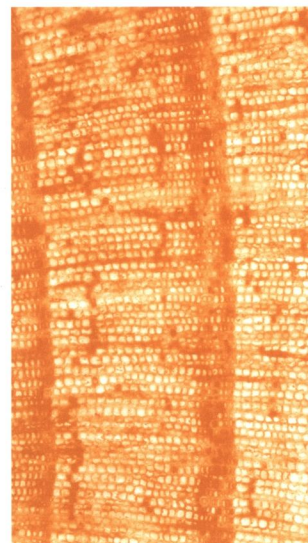
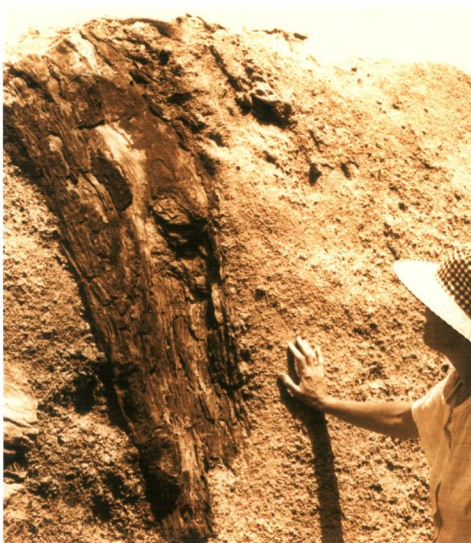


H. STEUR

Laan van Avegoor 15, 6955 BD Ellecom,  
steurh@xs4all.nl, www.fossieleplanten.nl

# FOSSIEL CONIFERENHOUT

Mijn vrouw en ik waren zeer onder de indruk toen we, op aanwijzing van Eddy Spijkerman uit Krommenie, in de kliffen van het Portugese plaatsje Rabimar complete verkiezelde boomstammen aantroffen (Afb. 1). We wisten niet wat voor soort hout het was en namen een aantal losliggende stukken mee. Hans de Kruyk uit Leerdam maakte er slijpplaatjes van op de voorgeschreven manier: een dwarse doorsnede, een lengtedoorsnede door het hart van de stam en een lengtedoorsnede die niet door het midden van de stam gaat. Het hout bleek buitengewoon goed geconserveerd te zijn en Hans zag direct dat het om coniferenhout ging. Er zaten geen jaarringen in, wat klopt met het feit dat het Jura-hout is. De temperatuur op aarde was destijds hoger dan nu en er waren geen seizoenen en dus werden er ook geen jaarringen gevormd. Nieuwsgierigheid naar de structuur van coniferenhout is de drijfveer geweest voor het schrijven van dit artikel.



V.l.n.r.:  
Afbeelding 1.  
Coniferenhout  
uit het Jura in een  
klif bij Rabimar  
(Portugal).

Afbeelding 2.  
Stammetje van  
coniferenhout.  
Diameter 4,5 cm.

Afbeelding 3.  
Jaarringen in een  
slijpplaatje van  
het stammetje van  
Afb. 2. Breedte van  
het preparaat 3 mm.

V.l.n.r.:

Afbeelding 4.

Schematische tekening van een stuk coniferenhout met vier jaarringen. Naar Strasburger (1967).  
D = dwarsdoorsnede  
R = radiale doorsnede  
T = tangentiële doorsnede

B = bast

J = jaarring

V = vroeghout

L = laathout

c = cambium

m = mergstraal (of houtstraal)

h = harskanaal of houtparenchym

Afbeelding 5.

Blokschema van een stuk Sequoia-hout (Sequoia sempervivens, Red-wood) als voorbeeld van de structuur van coniferenhout. Naar T.L. Rost et al (1979).

De tracheïden in het laathout zijn dikwandiger dan die in het vroeghout. Mergstralen lopen horizontaal vanuit het cambium naar het centrum van de boom, zijn 1 cel dik en 1 tot 30 cellen hoog. De hofstippels zitten in verticale rijen in de radiale wanden van de tracheïden. Ze vormen de verbinding tussen naast elkaar gelegen tracheïden.

