

# Een taxonomische studie van *Odontoschisma denudatum* en *O. sphagni* in Nederland

door S. Rob Gradstein

Instituut voor Systematische Plantkunde, Utrecht

**Abstract.** The herbarium collections of *Odontoschisma denudatum* and *O. sphagni* from The Netherlands have been revised in connection with a study of the phenotypic variation and ecology of these species. In *O. denudatum* two natural modifications can be distinguished. *Mod. pachyderma* is more common and grows in young, open *Erica-Calluna* heath vegetation, on sandy ridges and rarely on tree trunks. *Mod. mesoderma* occurs in old, often N-exposed (*Erica-Calluna* heath vegetation on shaded substrates. *O. sphagni* is far more common than *O. denudatum* and morphologically less variable. It is a characteristic species of oligotrophic bogs and wet heath vegetation. Rarely *O. sphagni* grows on tree trunks or in rather dry heath vegetation together with *O. denudatum mod. mesoderma*. In these atypical habitats *O. sphagni* remains a distinct species, readily distinguished from *O. denudatum* by the absence of gemmae.

## Inleiding

Het genus *Odontoschisma* DUM. (*Odontoschismataceae* K. MUELL.) is in Nederland vertegenwoordigd door 2 soorten: *O. denudatum* (MART.) DUM. en *O. sphagni* (DICKS.) DUM. In de 19e eeuw werden beide soorten opgevat als variëteiten van 1 soort: *Sphagnoecetis communis* var. *macrior* NEES en *S.c.* var. *vegetior* NEES (*Sphagnoecetis* NEES 1845 is een synoniem van *Odontoschisma* DUM. 1835). Deze namen vindt men op de etiketten van de oude herbarium-collecties. In de meeste moderne flora's van de Europese levermossen (MACVICAR 1926, MUELLER 1951-1958, VANDEN BERGHEN 1955-57, ARNELL 1956, MARGADANT 1959) worden beide taxa als soorten opgevat. Vergelijken we echter de sleutels en de aantekeningen bij de soorten in deze flora's dan blijkt dat de opvattingen over het onderscheid tussen *O. denudatum* en *O. sphagni* nogal uiteenlopen. HUSNOT (1922) en MEYLAN (1924) betwijfelen of de beide taxa inderdaad goede soorten zijn: "il m'est impossible de voir dans *O. denudatum* autre chose qu'un groupe de formes dépendant de *O. sphagni*, groupe xérophile ..." (MEYLAN, p. 220).

Het leek mij zinvol om het onderscheid tussen beide soorten nader te bestuderen. Direkte aanleiding hiertoe waren recente vondsten van beide soorten, verzameld door de Utrechtse studenten A. M. CLEEF en J. KERS (1968) in Noord Limburg, waaruit met name bleek dat *Odontoschisma denudatum* in Nederland een grotere morfologische variatie vertoont dan tot dusver in de literatuur werd beschreven (GRADSTEIN 1970). Van beide soorten werden alle collecties uit de belangrijkste Nederlandse instituu-therbaria bestudeerd, alsmede uit de privé-herbaria van J. FRENCKEN (Hilversum), W. V. RUBERS (Utrecht) en B. O. VAN ZANTEN (Groningen). Dr. VAN ZANTEN was zo vriendelijk mij enkele literatuur-gegevens over het voorkomen van beide soorten in Nederland te verschaffen.

Vers materiaal van *O. denudatum* werd gedurende enige maanden in een kas gekweekt teneinde de morfologische variatie te testen. Voor zijn hulp bij het verzamelen van materiaal en het bestuderen van de oecologie van beide soorten, welke in dit kader slechts kort zal worden besproken, ben ik veel dank verschuldigd aan A. M. CLEEF. Tevens dank ik Drs. J. G. DE MOLENAAR voor zijn kritische

aanwijzingen bij het manuscript en Drs. W. H. A. HEKKING voor het vervaardigen van de habitus-tekeningen.

