Boomvormig vertakte haarmossen in Nederland: een (her)ontdekking die vooral vragen oproept

Hans (J.D.) Kruijer[1], Chris Buter[2], Cris Hesse[1] & Ben (B.O.) van Zanten[3]

1 Nationaal Herbarium Nederland/Universiteit Leiden Branch, Postbus 9514, 2300 RA Leiden, e-mail: hkruijer@nhn.leidenuniv.nl; hesse@nhn.leidenuniv.nl
2 Looiersveld 48, 5121 KE Rijen
3 Vogelzangsteeg 8, 9479 TG Noordlaren, e-mail: bovzanten@home.nl

Boomvormig vertakte haarmossen in Nederland: een (her)ontdekking die vooral vragen oproept

Sinds 2000 zijn in Nederland 9 populaties van *Polytrichum commune* Hedw. s.l. ontdekt waarin planten voorkomen waarvan de rechtopstaande stengels opvallend sterk, en vaak boomvormig, vertakt zijn. De planten van het Mastbosch (Noord-Brabant) behoren tot *P. commune* s. str., die van de andere populaties tot *P. perigoniale* Michx. Vanwege de ingewikkelde systematiek van het *P. commune*-complex en de hierdoor onstane onduidelijkheden omtrent de identiteit van de soorten in dit complex, is het nodig om in artikelen en rapporten waarin dit complex of zijn soorten worden behandeld, altijd een referentie te geven naar de gebruikte determinatiewerken. Voor dit artikel is het materiaal op naam gebracht met behulp van Schoepe's bewerking van de Polytrichaceae.[10]

De 9 populaties bevinden zich op en aan de rand van de pleistocene zandgronden: 8 in Noord-Brabant en 1 op de noordoever van het Zuidlaardermeer (Groningen). Hoewel de populaties voorkomen op verschillende bodems (zand, lemig zand, veen), zijn de standplaatsen verder opvallend identiek: vochtige groeiplaatsen die bij overvloedige neerslag tijdelijk voor korte of langere tijd geïnundeerd kunnen raken door stagnerend regenwater of een mengsel van regenwater en oppervlaktewater. De meeste Brabantse groeiplaatsen zijn ontstaan in het kader van natuurherstel- en natuurherinrichtingsprojecten.

De boomvormig vertakte planten van *Polytrichum commune* s.l. kunnen tot de 5^{e} orde zijn vertakt. Het aantal takken varieert gewoonlijk van 2 tot 14, en bij uitzondering tot 25. Het vertakkingssysteem van zulke boomvormig vertakte planten lijkt te bestaan uit opeenvolgende, dichotome vertakkingen met internoden van variabele lengte, waardoor de afzonderlijke dichotomieën op variabele afstand van elkaar staan. De internoden zijn echter soms zo kort, dat de opeenvolgende dichotomieën niet of nauwelijks van elkaar te onderscheiden zijn. Anatomisch onderzoek laat zien, dat iedere dichotomie ontstaat door opsplitsing van de hoofdas. Het onderliggend ontogenetisch proces is echter nog onbekend en verdient nadere studie.

De boomvormig vertakte planten komen goed overeen met de oorspronkelijke beschrijving van *Polytrichum commune* var. *fastigiatum* Wilson. Deze variëteit wordt in geen enkele moderne Europese mosflora genoemd, enerzijds omdat de boomvormig vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l. in de loop van de 20^{e} eeuw in West-Europa zo zeldzaam is geworden, dat de variëteit daardoor uit het zicht is geraakt, anderzijds omdat deze vorm steeds meer gezien werd als een afwijkende groeivorm. De plotse toename van boomvormig vertakte planten in Nederland is daarom opvallend. Wellicht hangt dit samen met de recente toename in neerslag in combinatie met ander watermanagement en een toename van het aantal natuurherstelprojecten, maar dit dient nader te worden onderzocht.

Er is op dit moment geen noodzaak om de boomvormig vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l. een aparte taxonomische status te geven of om hiervoor de variëteit *P. commune* var. *fastigiatum* weer in actief gebruik te nemen, ondermeer omdat boomvormig vertakte vormen in zowel *P. commune* als in *P. perigoniale* voorkomen. Zekerheid over de taxonomische status is echter alleen te verkrijgen door moleculair onderzoek.

Dendroid plants of *Polytrichum* species in the Netherlands: a discovery raising more questions than it answers

Since 2000, 9 Dutch populations of *Polytrichum commune* Hedw. s.l. have been discovered in which plants with remarkably densely branched aerial shoots, often having a dendroid appearance, grow intermingled with plants with simple or forked aerial shoots with a single dichotomy. The plants of one population (Mastbosch, Province of Noord-Brabant) proved to belong to *P. commune* s. str., the plants of the other populations to *P. perigoniale* Michx. Because of the confusion around the *P. commune*-complex and its complicated systematics, the authors stress the necessity to always give a reference to the identification works used in studies on species and entities of this complex. For this study, Schoepe's treatment of the Polytrichaceae for *Die Moose Baden-Württembergs* was used for the identifications.[10]

All but one of the populations are located in the Province of Noord-Brabant, one is located in the Province of Groningen on the north bank of the Zuidlaardermeer. The populations in Noord-Brabant are located on sandy sediments of Pleistocene origin, while the soil of the Zuidlaardermeer's north bank probably originates from eroded sediment of Pleistocene origin. The habitats in which the populations occur are remarkably similar. Although the populations were observed to grow on different soil types (sand, loamy sand, or peat), they are all located on moist sites with periodic inundation usually resulting from precipitation. While one population is located in a ditch, all the other ones are located on low flat banks of fens or lakes. Most sites in Brabant were formed by nature restoration projects.

The plants with densely branched dendroid aerial shoots may be ramified with branches up the 5th order. The number of branches usually varies from 2 to 14, and rarely up to 25. The ramification of the densely branched dendroid aerial shoots seems to be formed by repeated dichotomous ramification with internodes of various length, which can be so short that they are hardly discernable. Anatomical studies indicate, that each dichotomy originates from the splitting of the main axis, but the underlying ontogeny of the splitting process is unknown and needs further study.

The plants with densely branched dendroid aerial shoots match the original description of *Polytrichum commune* var. *fastigiatum* Wilson perfectly. Nowadays none of the recent West European Moss Floras deal with this variety, however. It seems, that in the course of the 20th century, the branched form of *Polytrichum commune* s.l. has become very rare in western Europe, which might be why it got out of view or became neglected as an incidentally altered form of growth. The recent sudden increase in the number of observations of the densely branched dendroid plants of *P. commune* in the Netherlands is remarkable. It might be correlated with the recent increase in precipitation, especially in winter, combined with another system of water management and an increase in the number of nature restoration projects. This hypothesis needs further study too.

There is currently no need to give the dendroid form of *Polytrichum commune* s.l. a separate taxonomic status or to reintroduce *P. commune* var. *fastigiatum*, partly because dendroid forms occur in both *P. commune* and *P. perigoniale*. Recent total evidence studies, however, indicate that only molecular studies, preferably performed in combination with morphological studies, can give true insight in the phylogenetic and thus taxonomic information of morphological features. Hence, the taxonomic status of the dendroid form needs further study too.

Inleiding

In het najaar van 2000 vond Chris Buter in het Mastbosch ten zuiden van Breda enige kleine populaties van *Polytrichum commune* Hedw. (sensu Touw & Rubers[1]; Gewoon haarmos), waarvan de rechtopstaande stengels van de afzonderlijke planten min of meer boomvormig vertakt waren (Fig. 1).[2] Deze vertakking viel hem onmiddellijk op: de rechtopstaande stengels van haarmossen zijn immers meestal onvertakt en zelden gevorkt (cf. Landwehr[3]: fig. 6A). Noch hij, noch de andere auteurs hadden zo'n boomvormige vertakkingswijze bij haarmossen ooit eerder gezien.

Fig. 1. Habitustekening van een boomvormig vertakte rechtopstaande stengel van een mannelijke plant van *Polytrichum commune* s. str. met 1 perigonium van Chris Buter's eerste vondst uit het Mastbosch. De afzonderlijke 'jaarscheuten' zijn goed te herkennen. Tekening: J. van de Wiel.

Aanvankelijk werd verondersteld dat de boomvormige vertakking een heksenbezemachtige gal betrof, maar bij nadere beschouwing bleek dit niet aannemelijk te zijn. De vertakkingen waren daarvoor te regelmatig en te gelijkvormig, en groeiden bovendien niet zijdelings uit, maar vrijwel verticaal omhoog. Daarnaast doet de gehele habitus van de betrokken planten veronderstellen dat ze gezond en vitaal zijn. Lichtmicroscopisch onderzoek naar de aanwezigheid van nematoden en/of hyfen van schimmels, met name bij de vertakkingen, leverde ook een negatief resultaat op. Een andere vorm van ziekte of beschadiging, zoals maaischade, kon ook niet worden vastgesteld. De Mastbosch-planten lijken daarmee 'normale' planten met een afwijkende vertakkingswijze te zijn.

Een klein jaar na de eerste vondst van boomvormig vertakte haarmossen werd in juni 2001 door Hans Kruijer in het noordwestelijk deel van de Strabrechtse Heide, nabij Eindhoven, een tweede populatie van *Polytrichum commune* (sensu Touw & Rubers[1]) met vertakte planten gevonden. Bij nadere bestudering bleek deze populatie te bestaan uit vertakte en onvertakte planten.

Momenteel, april 2006, zijn 'boomvormig' vertakte exemplaren van *Polytrichum commune* – hier gedefiniëerd als planten waarvan de rechtopstaande stengels drie of meer takken vormen – van 9 locaties bekend. De meeste daarvan bevinden zich

Fig. 2. Een boomvormig vertakte rechtopstaande stengel van *Polytrichum perigoniale* op de noordoever van het Zuidlaardermeer met 4 zijtakken (3 daarvan zijn op de voorgrond zichtbaar), Pasen 2005. Foto: Hans Kruijer.

in Midden-Brabant (Bladel, Chaamsche bossen, Mastbosch, Strabrechtse Heide, Strijbeekse Heide, Loonsche & Drunensche Duinen, Prikven nabij Tilburg, Labbegat II nabij Waalwijk), maar er is ook een locatie bekend bij Kropswolde op de noordoever van het Zuidlaardermeer (Fig. 2; deze populatie is in 2005 door zandsuppletie vrijwel geheel vernietigd).

Het afwijkende karakter van de gevonden boomvormig vertakkingen wordt meteen duidelijk als de recente West-Europese determinatiewerken[1, 4–13] worden geraadpleegd. Geen van deze determinatiewerken besteedt aandacht aan een vertakte vorm van *Polytrichum commune*. De meeste werken vermelden niets over de vertakkingswijze van de rechtopstaande stengels van *P. commune* en andere haarmos-soorten of beschrijven deze voor het gehele genus *Polytrichum* eenvoudigweg als 'onvertakt' of 'meestal onvertakt'. Nyholm[9] beschrijft de rechtopstaande stengels van *P. commune* als '... mostly unbranched plants ...', waarmee ze impliciet aangeeft dat vertakte scheuten soms voorkomen; het is echter niet duidelijk of de vertakkingen dan de 'normale' gevorkte vertakkingen betreffen of ook de meervoudige, boomvormige vertakkingen omvatten. Schoepe's[10] beschrijving van *P. commune* laat met 'Stämmchen aufrecht, einfach, selten verzweigt ...' dezelfde onduidelijkheid bestaan, maar bij twee haarmos-soorten, waaronder *P. perigoniale* Michx., die eveneens tot het *P. commune*-complex gerekend kan worden, merkt hij op dat de planten zelden gevorkt kunnen zijn. 'Onze' Touw & Rubers[1] besteden ook weinig aandacht aan de vertakkingswijzen bij *P. commune* en de meeste andere haarmos-soorten. Zij volstaan in hun beschrijving van *P. commune* met de opmerking: 'stengels … bijna nooit vertakt'; alleen bij Zandhaarmos (*P. juniperinum* Hedw.) merken zij op dat de planten zelden gevorkt kunnen zijn.