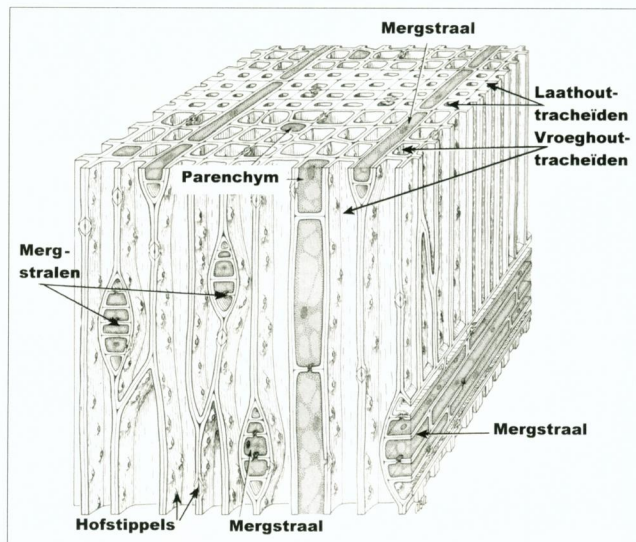
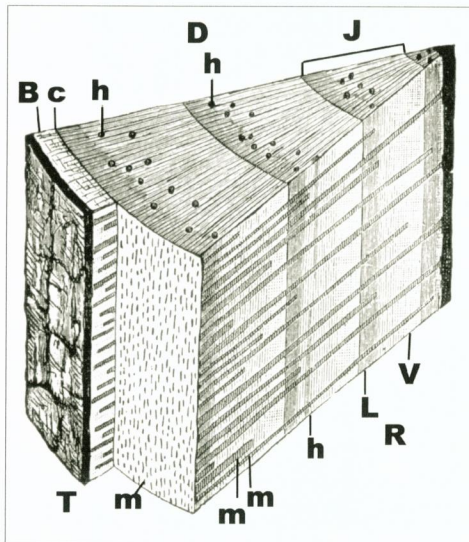
Bovenvlak = dwarsdoorsnede

Zijvlak =

radiale doorsnede

Voorvlak =

tangentiële doorsnede



Tussen de zwerfstenen die in het oosten van ons land en in Duitsland gevonden worden in groeves en bij zuigerijen zitten relatief vaak stukken versteend/verkiezeld hout. De meeste van deze vondsten zijn terug te voeren tot de groep van de naaktzadigen. Het oudste hout met naaktzadigenstructuur dateert al van het Midden-Devoon. Ook het Paleozoïsche hout *Dadoxylon* hoort erbij, evenals het Mesozoïsche *Araucarioxylon* en het hout van de 'modernere' coniferen.

Opvallend is de constantheid van structuur van al deze houtsoorten in de loop van honderden miljoenen jaren. Er zijn microscopische preparaten nodig om de grote groepen uit elkaar te houden en het determineren op soort, of zelfs op geslacht of familie is echt specialistenwerk. Doel van dit artikel is dan ook de structuur van het hout van naaktzadigen te beschrijven en niet om allerlei taxa te onderscheiden.

In afbeelding 2 is een dwars doorgezaagd en gepolijst stammetje van fossiel coniferenhout te zien. Opvallend zijn daarin de concentrisch lopende jaarringen en verder zijn er fijne, donkere lijntjes waar te nemen die vanuit het centrum naar de omtrek lopen. Dat zijn de mergstralen. Bij de sterkere vergroting in afbeelding 3 zijn ook de vele straalsgewijs lopende rijen cellen te zien. Dit zijn de tracheïden, die watergeleiding en het geven van stevigheid tot taak hebben.

### Vorming van hout (zie Afb. 4)

Hout wordt gevormd door het cambium (c). Dat is een laag van zich delende cellen, die naar buiten toe de zeefvaten (het floëem) vormt en naar binnen toe het (secundaire) hout. Het cambium is maar één cellaag dik. In de figuur is een sector uit een stam getekend waarin vier jaarringen zitten. Een jaarring (J) is het hout dat in één jaar gevormd wordt in een omgeving

waar seizoenen zijn. In tropische omstandigheden en in tijden waarin geen seizoenen waren (zoals in Jura en Krijt) vertoont het hout geen jaarringen. In een jaarring kan het vroeghout (V) met grote, dunwandige cellen en het laathout (L) met dikwandige, kleinere cellen onderscheiden worden. Het vroeghout, dat in het voorjaar gevormd wordt, speelt een belangrijke rol bij het vervoer van vloeistoffen in opgaande richting. Het laathout daarentegen heeft meer de functie van het geven van stevigheid aan de stam.