## Morphologische notities

*Odontoschisma denudatum* en *O. sphagni* zijn in Nederland overwegend steriel. Voor determinatie zijn daarom alleen kenmerken van de gametofyt bruikbaar. Belangrijk zijn de stengeltop, de stolonen, de celwanden en de bladrand. Voor een goed begrip zullen we deze kenmerken in het kort bespreken.

**Stolonen.** Steriele stengels van *Odontoschisma* zijn te onderscheiden van stengels van *Mylia*, *Nardia* of *Jungermannia* (inclusief *Plectocolea* en *Solenostoma*) door de aanwezigheid van stolonen. Dit zijn onbebladerde, ventraal ontspringende, negatief-phototrope zijtakken, doorgaans dicht bezet met rhizoiden. Morphologisch zijn het gespecialiseerde zijtakken: een stolon kan weer overgaan in een normale, bebladerde zijtak, wanneer hij zich positief-phototroop opricht. Functioneel zijn het typische hechtorganen. In verschillende flora's worden de stolonen van *Odontoschisma* flagellen genoemd (VANDEN BERGHEN 1955-57, ARNELL 1956, MARGADANT 1959). Onder flagellen verstaat men echter in het algemeen stengels en zijtakken met kleine, gereduceerde blaadjes. Flagellen dringen niet in het substraat zoals stolonen, hebben dus geen hechtfunctie. We vinden flagellen o.a. bij de meeste *Lepidozia-ceae*, bij *Cephalozia* en bij *Plagiochila*. Soms zijn het gespecialiseerde, positief-phototrope, gemmae-producerende spruiten (*Calypogeia*, *Odontoschisma*).

**Stengeltop.** De vorm en functie van de stengeltop zijn van grote betekenis voor het onderscheid tussen *O. denudatum* en *O. sphagni*, speciaal in het veld. Zoals GARJEANNE (1928) al opmerkte is de stengeltop bij *O. sphagni* bijna altijd hakig naar beneden gebogen en voorzien van samenneigende bladeren, die nauwelijks kleiner zijn dan de bladeren aan de uitgegroeide stengel. De onderbladeren zijn aan de stengeltop nauwelijks beter ontwikkeld dan

verderop aan de stengel. Bij *O. denudatum* buigt de stengeltop omhoog en wordt flagelachtig. De flagel, doorgaans enkele mm. lang, is radiaal bebladerd: de onderbladeren zijn hier even groot als de (gereduceerde) blaadjes. Op alle bladachtige delen van de flagel vindt rijkelijk vorming van gemmae plaats, speciaal op de groeitop. De gemmae zijn groengeel tot bruinachtig, ovaal en tweecellig. Zelden, wanneer de flagel zeer kort is, ontstaan de gemmae ook aan de randen van de bovenste stengelbladeren (in coll. CLEEF et al., Zwarte Kamp).

**Celwand.** De verdikking van de celwand en de hiermee samenhangende vorm van het cellumen worden in alle flora's gebruikt als belangrijke diagnostische kenmerken in het genus *Odontoschisma* (cf. FULFORD 1968). Zo wordt steeds vermeld, dat *O. denudatum* grote trigonen heeft en een stervormig cellumen, *O. sphagni* daarentegen kleine trigonen en een vierkant tot rondachtig cellumen.

Op grond van de experimenteel-morphologische onderzoeken van BUCH (1920) weten we, dat de mate van verdikking van de celwand bij levermossen kan variëren onder invloed van het milieu. Binnen de soort kunnen op grond hiervan modificaties worden onderscheiden, die BUCH beschrijft als "modificatio *pachyderma*" (sterk verdikte celwand), "modif. *mesoderma*" (matig verdikt) en "modif. *leptoderma*" (nauwelijks verdikt). Mod. *pachyderma* is doorgaans de vorm van de meest droge, lichtrijke standplaats, mod. *leptoderma* van de meest vochtige, lichtarme standplaats. Reeds door MUELLER (1951-58) en WASSCHER (1957) wordt melding gemaakt van het feit, dat *O. denudatum* in Nederland soms minder sterk verdikte celwanden heeft. Mijn waarnemingen bevestigen dit. Vormen met concave, sterk imbricate bladeren en sterk verdikte celwanden komen voor naast vormen waarvan de bladeren min of meer vlak en zwak imbricate zijn en de celwanden zwak tot matig verdikt. Deze vormen heb ik, zoals hierbeneden wordt toegelicht, opgevat en beschreven als modificaties in de zin van BUCH.

