Gorteria – Dutch Botanical Archives 46, 2024: 041–052
ISSN (online) 2542-8578

Over een 19e-eeuwse ontdekking van de gebroeders Buse: de eerste vondst van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) in Nederland

M.J.H. Kortselius[1, 2], J.D. Kruijer[2, 3]

Key words

Splachnum ampullaceum
Nederland
19e eeuw
Musci Neerlandici
Buse

Abstract – In 1838, the young Dutch botanist L.H. Buse and his brother H.D. Gildemeester Buse found a colony of *Splachnum ampullaceum* (Cruet Collar-moss) with sporophytes on the moorland between Beekbergen and Loenen on the Veluwe (Province of Gelderland), south of the Beekbergerwoud. This was the first documented find of *S. ampullaceum* in the Netherlands. In 1840 they found this species again in the same area, now in the company of J. Wttewaall. The colony they found was richly provided with sporophytes. They collected a lot of material of this colony. Buse later included this collection as number 15 in his exsiccata series Musci Neerlandici. After 1840, *S. ampullaceum* was found a few more times in the Netherlands in the 19th century, but it remained rare. It even seemed that the species has become extinct in the Netherlands since 1910. However, the species was found again in 2010 in the Witterveld near Assen (Province of Drenthe). This was a colony of plants without sporophytes growing on cow dung.

Splachnum ampullaceum belongs to the Splachnaceae and grows in Western Europe almost exclusively on dung of herbivores in moist habitats such as cow dung in wet moorlands and peat bogs. Spores of this moss are dispersed by flies. This article discusses the possible causes of the decline of *S. ampullaceum* in the Netherlands and neighbouring countries and also provides information about the first 19th century collectors of this moss species.

Samenvatting – In 1838 vonden de broers L.H. Buse en H.D. Gildemeester Buse op de heide tussen Beekbergen en Loenen op de Veluwe (Gelderland), ten zuiden van het Beekbergerwoud, een kolonie van *Splachnum ampullaceum* (Kruikmos) met sporofyten. Dit was de eerste gedocumenteerde vondst van *S. ampullaceum* in Nederland. In 1840 vonden ze deze soort in het hetzelfde gebied nog een keer, nu in gezelschap van J. Wttewaall. De kolonie die ze vonden was rijk voorzien van sporofyten. Ze hebben van deze kolonie veel materiaal verzameld en later heeft Buse materiaal van deze collectie opgenomen als nummer 15 in zijn exsiccatenserie Musci Neerlandici. *Splachnum ampullaceum* werd daarna in de 19e eeuw nog een paar in Nederland gevonden, maar bleef zeldzaam en leek hier na 1910 zelfs uitgestorven te zijn. In 2010 werd de soort echter weer teruggevonden in het Witterveld bij Assen (Drenthe). Dit betrof een kolonie zonder sporofyten groeiend op een koeienvlaai.

Splachnum ampullaceum behoort tot de Splachnaceae (Strontmosfamilie) en groeit in West-Europa vrijwel uitsluitend op mest van herbivoren in vochtige habitats zoals mest van koeien in natte heiden en venen. Sporen van het mos worden verspreid door vliegen. Dit artikel gaat in op de mogelijke oorzaken van de achteruitgang van *S. ampullaceum* in Nederland en aangrenzend buitenland en geeft daarnaast nog informatie over de eerste 19e eeuwse verzamelaars van dit mos.

Publicatiedatum – 31 december 2024

INLEIDING

Bij het bewerken van Nederlandse negentiende-eeuwse mossencollecties in het herbarium van Naturalis Biodiversity Center te Leiden (L), voorheen behorend tot het Nationaal Herbarium Nederland, werd door de eerste auteur een collectie van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) aangetroffen die in 1838 was verzameld door 'L.H. et H.D. Gildemeester Buse'. Deze collectie was hem onbekend en bleek de oudste goed gedocumenteerde Nederlandse collectie van *S. ampullaceum*. De collectie deed hem denken aan collecties van *S. ampullaceum* in L die in 1840 in dezelfde omgeving waren verzameld door L.H. Buse, H.D. Gildemeester Buse en J. Wttewaall [deze laatste twee op de etiketten als 'H.D.G. Buse' en 'Wttewaell'[1]].

[1] De naam Wttewaall moet worden uitgesproken als: Utewaal.

[1] Morsebellaan 88, 2343BN Oegstgeest, Nederland;
e-mail: mjhkortselius@hetnet.nl
[2] Naturalis Biodiversity Center, Darwinweg 2, 2333 CR Leiden, Nederland;
e-mail: joop.kortselius@naturalis.nl; hans.kruijer@naturalis.nl;
[3] Universiteit Leiden, Leiden, Nederland;

Correspondentie: hans.kruijer@naturalis.nl

© 2024 Naturalis Biodiversity Center, FLORON & KNBV

You are free to share - to copy, distribute and transmit the work, under the following conditions:
Attribution: You must attribute the work in the manner specified by the author or licensor (but not in any way that suggests that they endorse you or your use of the work).
Non-commercial: You may not use this work for commercial purposes.
No derivative works: You may not alter, transform, or build upon this work.
For any reuse or distribution, you must make clear to others the license terms of this work, which can be found at creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/. Any of the above conditions can be waived if you get permission from the copyright holder. Nothing in this license impairs or restricts the author's moral rights.



Fig. 1. Kolonie van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) met sporofyten tussen *Sphagnum* L. (Veenmos) en *Molinia caerulea* (L.) Moench (Pijpenstrootje) in een extensief beweid veengebied in West-Ierland, zie ook Fig. 2. Foto: Joop Kortselius, 14 juli 2005.

Lodewijk H. Buse is in 1845 één van de oprichters van de (Koninklijke) Nederlandse Botanische Vereniging geweest en later was hij daar ook nog bestuurslid en voorzitter van. Voor dit artikel is echter vooral van belang dat hij de auteur is van de exsiccatenserie Musci Neerlandici. Specimina exsiccati. 1855–1858, waarmee hij de eerste was die in Nederland een exsiccatenserie van mossen publiceerde (Touw 2014). *Splachnum ampullaceum* is nummer 15 in deze exsiccatenserie. De soort behoort tot de Splachnaceae Grev. & Arn., een mossenfamilie die in het Nederlands de naam Strontmosfamilie draagt. *Splachnum ampullaceum* groeit in West-Europa vrijwel uitsluitend op mest van herbivoren in vochtige habitats zoals mest van koeien in natte heiden en venen (van Tooren 2007, 2014). Als er rijpe sporenkapsels aanwezig zijn is *S. ampullaceum* een opvallende en buitengewoon fraaie verschijning (Fig. 1 & 2).

Tijdens het bestuderen van de *Splachnum ampullaceum*-collecties van Buse, Gildemeester Buse en Wttewaall kwamen allerlei vragen op. Buse en Gildemeester Buse hebben twee jaar na hun eerdere vondst in dezelfde omgeving *S. ampullaceum* nog een keer gevonden, deze keer in het gezelschap van Wttewaall. Was dat op afspraak? De naam 'Buse' in de achternamen van L.H. Buse en H.D. Gildemeester Buse suggereert een relatie, maar wat voor relatie was dat? Waren ze familie? Maar de belangrijkste vraag komt voort uit de constatering dat uit de negentiende eeuw meerdere Nederlandse vondsten van *Splachnum ampullaceum* bewaard zijn gebleven, waarvan de meeste zelfs met sporofyten, terwijl er slechts één recente vondst is die bovendien alleen uit vegetatieve planten bestaat (Tabel 1). Wat kan hiervoor een aannemelijke verklaring zijn?