Haarmossen met boomvormige vertakte rechtopstaande stengels lijken dus bijzonder te zijn. In dit artikel wordt daarom aandacht gegeven aan de gevonden planten en verschillende aspecten van hun vertakkingswijze. In het navolgende dienen de planten van het Mastbosch, die van de Strabrechtse Heide en die van de noordoever van het Zuidlaardermeer als voorbeeld, omdat deze planten representatief zijn voor die van de andere locaties.

Het *Polytrichum commune*-complex en de identificatie van de boomvormig vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l.

Ons onderzoek aan de boomvormig vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l. werd bemoeilijkt door de onduidelijkheid die bestaat over de taxonomische status van de verschillende vormen binnen het *P. commune*-complex. Dit complex kent een grote morfologische variabiliteit tussen de verschillende vormen en sommige vormen binnen dit complex, in het bijzonder de grote moerasvormen en de kleine droogtevormen, zijn zo verschillend, dat ze in het verleden tot verschillende variëteiten of soorten zijn gerekend (zie bijvoorbeeld Smith[12]). Bij de bewerking van *P. commune* voor de Nederlandse mosflora konden Touw & Rubers[1] geen bevredigende scheiding tussen de verschillende morfologische vormen aanbrengen en zagen daarom geen reden om de verschillende entiteiten van *P. commune* als aparte taxa te handhaven.

Marco van der Velde (in Bijlsma *et al.*[14]) toonde echter aan, dat in Noordwest-Europa (strikt genomen: in Nederland en Denemarken) binnen het *Polytrichum commune*-complex twee genetische vormen op soortsniveau van elkaar te onderscheiden zijn. Deze genetische vormen zijn ook morfologisch van elkaar te onderscheiden door verschillen in de vorm van de topcel van de lamellen[15] in dwarse doorsnede: de ene vorm heeft symmetrische topcellen met een diepe, mediane groef; de andere vorm heeft topcellen die in vorm variëren van bijna rond tot asymmetrisch met – zo is ons na bestudering van de detailfoto van een dwarse doorsnede van een blad in Bijlsma *et al.*[14] en een later daaropvolgende discussie met Marco van der Velde duidelijk geworden – een ± mediane groef van variabele diepte. Bij onze boomvormig vertakte planten van *P. commune* s.l. komen beide vormen voor (Fig. 3 en 4).

Ondanks de verhelderende informatie van Bijlsma *et al.*[14] zijn onze boomvormig vertakte planten van *Polytrichum commune* s.l. met de criteria van Bijlsma *et al.*[14] toch lastig bij één van beide vormen onder te brengen. Wij zien in ons materiaal meer variabliteit in topcelvorm dan deze auteurs aangeven en kunnen dan ook wel begrip opbrengen voor de oplossing die Touw & Rubers[1] hebben aangedragen. Zonder moleculaire voorkennis valt vanwege de (ogenschijnlijk) continue variatie tussen de verschillende topcelvormen op morfologische gronden geen bevredigende scheiding tussen de twee vormen te maken. Iedere poging tot scheiding doet namelijk kunstmatig aan, en dat komt vooral door de variabiliteit van de topcelvorm die gevonden wordt tussen de individuele planten en populaties die tot de 'vorm met de variabele topcelvorm' gerekend kunnen worden – dat zijn bij ons de planten van alle locaties met uitzondering van die van de Mastbosch-populatie.

Nog verwarrender is, dat bij planten van de 'vorm met de variabele topcelvorm' de topcellen die zich halverwege het afstaand deel van het blad én zich tevens in dwarse doorsnede in het midden van het blad bevinden ook symmetrisch kunnen zijn met een diepe mediane groef. In zulke dwarse doorsnedes veranderen de topcellen van het midden naar de bladrand toe van vorm, welk proces we als volgt op schematische wijze kunnen beschrijven: (1) de topcellen van de in het midden van de dwarse doorsnede van het blad gelegen lamellen zijn symmetrisch 2-toppig en diep ingesneden met een mediane groef, (2) de even uit het bladmidden gelegen 2-toppige topcellen zijn iets asymmetrisch, de toppen zijn ongelijk van hoogte: er is een (iets) kleinere top aan de naar het midden van het blad gerichte zijde van de topcel en een hogere top aan de bladrandzijde, (3) verder van het bladmidden wordt de asymmetrie van de 2-toppige cellen sterker – de mediane groef is onduidelijker en ondieper en de kleine top is veel kleiner dan de grote top, (4) bij topcellen van de bladrandstandige lamellen is de kleine top geheel verdwenen en is de topcel 1-toppig (Fig. 3 en 4, onderste foto's, laten het laatste traject goed zien).

De enige door ons gevonden herbariumcollectie van *Polytrichum commune* s.l. met boomvormig vertakte rechtopstaande stengels (zie verderop in de tekst), namelijk *Frentrop s.n.*, verzameld op 5 juni 1977 te Haaksbergerveen, was ook lastig te identificeren. Verwarring ontstond bij het bekijken van de eerste dwarse doorsneden, waarin de topcellen van de lamellen vrijwel symmetrisch tweetoppig waren (maar met een ondiepe mediane groef), die aan de bladrand iets asymmetrisch leken te zijn. Bij het maken van meer doorsneden van verschillende bladen vonden we op

de lamellen pal bij de bladrand toch ook afgeronde topcellen en op de iets verder van de rand gelegen cellen tweetoppige topcellen met een ondiepe mediane groef, die weliswaar zwak, maar onmiskenbaar asymmetrisch waren.

Bijlsma *et al.*[14] geven eigenlijk net even te weinig informatie over de morfologische variabiliteit van de topcelvorm van beide vormen van *Polytrichum commune* s.l. binnen en tussen populaties om tot een betrouwbaar en eenduidig waarde-oordeel te komen over de identificatie van de planten met variable topcelvorm en symmetrische, 2-toppige topcellen in het centrum van dwarse bladdoorsnedes. Mede naar aanleiding van een toelichting van Marco van der Velde aan Hans Kruijer in 2002, voelen we ons echter voldoende zeker om ook planten met bovenstaande verwarrende combinaties van kenmerken te identificeren als behorend tot de 'vorm met de variabele topcelvorm'. Met deze oplossing volgen we ook de lijn van Schoepe [10] en Siebel & During.[11]

Bijlsma *et al.*[14] beschouwen de beide vormen van *Polytrichum commune* s.l. op grond van vooral genetische verschillen als aparte soorten. Tussen beide soorten zijn ook kruisingsbarrières aangetoond.[16] Kruisingen tussen beide soorten leiden, afhankelijk van tot welke soort de vrouwelijke ouder en tot welke soort de mannelijke ouder behoort, ofwel niet tot enig kruisingsproduct ofwel tot de vorming van steriele hybride sporofyten. Theoretisch bestaat er een kleine kans dat hybride sporofyten toch soms rijpe sporen kunnen vormen, maar dat is tot dusver nog niet waargenomen.

Bij de naamgeving van beide soorten hebben Bijlsma *et al.*[14] zich gebaseerd op het werk van Schriebl[17], maar dat is een ongelukkige keuze geweest. Schriebl[17 18] bestudeerde verschillende *Polytrichum*-soorten en een groot aantal van de verschillende vormen van deze soorten in een experimentele proefopzet, waarbij hij planten van de verschillende soorten en hun vormen onder gelijke omstandigheden gedurende 9 jaar in een proeftuin liet groeien. In dit groei-experiment vond hij vier vormen van *P. commune* s.l., die morfologisch van elkaar bleken (en bleven) te verschillen. Hij onderscheidde ze als aparte soorten (*P. commune* s. str., *P. perigoniale* Michx., *P. jensenii* I.Hagen, en *P. uliginosum* (Wallr.) Schriebl); hij noemt ook nog de eveneens tot het *P. commune*-complex behorende soort *P. swartzii* Hartm., die hij in zijn groei-experiment niet mee had kunnen nemen. Waar Schriebl[17] vijf soorten noemt, onderscheiden Bijlsma *et al.*[14] er maar twee: *P. commune* s. str. (de 'vorm met de variabele topcelvorm') en *P. uliginosum* (de 'vorm met symmetrische topcellen en een diepe, mediane groef'). *Polytrichum perigoniale* zien zij als synoniem van *P. commune* s. str.; de andere twee soorten van Schriebl (*P. jensenii*, *P. swartzii*) worden niet genoemd. Ongelukkigerwijs laten enerzijds Bijlsma *et al.*[14] het na om de door hen onderscheiden taxa zelf te vergelijken met typemateriaal – Siebel *et al.*[19] hebben daar ook al fijntjes op gewezen – en zijn er anderzijds vraagtekens te zetten bij Schriebl's[17] interpretatie van de typificatie van de desbetreffende soorten uit 1991, die uiterst summier is opgeschreven, maar waarschijnlijk voortkomt uit of grotendeels gebaseerd is op zijn in 1983 afgerond promotie-onderzoek.[20] Wij zien vooral problemen met de door Schriebl als type genoemde collecties van *P. commune* s. str., *P. perigoniale*, en *P. uliginosum* (*P. commune* var. *uliginosum* Wallr.). Wij hebben dit niet verder uitgezocht, omdat de typificatie van deze en andere taxa binnen het *P. commune*-complex een bijzonder complexe materie is, en het uitpluizen daarvan beter in het kader van een degelijke taxonomische revisie kan worden uitgevoerd.