Wanneer men levend materiaal van *O. denudatum* in water bekijkt door het mikroskoop zien de trigonen er kleiner uit dan wanneer

men materiaal bekijkt, dat ingemaakt is in een wateronttrekkende substantie (glycerine-gelatine, HOYER's sol.). Dit is begrijpelijk, wanneer men bedenkt, dat in water de cellen sterk opgezwollen, groen en ondoorzichtig zijn. Hierdoor krijgt men in bovenaanzicht een onjuiste indruk van de wandverdikking. HUSNOT (1914) vestigde hierop de aandacht. Hij toonde aan, dat verschillen in de afbeelding van de cellen van *O. denudatum* in de verschillende flora's erop berusten, dat de tekenaars de celinhoud in plaats van de celwand afbeeldden. In het algemeen verdient het dus aanbeveling om levermossen met sterk opgezwollen, groene cellen in te maken in een dehydratant en aldus "op te lichten" alvorens de cellen te bestuderen.

**Bladzoom.** De aanwezigheid van een bladzoom bestaande uit één doorlopende rij van regelmatig zeshoekige cellen met sterk verdikte wanden langs de bladrand is een kenmerk van *O. sphagni*. Soms is de zoom bruin gekleurd. De zoom is echter niet altijd even duidelijk ontwikkeld. Bij *O. denudatum* kan bovendien de vaak smal ingerolde, bruin gekleurde bladrand de aanwezigheid van een zoom suggereren. Het best is de bladrand te bestuderen aan stengels ingemaakt in een dehydratant zoals hierboven vermeld.

**Cuticula.** De oppervlakte-structuur van de cuticula kan men het best aan levend materiaal bestuderen. In zijaanzicht is de cuticula in *O. denudatum* duidelijk papilleus, in *O. sphagni* is de papillositeit soms minder duidelijk. Als verschilkenmerk tussen beide soorten lijkt dit kenmerk nauwelijks bruikbaar. In beide soorten is de cuticula bovendien bezaaid met uiterst fijne, puntvormige wratjes. Dit is goed te zien aan levend materiaal, wanneer men het blad in bovenaanzicht bekijkt. Aan opgeweekt oud materiaal kon ik de wratjes niet waarnemen, wat wellicht de reden is waarom dit kenmerk in de flora's niet wordt vermeld.

1) MUELLER (l.c.) signaleert het voorkomen van gemmae bij *O. sphagni*. Dit materiaal kan tot *O. denudatum* mod. *mesoderma* behoord hebben.

### *Sleutel*

1. Stengeltop naar boven gekromd of recht, flagelachtig en 3-rijig bebladerd met gemmae, zelden 2-rijig bebladerd zonder gemmae; echte bladzoom afwezig; bebladerde stengel zonder lange rhizoiden; bladeren minder dan 0.8 mm lang ..... *O. denudatum* ..... 2
2. Planten in compacte zoden op strooiselarm, geexponeerd substraat, bruinachtig; kruipende stengels sterk vertakt met ineengevlochten ondergrondse stolonen en korte opstijgende bebladerde takken; gemmae overvloedig; bladeren concaaf en sterk imbricaat; cellunen stervormig, trignonen groot ..... mod. *pachyderma* (fig. 1b)
2. Planten in losse zoden op strooiselrijk, beschaduwde substraat (oude *Calluna* hei), groen; bebladerde stengels vrijwel onvertakt, lang, stolonen zeldzaam; gemmae tenminste aan enkele stengels in een zode aanwezig; bladeren vlak tot convex, zelden concaaf, zwak imbricaat; cellunen vaak rondachtig-hoekig, trignonen kleiner ..... mod. *mesoderma* (fig. 1a)
1. Stengeltop hakig naar beneden gekromd, zelden recht, 2-rijig bebladerd met relatief grote samenheggende bladeren, gemmae afwezig<sup>1</sup>; bladzoom en lange hyaline rhizoiden doorgaans aanwezig; bladeren doorgaans langer dan 0.8 mm ..... *O. sphagni*