EEN KOEIENVLAAI VOL MET *SPLACHNUM*

Wttewaall had als eerste geschreven over de botanische rijkdom van het op de heide rond het tussen Apeldoorn en Zutphen gelegen Beekbergerwoud, dat hij in de zomers van 1833, 1834 en 1835 bezocht (Wttewaall 1836). Het aanzien van deze heide was destijds heel anders dan we ons nu zouden voorstellen. De heide was zeer nat. Talrijk waren de wasserijen en papierfabrieken die het water van de sprengen op de Veluwe gebruikten voor het productieproces en als energiebron door middel van watermolens (Engelen 1847, Heldring 1841a & b, IJzerman 1982, Slijkhuis 2021, Weltje 2008–2024). Blijkbaar stroomde er veel water van de oostflank van de Veluwe richting de IJssel, en voor een deel naar het Beekbergerwoud en de omringende heide. Ook was de heidevegetatie veel gevarieerder dan thans. Op basis van literatuurgegevens en opnieuw bestudeerd herbariummateriaal heeft Weeda (2013, 2014) een reconstructie gemaakt van de vegetatie van het historische Beekbergerwoud en omgeving. Er waren destijds niet alleen vochtige en natte plekken, maar ook tegen zon en wind beschutte plekken door de aanwezigheid van gagelstruwelen op de heide en mogelijk ook aan de bosrand. De heide werd benut voor het extensief weiden van koeien, zodat er ook oude koeienvlaaien hebben gelegen, bij uitstek het substraat waarop *S. ampullaceum* wordt gevonden.

Wttewaalls (1836) beschrijving van het Beekbergerwoud (kortweg Het Woud) trok de aandacht van andere natuurliefhebbers, waaronder het eerder genoemde tweetal Buse en Gildemeester Buse en later Molkenboer. ‘Het Woud’ werd door Molkenboer in 1846 bezocht en hij gaf een jaar later een prachtige beschrijving



Fig. 2. *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) met sporofyten in verschillende stadia van ontwikkeling. Het mos groeide in een extensief beweid veengebied in West-Ierland, zie ook Fig. 1. Foto: Joop Kortselius, 14 juli 2005.

van de mosvegetatie van het door houtkap bedreigde Beekbergerwoud (Molkenboer 1847). Buse en Gildemeester Buse bezochten de omgeving van het Beekbergerwoud reeds in 1838 en ontdekten toen op de omringende heide een groeiplaats van *Splachnum ampullaceum*. Dit mos groeide daar op een oude koeienvlaai in een veld met veel *Myrica gale* L. (Wilde gagel) tussen Loenen en Beekbergen (*Buse & Gildemeester Buse s.n.*, 1838, in L; Fig. 3).

In augustus 1840 bezochten Buse en Gildemeester Buse het uitgestrekte heidegebied op de Veluwe opnieuw, deze keer in het gezelschap van Wttewaall. Het is zeer waarschijnlijk dat ze elkaar kenden. Van een collectie van *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) E.Britton (Gebogen smaltandmos; *L.H. et H.D.G. Buse s.n.*, L) weten we dat Buse en Gildemeester Buse in juli 1938 samen in Voorst zijn geweest, waar Wttewaall toen woonde. Vermoedelijk hebben Buse en Gildemeester Buse met Wttewaall over de eerdere vondst van *Splachnum ampullaceum* gecorrespondeerd en een afspraak gemaakt om elkaar ergens in de nabije toekomst rond het heidegebied te ontmoeten. De afgesproken plaats zou, vanwege de eerdere vindplaats van *S. ampullaceum* in het zuidwesten van het heidegebied, ergens bij Beekbergen of het nabijgelegen Lieren geweest kunnen zijn, omdat vanuit Lieren dagelijks vee werd geweid op de heide bij het Beekbergerwoud (van Lohuizen 1980), maar het gebied was ook vanuit het noorden en zuidoosten toegankelijk (Molkenboer 1847). De drie botanici slaagden er bij hun uitstapje weer in om in een gagelstruweel op de vochtige heide *S. ampullaceum* te vinden (“in campis *Myrica* tectis prope Beekbergen Augusto 1840”). Buse heeft toen veel fraai materiaal van *S. ampullaceum* met volgroeide sporofyten verzameld. Dit materiaal werd keurig verzorgd en bewaard in het herbarium van Buse met de kennelijke bedoeling om dit te publiceren in de later verschenen exsiccatenserie Neerlands Mossen, Musci Neerlandici (Buse 1855–1858, nr. 15; Fig. 4). Buse zorgde ervoor dat elk vel (pagina) van exsiccaat nr. 15 met het in 1840 verzamelde materiaal van *S. ampullaceum* zowel perigonia (het geheel van de bij elkaar geplaatste antheridia[2] – mannelijke geslachtsorganen – met het bijbehorende omwindsel van bladeren) als sporofyten (de sporenvormende generatie[2]) in verschillende ontwikkelingsstadia bevatte. De exsiccaten geven daarmee een goed beeld van de soort. De resterende voorraad-collectie na de distributie van de exsiccaten bevindt zich nu nog steeds in L.

VERSPREIDING VAN *SPLACHNUM*-SPOREN

Splachnum ampullaceum is een eenhuizig bladmos, maar lijkt tweehuizig. Dat komt doordat de meeste afzonderlijke planten

[2] De gameten-vormende generatie wordt gametofyt genoemd. De gametofyt bestaat uit het protonema en – bij bladmossen zoals *Splachnum ampullaceum* – de daaruit groeiende bebladerde mosplanten. De gameten (cellen voor sexuele voortplanting) worden gevormd in geslachtsorganen die op de bebladerde mosplant worden gevormd. De mannelijke voortplantingscellen worden gevormd in geslachtsorganen die antheridia worden genoemd, de vrouwelijke in archegonia. De bevruchting vindt plaats in het archegonium. Een bevruchte vrouwelijke voortplantingscel (zygote) groeit uit tot een sporofyt. De sporofyt groeit op en blijft afhankelijk van de bebladerde mosplant.



Fig. 3. Eén van de twee collecties van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) in Plantae Neerlandicae (zie Tabel 1), de niet officieel uitgegeven voorloper van de Musci Neerlandici. Het mos is verzameld in 1838 door L.H. Buse en H.D. Gildemeester Buse en wordt bewaard in het herbarium van Naturalis Biodiversity Center (L). Midden en rechts zijn plukjes met vooral vrouwelijke planten, waarvan een aantal met sporofyten, geheel links zijn mannelijke planten met perigonia te zien. Foto: Joop Kortselius.

of alleen perigonia vormen of alleen perichaetia (hier: het geheel van de bij elkaar geplaatste archegonia[2] – vrouwelijke geslachtsorganen –, met het bijbehorende omwindsel van bladeren) en worden daarom functioneel tweehuizig genoemd (Touw & Rubers 1989). Toch vormt *S. ampullaceum* onder gunstige omstandigheden gemakkelijk sporofyten en meestal zijn op een koeienvlaai met *S. ampullaceum* sporofyten in verschillende stadia van ontwikkeling te vinden, vaak gelijktijdig met mannelijke planten. Iedere sporofyt bestaat uit een steel met aan de top een sporenkapsel (sporangium). Vooral met rijpe en een overvloedig aantal sporofyten is een kolonie van *S. ampullaceum* opvallend fraai (Fig. 1 & 2). De sporenkapsels bevatten talrijke sporen.

Rijpe sporen van *Splachnum*-soorten kiemen gemakkelijk en vormen dan een protonema[3]. Ze zijn voor het ontkiemen niet afhankelijk van de hoge concentraties aan nutriënten zoals die in verse koeienvlaaien voorkomen (Koponen 1990). *Splachnum*-soorten zouden ook op andere substraten voor kunnen komen, maar dat ze alleen op mest groeien komt omdat ze veel toleranter zijn voor de hoge concentraties aan nutriënten in verse mest dan andere mossoorten die in dezelfde habitat voorkomen (Koponen 1990). Op andere substraten met lagere concentraties aan nutriënten worden *Splachnum*-soorten door andere mossen overgroeid, onder meer omdat het protonema van *Splachnum*-soorten trager groeit dan dat van andere pionierende mossoorten die in dezelfde habitat voorkomen.