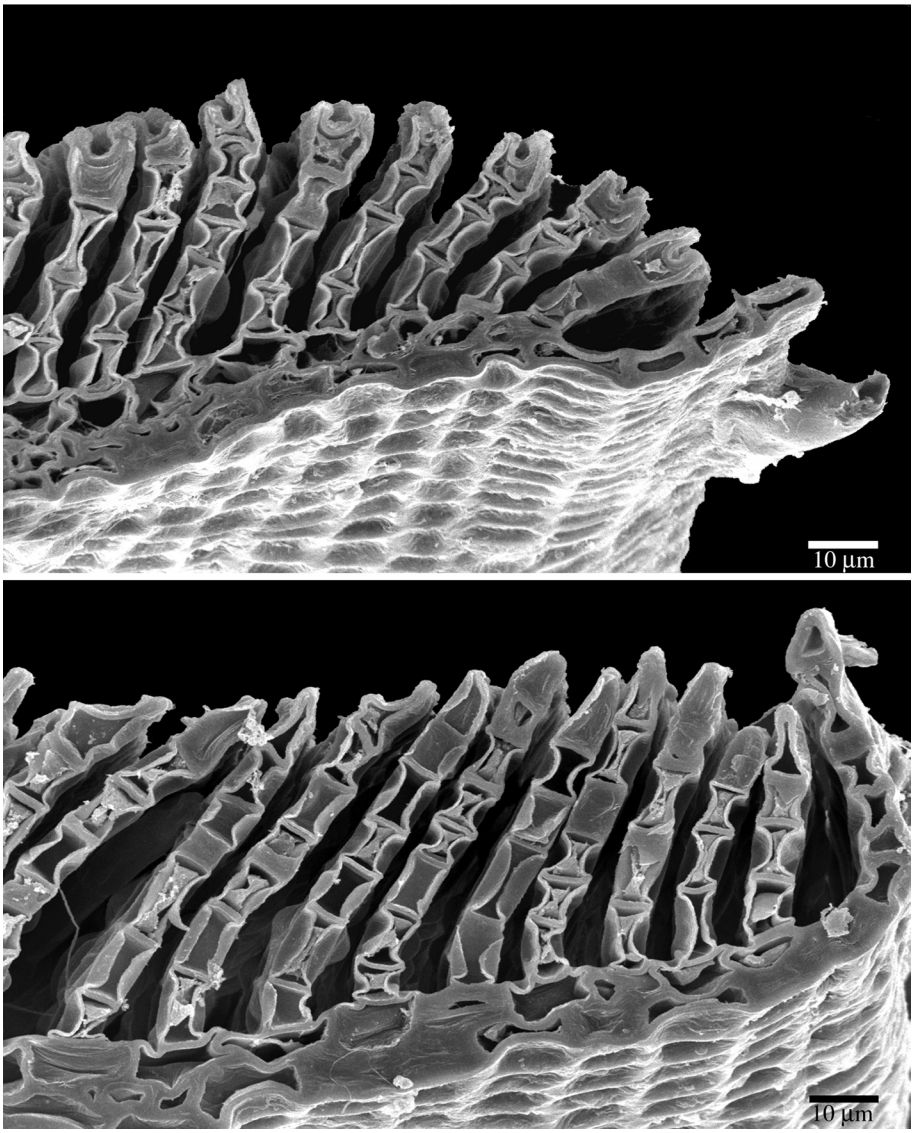


Fig. 3. SEM-foto's (SEM = *Scanning Electron Microscope*) van goed ontwikkelde bladen in dwarse doorsnede van boomvormig vertakte rechtopstaande stengels van planten van *Polytrichum commune* s.l. uit de populaties van het Mastbosch (boven; *Buter s.n.*, najaar 2000) en de Strabrechtse Heide (onder, *Kruijer 2001.06.01*, 22 juni 2001). De topcel van de lamellen is op beide foto's duidelijk zichtbaar. Bij de plant uit het Mastbosch (boven) valt de diepe, mediane groef van de topcellen duidelijk op (*P. commune* s. str.). Bij de plant van de Strabrechtse Heide (onder) is juist de variabele vorm van de topcel opvallend en valt bij topcellen met een mediane groef de asymmetrische vorm op (*P. perigoniale*). Zie verder de tekst. Voor het maken van de SEM-foto's is het materiaal eerst met de kritisch punt-droogtechniek geprepareerd, waardoor tijdens het onttrekken van water de oorspronkelijke celvorm zo goed mogelijk behouden blijft. Foto's: Kevin van den Hof en Hans Kruijer.

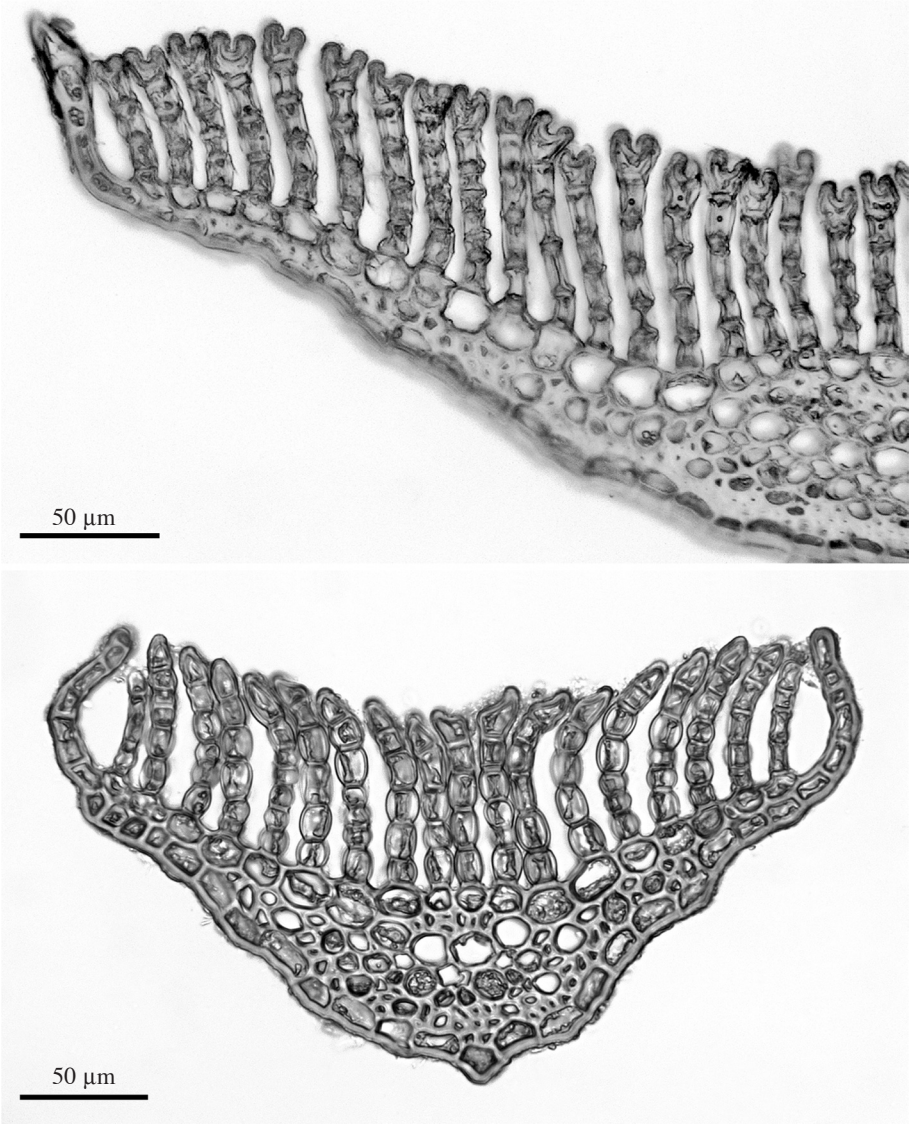


Fig. 4. Lichtmicroscopische foto's van goed ontwikkelde bladen in dwarse doorsnede van boomvormig vertakte rechtopstaande stengels van planten van *Polytrichum commune* s.l. uit de populaties van het Mastbosch (boven; *Buter s.n.*, najaar 2000) en de Strabrechtse Heide (onder, *Kruijer 2001.06.01*, 22 juni 2001); deze collecties zijn ook gebruikt voor Fig. 3. Van de plant uit het Mastbosch (boven) is de helft van het blad – dus vanaf het midden tot de rand – in dwarse doorsnede zien. Het blad van de plant van de Strabrechtse Heide (onder) is smaller en daardoor geheel in dwarse doorsnede te zien. De topcel van de lamellen is op beide foto's duidelijk zichtbaar. Bij de plant van het Mastbosch (boven) valt de diepe, mediane groef van de topcellen duidelijk op (*P. commune* s. str.). Bij de plant van de Strabrechtse Heide (onder) is juist de variabele vorm van de topcel opvallend en valt bij topcellen met een mediane groef de asymmetrische vorm op (*P. perigoniale*). Zie verder de tekst. Voor het maken van de lichtmicroscopische foto's is het materiaal met een vriesmicrotoom gesneden. Foto's: Cris Hesse.

Het gevolg van de ongelukkige naamkeuze van Bijlsma *et al.*[14] voor hun twee taxa is, dat hun interpretatie van *Polytrichum commune* s. str. anders is dan de interpretatie die in de meeste flora's wordt gehanteerd. Hun interpretatie van *P. uliginosum* komt overeen met *P. commune* s. str., zoals die bijvoorbeeld door Schoepe[10] en Siebel & During[11] (als *P. c.* var. *commune*) worden geïnterpreteerd, terwijl *P. commune* s. str. van Bijlsma *et al.*[14] overeenkomt met Schoepe's[10] interpretatie van *P. perigoniale* en Siebel & During's[11] *P. c.* var. *perigoniale* (Michx.) Hampe. Om verwarring te voorkomen hebben wij in ons artikel de namen van Bijlsma *et al.*[14] dan ook zo min mogelijk gebruikt.

Schoepe[10] onderscheidt beide taxa (*P. commune* s. str., *P. perigoniale*) als aparte soorten. Siebel & During[11] onderscheiden op voornamelijk pragmatische gronden beide taxa van *Polytrichum commune* als variëteiten. Onze voorkeur gaat vooralsnog uit naar de oplossing die Schoepe[10] heeft aangedragen, maar gezien de complexiteit van de materie zijn beide oplossingen goed te verdedigen; andere oplossingen op het gebied van de systematiek van het *Polytrichum commune*-complex zijn misschien ook nog wel denkbaar. Wij willen er in ieder geval sterk voor pleiten, dat in artikelen en rapporten waarin taxa van het *P. commune*-complex worden genoemd, **altijd een referentie wordt opgenomen van de gebruikte determinatiewerken**.

Op het materiaal van het Mastbosch na, behoort al ons materiaal van *Polytrichum commune* s.l. met boomvormig vertakte rechtopstaande stengels en de collectie *Frentrop s.n.* uit het Haaksbergerveen tot *P. perigoniale*. Het materiaal van het Mastbosch behoort tot *P. commune* s. str. Het materiaal is gedetermineerd met behulp van Schoepe.[10]

Wij weten niet tot welke van deze twee taxa *Polytrichum commune* var. *fastigiatum* Wilson, waar in het verleden boomvormige vertakte planten van *P. commune* s.l. wel toe werden gerekend (zie verderop in de tekst), en *P. c.* var. *minus* behoren (en strikt genomen weten we ook niet of zij wel tot één van deze twee taxa behoren, maar wij vermoeden van wel). Wij hebben het typemateriaal nog niet kunnen bekijken, maar zijn daar bovendien ook erg terughoudend mee, omdat het probleem ons inziens alleen goed uitgezocht kan worden in het kader van een degelijke taxonomische revisie in combinatie met moleculair-fylogenetisch en/of populatiegenetisch onderzoek met brede selectie van populaties.

De groeiplaatsen

De Mastbosch-planten werden gevonden op de vrij vlakke oever van een in 1997 gegraven poel in een voormalig drassig weiland. De cultuurlaag werd hierbij verwijderd waardoor het substraat nu bestaat uit mineraalarm, enigszins lemig zand. Afhankelijk van de hoeveelheid neerslag kan de groeiplaats tijdelijk geïnundeerd raken. Begeleidende soorten waren onder andere: *Aneura pinguis* (L.) Dumort., *Anthoceros agrestis* Paton, *Blasia pusilla* L., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Fossombronia foveolata* Lindb., *Lophozia capitata* (Hook.) Macoun, *Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk. (veel!), *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Sphagnum denticulatum* Brid. en *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske.

De standplaatsen van de boomvormig vertakte haarmossen van de andere locaties lijken veel op die van de Mastbosch-populatie, al is de begeleidende mosvegetatie minder gevarieerd (of zelfs afwezig). Ze betreffen (periodiek) vochtige groeiplaatsen op (tamelijk vlakke) oevers van een ven, plas of meer, of een greppelwand, waarbij de groeiplaats bij overvloedige neerslag, net als in het Mastbosch, tijdelijk voor korte of langere tijd geïnundeerd kan raken. Alleen in de Loonsche & Drunensche Duinen is de groeiplaats een plek met kwel in een greppelwand. De Brabantse groeiplaatsen zijn vaak ontstaan als gevolg van het schonen van oevers van vennen en het plaggen van heideveldjes in het kader van natuurherstel- en natuurherinrichtingsprojecten. De vertakte haarmossen groeien op zand, lemig zand of veen.