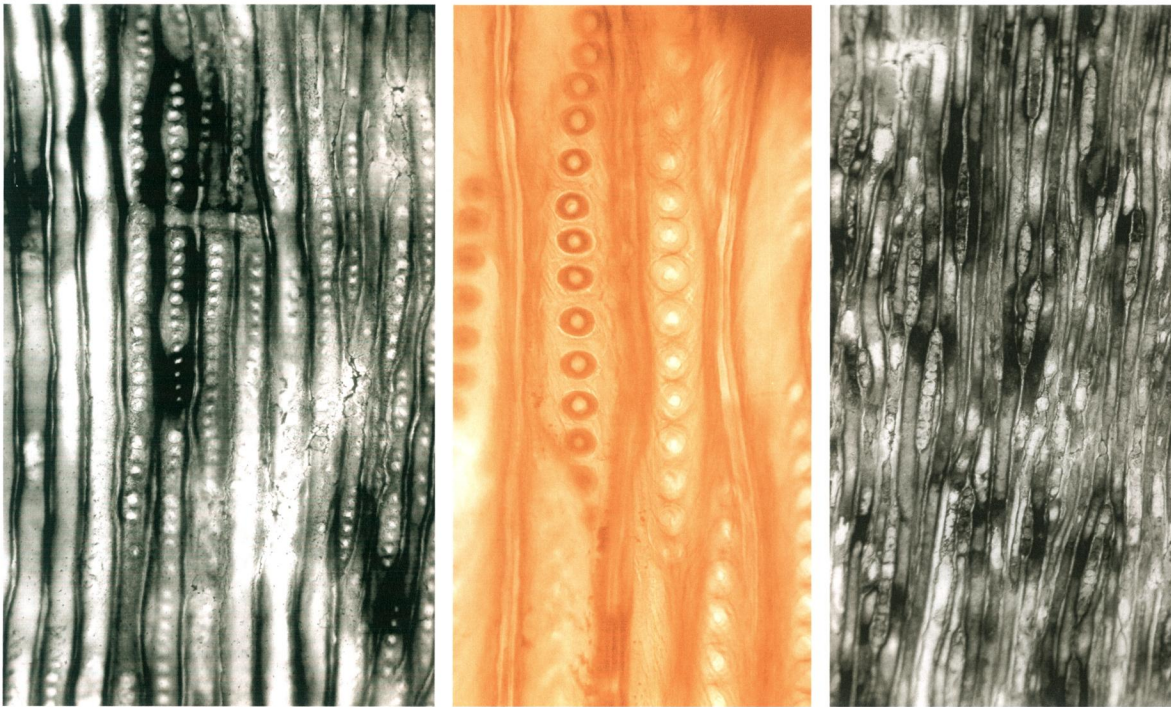
### Tracheïden en hofstippels

Coniferenhout bestaat voor meer dan 90% uit tracheïden (houtcellen). Dat zijn langgerekte cellen die voor het transport van de sapstroom van beneden naar boven zorgen. De tracheïden hebben dichte (schuine) uiteinden, en via hofstippels staan ze in verbinding met de naastgelegen houtcellen. Zo'n hofstippel is een ringvormig gebiedje met een opening in het midden (Eng.: bordered pit). Zo kan het water van de ene cel naar de andere bewegen.

De hofstippels liggen bijna allemaal op de radiale zijden van de houtcellen, dus vanuit het centrum van de boom gezien aan de zijkanten van de cellen. Ze liggen in verticale rijen. Bij de modernere soorten coniferenhout (vanaf het Jura) liggen ze in het algemeen in enkelvoudige rijen onder elkaar (Afb. 6). De hofstippels zijn meestal cirkelvormig maar als ze dicht tegen elkaar aan liggen, is het scheidingsvlak soms recht. Bij verschillende groepen van de modernere coniferen komen ook wel dubbele rijen hofstippels voor.