De verspreiding van de sporen van *Splachnum ampullaceum* is efficiënt en voor mossen heel bijzonder. Bij verreweg de meeste mossen worden de sporen verspreid door de wind, maar bij een deel van de Splachnaceae, onder andere bij *Splachnum*, gebeurt dat door insecten, net als bijvoorbeeld bij *Phallus impudicus* L. (Grote stinkzwam). Bijna iedereen kent wel de opvallende geur van de top van het vruchtlichaam van deze zwam waarmee vliegen worden aangelokt die de paddenstoelsporen overbrengen naar geschikte nieuwe groeiplaatsen. *Splachnum ampullaceum* is een Nederlandse mossoort die deze truc toepast. De rijpe sporenkapsels van *S. ampullaceum* hebben een aantrekkelijke geur voor vliegen die mest van herbivoren bezoeken. Toch is er een verschil: de vliegen die op *P. impudicus* afkomen doen dat om zelf van de sporenmassa te eten, maar bij *S. ampullaceum* gebeurt dat niet. De vliegen worden door het mos dus eigenlijk 'gefopt', maar omdat er in korte tijd meerdere vliegen worden aangetrokken door de lokgeuren en de kleuren van de sporenkapsels van het mos is er wel gelegenheid om te paren.

Tijdens het bezoek aan een geurende kolonie van *Splachnum ampullaceum* plakken er mossporen aan de poten van de vlieg,

[3] Het protonema van bladmossen is een stelsel van celdraden dat door een kiemende mosspore wordt gevormd.

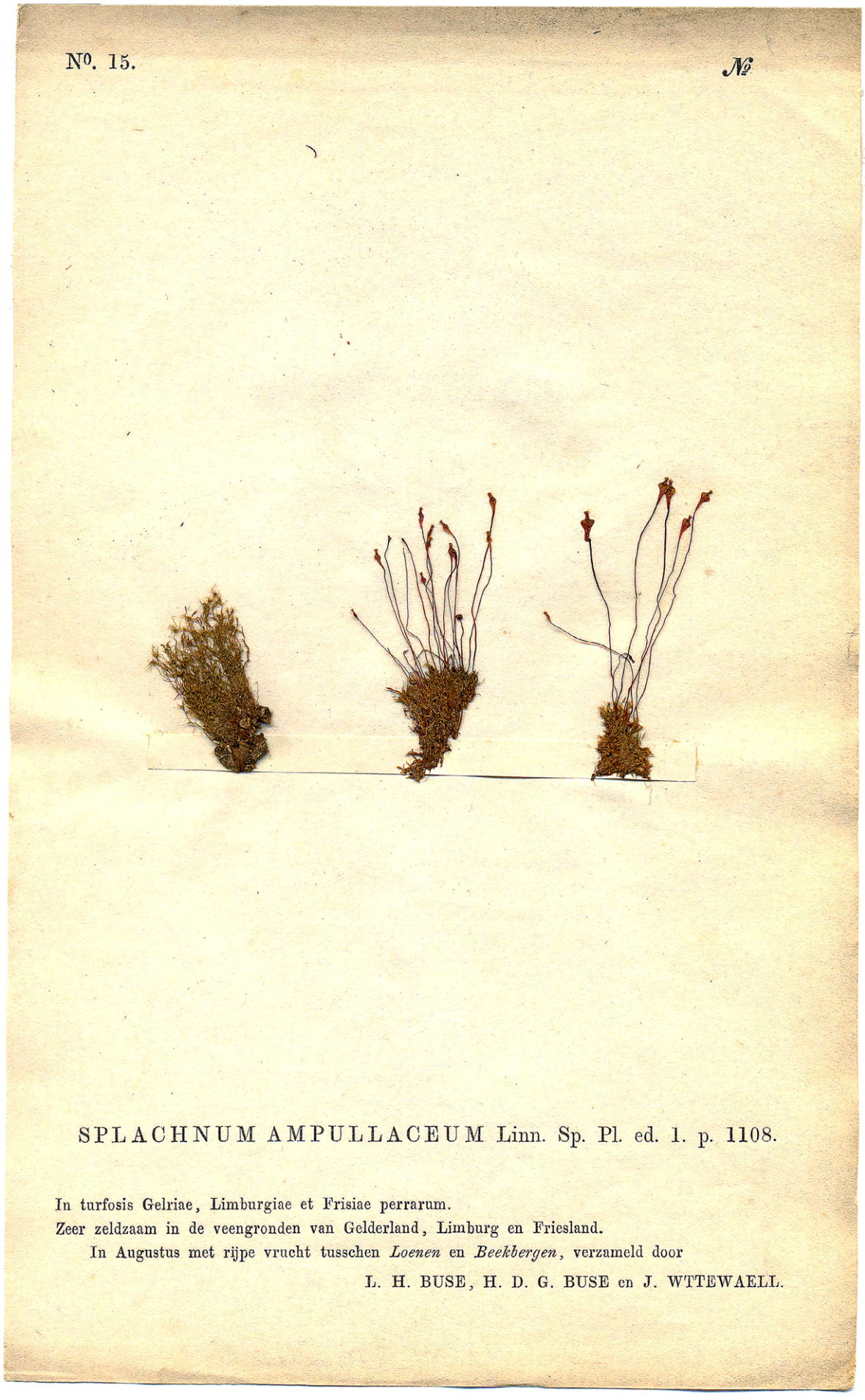


Fig. 4. *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) verzameld in 1840 door L.H. Buse, H.D. Gildemeester Buse en J. Wttewaell en is exsiccaat is nr. 15 in de eerste aflevering van L.H. Buse's exsiccatenserie Musci Neerlandici. Dit vel wordt bewaard in het in het herbarium van Naturalis Biodiversity Center (L). Midden en rechts zijn plukjes met vooral vrouwelijke planten, waarvan een aantal met sporofyten, geheel links zijn mannelijke planten met perigonia te zien. Foto: Joop Kortselius.



Fig. 5. Een kolonie van *Splachnum luteum* Hedw. (Geel Parasolmos) en *Splachnum sphaericum* Hedw. (Langsteelstrontmos), beide met sporofyten, groeiend op dierlijke resten in Lemmenjoki National Park bij Inari in Finland. Foto: Joop Kortselius, 3 augustus 2007.

die de sporen vervolgens kan transporteren naar nieuwe, verse uitwerpselen. Voor *S. ampullaceum* zijn in Nederland en het aangrenzend buitenland van nu koeienvlaaien het meest geschikt als substraat. De bekendste bezoeker van koeienvlaaien is *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758), de (gele) Strontvlieg, uit de Scathophagidae (Drekvliegen), maar de vlaaien worden ook door een grote verscheidenheid aan andere vliegen bezocht (Geiger et al. 2010, Koponen & Koponen 1978, Koponen 1990).

ADAPTATIES BIJ DE *SPLACHNUM*-SPOROFYT VOOR EEN EFFICIËNTE VERSPREIDING VAN SPOREN

Vroeger heeft de eerste auteur al eens een Fins onderzoek in het Nederlands besproken dat laat zien welke morfologische aanpassingen deze mossen hebben ontwikkeld om de sporenverspreiding door vliegen te bevorderen (Kortselius 1984). Koponen (1990), zelf één van de Finse onderzoekers, geeft een uitgebreide beschrijving van de entomofilie bij de Splachnaceae in het Engels.

De meeste waarnemingen van bezoekende vliegen zijn gedaan aan de niet in Nederland voorkomende Parasolmossen *Splachnum luteum* Hedw. en *S. rubrum* Hedw. Vliegen worden aangetrokken door de geur van de rijpe sporenkapsels. Zoekend naar de bron van de lokgeur, op zoek naar een partner om te paren of een geschikte plek om eieren af te zetten, landt de vlieg op het sporenkapsel, en dan vaak op het opgezwollen steriele onderste deel van het sporenkapsel, de hypofyse (ook apofyse genoemd). Daarbij komt de vlieg ook gemakkelijk in contact met de uit het bovenste deel van het sporenkapsel, de urn (theca), uitpuilende mossporen, die vervolgens aan de vliegenpoten blijven plakken. Het contact tussen de vliegenpoten en de mossporen wordt vergemakkelijkt door de bouw van de sporofyt. De bij *S. luteum* (Fig. 5) en *S. rubrum* felgekleurde brede hypofyse vormt een gemakkelijke landingsplaats. Bij de meeste bladmossen belemmeren de op- of afstaande peristoomtanden het contact tussen vliegenpoten en mossporen, maar de peristoomtanden van *Splachnum*-soorten zijn bij rijpe, open sporenkapsels teruggeslagen langs de urn van het sporenkapsel (Fig. 6). Hierdoor kunnen de vliegenpoten ongehinderd in aanraking komen met de mossporen, die door hun kleverigheid vervolgens aan de poten blijven plakken. Omdat de sporofyten op een eventuele mogelijkheid tot paring na, de vlieg verder niet belonen, vervolgt de vlieg al vrij snel de zoektocht naar iets geschikters als verse mest (Koponen 1990, Pyysalo et al. 1978, 1983; Troilo & Cameron 1981). Bryhn (1897) telde eens in een half uur 50 *Splachnum*-bezoekende vliegen die hij vervolgens bedekt met gele mossporen zag neerstrijken op verse koemest.