De verspreiding van de locaties en het type standplaats suggereren dat boomvormig vertakte haarmossen voorkomen op en aan de rand van de pleistocene zandgronden in de nabijheid van waterlichamen op groeiplaatsen die voor korte of lange tijd geïnundeerd kunnen raken door stagnerend regenwater of een mengsel van regenwater en water van het nabijgelegen waterlichaam. De (nu helaas in de oude vorm niet meer bestaande) groeiplaats op de noordoever van het Zuidlaardermeer bleek bij verschillende gelegenheden in de winters tussen 2000 en 2005 flink nat met in depressies diepe plassen; in veel depressies groeiden ook haarmossen, die bij plasvorming dan ook onder enkele centimeters water kwamen te staan. Waarnemingen suggereerden dat bij het Zuidlaardermeer de planten met boomvormige vertakkingen vooral gevonden werden op plekken met de sterkst wisselende waterstanden en minder op de droogste en de natste plekken, voorzover dit bij incidentele bezoeken kon worden vastgesteld. Ook is duidelijk geworden, dat boomvormige vertakkingen niet in ieder jaar even frequent voorkwamen. Soms, zoals in 2003, waren ze nauwelijks te vinden. De boomvormige vertakkingen van het voorafgaande jaar waren toen kennelijk aan het zicht onttrokken geraakt, heel waarschijnlijk door in- en overstuiving met zand (zie bijvoorbeeld Fig. 5), en nieuwe boomvormige vertakkingen waren in dat jaar kennelijk niet gevormd. Het is niet bekend of dit samenviel met een jaar of groeiseizoen zonder inundaties, maar het is wel opvallend dat 2003 een zeer zonnig en droog jaar was, met een uitzonderlijk warme en droge zomer met een groot neerslagtekort en droogteproblemen[21], die bovendien werd gevolgd door een droge herfst.[22]

Groei en bouw van de rechtopstaande stengels

Haarmossen groeien overwegend in losse tot dichte zoden met een ondergronds, horizontaal, vertakt rizoomstelsel, dat vaak dicht bezet is met rizoïden.[1 23 24] Vanuit dit rizoomstelsel ontspringen met enige regelmaat opstijgende rizoomachtige stengeldelen, die, boven het substraat gekomen, de rechtopstaande stengels vormen.[vergl. 1 13 23 24] Deze rechtopstaande stengels kunnen vervolgens weer basale innovaties vormen, bijvoorbeeld als vrouwelijke planten een sporofyt hebben gevormd en de groei van de fertiele scheut stopt of als de rechtopstaande stengel is omgevallen.[vergl. 23]

De groei van de rechtopstaande stengels van haarmossen vertoont een cyclus, die aan de lengte van de bladen (in het bijzonder het afstaande deel) en de onderlinge afstand goed te herkennen is.[23] Korte en dicht opeen staande bladen

vertegenwoordigen een ongunstige periode met weinig of geen groei, lange en ver uiteen staande bladen vertegenwoordigen een gunstige periode met veel groei. In extreem koele klimaten zoals op het subantarctische eiland South Georgia komt de aan de stengels waarneembare groeicyclus overeen met een groeiseizoen van één jaar[25]; de in een jaar gegroeide stengeldelen zijn hier dus echte jaarscheuten.

Fig. 5. Een boomvormig vertakte rechtopstaande stengel van *Polytrichum perigoniale* op de noordoever van het Zuidlaardermeer met 3 zijtakken en veel ingevangen zand, Pasen 2005. Foto: Hans Kruijer.

In gematigde gebieden lijkt de groei wat complexer te zijn. Het algemene idee is, dat een jaarscheut ook hier de stengelgroei in één jaar vertegenwoordigt[26], maar strikt genomen is zo'n één-op-één relatie niet zeker. Onderzoek van Watson[27] suggereert dat groei het hele jaar door plaats vindt, maar dat er twee gunstige perioden met snelle groei zijn, namelijk de late herfst en/of vroege winter en het late voorjaar, die worden begrensd door ongunstige perioden met geen of weinig groei; de beperkende factor voor de groei lijkt de beschikbare hoeveelheid neerslag te zijn. In dit verband moet worden opgemerkt, dat in het jaar van Watson's onderzoek de zomer, in het onderzoek een ongunstige periode, destijds in het onderzoeksgebied (in Connecticut, V.S.) behoorlijk droog was. Vooralsnog gaan we ervan uit dat in West-Europa een jaarscheut meestal (extreem droge zomers daargelaten) een echte jaarscheut is en de lengtegroei van een rechtopstaande stengel in één jaar vertegenwoordigt. Toch lijkt het ons noodzakelijk, dat iemand over een langere periode dan een enkel jaar nog eens goed naar de periodiciteit van de groei van haarmossen gaat kijken, en dan bij voorkeur in hun natuurlijke habitat. Wij zijn heel benieuwd naar de bevindingen van zulk onderzoek.

Gametoecia worden in het voorjaar aan de top van de rechtopstaande stengels gevormd en kenmerken zich door een aantal dicht opeen staande bladen, die bij mannelijke planten samen een opvallend en schotelvormig perigonium vormen (Fig. 1); de perichaetia van vrouwelijke planten zijn minder opvallend. De rechtopstaande stengel van mannelijke planten vervolgt na de vorming van een perigonium zijn groei vanuit het centrum van dat perigonium[28], maar het is ons niet duidelijk of deze groei direct geïnitieerd wordt vanuit de oorspronkelijke topcel van de stengel. Bij vrouwelijke planten stopt de groei van de sporofyt-dragende rechtopstaande stengel met het ontstaan van de sporofyt[23]; voortzetting van de groei kan bij stengels van vrouwelijke planten daarna slechts plaats vinden door de vorming van laterale innovaties. Onze indruk is dat deze laterale innovaties meestal in het basale deel van sporofyt-dragende rechtopstaande stengels worden gevormd[vergl. 23], maar het werk van Hébant & Berthier[29] suggereert dat laterale innovaties ook in het apicale deel van fertiele stengels van vrouwelijke planten kunnen ontspruiten. Of zulke innovaties dan ook werkelijk de hoofdgroei van de rechtopstaande stengel overnemen, bijvoorbeeld indien de archegonia onbevrucht blijven of de jonge embryo's afsterven, of zich niet verder ontwikkelen dan een knopje of een kort zijtakje (zie sectie '*Groei en ontwikkeling …*' op pagina 79) ingeval de vrouwelijke plant een goed ontwikkelde sporofyt draagt of heeft gedragen, blijft echter onduidelijk. Het is ons ook niet duidelijk hoe vaak en hoe veel laterale innovaties uiteindelijk aan sporofyt-dragende rechtopstaande stengels gevormd kunnen worden. Veel fructificerend herbariummateriaal lijkt hiervoor te vroeg te zijn verzameld, dat wil zeggen: de verzamelde planten hebben sporofyten met mooie rijpe kapsels of kapsels die nog bedekt zijn door de calyptra, maar laterale innovaties ontbreken.

De gevonden planten en hun vertakking

De planten van de Mastbosch-populaties behoren tot *Polytrichum commune* s. str., maar zijn voor *Polytrichum commune* s. str. vrij klein. De rechtopstaande stengels zijn ca. 6–7 cm hoog en de bladen zijn kleiner dan gewoonlijk bij *P. commune* s. str. het geval is, namelijk 4–6 mm lang. De meeste Mastbosch-planten zijn steriel: het punt van waaruit de takken meestal ontspringen (top of basis van een jaarscheut) lijkt door de dichtere bebladering oppervlakkig op een oud gametoecium, maar dat is het niet. Bij de enkele mannelijke plant die is gevonden is het verschil tussen een perigonium en de dichtbebladerde jaarscheut toppen goed te zien (Fig. 1). Uit of nabij de top van een jaarscheut ontspruiten op gevorkte wijze (dichotome vertakking) twee tot ogenschijnlijk zeven takken – waarschijnlijk betreft de meervoudige vertakking hier een dicht op elkaar geplaatste, herhaalde gevorkte vertakking. Veel van de 1^{e} orde takken zijn op hun beurt ook weer gevorkt vertakt. De aldus ontstane 2^{e} orde zijtakken kunnen op dezelfde wijze weer vertakt zijn met zijtakken van de 3^{e} orde, enz. Rechtopstaande stengels met zijtakken tot de 5^{e} orde komen voor, waardoor ze het eerder vermelde boomvormige uiterlijk krijgen. De meeste takken van de planten ontspruiten uit of nabij de top van een jaarscheut, maar enkele takken lijken echte zijtakken te zijn. Het lot van de hoofdas van de 'oude' jaarscheut is onduidelijk. De hoofdas van een jaarscheut met twee of meer takken lijkt bij de vorming van de takken (nieuwe jaarscheuten) niet door te groeien, maar dit is moeilijk met zekerheid vast te stellen door de doorgaans dichte inplanting van de takken en de dichte en stijve bebladering rond de top van een jaarscheut (zie vorige sectie); bij jaarscheuten met slechts één tak is het daarnaast bijkans onmogelijk vast te stellen of de hoofdas is doorgegroeid (en er dus eigenlijk geen sprake van een echte tak is), of dat een primordium van een topsegment de groei van de apicale cel (en dus de hoofdas) heeft overgenomen. Aan de hand van de jaarscheuten kan, met het nodige voorbehoud (zie vorige sectie), de leeftijd van de in 2000 verzamelde planten op drie tot vier jaar gesteld worden. Kapselende planten werden in het Mastbosch tot dusver niet aangetroffen.

De planten van de Strabrechtse Heide behoren tot *Polytrichum perigoniale* en zijn ongeveer 4 tot 5(–8) cm hoog met bladen van ca. 5–7 mm lang. De vertakkingswijze is het best te omschrijven als twee- tot drietallig (zelden viertallig) gevorkt. De takken bevinden zich, net als bij de Mastbosch-planten, aan de top (of basis) van een jaarscheut en ontspruiten uit meer zijdelings geplaatste primordia. De stengeldelen met zijtakvormende primordia staan echter dicht opeen, als bij een rozet, zodat vanuit de top van een zich vertakkende 'jaarscheut' de zijtakken oppervlakkig bezien vanuit hetzelfde punt lijken te ontspringen. Het lot van de hoofdas bij zo'n vertakkingspunt is ook hier onduidelijk. Bij een zorvuldig bestudeerde tweetallige vertakking is de groei van de oorspronkelijke hoofdas op het vertakkingspunt onmiskenbaar gestopt (tussen de twee zijtakken stond een 'loos' stengelblad). Bij drietallige vertakkingen is de groei van de hoofdas op het vertakkingspunt waarschijnlijk ook gestopt, maar het eventueel doorgroeien van de oorspronkelijke hoofdas – als ware het een zijtak – kon niet in alle gevallen met zekerheid worden uitgesloten. De geobserveerde viertallige vertakking is waarschijnlijk een drietallige vertakking, waarbij de hoofdas nog even

kortstondig is doorgegroeid. De planten van de Strabrechtse Heide waren in 2001 steriel. Aan de hand van de jaarscheuten kan de leeftijd van de verzamelde planten op 1 tot 2 jaar oud gesteld worden.