### *Odontoschisma denudatum* (Mart.) Dum. (Fig. 1, 2)

*O. denudatum* is een holarctisch-neotropische soort met een in hoofdzaak montane verspreiding. Het Europese areaal reikt noordwaarts tot Lapland, zuidwaarts tot de Azoren en Madeira. Het areaal reikt in tropisch Amerika zuidwaarts tot São Paulo (FULFORD 1968).

Uit Nederland waren tot 1945 slechts 3 vondsten van *O. denudatum* bekend. Sindsdien zijn 16 nieuwe vindplaatsen van de soort ontdekt. De meeste van deze nieuwe vondsten zijn het resultaat van excursies van de Bryologische Werkgroep en van het intensieve vegetatiekundige onderzoek van de Nederlandse

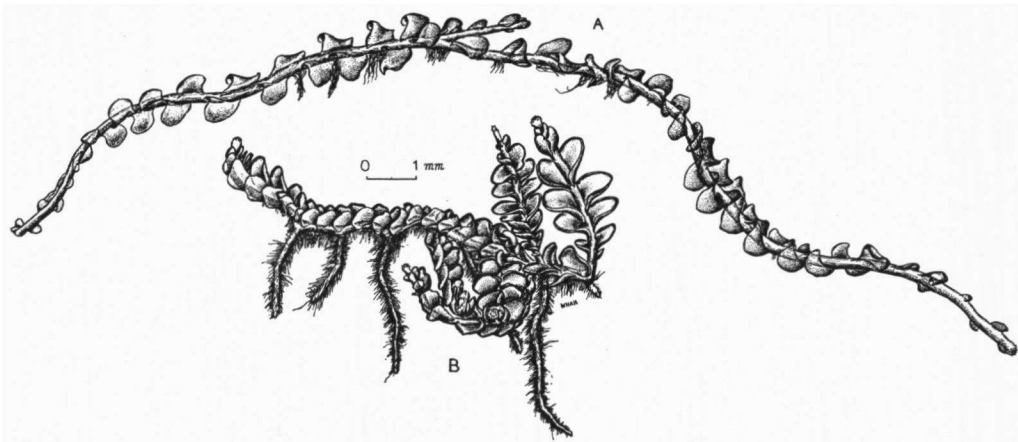


Fig. 1. a. *Odontoschisma denudatum* (MART.) DUM. mod. *mesoderma* (Strabrechtse heide, GRADSTEIN 1034). – b. *Odontoschisma denudatum* (MART.) DUM. mod. *pachyderma* (Het Quin bij Afferden, CLEEF et al. 1006).

heidevelden, dat door Drs J. TH. DE SMIDT en studenten te Utrecht wordt uitgevoerd (DE SMIDT 1966).

