opgelost. In stilstaand water kan gewoon bevruchting en kapselvorming plaatsvinden, ook als *Fontinalis* permanent onder water blijft. In stromend water is de kans op bevruchting klein doordat de spermatozoïden door de stroom worden meegesleurd. Alleen als de stroom wordt geremd door ijsvorming of door geringe waterafvoer, neemt de kans op bevruchting en daardoor op kapselvorming toe. De sporenkapsels openen zich tijdens het opdrogen. Onder water blijven de kapsels afgesloten door het dekseltje. Bij geen van de kapsels die voortdurend onder water bleven, ging het dekseltje eraf tijdens de onderzoeksperiode (7 maanden). Het uiteindelijke lot van de sporen in de afgesloten kapsels is nog onbekend; er zijn kapsels gevonden met een gat in de wand waardoor sporen naar buiten konden (vraat?). Bouw en functie van het

peristoom zijn globaal wel duidelijk, maar voor gedetailleerde kennis is verder onderzoek gewenst.

In de oude literatuur is een schat aan gegevens te vinden. Veel belangrijke waarnemingen en conclusies zijn in latere publicaties over het hoofd gezien. Dit lot trof vooral Duits- en Franstalige publicaties (in het algemeen niet-Engelstalige artikelen). Sommige 'nieuwe ontdekkingen' zijn niet meer dan het 'opnieuw uitvinden van het wiel'. De bevruchting onder water, de ontwikkeling van de sporenkapsels onder water, het openen ervan uitsluitend boven water, enz., dit alles werd reeds beschreven en met waarnemingen bevestigd in een uitgebreid onderzoek van waterbewonende bladmossen (Elssmann 1923). Ook de hygroskopische bewegingen van de exostoomtanden werden eerder beschreven (Pfaehler 1904). Eventueel vervolgonderzoek dient daarom ook een uitgebreide literatuurstudie te omvatten.

Dankwoord (acknowledgements)

Velen hebben mij met raad en daad terzijde gestaan. Ron Porley drew my attention to some unsolved problems in the life history of *Fontinalis antipyretica*. Dries Touw en Hans Kruijer stelden kritische vragen en becommentarieerden eerdere versies van het manuscript. Cris Hesse maakte de prachtige SEM-opnames; het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden verschaftte hiertoe de faciliteiten.

Literatuur

- Dixon, H.N. 1924. The student's handbook of British mosses, ed. 3. Eastbourne. 582 pp., 63 platen.
- Elssmann, E. 1923. Studien über wasserbewohnende Laubmoose. Hedwigia 64: 52–145.
- Frahm, J.-P. 1995. Laubmoose. In: W. Frey, J.-P. Frahm, E. Fischer & W. Lobin. Die Moos- und Farnpflanzen Europas. 6. Aufl. Kleine Kryptogamenflora. Band IV. Stuttgart, Jena, New York. 426 pp.
- Herzog, Th. 1926. Geographie der Moose. Jena. 439 pp.
- Kortselius, M.J.H. 1997. Bronmos, een waterplant. Natura 94: 88–89.
- Kruijer, J.D. 2002. Hypopterygiaceae of the World. Blumea Supplement 13: 1–388.
- Pfaehler, A. 1904. Étude biologique et morphologique sur la dissémination des spores chez les mousses. Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat. 40: 41–132, platen 6–14.
- Smith, A.J.E. 1978. The moss flora of Britain and England. Cambridge University Press, Cambridge. 706 pp.
- Touw, A. 1989. Fontinalaceae. In: A. Touw & W.V. Rubers. De Nederlandse bladmossen. St. Uitgeverij KNNV. 532 pp.
- Vitt, D.H. & J.M. Glime. 1984. The structural adaptations of aquatic Musci. Lindbergia 10: 95–110.