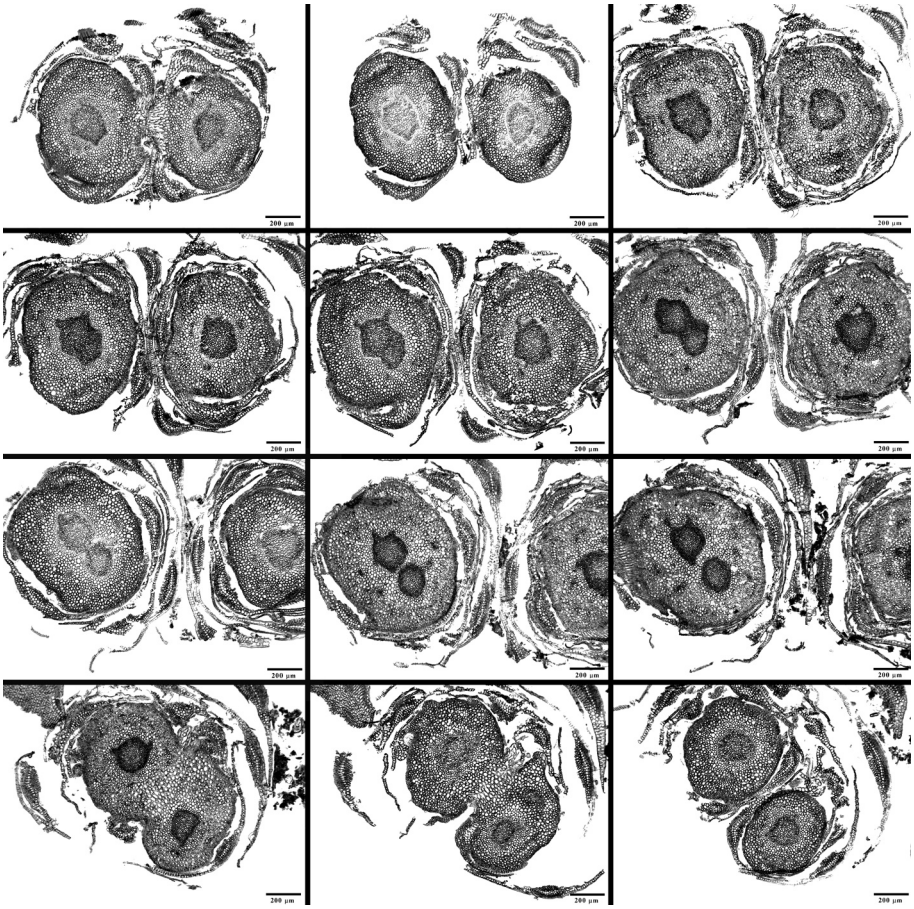
De planten van de andere locaties lijken veel op die van het Mastbosch, op die van de Stabrechtse Heide of hebben kenmerken van beide. Het bepalende element is veelal de mate van vertakking. Het aantal takken kan in vertakte planten variëren van 2 tot 14 of meer; in Labbegat II werden in 2004 planten aangetroffen waarvan de rechtopstaande stengels met 21 takken waren vertakt, en in het Mastbosch was er in 2000 zelfs een plant die in totaal met 25 takken was vertakt! Fertiele planten zijn in 2004 aangetroffen in de Chaamse bossen en het perceel 205 van Labbegat II.

Materiaal van de genoemde locaties bevindt zich in herbaria van Buter, Hesse, Van Zanten, en de Leidse vestiging van het Nationaal Herbarium Nederland (NHN).

Groei en ontwikkeling van de rechtopstaande stengels en de anatomie van de boomvormige vertakking

Voor een goed begrip van de vertakking is enige kennis van de groei en ontwikkeling van de bebladerde planten (gametofyten) van haarmossen noodzakelijk. De assen (rizomen, stengels en takken) van haarmossen zijn, net als bij andere bladmossen, opgebouwd uit segmenten (partjes). Ieder segment bestaat uit een blad en een partje van de as, bestaande uit een stukje epidermis, een stukje grondweefsel en een stukje centrale streng. Bij uitgegroeide delen van een as is de gesegmenteerde bouw echter moeilijk te herkennen. Het makkelijkst gaat dat nog door naar de bladen te kijken. Elk blad staat aan de top van een segment. Aan de buitenkant van een as worden de segmenten dus begrensd door de aanhechting van de bladen. [Dit is eigenlijk een praktische, maar goed bruikbare richtlijn, de werkelijkheid is iets ingewikkelder: de top van ieder segment wordt gevormd door een rij cellen in de bladoksel pal boven de bladaanhechting van het bijbehorende blad; de eventueel aanwezige axillaire haren staan op deze rij cellen ingeplant. De basis van ieder segment wordt dus gemarkeerd door eenzelfde rij cellen in de bladoksel van het blad van het daaronder gelegen segment.]

Net als bij andere bladmossen, vindt bij haarmossen de groei van de gametofyt plaats door een drie-snedige topcel, die de top van een as vormt. Zo'n topcel kent asymmetrische celdeling en snoert door de vorming van een dwarswand telkens zijdelings een dochtercel af.[30] Bij iedere volgende deling van de topcel wordt bij de vorming van de nieuwe dochtercel een nieuwe dwarswand gevormd, die een hoek van 120 graden maakt met de vorige dwarswand. Dit patroon zet zich bij de volgende deling voort, zodat de topcel in drie richtingen dochtercellen afsnoert. Door de groei van de dochtercellen en de daaruit voortkomende segmenten wordt de topcel van een as met een draaiende beweging (breedtegroei) naar voren of naar boven geduwd (lengtegroei). De oorspronkelijke drierijigheid verandert bij haarmossen daarbij in een 8-rijige bladstand in het basale deel van de rechtopstaande stengels tot een 14-rijige of wellicht meerrijige bladstand in het dichtbebladerde, distale deel; de bladstand is overigens moeilijk te bepalen door de stijve (afstaande delen van de) bladen en de goed ontwikkelde bladscheden.



↑

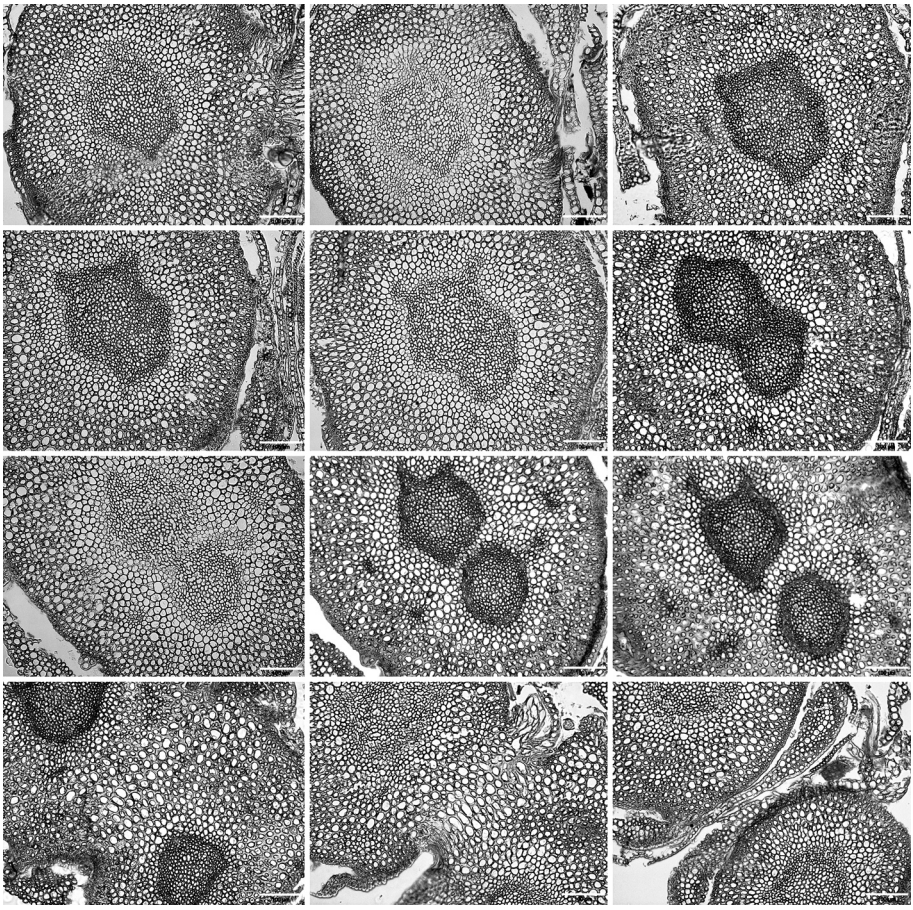
Boven: Fig. 6. a–l. Een reeks dwarse doorsneden van een 2e orde dichotome vertakking van een 1e orde (linker) zijtak van een rechtopstaande stengel van een boomvormig vertakt haarmos (*Polytrichum perigoniale*) uit Labbegat IIa. Het materiaal is ingebed in harde paraffine en vervolgens gesneden met een microtoom. De doorsneden zijn elk 10 µm dik. De figuur toont de doorsneden van beneden (a) naar boven (l) over een afstand van in totaal 3 mm (!). De cortex en de centrale streng zijn zichtbaar. Kleine uitstulpingen van de centrale streng die zich als eilandjes met dicht weefsel in de cortex in volgende doorsneden laten herkennen (zie bijvoorbeeld 6.c) zijn 'bladsporen'. Aan de buitenkant worden met regelmaat bladen gevormd. De foto's **a–i** tonen beide 1e orde zijtakken, die van **j–k** tonen alleen de gebeurtenissen in de linker 1e orde zijtak. Zie verder het onderschrift 'Het vertakkingsproces' op pagina 81.

De maatstreepjes komen overeen met 200 µm. Foto's: Cris Hesse en Hans Kruijer.

→

Rechtsboven: Fig. 7. a–l. Details van de linker 1e orde zijtak en de gebeurtenissen die daar plaatsvinden uit de doorsneden van Fig. 6. Iedere foto correspondeert met de overeenkomstige foto van Fig. 6 (foto 7.a is een detail van foto 6.a, enz.). Zie verder het onderschrift 'Het vertakkingsproces' op pagina 81.

De maatstreepjes komen overeen met 100 µm. Foto's: Cris Hesse en Hans Kruijer.



Vervolg onderschrift Fig. 6 en Fig. 7:

HET VERTAKKINGSPROCES: **a.** De eerste gevorkte vertakking is net voltooid met een scheiding tussen beide 1e orde zijtakken. Mogelijk heeft in de linker zijtak de volgende, dus 2e orde vertakking zich nu al ingezet (!): de centrale streng van linker zijtak is namelijk hoekiger van vorm dan die van de rechterzijtak. **b.** De 1e orde zijtakken zijn nu volkomen gescheiden. Er lijkt in de linker zijtak een tweedeling van de centrale streng plaats te vinden. **c–g.** In de linker zijtak splitst de centrale streng zich, maar in de cortex is nog niets te zien dat wijst op een komende tweedeling. **h.** De centrale streng in de linker zijtak is nu volledig gesplitst, maar in de cortex is nog steeds geen spoor van tweedeling zichtbaar. **j.** In de linkerzijtak wijst weefseldifferentiatie in de cortex langs een vlak dat ongeveer halverwege tussen de twee centrale strengen gelegen is op een tweedeling in de cortex. **k.** De beide nieuw gevormde 2e orde zijtakken uit de oude linker 1e orde zijtak zijn bijna gescheiden: de scheiding vindt van buiten naar binnen plaats langs een vlak dat ongeveer halverwege tussen de twee centrale strengen gelegen is; slechts 50 µm boven deze doorsnede is de scheiding al volledig (deze doorsnede is niet afgebeeld). **l**. De beide nieuw gevormde 2e orde zijtakken zijn volledig gescheiden.