Overzicht van de Nederlandse collecties (waar geen herbarium wordt vermeld bevindt het materiaal zich uitsluitend in een privé-collectie):

Groningen. Noordlaarderbos, AGSTERIBBE, 1956 (L). – Drente. Kraloose heide, BARKMAN 6276, 1959 (WAG-W); DE SMIDT, 1962, 1963, 1966 (U). Spier, FRENCKEN, 1966; VAN ZANTEN 3435bis, 1966. Nuil, TOUW 3060, 1958 (L). Smilde, VAN DEN BOSCH, 1849 (NBV). Bunnerveen, VAN ZANTEN 2393, 1964. – Overijssel. Landgoed Twickel, BARKMAN 3698, 1951 (WAG-W). Archemerberg, BARKMAN, 1967 (WAG-W). Lemelerberg, FRENCKEN, 1967; POUWELS, 1965 (U); VAN ZANTEN 3549, 1967. – Gelderland. Asselse heide, BROEKHUIZEN & VELTHUIS, 1965 (U). – Utrecht. Baarn, AGSTERIBBE, 1948 (L). Maarsbergen, VAN DER SANDE LACOSTE, 1879 (L, NBV). – Noord Brabant. Engelmoer bij Breda, AGSTERIBBE, 1956 (L). Bavelse heide, UNIO, 1852 (NBV). Langven bij Best, VAN MELICK, 1971 (U). Strabrechtse heide, GRADSTEIN 1033 & 1034, 1970 (U); DE SMIDT, 1962 (U). – Limburg. Landgoed De Hamert, CLEEF, GRADSTEIN & DE SMIDT 1004, 1968 (U). Het Quin bij Afferden, idem 1006 (U). Zwarte Kamp bij Gennep, idem 1005 (U).

Van *Odontoschisma denudatum* komen in Nederland zoals vermeld twee vormen voor, die ik op grond van standplaatsstudie en een

kweekproef als modificaties opvat. Overeenkomstig de nomenclatuur van BUCH (1928) zouden de modificaties genoemd moeten worden resp. “mod. *colorata-densifolia-pachyderma*” en “mod. *viridis-laxifolia-mesoderma*”. Voor het gemak heb ik deze namen ingekort.

De mod. *pachyderma* is de typische, xerofytische vorm van *O. denudatum* en is vrij zeldzaam op het Diluvium. Mod. *pachyderma* groeit in jonge *Erica-Calluna* heide op open, strooiselarme, mineraalarme zandbodems, waarvan de oppervlaktelaag een zeer compacte structuur bezit en 's zomers sterk uitdroogt; verder op steile zandige walletjes aan randen van hakhout of droge heide en zelden (2 ×) op rottend hout of boomvoeten in zure, vochtige bossen. Buiten onze grenzen wordt de soort juist veelal als epifyt gevonden. BARKMAN (1962) geeft een levendige beschrijving van het voorkomen van *O. denudatum* op boomvoeten en omgevallen stammen in het Neuenburger Urwald.

De mod. *mesoderma* is een schaduwvorm van *O. denudatum*, die in Nederland in de laatste jaren op 5 plaatsen in oostelijk N. Brabant en N. Limburg werd gevonden. Mod. *mesoderma* groeit op beschaduwde, strooiselrijke, mineraalarme zandbodems in oude, gesloten *Calluna* heide of *Erica-Calluna* heide, vaak op noordhellingen, steeds met *Pohlia*



Fig. 2

*nutans*, *Campylopus fragilis*, *Gymnocolea inflata*, en *Cephaloziella starkei*. Op de Strabrechtse heide komen beide modificaties plaatselijk algemeen voor in een *Gymnocolea*-rijke *Erica-Calluna* heide: de mod. *pachyderma* in de jonge heide, de mod. *mesoderma* in de oude heide.

De morfologische verschillen tussen beide modificaties zijn niet scherp. Het meest opvallend zijn de verschillen in kleur en groeiwijze. Aan stengels van de mod. *mesoderma* kan men ook bladeren van het "*pachyderma*"-type vinden. Binnen een zode van de mod. *mesoderma* vindt men doorgaans talrijke stengels zonder gemmae. Deze stengels kunnen gemakkelijk verward worden met *O. sphagni*,

die in het veld ook met deze modificatie samen kan voorkomen. Dit bleek uit recente vondsten afkomstig van het Langven bij Best waar in een oude *Calluna* hei op noordhellingen *O. denudatum* mod. *mesoderma* en *O. sphagni* groeien samen met o.a. *Sphenolobus minutus*, *Barbilophozia barbata* en *Lophozia ventricosa*! Met het blote oog kan men al gauw de relatief forse, vrij dicht bebladerde stengels van *O. sphagni* onderscheiden van de tengere, ijl bebladerde stengels van *O. denudatum* mod. *mesoderma*.