Bij *Splachnum ampullaceum* is de hypofyse minder prominent ontwikkeld dan bij *S. luteum* en *S. rubrum*, maar de verspreiding van de sporen is verder hetzelfde. *Splachnum ampullaceum* heeft een hele reeks van aanpassingen aan insectenverspreiding, zoals de enigszins kleverige en in klonten samenklevende sporen, de ondiepe urn met aan de top een vrij wijde kapselmond zodat de vliegenpoten gemakkelijk met de sporen in aanraking kunnen komen, de geheel teruggeslagen peristoomtanden die de toegang tot de sporen niet belemmeren en de sterk opgezwollen en opvallend gekleurde hypofyse (Fig. 1, 2, 6 & 7) die functioneert als landingsplaats voor bezoekende vliegen en zorgt voor de afgifte van vluchtige aromatische lokstoffen, onder andere octenol[4] en boterzuur (Bryhn 1897, Koponen 1978, Koponen 1990, Marino et al. 2009, Pyysalo et al. 1978, 1983)[5]. De kleur van de hypofyse speelt vooral een rol bij het aantrekken van de vliegen als deze al op korte afstand van het mos zijn (Cameron & Troilo 1982). Bovendien krimpt het rijpe sporenkapsel nadat het dekseltje (operculum) is afgevallen, waardoor de sporen in het sporenkapsel langs het zuiltje (columella) in de urn naar buiten worden geduwd (Fig. 6; Bryhn 1897), zodat ze gemakkelijk met vliegenpoten in aanraking kunnen komen.

Het voordeel van verspreiding door vliegen is dat dichtbijgelegen gunstige standplaatsen (koeienvlaaien) door het transport van de sporen door de vliegen wel heel gemakkelijk en efficiënt kunnen worden bereikt, maar een nadeel is dat de verspreiding over grote afstand heel lastig is, omdat de sporen zelf, hoewel ze er met hun diameter van 7–10 µm klein genoeg voor zouden zijn (Touw & Rubers 1989), vanwege hun kleverigheid niet of nauwelijks met de wind worden verplaatst. Ze worden namelijk meestal als aan elkaar gekleefde klompjes verspreid (Cameron & Wyatt 1986, Koponen 1990), en dat maakt transport over grote afstand minder waarschijnlijk. Toch wijst het voorkomen van entomofiele Splachnaceae op afgelegen

[4] Octenol wordt ook champignonalcohol genoemd en heeft ook de namen oct-1-en-3-ol en 1-octen-3-ol.

[5] Cameron & Wyatt (1986) vonden vreemd genoeg geen aantrekkende werking van aromatische lokstoffen voor mest bezoekende insekten in een experiment met verschillende van deze lokstoffen, waaronder octenol en boterzuur. Dat kan wellicht aan hun proefopzet hebben gelegen, maar daarover geven ze helaas onvoldoende informatie.



Fig. 6. Een nog jong maar wel open sporenkapsel van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos). De opvallende, gezwollen hypofyse is nog niet verkleurd. De teruggeslagen peristoomtanden en de massa naar buiten gedrukte sporen zijn goed te zien. Het mos groeide op mest van *Cervus elaphus scoticus* Lönnberg, 1906 (Schots edelhert). De foto is gemaakt in Morrone Birkwood iets ten zuidwesten van Braemar, Aberdeenshire, Schotland, in 2014. Foto: Des Callaghan (bron: https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=35301150, onder auteursrecht licentie CC BY-SA 4.0).

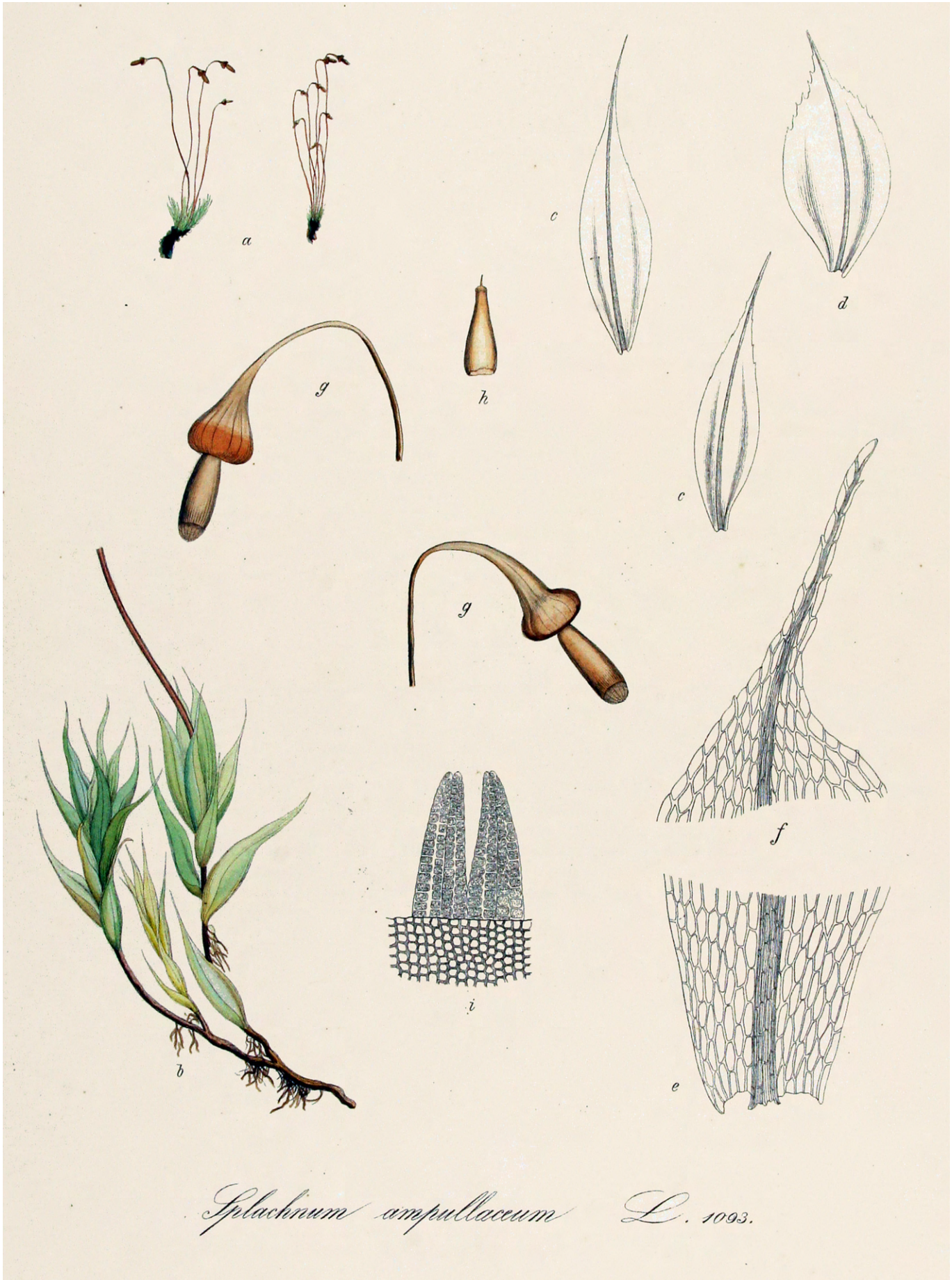


Fig. 7. Afbeelding van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) in de Flora Batava, deel 14, nr. 1093, getekend door A.J. Kouwels (van Eeden 1872). De begrenzing tussen de hypofyse en het sporen vormende deel van het sporenkapsel (g) is in de illustratie wat sterk aangezet, waarschijnlijk als gevolg van het opweken van gedroogde sporenkapsels in het getekende herbariummateriaal. De illustratie is gebaseerd op een collectie die door de bryoloog Van der Sande Lacoste op 6 augustus 1864 is verzameld op vergane koemest in het Gorteler Veen bij Epe (Gelderland; zie ook Tabel 1).