Elke afgesnoerde dochtercel vormt na een vast patroon van celdelingen een segment van de as. De dochtercel deelt zich daartoe allereerst in een binnen- en een buitencel. De binnencel vormt, bij haarmossen, na een aantal volgende delingen het grondweefsel en de centrale streng van de stengel. De buitencel deelt zich in een bovenste en een onderste cel. De bovenste buitencel vormt na volgende delingen een blad en, eventueel, in de bladoksel daarvan de axillaire haren. De onderste buitencel vormt, eveneens na volgende delingen, de epidermis van het segment. Uit epidermiscellen van rizomen en het basale deel van de rechtopstaande stengels kunnen bij haarmossen rizoïden ontstaan. Aan de basis van ieder segment, dus onder het bijbehorende blad, wordt, ook bij onvertakte haarmossen[vergl. 29], een primordium gevormd.

Uit zo'n primordium kan een innovatie of zijtak groeien. Tot dit primordium behoort een initiaalcel, die eventueel de topcel van een zijtak kan worden. Het primordium, en dus de initiaal cel, is bij haarmossen echter doorgaans in rust en is dan ook niet te zien – mede vanwege de ligging in de directe nabijheid van het blad van het daaronder gelegen segment. Regelmatig groeit het primordium bij haarmossen echter uit tot een knopje of een kort zijtakje[29], dat met een stereo- of lichtmicroscoop wel goed valt waar te nemen. Deze knopjes of korte zijtakjes zijn wit of groen van kleur en groeien normaliter niet of nauwelijks verder uit.

De primordia kunnen ook zijtakken vormen die in bouw niet te onderscheiden zijn van de stengel waarop ze staan ingeplant. Deze takken vormen de basis van de gevorkte (dichotome) vertakkingen die soms bij Nederlandse haarmossoorten als *Polytrichum juniperinum* s.l., *P. formosum* en *P. commune* s.l. gevonden worden. In hun onderzoek naar de vertakkingswijzen bij de Polytrichales onderscheiden Hébant & Berthier[29], naast opsplitsing van de hoofdas, 'echte' en 'valse dichotomieën'. Bij 'echte dichotomieën' ontstaan de twee zijtakken – als een ééneiige tweeling – uit een enkel (lateraal) segment (het mechanisme daarachter is onbekend); in de ogen van deze onderzoekers zijn 'echte dichotomieën' bij bovengenoemde haarmossen kennelijk zeldzaam: zij hebben slechts één vermoedelijk geval gevonden bij *P. juniperinum*. De meeste dichotomieën bij bovengenoemde haarmossen zijn volgens Hébant & Berthier[29] 'valse dichotomieën' en gerelateerd aan de vorming van gametoecia – lees hier echter: archegonia en sporofyten – maar dit komt in hun illustraties niet echt naar voren. Wel valt impliciet uit hun werk op te maken, dat de twee zijtakken van een 'valse dichotomie' uit twee verschillende, zijdelings geplaatste primordia moeten zijn ontstaan (als een twee-eiige tweeling).

Hébant & Berthier[29] probeerden de oorsprong van de zijtakken te reconstrueren aan de hand van de 'draairichting' van de ontogenetische spiraal van de zijtakken en deze te vergelijken met de oorspronkelijke hoofdas. De ontogenetische spiraal komt voort uit de volgorde waarin de topcel van een as de opeenvolgende dochtercellen afsnoert: deze volgorde kan linksdraaiend (tegen de klok in) of rechtsdraaiend (met de klok mee) zijn. Doordat de topcel door de hieruit voortkomende segmenten met een draaiende beweging (breedtegroei) naar voren of naar boven wordt geduwd (lengtegroei), ontstaat uit deze delingsrotatie de ontogenetische spiraal. De draairichting van deze spiraal is ondermeer te herkennen aan de inplantingsrichting van de bladen (een jonger blad is links of rechts boven het iets oudere, voorafgaande blad geplaatst). Een andere bladinplantingsrichting van een zijtak wijst erop, dat deze zijtak uit een

andere topcel is ontstaan, dus uit een (secondaire) topcel van lateraal primordium. In een gevorkte vertakking kunnen de takken van de vork (1) dezelfde bladinplantingsrichting hebben als de oorspronkelijke hoofdas, (2) beide een tegengestelde richting hebben dan die van de oorspronkelijke hoofdas, of (3) één van beide takken een tegengestelde richting hebben aan de hoofdas (en de andere tak). Hébant & Berthier[29], die de bladinplantingsrichting in hun coupes afleidden uit de bladsporen in de cortex van de assen, vonden alle drie deze mogelijkheden bij *Polytrichum commune*. Wij vinden in een steekproef uit ons materiaal met boomvormig vertakte rechtopstaande stengels (n = 5), dat de bladinplantingsrichting van de zijtakken in een vork hetzelfde of tegengesteld kan zijn als die van de hoofdas (dus mogelijkheden 1 en 2). De zijtakken in de vorken van de 1e en 2e orde hebben vaak dezelfde bladinplantingsrichting als die van de hoofdas, maar deze waarneming berust waarschijnlijk op een steekproefgrootte effect. De zijtakken in vorken van een hogere orde kunnen dezelfde of een tegengestelde bladinplantingsrichting hebben als de as waar ze direct uit voortkomen. In al onze vorken (dus van alle ordes) hebben de zijtakken van dezelfde vork dezelfde bladinplantingsrichting. Er lijkt ook enig clusteringseffect op te treden: in een vertakte rechtopstaande stengel van de Mastbosch-populatie met dertien eindtakken, bijvoorbeeld, heeft het ene takstelsel met zes takken (verdeeld over twee vorken en twee 'solitaire' takken) een rechtsdraaiende bladinplantingsrichting en het andere takstelsel met zeven takken (verdeeld over drie vorken en één 'solitaire' tak) een linksdraaiende bladinplantingsrichting (evenals de hoofdas en de takken van de vork van de 1e orde). Het lijkt er ons inziens op dat de bladinplantingsrichting en de veranderingen daarin bij gevorkte vertakkingswijzen niet direct iets kunnen zeggen over de oorsprong van de takken in een vork; daarvoor is ook het proces dat de gevorkte vertakkingen vormt nog te onbegrepen (zie hieronder).

Anatomisch onderzoek aan de door ons gevonden haarmossen met boomvormige vertakking laat zien, dat de door ons gevonden boomvormige vertakkingen **niet** ontstaan uit zijdelings geplaatste primordia, maar uit kort achter elkaar herhaalde gevorkte vertakking van de hoofdas (Fig. 6 en 7). Een relatie met de vorming van gametoecia of sporofyten is bij deze gevorkte vertakkingen niet gevonden en ze betreffen dus 'echte dichotomieën' of, ons inziens waarschijnlijker, een opsplitsing van de hoofdas – een vork (dichotomie) wordt dan, als het ware, gevormd door een echte splitsing van de hoofdas in tweeën pal onder deze vork; dat is in Fig. 1 en 2 aan de buitenzijde van de rechtopstaande stengels duidelijk zichtbaar en dat wordt ook aangetoond in de doorsneden van Fig. 6 en 7. Het splitsen is niet het enige merkwaardige aan deze vertakking. Omdat de groei van de hoofdas via een topcel plaatsvindt, ligt het voor de hand aan te nemen, dat een overlangse deling van die topcel aan een gevorkte vertakking voorafgaat. Uit de doorsneden van Fig. 6 en 7 valt dat echter niet af te leiden. De aankomende vertakking is eerst in de centrale streng aantoonbaar en pas daarna in de cortex. Dat wijst eerder in de richting van radiale tweedeling op het niveau van de eerste binnen- en buitencel, die later door de topcel en zijn dochtercellen wordt overgenomen, maar zo'n delingsproces zou wel heel vreemd zijn en stoelt op een bijzondere vorm van (vroeg-intersegmentaire) verticale cellulaire communicatie. Veel waarschijnlijker is, dat de topcel zich op een gegeven moment overlangs in tweeën deelt en dat in het vervolgproces van celdeling en celdifferentiatie horizontale (intersegmentaire) cellulaire communicatie

ervoor zorgt dat de tweedeling pas later en gefaseerd in het weefsel van de stengel zichtbaar wordt (de normale segmentatie is immers ook niet gemakkelijk zichtbaar). Een epigenetische variant op deze mogelijkheid is, dat een vertakking wordt ingezet met een nog in eerste instantie ongedeelde topcel, waarin al gradiëntdifferentiatie in de samenstelling van het cytoplasma heeft plaatsgevonden; in dit scenario wordt na de opeenvolgende celdelingen celdifferentiatie vooral door de samenstelling van het cytoplasma geregeld. Maar mogelijk is een nog veel simpeler verklaring denkbaar en zit het binnenste deel van een segment veel en veel lager in de as dan het buitenste deel (de epidermis met aanhangsels) dan wij denken. Alleen goede lengtedoorsneden kunnen hier meer inzicht in geven, maar die zijn bijzonder lastig te maken (stengels en takken zijn vrijwel nooit recht genoeg) en het treffen van een topcel in het juiste stadium van celdeling is helemaal een uitdaging.

Het voorkomen en de mogelijke oorzaak voor het ontstaan van een boomvormige vertakking

Zoals in de inleiding is vermeld, hebben de auteurs van dit artikel tot de vondst van de genoemde Brabantse mossen nooit eerder een boomvormig vertakkingspatroon bij *Polytrichum commune* s.l. of andere haarmossen gezien – in dit verband is het van wezenlijk belang om hier speciaal Ben van Zanten te noemen, omdat hij al decennia lang een grote belangstelling voor het *Polytrichum commune*-complex heeft gehad en zeker de laatste decennia intensief in Groningen en Drenthe naar mossen heeft gezocht.[31] Hans Kruijer heeft, als diens voormalige pupil, sinds 1983 ook veel belangstelling gehad voor afwijkende vormen van haarmossen, maar daarbij nooit boomvormig vertakte haarmossen gezien; ook niet op de vernietigde groeiplaats op de noordoever van het Zuidlaardermeer, die hij sinds de vondst van *Lycopodiella inundata* (L.) Holub., *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort. en de 'perigoniale'-vorm van *Polytrichum commune* s.l. halverwege de jaren negentig jaarlijks zeker één keer bezocht.

Ook andere bryologen in onze naaste omgeving gaven desgevraagd te kennen zo'n boomvormige vertakking nooit eerder te hebben gezien – alleen Joop Kortselius kon vertellen dat hij éénmaal eerder een boomvormig vertakt haarmos had waargenomen: in 1992 vond hij tijdens een bryologische excursie in een berm van een oprit in een tuin aan de Heerenweg te Warmond namelijk een boomvormige vertakte plant van *Polytrichum formosum* Hedw. (!). Deze vondst betrof slechts één enkele rechtopstaande stengel met 5 takken te midden van vele honderden onvertakte of enkelvoudig gevorkt vertakte rechtopstaande stengels. Hij heeft daarna vaak en intensief naar boomvormig vertakte rechtopstaande stengels van haarmossen gezocht, maar daarna nooit meer gevonden: ook niet op de oorspronkelijke vindplaats, waar de soort nog steeds voorkomt.