De groei van beide modificaties heb ik getest in de kas, in een atmosfeer verzadigd aan waterdamp, bij kamertemperatuur en in gedempt daglicht, dat via het glazen dak min of meer loodrecht invalt. In een paar weken tijds ontwikkelen zich uit beide modificaties volledig identieke, bleekgroene, schuin opstijgende, onvertakte uitlopers, die min of meer convexe, verwijderd ingeplante blaadjes dragen. De cellen zijn regelmatig zeshoekig en dunwandig met zeer kleine trigonen. Gemmae, stolonen en onderbladeren ontbreken. Deze uitlopers zijn een geetioleerde vorm van *O. denudatum*, die overeenkomstig BUCH's nomenclatuur beschreven kan worden als "*mod. viridis-laxifolia-leptoderma*". Het feit, dat twee in de natuur op verschillende standplaatsen voorkomende vormen van één soort volledig identieke uitlopers produceren onder identieke groeicondities is een aanwijzing, dat we met modificaties van één soort te maken hebben. Teneinde de invloed van het milieu op de belangrijkste morfologische kenmerken van *O. denudatum* te illustreren heb ik in onderstaande tabel de drie modificaties nog eens morfologisch vergeleken.

Modificeerbaarheid van enige morfologische kenmerken van *Odontoschima denudatum* onder invloed van het milieu (+ = positief, - = negatief)

	pachyderma	mesoderma	leptoderma
cuticula papillose-verrucose .....	+	+	+
rhizoiden kort of afwezig op bebl. stengel. ....	+	+	+
bladzoom afwezig .....	+	+	+
gemmae aanwezig .....	+	±	-
onderbladeren aanwezig .....	+	±	-
trigonen groot .....	+	±	-
bladeren concaaf .....	+	±	-
stolonen aanwezig .....	+	±	-
stengel vertakt .....	+	±	-

***Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum.**  
(Fig. 3)

*O. sphagni* is een amphi-atlantische soort met haar hoofdverspreiding in het laagland van West-Europa. Het Europese areaal reikt noordwaarts tot Z. Scandinavië, zuidwaarts tot N. Italië, Spanje, de Azoren en Madeira. Sporogonen zijn vrijwel uitsluitend bekend uit Ierland. In N. Amerika, waar de soort vermoedelijk beperkt is tot New Foundland, wordt *O. sphagni* vervangen door de nauw verwante *O. prostratum*. In Nederland is *O. sphagni* algemeen op het Diluvium ten N. van de grote rivieren, vrij zeldzaam ten Z. van de grote rivieren en zeer zeldzaam in het Hafgebied (Nieuwkoop, Zegveld, Zaanstreek). In de geraadpleegde herbaria bevinden zich ruim 100 collecties, waarvan de meeste na 1950 zijn verzameld.

De oecologie van *O. sphagni* in Nederland is vrij goed bekend. De soort is karakteristiek voor hoogveenbulten en vochtige tot zeer natte heide, vegetaties behorend tot de klasse der *Oxycocco-Sphagneteta* (WESTHOFF & DEN HELD 1969). *O. sphagni* treedt hier op in een "vaste" combinatie van acidophile levermossen: *Cephalozia connivens*, *Mylia anomala*, *Mi-*

*crolepidozia setacea*, *Calypogeia sphagnicola*, *C. fissa* en *Cladopodiella fluitans*. Verscheidene malen werd de soort gevonden in drogere heide op Noordhellingen (Veluwe, Langven bij Best), vaak in vocht vasthoudende pollen van *Leucobryum glaucum* of *Dicranum*-soorten.