eilanden zoals die van Spitsbergen (Svalbard, Noorwegen) er op, dat verspreiding over grote afstand in ieder geval zo nu en dan plaatsvindt (Cameron & Wyatt 1986, Frisvoll & Elvebakk 1996, Hesse et al. 2012, Prestø et al. 2024). Bijlsma (2010) geeft een paar indicaties van transport over grote afstanden van diasporen met ongeveer dezelfde diameter als de sporenklompjes van *S. ampullaceum*, daarmee suggererend dat verspreiding over grote afstanden door *S. ampullaceum* vaker voor kan komen dan uit de aanpassingen voor sporentransport door insecten kan worden afgeleid. Vanwege de kleverigheid van de sporen is ons inziens langeafstandtransport door een sporenvervoerende vlieg die wordt wegblazen in een hevige storm dan nog iets waarschijnlijker dan direct transport door de lucht. Misschien geeft toekomstig vergelijkend moleculair-genetisch onderzoek naar de diversiteit en frequentie van haplotypes van *Splachnum*-populaties en populaties van mestbezoekende vliegen hierover nader inzicht.

HET VERDWIJNEN VAN *SPLACHNUM AMPULLACEUM*

De vondst van *Splachnum ampullaceum* tussen Loenen en Beekbergen staat in de eerste editie van de Prodromus Florae Batavae (Dozy & Molkenboer 1851) vermeld. De soort wordt hierin als zeldzaam voor Nederland genoemd. ‘Zeer zeldzaam’ was echter een betere kwalificatie geweest, van de drie in deze editie van de Prodromus vermelde vondsten, en de niet in dit werk genoemde vondst bij Beekbergen uit 1840, worden alleen de Beekbergse vondsten beschouwd als erkende vondsten uit Nederland (Touw & Rubers 1989). Zeer zeldzaam is het voorkomen van de soort in Nederland ook gebleven. Ruim veertig jaar later worden in de tweede editie van de Prodromus slechts acht vindplaatsen van Nederland vermeld, waarvan er maar vijf erkend worden (Tabel 1, Touw & Rubers 1989). Niet alle negentiende-eeuwse vondsten staan in de tweede editie van de Prodromus vermeld. Inclusief de Beekbergse vondsten is de soort, gestaafd door herbariummateriaal, in de hele negentiende eeuw maar negen keer gevonden en in de twintigste eeuw nog drie keer, in 1901, 1904 en ca. 1910 (Tabel 1). Na 1910 is de soort lange tijd niet meer in Nederland aangetroffen (van Tooren 2014).

De twee Nederlandse vondsten van *Splachnum ampullaceum* bij Beekbergen werden gedaan in beschut veen, soms onder *Myrica gale* en altijd op oude koemest. Deze habitat, met de daarin rondstruinende koeien, is in Nederland geheel of vrijwel geheel verdwenen. Het is daarom niet verrassend dat in de Voorlopige Verspreidingsatlas van de Nederlandse mossen uit 2007 wordt vastgesteld dat *S. ampullaceum* geheel uit ons land is verdwenen (van Tooren 2007). Ook in de ons omringende landen gaat het niet goed met de soort, zelfs als er lokaal nog geschikte leefomstandigheden aanwezig lijken te zijn, zoals het geval is in grote delen van Groot-Brittannië (van Tooren 2014). Omdat de soort ook in België en het noorden van Duitsland geheel is verdwenen en omdat de soort afhankelijk is van sporenverspreiding door vliegen, was in 2007 de verwachting dat de soort niet meer terug zou keren heel reëel (van Tooren 2007).

Het was dan ook geheel onverwacht dat *Splachnum ampullaceum* in 2010, zij het alleen vegetatief, toch weer in ons land werd aangetroffen op het defensieterrein Witterveld ten zuidwesten van Assen in een droge vorm van vochtige heide met *Erica tetralix* L. (Gewone dophei) en *Molinia caerulea* (L.) Moench (Pijpenstrootje) (*Bijlsma 12629*, L; Bijlsma 2010, van Tooren 2014). Het Witterveld wordt begraasd door schapen en koeien (Bijlsma 2010). Het is niet duidelijk of het bij deze recente vondst gaat om een nieuwe vestiging uit het buitenland of dat *S. ampullaceum* zich heeft gehandhaafd in het Witterveld (of bijvoorbeeld in het nabijgelegen Fochteloërveen, waar ook runderen grazen) nooit echt is verdwenen, maar tot dusver altijd over het hoofd is gezien. Bijlsma (2010) oppert Groot-Brittannië als herkomstgebied.

Hoe dan ook, uit deze vondst kan nog niet worden afgeleid dat de achteruitgang van *Splachnum ampullaceum* gekeerd is, ook omdat de oorzaken van de achteruitgang in Nederland en omringende landen nog zo onduidelijk zijn. Het verdwijnen van geschikte habitats zal zeker een rol hebben gespeeld, in ieder geval in Nederland en aangrenzend buitenland. Hierbij valt te denken aan de ontginning van de ‘woeste gronden’, vooral mogelijk gemaakt door invoer van eerst guano en later chilisalpeter en de uitvinding en productie van andere kunstmeststoffen (van Zanden 1992), en de met name sinds de tweede helft van de negentiende eeuw verbeterde waterafvoer en verlaging van het grondwaterpeil ten behoeve van de intensiever wordende landbouw in Nederland (Bieleman 2000). Bosker (1874) laat dit mooi zien in zijn verslag van de ontginning van het Beekbergerwoud. Op de Veluwe spelen daarnaast ook nog factoren als bosaanplant, het oppompen van grondwater en het wegzijgen van grondwater als gevolg van het inpolderen van Oostelijk en Zuidelijk Flevoland (Slijkhuis 2021) een rol. De waterhuishouding van het gebied ten zuiden en westen van het voormalige Beekbergerwoud is ook sterk beïnvloed door de aanleg van het tweede deel van Apeldoorns Kanaal tussen 1858 en 1865 (Jansen 2024).

Volgens ons is de achteruitgang in Groot-Brittannië, waar de druk vanuit de landbouw lokaal veel minder is, een goede indicatie dat er meer factoren een rol spelen. Sommige Britse onderzoekers vermoeden dat de achteruitgang in Groot-Brittannië te maken kan hebben met het preventief toedienen van anti-wormmiddelen en/of antibiotica, waardoor de koemest voor *Splachnum ampullaceum* ongeschikt zou worden (Porley & Hodgetts 2005, p. 382). In Nederlandse koemest zijn naast anti-parasitaire middelen ook andere bestrijdingsmiddelen (herbiciden, fungiciden, insecticiden) aangetroffen (Buijs & Samwel-Mantingh 2019). Het directe effect hiervan op *S. ampullaceum* is onbekend, al kan worden vermoed dat het niet positief zal zijn. Wel is duidelijk dat deze verontreinigingen een negatief effect hebben op het insectenleven in en rond de koeienvlaaien, en dus op de kwaliteit van de verterende vlaai en de verspreiding van de sporen. Dat effect is groter naarmate het gehalte aan verontreinigingen in de mest hoger is en de gebruikte antibiotica en bestrijdingsmiddelen, met name de insecticiden, sterker zijn (Buijs & Samwel-Mantingh 2019). De mest van koeien in natuurgebieden zal wel schoner zijn dan die van koeien in gewone weides, zeker als het om gebieden gaat waarin geen oppervlaktewater van elders wordt ingelaten, maar helemaal vrij van verontreinigingen is voor mest van in Nederland lopende koeien tegenwoordig vrijwel niet meer mogelijk.