Onze waarnemingen, in combinatie met het hoogstens terloops vermelden van vertakkingen in recente flora's (zie inleiding), roepen dan ook de veronderstelling op dat de betrokken vorm van *Polytrichum commune* s.l. zeer zeldzaam is en derhalve ontbrak in de herbaria die o.a. ten grondslag lagen aan deze determinatiewerken;

voorzover kon worden nagegaan ontbreekt dergelijk materiaal bijvoorbeeld in het herbarium van Groningen en is er tot dusver maar één collectie gevonden in het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden (*Frentrop s.n.*, 5-6-[19]77, Haaksbergerveen, "op turf in berkenbos", mooi fertiel materiaal met sporofyten[32]; de boomvormig vertakte rechtopstaande stengels hebben tot 6 takken).[33]

Naast bovengenoemde collectie, en Schriebl's[17 20] vermeldingen van vertakkingen bij haarmossen in zijn experimentele proefopzet, kennen wij maar één andere vermelding van vertakte haarmossen uit de tweede helft van de twintigste eeuw. Het gaat hier om het ook al eerder aangehaalde artikel van Hébant & Berthier[29], die in het kader van hun onderzoek naar de vertakkingswijzen bij Polytrichales ook gekeken hebben naar vertakkingen bij *Polytrichum*-soorten (*P. alpinum*, *P. juniperinum*, en *P. commune*). Wij kunnen aannemen dat zij voor hun onderzoek speciaal naar vertakte planten hebben gezocht, die ze ook hebben gevonden. In Frankrijk hebben zij ondermeer verschillende collecties van *P. commune* verzameld in het Massif de l'Aigoual, Cévennes, en daarbij, naast enkelvoudig gevorkt vertakte rechtopstaande stengels, ook enkele stengels met drie tot vier zijtakken aangetroffen. Hébant & Berthier[29] zeggen helaas niet hoe lang ze naar vertakte vormen van *Polytrichum commune* hebben gezocht. Ze geven ook geen andere informatie over de zeldzaamheid van de enkelvoudig en meervoudig vertakte rechtopstaande stengels, al kan men impliciet afleiden dat ze over weinig materiaal met meervoudig vertakte rechtopstaande stengels beschikten, in ieder geval over minder dan van materiaal met enkelvoudig vertakte stengels. Het onderzoek van Hébant & Berthier[29] richt zich bij *P. commune* vooral op de enkelvoudige vertakkingen en gaat eigenlijk voorbij aan de meervoudige vertakking. De auteurs geven er echter wel blijk van meervoudig vertakte vormen van *P. commune* uit de literatuur te kennen en geven voor de systematische implicaties van vertakte vormen van *P. commune* een verwijzing naar ouder systematische werken en flora's, waarbij ze alleen Dixon's[34] *Student's Handbook of British Mosses* uit 1924 expliciet noemen.

Zulke oudere flora's[34–37] vermelden een vertakte vorm van *Polytrichum commune*, die eerder door Wilson[38] in 1855 was beschreven als *P. commune* var. *fastigiatum* Wilson. Volgens de beschrijvingen en afbeeldingen lijkt deze variëteit sterk op de door ons gevonden vertakte vorm van *P. commune*. Limpricht[36] schrijft echter over deze variëteit: "aus England und Skandinavien von trockenen Mooren bekannt, bisher nicht im Gebiete nachgewiesen", waarmee duidelijk wordt, dat aan het eind van de negentiende eeuw van de Duitstalige gebieden van Europa een dergelijke vertakte vorm *P. commune* niet bekend was.

Het is dan ook merkwaardig, dat sinds 2000 boomvormig vertakte haarmossen in zo korte tijd op zoveel verschillende locaties in Nederland zijn aangetroffen. Dat de meeste vinders de auteurs van dit artikel zijn is logisch: vooral wij zijn immers op vertakte haarmossen gaan letten – maar gezien de opvallende verschijningsvorm van de boomvormig vertakte haarmossen blijft het vreemd dat ze voor 2000, en dan in het bijzonder de tweede helft van de twintigste eeuw, niet door bryologen zijn gevonden. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn, dat zulke vertakte haarmossen er toen gewoon niet waren, of dat ze zo zeldzaam waren dat ze nooit zijn gevonden; deze verklaring past ook bij de eerder vermelde opmerking van Limpricht.[36]

De ons bekende groeiplaatsen van de boomvormig vertakte planten van *Polytrichum commune* s.l. suggereren dat periodieke inundatie en in het bijzonder de daarbij mogelijk optredende snel wisselende waterstanden een positieve rol spelen bij de vorming van boomvormige vertakkingen van rechtopstaande stengels. Hoe dit fysiologisch te verklaren is op het niveau van de topcel en haar dochtercellen is op dit moment slechts gissen.

Toch lijkt hierin wel de sleutel te liggen voor een verklaring van het plotseling verschijnen van boomvormig vertakte planten van *Polytrichum commune* s.l.: de recente vondsten van boomvormig vertakte haarmossen kunnen een positief effect zijn van ander waterbeheer al dan niet in combinatie met recente natuurherstel- en natuurherinrichtingsprojecten. Ander waterbeheer, als noodzakelijk gevolg van de laatste decennia flink toegenomen hoeveelheid neerslag in met name de winter[39] of als natuurbeheersmaatregel, kan tot sterker wisselende grondwaterniveau's en waterstanden van de nabijgelegen waterlichamen hebben geleid, met als gevolg frequentere inundatie. Het schonen van oevers van vennen en het plaggen van heideveldjes vergroot daarnaast niet alleen het aantal mogelijke standplaatsen voor haarmossen, maar ook het aantal standplaatsen dat aan periodieke overstromingen onderhevig is.

Een relatie tussen de vorming van boomvormige vertakkingen in rechtopstaande stengels van *Polytrichum commune* s.l. en het optreden van periodieke inundatie en wisselende waterstanden blijft echter hypothetisch tot hierover meer zekerheid is verkregen. Teneinde meer zekerheid te krijgen is het wenselijk om meer materiaal van vertakte planten van meer én van verschillende vindplaatsen te bestuderen en die vindplaatsen over langere tijd te observeren. Toch zal het lastig zijn om een relatie tussen boomvormige vertakkingen en periodieke overstromingen of een andere oorzaak aan te tonen, omdat het ontstaan van een (herhaalde) gevorkte vertakking, wat een boomvormige vertakking uiteindelijk is, zich afspeelt op het niveau van de topcel en de eventueel hieruit ontstane dochtercellen, terwijl de gevormde vertakking pas (veel) later aan de buitenkant van de stengel aantoonbaar wordt.

Daarnaast zou het wenselijk zijn om meer te weten te komen over het voorkomen van boomvormige vertakkingen van haarmossen in de negentiende en vroeg-twintigste eeuw, een periode waarin het land door hogere waterstanden met name in de winter aanmerkelijk natter was. Of dit haalbaar is, is echter onzeker. Uitgebreid onderzoek van oude herbariumcollecties in verschillende Noordwest-Europese herbaria zou meer inzicht kunnen geven, maar dat zal een tijdrovende klus worden. Gezien de terloopse vermelding van de vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l. in de bryologische literatuur, is het bovendien niet zeker of er veel boomvormig vertakte planten van *P. commune* als herbariumcollecties aanwezig zijn. Onze speurtochten in de herbaria van Groningen en Leiden zijn wat dat betreft niet erg bemoedigend.

De taxonomische status van de boomvormig vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l.

De boomvormig vertakte vorm is in de loop van de twintigste eeuw langzaam maar zeker uit het bryologische blikveld verdwenen. Ook in een verder verleden bestond al twijfel over de taxonomische waarde van de vertakte vorm. In 1855 opperde Wilson[38]

reeds de mogelijkheid van een relatie tussen *Polytrichum commune* var. *fastigiatum* en *P. c.* var. *minus* [sensu Brid.?]. Ruim dertig jaar later merkte Braithwaite[35] op, dat *P. c.* var. *fastigiatum* te beschouwen is als een [sterk vertakte] groeivorm van *Polytrichum commune* in een morfologische vertakkingsreeks [variërend van onvertakt tot sterk vertakt]. Weer enige decennia later, in 1924, vond Dixon[34] *P. c.* var. *fastigiatum* een vertakte vorm van *P. c.* var. *minus* F.W. Weiss ex De Not., *hom. illeg.*, en voegde deze twee variëteiten dan ook samen tot één taxon (onder de naam *P. c.* var. *minus* F.W. Weiss ex De Not.).

Ook in ons geval was een veel gehoorde eerste reactie op de boomvormige vertakkingswijze: 'wat een merkwaardige vergroeiing'. Waarschijnlijk is het dan ook niet meer dan dat. De boomvormige vertakkingen zijn immers herhaalde gevorkte vertakkingen. Enkelvoudig gevorkte vertakkingen worden bij rechtopstaande stengels van *P. commune* s.l. met enige regelmaat aangetroffen en kunnen als 'normaal' worden beschouwd. In de populaties met boomvormig vertakte rechtopstaande stengels worden naast de boomvormig vertakte planten ook (veel) planten met onvertakte stengels en vaak ook planten met enkelvoudig gevorkte stengels gevonden. In sommige populaties of in sommige jaren (Zuidlaardermeer) zijn enkelvoudig gevorkte rechtopstaande stengels zeldzaam en meervoudig gevorkte rechtopstaande stengels zelfs uiterst zeldzaam en alleen met goed zoeken te vinden. Andere aanwijzingen dat de boomvormige vertakkingen een 'afwijkende' groeivorm betreffen, zijn dat boomvormig vertakte planten bij beide taxa van het *P. commune*-complex voorkomen en dat ook bij een andere haarmos-soort met vrijwel onvertakte rechtopstaande stengels, *P. formosum*, een boomvormig vertakte plant gevonden is (Warmond), al was dat slechts één keer.

Toch past bij het beoordelen van een eventuele taxonomische status van de boomvormig vertakte vorm van *Polytrichum commune* s.l., of het eventuele afzien daarvan, een belangrijke kanttekening. Vooralsnog zien wij geen reden om aan de boomvormig vertakte vorm een taxonomische status toe te kennen, mede omdat een boomvormig vertakte vorm bij beide hier behandelde soorten uit het *P. commune*-complex, in casu *P. commune* s. str. en *P. perigoniale*, blijkt voor te komen. Uit recente, gecombineerd moleculair-morfologische fylogenetische studies, zoals die van Kruijer & Blöcher[40] aan de pleurocarpe mossenfamilie Hypopterygiaceae, een familie met grote morfologische variabiliteit[41], wordt echter steeds duidelijker dat bladmossen in evolutionair-adaptieve zin morfologisch veel plastischer zijn dan voorheen werd gedacht. Sterk onderscheidende morfologische kenmerken kunnen juist eerder aanpassingen blijken te zijn aan ecologische omstandigheden dan een relict van het evolutionaire verleden, terwijl onbeduidend lijkende, of tot dusver nog onbekende, morfologische kenmerken wellicht meer informatie over historische verwantschap kunnen of zouden kunnen geven. Gecombineerd moleculair-morfologisch fylogenetisch onderzoek van Hyvönen *et al.*[42] aan de Haarmossenfamilie, dat ook nieuwe inzichten geeft in de evolutionaire verwantschappen tussen *Polytrichum*- en *Pogonatum*-soorten, lijkt ook in deze richting te wijzen: geen van de door hen gebruikte morfologische kenmerken geeft veel historische informatie over evolutionaire verwantschappen.