Morphologisch is *O. sphagni* in Nederland minder variabel dan *O. denudatum*. IJl bebladerde stengels vindt men in materiaal van zeer natte standplaatsen. Het blad is vaak naar de basis versmald en de bladtop kan afgerond tot uitgerand zijn. Stolonen zijn altijd aanwezig aan de oudere stengeldelen, maar hun aantal varieert.

Recentelijk werd *O. sphagni* verzameld op een uitzonderlijke standplaats: op rottend hout langs de Springendaalse beek bij Ootmarssum (RUBERS, 1969, U). Op deze typische "denudatum"-standplaats vormt *O. sphagni* korte, groen-bebladerde stengels, die basaal vertakt zijn en net als bij *O. denudatum* mod. *pachyderma* in het substraat verankerd zijn met onbebladerde basale stengeluitlopers en stolonen. Kleine onderbladeren zijn aanwezig, rhizoiden ontbreken. De afwezigheid van gemmae en de aanwezigheid van een bladzoom laten geen twijfel bestaan aan de juistheid van de determinatie en wijzen er tevens op, dat deze kenmerken van *O. sphagni* genetisch vastgelegd zijn. Deze vondst toont nogmaals aan, dat *O. sphagni* en *O. denudatum* in Nederland als goede soorten op te vatten zijn.

Fig. 3



**Literatuur**

ARNELL, S. 1956. Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae*. - Lund.  
 BARKMAN, J. J. 1962. Over de uitbreiding en oecologie van *Orthodontium lineare*. - *Buxbaumia* 16: 68-75.  
 BUCH, H. 1920. Physiologische und experimentell morphologische Studien an beblätterten Lebermoosen. I und II. - Övers. Finska Vet.-Soc. Förh. 62, A (6): 1-46.  
 - 1928. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. II. - *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* 3 (1): 1-177.  
 CLEEF, A. M. & J. KERS. 1968. Stuifzand- en heidevegetaties in Noord-Limburg. - Manusc. Inst. Syst. Plantk. Utrecht.  
 FULFORD, M. 1968. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America. III. - *Mem. New York Bot. Gard.* 11 (3): 277-392.

S. Rob Gradstein

- GARJEANNE, A. J. M. 1928. Aus dem Leben der *Odontoschisma sphagni*. – Ann. Bryol. 1: 79–88.
- GRADSTEIN, S. R. 1970. *Mylia taylori* (HOOK.) GRAY (nog) niet in Nederland. – Buxbaumia 23: 73–74.
- HUSNOT, T. 1914. Les cellules opaques des feuilles des Jongermanniées sont mal décrites et mal figurées par les auteurs. – Rév. Bryol. 41: 35–36.
- 1914. Les cellules opaques et les espèces du genre *Odontoschisma*. – Rév. Bryol. 41: 71–73.
- 1922. Hepaticologia Gallica. – Paris.
- MACVICAR, S. M. 1926. The Student's Handbook of British Hepatics. Ed. 2. – Eastbourne, London.
- MARGADANT, W. D. 1959. Mossentabel. Ed. 3. – Amsterdam.
- MEYLAN, CH. 1924. Les Hépatiques de la Suisse. – Beitr. zur Krypt. Fl. Schweiz 6 (1): 1–318.
- MUELLER, K. 1951–1958. Die Lebermoose Europas. RABENHORST's Kryptogamen-Flora, Band VI. Ed. 3. – Leipzig.
- SMIDT, J. TH. DE. 1966. The inland heath-communities of the Netherlands. – Wentia 15: 142–163.
- VANDEN BERGHEM, C. 1955–57. Flore Générale de Belgique. Bryophytes, I. – Bruxelles.
- WASSCHER, J. 1957. Aantekeningen over de mosflora van Midden-Drente. – Buxbaumia 11 (1/2): 8–22.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD. 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. – Zutphen.