Naast residuen van antibiotica en bestrijdingsmiddelen in de mest kan ook de verhoging van de gemiddelde luchttemperatuur een invloed hebben gehad op de achteruitgang van *S. ampullaceum*: de levensduur van een *Splachnum*-kolonie is immers mede afhankelijk van de levensduur van de koeienvlaai en om de levenscyclus van het mos te voltooien zal de oude vlaai lang genoeg moeten bestaan (Cameron & Wyatt 1986, Koponen 1990). Bij hogere temperaturen vergaat een koeienvlaai immers sneller dan bij lagere temperaturen. Daar komt bij dat op koeienvlaaien van enige ouderdom zich ook andere mossoorten gaan vestigen. In eerste instantie worden die andere mossoorten nog overvleugeld door de *Splachnum*-kolonie, maar naarmate de vlaai verder vergaat gaan die andere soorten het beter doen om uiteindelijk zelfs de *Splachnum*-planten volledig te verdringen (Koponen 1990). Dit proces gaat uiteraard ook sneller bij hogere temperaturen. Voor een volledige levenscyclus van *S. ampullaceum* geschikte koeienvlaaien zullen daarom bijvoorbeeld

Tabel 1. Herbariumcollecties in het herbarium van Naturalis Biodiversity Center (L), inclusief de collecties uit de voormalige herbaria van de Rijksuniversiteit Groningen (GRO) en de Universiteit Utrecht (U), van *Splachnum ampullaceum* Hedw. (Kruikmos) gevonden in Nederland. De meeste verzamelaars hebben de collecties geen verzamelnummer gegeven. De hier gebruikte afkortingen van de herbaria zijn in navolging van Thiers (2019+).

Niet opgenomen in de lijst zijn *Franquinet s.n., s.d.*, die verzameld is bij Maastricht, waarvan Touw & Rubers (1989) vermoedden dat het materiaal in België is verzameld, en *Funck N. 230*, afkomstig uit GRO en U, waarvan het materiaal hoogst waarschijnlijk uit Duitsland komt. Op het exemplaar van *Funck N. 230* uit GRO staat aangetekend dat *Splachnum ampullaceum* ook is gevonden in 'het Witte Veen bij Haren' (Groningen) door Th. Sprée in 1841 en 'tussen Rhoden [= Roden] en Lieveren' (Drenthe), zonder verdere datumaanduiding, door 'D', wat waarschijnlijk staat voor Dozy. Touw & Rubers (1989) beschouwden deze twee opgaven terecht als oncontroleerbaar, omdat van deze opgaven het materiaal ontbreekt.

Afkortingen: cfr. = met sporofyten (cum fructibus), s.n. = zonder nummer (sine numero), s.d. = zonder datum (sine dato), veg. = vegetatief.

Opmerkingen en toelichtingen:

[1] Met het etiket van Plantae Neerlandicae.
[2] De aanduiding van de vindplaats op het etiket van de twee collecties uit 1838 verschilt licht. Bij de collectie die is afgebeeld in Fig. 3 staat de locatie beschreven als "prope [bij] Loenen et Beekbergen", bij de andere collectie staat dat er ook, maar is het woord 'prope' doorgehaald en in het handschrift van L.H. Buse, dus één van de verzamelaars, vervangen door 'tusschen'. Wij houden deze correctie van Buse aan.
[3] Betreft Musci Neerlandici nummer 15 en de voorraad-collectie hiervan.
[4] Het Witteveen lag tussen Haren en Felland en is nu als veengebied verdwenen.
[5] In het kaartsysteem dat is gebruikt voor Touw & Rubers (1989), dat wordt bewaard in het archief van Naturalis Biodiversity Center in Leiden, wordt deze collectie toegeschreven aan H.J. Kok Ankersmit, maar er staat in de brief van Y.D. Kobus die bij de collectie van Kobus bewaard is gebleven, waarin Kok Ankersmit wel wordt genoemd, geen enkele aanwijzing dat Kok Ankersmit daadwerkelijk de verzamelaar is geweest van het mos. Sterker nog, de passage in Kobus' brief wijst er eerder op dat Kobus de verzamelaar is geweest en ter determinatie wat materiaal naar Kok Ankersmit heeft gestuurd, dat Kok Ankersmit vervolgens in zijn herbarium heeft bewaard, maar bewijs hiervoor ontbreekt helaas.
[6] Deze ongedateerde collecties van L.H. Buse zijn dus ergens in de 19e eeuw tijdens zijn leven (1819–1888) verzameld. De collectie bij Loenen zou tot de het materiaal kunnen behoren dat in 1838 of 1840 is verzameld. Het is niet duidelijk wanneer het materiaal uit Denekamp verzameld zou kunnen zijn. Vanwege een collectie van het korstmos *Cladonia cervicornis* (Ach.) Flot. (Gewoon stapelbekertje; *Buse s.n.*, L [L.4498100]) weten we dat Buse in ieder geval in oktober 1862 in Denekamp heeft verzameld, maar het is mogelijk dat hij er vaker is geweest.
[7] Plasmolen ligt ten zuidoosten van Mook in Noord-Limburg.
[8] Volgens Touw & Rubers (1989) is de collectie van W.C. van Embden omstreeks 1910 verzameld.

Jaar	Verzamelaar(s)	Collectie-nummer	Sporofyten / vegetatief	Plaats	Provincie	Aantal collecties
1838	L.H. Buse & H.D. Gildemeester Buse[1]	s.n.	cfr.	tussen Loenen en Beekbergen[2]	Gelderland	2
1840	L.H. Buse, H.D. Gildemeester Buse & J. Wttewaell[3]	s.n.	cfr.	tussen Loenen en Beekbergen	Gelderland	8
1846	S.E. Stratingh	s.n.	cfr.	het Witte Veen bij Haren[4]	Groningen	1
1864	C.M. van der Sande Lacoste	s.n.	cfr.	Gortelerveen bij Epe	Gelderland	6
1864	C.M. van der Sande Lacoste	s.n.	cfr.	Tongeren bij Epe	Gelderland	4
1885	H.J. Kok Ankersmit[5]	s.n.	cfr.	in het Wisselsche Veen op de Veluwe	Gelderland	1
1885	Y.D. Kobus[5]	s.n.	cfr.	uit het veen te Epe	Gelderland	1
s.d.	'Buse', ex hb. van der Sande Lacoste[6]	s.n.	cfr.	bij Loenen	Gelderland	1
s.d.	L.H. Buse[1, 6]	s.n.	veg.	Denekamp	Overijssel	1
1901	E.J. Kempees	s.n.	cfr.	Plasmolen[7]	Limburg	2
1904	J. Elema	s.n.	cfr.	Koekange	Drenthe	1
s.d.	W.C. van Embden[8]	s.n.	cfr.	omgeving Bleekemeer bij Uddel	Gelderland	1
2010	R.-J. Bijlsma	12629	veg.	Witterveld bij Assen	Drenthe	1

in het koelere Scandinavië vaker en veelvuldiger voorkomen dan in Groot-Brittannië (Cameron & Wyatt 1986) en dat zal in nog hogere mate gelden voor Nederland en de laaggelegen gebieden van de ons direct omringende landen. Daarnaast, en dat was toen Cameron & Wyatt (1986) hun werk publiceerden nog nauwelijks doorgedrongen, is sinds de Industriële Revolutie het klimaat aan het veranderen en is het in West-Europa sinds het begin van de twintigste eeuw warmer geworden. In Nederland is de gemiddelde jaartemperatuur sinds 1907 met ruim 2 °C en de gemiddelde zomertemperatuur met bijna 3 °C gestegen (CLO 2023). Dit is geen geringe verhoging. Toen Buse, Gildemeester Buse en Wttewaall *S. ampullaceum* verzamelden op de heide bij Beekbergen kan de gemiddelde jaar- en zomertemperatuur zelfs misschien nog iets lager geweest zijn dan in het begin van de twintigste eeuw, want hun bezoeken vallen in de nadagen van de Kleine IJstijd (ca. 1430–1840; Buisman 2019). De trendmatige stijging van temperatuur moet de vertering van koeienvlaaien zeker hebben versneld. Daarnaast zouden hogere temperaturen ook een negatief effect kunnen hebben op de kieming van sporen, de ontwikkeling van de sporofyt en de groei en ontwikkeling van de bebladerde mosplanten (gametofyten) zelf, maar dit zou nader onderzocht moeten worden.

Ook al is voor de vijf genoemde factoren – verdwijnende habitat, minder koeienvlaaien in het veen, verontreiniging van koeienvlaaien, sneller verterende koeienvlaaien, en misschien een direct effect van een warmer wordend klimaat op de mosplanten – als verklaring voor de achteruitgang van *Splachnum ampullaceum* in West-Europa afzonderlijk nog geen onomstotelijk bewijs, het is wel waarschijnlijk dat een combinatie van deze factoren veel van de achteruitgang van de soort kan verklaren.