Weliswaar richten bovengenoemde fylogenetische studies zich op hogere evolutionaire niveau's dan waar het (waarschijnlijk) bij de boomvormig vertakte vorm van *P. commune* s.l. om gaat, maar de waarschuwing is duidelijk: wees voorzichtig met

een oordeel over de taxonomie van mossen dat uitsluitend op morfologische gronden is gebaseerd! Zekerheid over evolutionaire verwantschap tussen verschillende entiteiten van mossen is op dit moment alleen te verkrijgen door moleculair onderzoek. Voor de boomvormig vertakte vorm van *P. commune* s.l. betekent dat, dat het wenselijk is om materiaal van boomvormig vertakte planten van verschillende entiteiten binnen dit complex van verschillende vindplaatsen met moleculaire technieken te analyseren en met onvertakte vormen te vergelijken, alvorens een betrouwbare uitspraak over diens taxonomische status kan worden gedaan.

Tot slot[43]

Het zal duidelijk geworden zijn, dat er weinig gewoon is aan Gewoon haarmos, *Polytrichum commune* s.l. Op ieder niveau valt er wel iets nieuws, interessants, spannends of onbegrijpelijks te ontdekken. Wij hebben in dit artikel veel problemen aangesneden en meer vragen gesteld dan antwoorden gegeven. Het is tijd dat er weer meer aandacht voor *Polytrichum commune* s.l. en andere haarmossoorten komt. Om te beginnen willen wij een ieder oproepen het veld in te gaan en op zoek te gaan naar haarmossen met boomvormig vertakte (meervoudig gevorkte) rechtopstaande stengels. Als ze gevonden worden, willen wij vervolgens vragen de identiteit van de plant te bepalen – dus te determineren tot welke soort en/of entiteit binnen een soortscomplex de plant behoort – en te noteren waar de planten precies gevonden worden en in welke habitat ze voorkomen. Het zou ook interessant zijn de relatie tussen waterregime en het voorkomen van deze boomvormig vertakte haarmossen in kaart te brengen. Als het mogelijk is het gebied waarin deze boomvormig vertakte haarmossen voorkomen over langere tijd te observeren, zou dat waardevolle informatie op kunnen leveren. Gegevens en materiaal kunnen worden gezonden naar het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden, ter attentie van Cris Hesse.

1. A. Touw & W.V. Rubers (red.). 1989. De Nederlandse Bladmossen. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
2. C. Buter. 2001. De Mosflora van het Mastbosch: Rapport van de Inventarisatie uitgevoerd door de Mossenwerkgroep KNNV-Afd. Breda. KNNV-Afdeling Breda, Breda.
3. J. Landwehr. 1984. Nieuwe Atlas Nederlandse Bladmossen. Thieme, Zutphen.
4. J. Augier. 1966. Flore des Bryophytes. Paul Lechevalier, Parijs.
5. R. Duell & L. Meinunger. 1989. Deutschlands Moose. IDH-Verlag, Bad Münstereifel.
6. J.-P. Frahm & W. Frey. 1983. Moosflora. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
7. J.-P. Frahm & W. Frey. 2004. Moosflora, ed. 4. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
8. W. Frey, J-P. Frahm, E. Fischer & W. Lobin. 1995. Die Moos- und Farnpflanzen Europa's.
9. E. Nyholm. 1969. Illustrated Moss Flora of Fennoscandia 2, 6. Swedish Natural Science Research Council: Stockholm.
10. G. Schoepe. 2000. Polytrichaceae. In: M. Nebel & G. Philippi (red.), Die Moose Baden-Württembergs. 1. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
11. H.N. Siebel & H.J. During. 2006. Beknopte Mosflora van Nederland en België. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
12. A.J.E. Smith. 1980. The Moss Flora of Britain & Ireland. Cambridge University Press, Cambridge.

13. A.J.E. Smith. 2004. The Moss Flora of Britain & Ireland, ed. 2. Cambridge University Press, Cambridge.
14. R. Bijlsma, M. van der Velde, L. van de Zande, A.C. Boerema & B.O. van Zanten. 2000. Molecular markers reveal cryptic species within *Polytrichum commune* (common hair-cap moss). Plant Biology 2: 408–414.
15. De lamellen staan op het afstaand deel van de bladen ingeplant. Ze zijn te beschouwen als 'enkelsteensmuurtjes' van cellen, die groen gekleurd zijn door bladgroenkorrels. In dwarse doorsnede ziet een lamel er uit als een rijtje op elkaar staande cellen (Fig. 3 en 4). De bovenste cel van dat rijtje, de topcel, is afwijkend van vorm en doorgaans wat breder dan de andere cellen. Lamellen die aan de basis van het afstaand deel van het blad staan ingeplant zijn vaak laag en in dwarse doorsnede tot slechts enkele cellen hoog, de topcel is daar vaak afgerond of rond. Lamellen (of delen van lamellen) aan de rand en de top van het het afstaand deel van het blad zijn vaak lager (minder cellen hoog) dan lamellen die centraal en/of aan weerszijden van de lengteas van het het afstaand deel van het blad staan ingeplant; het randeffect is in Fig. 3 en 4 goed te zien. De topcellen van lamellen die aan de rand of de top van het het afstaand deel van het blad staan ingeplant kunnen anders van vorm zijn dan die van de meer centraal en aan weerszijden van de lengteas van het het afstaand deel van het blad ingeplante lamellen. Voor het bepalen van de vorm van de topcel en hoogte van de lamellen is het noodzakelijk lamellen uit het zelfde deel van het blad met elkaar te vergelijken; het is zeer wenselijk de aandacht daarbij vooral te richten op de goed ontwikkelde delen van de lamellen, die zich ongeveer halverwege het afstaand deel van het blad bevinden. Onze dwarse doorsneden zijn dan ook uit het midden van het afstaand deel van het blad gemaakt.
16. M. van der Velde & R. Bijlsma. 2004. Hybridization and asymmetric reproductive isolation between the closely related bryophyte taxa *Polytrichum commune* and *P. uliginosum*. Molecular Ecology 13: 1447–1454.
17. A. Schriebl. 1991. Experimentelle Studien über die Laubmoosgattung *Polytrichum*. Carinthia II, 181/101: 461–506.
18. A. Schriebl. 1982. Culture experiments on the moss genus *Polytrichum*. Journ. Hattori Bot. Lab. 53: 157–158.
19. H.N. Siebel, 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.
20. A. Schriebl. 1983. Experimentelle, Taxonomische Studien über die Laubmoosgattung *Polytrichum* in Europa. Dissertatie Karl-Franzens-Universität, Graz, Oostenrijk.
21. R. Sluijter. 2004. webpagina KNMI, Klimatologische Dienst: www.knmi.nl/klimatologie/maand_en_seizoensoverzichten/jaar/jaar03.html
22. R. Sluijter. 2003. webpagina KNMI, Klimatologische Dienst: www.knmi.nl/klimatologie/maand_en_seizoensoverzichten/seizoen/her03.html
23. H. Meusel. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. Nova Acta Leopoldina 3: 123–277.
24. V. Sarafis. 1971. A biological account of *Polytrichum commune*. New Zealand J. Bot. 9: 711–724.
25. R.E. Longton & S.W. Greene. 1967. The Growth and Reproduction of *Polytrichum alpestre* Hoppe on South Georgia. In: J.E. Smith (red.), A Discussion on the Terrestrial Antarctic Ecosystem (Phil. Trans. R. Soc. B 252, No 777): 295–322.
26. Zie o.a. Meusel[23] en Sarafis.[24]
27. M.A. Watson. 1975. Annual Periodicity of Incremental Growth in the Moss *Polytrichum commune*. Bryologist 78: 413–422.
28. Zie Meusel[23] en Touw & Rubers[1]; ook gebaseerd op eigen observaties.
29. C. Hébant & J. Berthier. 1972. La ramification et ses conséquences anatomiques dans la tige aérienne feuillée des Polytrichales (étude morphogénétique et histologique de quelques espèces appartenant aux genres *Polytrichum*, *Pogonatum* et *Dendroligotrichum*. Rev. Bryol. Lichénol. 38: 177–240, pl. 1–8.
30. J. Berthier. 1972. Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des Mousses. Rev. Bryol. Lichénol. 38: 421–550, pl. 1–30; en referenties hierin.

31. B.O. van Zanten. 2005. De Drents-Groningse mossenwerkgroep. Buxbaumiella 71: 41–56.
32. Deze collectie was kennelijk niet beschikbaar voor de revisie van de Nederlandse bladmossen voor Touw & Rubers.[1]
33. Bij uitgebreid zoeken zouden wellicht nog meer collecties met boomvormig vertakte bovengrondse scheuten boven water kunnen komen, maar dit zoeken is een tijdrovend karwei, omdat boomvormig vertakte scheuten in herbariumcollecties verstopt kunnen zitten tussen een meerderheid van onvertakte scheuten en daardoor meestal weinig opvallen.
34. H.N. Dixon. 1924, The Student's Handbook of British Mosses, ed. 3. Eastbourne, London.
35. R. Braithwaite. 1887. The British Moss-Flora. 1. Acrocarpous Mosses. Londen.
36. K.G. Limpricht. 1895. Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. 2. Bryineae. Verlag von Eduard Kummer, Leipzig.
37. W. Mönkemeyer. 1927. Die Laubmoose Europas. Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H., Leipzig.
38. W. Wilson. 1855. Bryologia Britannia. Londen.
39. W.M.L. Tamis, M. van 't Zelfde, R. van der Meijden & H.A. Udo de Haes. 2005. Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by their climatic and other environmental characteristics. Climate Change 72(1–2): 37–56; en referenties hierin.
40. J.D. Kruijer & R. Blöcher. 2006. Reevaluation of the phylogeny of the Hypopterygiaceae (Bryophyta) based on morphological and molecular data. In: A.E. Newton & R.S. Tangney (red.), Pleurocarpous Mosses: Systematics and Evolution. Systematics Association Special Volumes 71: 63–104 (in druk, verschijnt in november 2006).
41. Zie bijvoorbeeld: H. Kruijer. 1995. Systematiek van de Hypopterygiaceae. Buxbaumiella 38: 26–32.
42. J. Hyvönen, S. Koskinen, G.L. Smith Merill, T.A. Hedderson & S. Stenroos. 2004. Phylogeny of the Polytrichales (Bryophyta) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data. Mol. Phyl. Evol. 31: 915–928.
43. Wij danken de heer J. van de Wiel te Tilburg heel hartelijk voor het tekenen van de fraaie en duidelijke habitustekening van Fig. 1 naar materiaal van de eerste vondst van een boomvormig vertakt haarmos in het Mastbosch. Evenzo zijn wij Kevin van den Hof erkentelijk voor zijn assistentie bij het maken van de SEM-foto's van Fig. 3 van de bladdoorsneden van boomvormig vertakte haarmossen uit het Mastbosch en van de Strabrechtse Heide, en Ben Kieft voor het opwerken van de figuren. De trouwe hulp van Ietje Plug bij het zoeken naar boomvormig vertakte haarmossen op de noordoever van het Zuidlaardermeer wordt zeer gewaardeerd. Veel dank zijn wij ook verschuldigd aan Joop Kortselius, die zo vriendelijk was om met ons de informatie te delen over zijn vondst van een boomvormig vertakte plant van *Polytrichum formosum*. Ietje Plug en Joop Kortselius hebben bovendien een waardevolle bijdrage aan dit artikel geleverd door een eerdere versie van kritisch en opbouwend commentaar te voorzien.