DE VERZAMELAARS

Over de familierelatie tussen L.H. Buse (1819–1888) en H.D. Gildemeester Buse (1820–1898) zijn nogal wat misverstanden ontstaan. Gildemeester Buse was de jongere broer van Buse en kreeg bij zijn geboorte ook gewoon de achternaam Buse. Hij was vernoemd naar zijn opa van moederszijde die Hendrik Daniël Gildemeester heette. Op zijn geboorteakte staan dan ook de voornamen Hendrik Daniël Gildemeester. Later werd zijn derde voornaam Gildemeester aan zijn achternaam toegevoegd – wanneer dat gebeurde is ons niet bekend.

Deze dubbele naamgeving werd niet altijd goed begrepen. Na het overlijden van L.H. Buse in 1888 schreef Wachter in 1937 een overzicht over diens leven. Dat was niet eenvoudig, omdat hij weinig over Buse's privé-leven kon vinden. Zo weinig zelfs, dat hij H.D.G. Buse [dus de jongere broer Hendrik Daniël Gildemeester Buse] nogal vaag “a relative” van Buse noemde (Wachter 1937). Andere auteurs plaatsten ten onrechte een liggend streepje tussen de dubbele familienaam Gildemeester Buse (Brummitt & Powell 1992, Harmsen 1998, Lanjouw & Stafleu 1954, 1957). Bij hen heet hij dus H.D. Gildemeester-Buse. De toevoeging van een liggend streepje lijkt van weinig belang, maar deze schrijfwijze was in Nederland gebruikelijk voor een gehuwde vrouw. Dit leidde tot het misverstand dat “den heer H.D. Gildemeester Buse”, die als legerofficier in een van de voorlopers van de later opgerichte Nederlandse landmacht vermeld werd als “den nieuw benoemden majoor-commandant der dienstdoende schutterij te Haarlem” (Anonymus 1860), in de bryologische literatuur soms als een vrouw werd aangeduid. Bijvoorbeeld in ‘Passie voor mossen’, waarin Harmsen (1998, p. 83) hem zelfs “de eerste bryologisch actieve vrouw” noemt.

In het tweede deel van de tweede editie van de Prodromus Florae Batavae, het deel over de mossen, wordt als verzamelaar veelvuldig ‘Buse’ opgegeven (Abeleven 1893). In de lijst van verzamelaars staat ‘Buse’ voor ‘Buse en Gildemeester Buse’. In het later uitgekomen eerste deel van de tweede editie staat een uitgebreidere lijst van plantenverzamelaars die hebben bijgedragen aan het herbarium van de Nederlandsche Botanische Vereniging (Vuyck 1901). In deze namenlijst staat ‘Buse’ voor drie personen, te weten voor Gildemeester Buse te Haarlem en voor Buse en zijn vrouw Buse-Koppiers te Renkum (Vuyck 1901). Buse en Gildemeester Buse gingen vaak samen op excursie, zoals in 1838 en in 1840, toen ze samen met Wttewaall (1810–1862) elkaar mooie plekjes lieten zien op de Veluwe. Wttewaall was landbouwkundige en boomkweker. Hij was woonachtig in Voorst.

MUSCI NEERLANDICI

Buse werd later bekend als de auteur van de exsiccatenserie Musci Neerlandici, waarvan de volledige titel luidt: Nederland’s Mossoorten. Gedroogde exemplaren. Musci Neerlandici. Specimina exsiccati. 1855–1858. Deze exsiccatenserie bestaat uit 7 afleveringen elk in een hardkartonnen omslag. Elke aflevering bevat 25 gedrukte losse bladzijden met op elke bladzijde een of meer gedroogde exemplaren van de beschreven mossoort. De serie werd uitgegeven door Buse’s stad- en leeftijdgenoot A.C. Kruseman (1818–1894) te Haarlem.

Splachnum ampullaceum is in deze serie opgenomen als nr. 15 (Fig. 4). Het materiaal is verzameld door Buse, Gildemeester Buse en Wttewaall tussen Loenen en Beekbergen. De etiketgegevens van een separate collectie in L, vrijwel zeker afkomstig van dezelfde excursie en bewaard voor latere exemplaren van de Musci Neerlandici, luiden “in campis *Myrica* tectis prope Beekbergen Augusto 1840”. Vermoedelijk werd door Buse op aanvraag uit de voorraad-collectie van 1840 een nieuw vel van nr. 15 bijgemaakt.

Dankwoord – De eerste auteur begon in de jaren '80 van de vorige eeuw aan het onderzoek van het werk van L.H. Buse en van de biologie van *Splachnum ampullaceum*. Hij dankt allen die hem in de loop der tijd bij dit onderzoek steunden. Hij dankt het toenmalige Rijksherbarium voor de gastvrijheid en de herbariummedewerkers Dries Touw en Jan-Frits Veldkamp (beiden helaas overleden) en Gerard Thijsse voor de gesprekken over het onderwerp en voor het bijeenbrengen van literatuur in het begin van dit onderzoek. Huub van Melick (Bryologische en Lichenologische Werkgroep, BLWG) gaf nuttige suggesties. Eddy Weeda (eveneens BLWG) deelde gedurende vele jaren kennis en kritiek. Ten slotte dankt hij zijn medeauteur Hans Kruijer, zonder wiens actieve medewerking deze publicatie onvoltooid zou zijn gebleven.

Beide auteurs bedanken de collectiemedewerkers van het herbarium van Naturalis Biodiversity Center (L) voor hun hulp en medewerking, in het bijzonder Roxali Bijmoer, Ron Boot en Nicolien Sol. Des Callaghan is greatly acknowledged for his amazing photo of a capsule of *Splachnum ampullaceum* (Fig. 6).

LITERATUUR

Abeleven ThHAJ. 1893. Nieuwe lijst der Nederlandsche blad- en levermossen. Prodromus Florae Batavae 2(1), ed. 2. Nederlandse Botanische Vereeniging, F.E. Macdonald, Nijmegen. (Splachnum ampullaceum op p. 80).

Anonymus. 1860. Dagblad van Zuidholland en ’s Gravenhage, d.d. 30 november 1860.

Bieleman J. 2000. De cultuurtechnische verbouwing van Nederland. Bodemverbetering en waterbeheersing. In: Schot JW, Lintsen HW, Rip A, de la Bruhèze AAA (red.), Techniek in Nederland in de twintigste eeuw. Deel 3. Landbouw, voeding: 27–45. Stichting Historie der Techniek, Eindhoven / Walburg Pers, Zutphen.

Bijlsma RJ. 2010. De vreugdevolle terugkeer van een strontmos. De Levende Natuur 111: 222--223.

Bosker H. 1874. Het Beekberger Woud voor en tijdens de ontbossching en het cultiveren van den grond. Bijbl. Landb. Courant. 11(16): 245–260 + 3 illustraties.

Brummitt RK, Powell CE. 1992. Authors of Plant Names. Royal Botanic Gardens, Whitstable.

Bryhn N. 1897. Beobachtungen über das Ausstreuen der Sporen bei den Splachnaceeen. Biologisches Centralblatt 17: 48–55.

Buijs J, Samwel-Mantingh M. 2019. Een onderzoek naar mogelijke relaties tussen de afname van weidevogels en de aanwezigheid van bestrijdingsmiddelen op veehouderijbedrijven. Onderzoeksrapport. Buijs Agro-Services, Bennekom, i.s.m. WECF Nederland, H. Tennekes ETS-Netherlands.

Buisman J. 2019. Duizend jaar weer, wind en water in de Lage Landen. 7. 1800–1825. Uitgeverij Van Wijnen, Franeker.

Buse LH. 1855–1858. Nederland’s Mossoorten. Gedroogde exemplaren. Musci Neerlandici. Specimina exsiccati. Fasc. 1–7. Kruseman, Haarlem.

Cameron RG, Wyatt R. 1986. Substrate restriction in entomophilous Splachnaceae: Role of spore dispersal. Bryologist 89: 279–284.

Cameron RG, Troilo D. 1982. Fly-mediated spore dispersal in Splachnum ampullaceum. Michigan Bot. 21: 59–65.

CLO (Compendium voor de Leefomgeving). 2023. Temperatuur in Nederland en mondiaal, 1907–2022 (indicator 0226, versie 15, 15 augustus 2023). Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS), Den Haag; PBL Planbureau voor de Leefomgeving, Den Haag; RIVM Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu, Bilthoven; en Wageningen University and Research, Wageningen. (Via website www.clo.nl; voor het laatst geraadpleegd op 29 oktober 2024).

Dozy F, Molkenboer JH. 1851. Prodromus Florae Batavae 2(1). Sumtibus Societatis apud Jac. Hazenberg, Cornelii Fil. (Splachnum ampullaceum op p. 69).

Engelen AW. 1847. Wandelingen door Gelderland en aangrenzende Noordbrabandsche, Limburgsche en Pruisische gewesten. W. van Boekeren, Groningen. (Passage over de natte heide bij Beekbergen op p. 50–55).

Frisvoll AA, Elvebakk A. 1996. Bryophytes. In: Elvebakk A, Prestud P (eds.), A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitutt Skrifter 198: 57–172. Norsk Polarinstitutt, Oslo.

Geiger F, van der Lubbe SCTM, Brunsting AMH, de Snoo GR. 2010. Insect abundance in cow dung pats of different farming systems. Entomol.Ber. 70: 106–110.

Harmsen G. 1998. Passie voor mossen. Een historische schets van de Nederlandse bryologie en lichenologie ter gelegenheid van het 50-jarig bestaan van de Bryologische en Lichenologische Werkgroep van de KNNV. KNNV Uitgeverij, Utrecht.

Heldring OG. 1841a. Beekbergen. In: Heldring OG, Graadt Jonckers RH, De Veluwe. Eene wandeling. G. van Eldik Thieme, Arnhem.
Heldring OG. 1841b. Het Beekberger Woud. In: Heldring OG, Graadt Jonckers RH, De Veluwe. Eene wandeling. G. van Eldik Thieme, Arnhem.
Hesse C, Jalink LM, Stech M, Kruijer JD. 2012. Contributions to the moss flora of Edgeøya and Barentsøya, Svalbard (Norway). Polish Bot. J. 57: 167–179.
IJzerman AJ. 1982. Sprengen en sprengenbeken op de Veluwe. Ontstaan, beheer en watervoorziening. Wetensch. Meded. Kon. Ned. Natuurhist. Ver. nr. 151.
Jansen J. 2024. Het Apeldoorns Kanaal. In: MijnGelderland, website MijnGelderland 2010–2024, Arnhem. (Voor het laatst geraadpleegd op 26 december 2024).
Koponen A. 1978. The peristome and spores in Splachnaceae and their evolutionary and systematic significance. Bryophytorum Bibl. 13: 535–568.
Koponen A. 1990. Entomophily in the Splachnaceae. Bot. J. Linn. Soc. 104: 115–127.
Koponen A, Koponen T. 1978. Evidence of entomophily in Splachnaceae (Bryophyta) and their evolutionary and systematic significance. Bryophytorum Bibl. 13: 569–577.
Kortselius MJH. 1984. Mossen waarvan de sporen door insekten worden verspreid. Natura 81: 295–300.
Lanjouw J, Stafleu FA. 1954. Index herbariorum. Part II. Collectors. A–D. Regnum Veg 2: 1–174. (H.D. Gildemeester Buse op p. 109).
Lanjouw J, Stafleu FA. 1957. Index herbariorum. Part II. Collectors. E–H. Regnum.Veg. 9: 175–295. (H.D. Gildemeester Buse op p. 224).
Marino P, Raguso R, Goffinet B. 2009. The ecology and evolution of fly dispersed dung mosses (Family Splachnaceae): Manipulating insect behaviour through odour and visual cues. Symbiosis 47: 61–76. (http://dx.doi.org/10.1007/BF03182289).
Molkenboer JH. 1847. Schets der Mos-Vegetatie van het Beekbergerwoud. Ned. Kruidk. Arch. 1(3): 260–272.
Porley R, Hodgetts N. 2005. Mosses and liverworts. Collins, London.
Prestø T, Lüth M, Hassel K. 2014. Bryophytes of the Longyearbyen area. NTNU Vitenskapsmuseet Naturhist. Notat 2014-10: 1–68. NTNU Vitenskapsmuseet, Trondheim.
Pyysalo H, Koponen A, Koponen T. 1978. Studies on entomophily in Splachnaceae (Musci). I. Volatile compounds in the sporophyte. Ann. Bot. Fennici 15: 293–296.
Pyysalo H, Koponen A, Koponen T. 1983. Studies on entomophily in Splachnaceae (Musci). II. Volatile compounds in the hypophysis. Ann. Bot. Fennici 20: 335–338.
Slijkhuis H. 2021. Waarom voeren sprengen en beken steeds minder water af? De Wijerd 42: 4–11.
Thiers B. 2019+ (continuously updated). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, New York. (Voor het laatst geraadpleegd op 19 december 2024).
Touw A. 2014. Wat bezielde onze voorgangers uit de negentiende eeuw? Nog meer passie voor mossen. Buxbaumiella 101: 1–44.
Touw A, Rubers WV (red.). 1989. De Nederlandse bladmossen. Flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Musci (Sphagnum uitgezonderd). Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht. (Splachnum ampullaceum door W.V. Rubers op p. 239).
Troilo DB, Cameron RG. 1981. Comparative behavior of Pyrellia cyanicolor (Diptera: Muscidae) on the moss Splachnum ampullaceum and on substrates of nutritional value. Great Lakes Entomol. 14: 191–195. (https://doi.org/10.22543/0090-0222.1402).
van Eeden FW. 1872. Flora Batava. Afbeelding en beschrijving der Nederlandsche gewassen. De Breuk & Smits, Leiden. (Splachnum ampullaceum is nr. 1093).
van Lohuizen H. 1980. Het Beekberger Woud. De geschiedenis van een verloren oerbos. De Marke, jaargang 1980, nr. 2. Oudheidkundige Vereniging De Marke, Eerbeek. 88 p. (Een iets bewerkte online versie is te vinden op de website van Ben Wilbrink).
van Tooren BF. 2007. Splachnum ampullaceum Hedw. In: van Tooren BF, Sparrius L. (red.). Voorlopige verspreidingsatlas van de Nederlandse mossen. Bryologische en Lichenologische Werkgroep van de KNNV (BLWG).
van Tooren BF. 2014. Splachnum ampullaceum Hedw. In: BLWG Verspreidingsatlas Mossen, NDFF Verspreidingsatlas. Website, NDFF & BLWG. (Voor het laatst geraadpleegd op 25 oktober 2024).
van Zanden JL. 1992. Mest en ploeg. In: Lintsen HW, Bakker MSC, Homburg E, van Lente D, Schot JW, Verbong GPJ (red.), Geschiedenis van de techniek in Nederland. De wording van een moderne samenleving 1800–1890. Deel I. Techniek en modernisering. Landbouw en voeding: 53–69. Walburg Pers, Zutphen.
Vuyck L. 1901. Nieuwe lijst der Nederlandsche phanerogamen en vaatkryptogamen. 1. Dicotyledonen – Thalamifloren. Prodromus Florae Batavae 1(1), ed. 2. Nederlandse Botanische Vereeniging; F.E. Macdonald, Nijmegen.
Wachter WH. 1937. Mr. L.H. Buse, 1819–1888. Ann. Bryol. 10: 157.
Weeda EJ. 2013. Productie-oerwoud op z'n negentiende-eeuws. I. Mensen, planten en dieren in en om het Beekbergerwoud. Stratiotes 45: 29–50.
Weeda EJ. 2014. Productie-oerwoud op z'n negentiende-eeuws. II. Plantenvondsten en vegetatie-elementen in en om het Beekbergerwoud. Stratiotes 46: 57–85.
Weltje H. 2008–2024. Apeldoornse sprengen. (Website, voor het laatst geraadpleegd op 22 oktober 2024).
Wttewaall J. 1836. Het Beekberger Woud. Tijdschr. Natuurl. Gesch. Physiol. 3: 1–6.