### Mergstralen

Vanuit het cambium lopen mergstralen of houtstralen horizontaal in de richting van het centrum. Sommige reiken tot in het centrum van de stam, de meeste



V.l.n.r.:  
Afbeelding 6.  
Tracheïden en hofstippels in Jura-hout uit Rabimar (Portugal). Radiale doorsnede. Hoogte van het preparaat 0,6 mm

Afbeelding 7.  
Verdere vergroting van de hofstippels in Afb. 6. Hoogte van het preparaat 230 µm.

Afbeelding 8.  
Tangentiale doorsnede met mergstralen. Jura-hout uit Rabimar (Portugal). Hoogte van het preparaat 2,1 mm.

eindigen al eerder (Afb. 5). Ze bestaan voornamelijk uit levende, dunwandige cellen (parenchym) en ze zijn één cel breed en één tot dertig cellen hoog (afhankelijk van de soort). In afbeelding 8 zijn ze ongeveer vijf cellen hoog. De functie van de mergstralen is het transporteren van in de bast geproduceerde stoffen naar het centrale deel van de boom, waar deze stoffen in lege cellen worden opgeslagen. In de mergstralen komen ook enkele tracheïden (watergeleidende cellen) voor.

### Crossfield

Het gebied waar verticale tracheïden en horizontale mergstralen elkaar snijden, wordt cross-field genoemd. In de cross-fields staan de tracheïden en de mergstraaltracheïden met elkaar in verbinding door middel van zeer kleine hofstippels (Afb. 10). Zo kan de omhooggaande waterstroom via de mergstralen ook in horizontale richting worden omgebogen. De vorm en de wijze van groepering van deze crossfield-stippels wordt door specialisten gebruikt om het hout te determineren.

### Parenchymcellen

In sommige soorten coniferen lopen in de lengterichting lange rijen parenchymcellen van één cel dik (Afb. 5). Ze zitten verspreid door het hout. Parenchymcellen vallen meestal op doordat ze een donkere inhoud hebben. In sommige groepen komen ze veel voor zoals bij de *Taxodium*-achtigen (moerascypressen) en de cypresachtigen. In afbeelding 3 zijn de kleine donkere vlekjes doorsneden van parenchymkanalen. Bij *Pinus*-soorten zijn ze schaars en bij *Araucaria*-achtigen en *Taxus*-achtigen komen ze helemaal niet voor.

### Harskanalen

Vanaf het Jura komen in sommige groepen coniferen harskanalen (ofwel harsgangen) voor. Er zijn zowel

verticale als horizontale harskanalen. Harskanalen zijn te herkennen als wat grotere openingen omgeven door parenchymcellen. Ze komen voor in de geslachten *Pinus* (den of pijnboom), *Picea* (spar), *Larix* (lork), *Pseudotsuga* (Douglas) en *Cathaya* (een sparachtige boom).

De functie van hars is het bestrijden van infecties en indringers en het afdekken van verwondingen. Harskanalen zijn in fossiel hout meestal slecht geconserveerd. Afbeelding 11 toont fossiel *Pinus*-hout met openingen waar de harskanalen hebben gezeten. In afbeelding 12 is een harskanaal in recent *Pinus*-hout te zien. Toen het hout nog leefde, was de binnenkant van het harskanaal bekleed met dunwandige epitheelcellen. Bij *Pinus* komen ook horizontale harskanalen voor (Afb. 13 en 14).

### Dadoxylon en Araucarioxylon

De naam *Dadoxylon* wordt gebruikt als verzamelbegrip voor Paleozoïsch naaktzadigenhout en de naam *Araucarioxylon* voor Mesozoïsch naaktzadigenhout. De twee soorten hout zijn heel moeilijk van elkaar te onderscheiden, zelfs microscopisch. Dit type hout kan afkomstig zijn van een heel scala aan bomen zoals *Cordaites*, zaadvarenbomen, *Araucaria*-achtige bomen, *Ginkgo*, *Cycas* en zelfs van *Glossopteris*, de zaadvaren van het grote zuidelijke continent Gondwana.

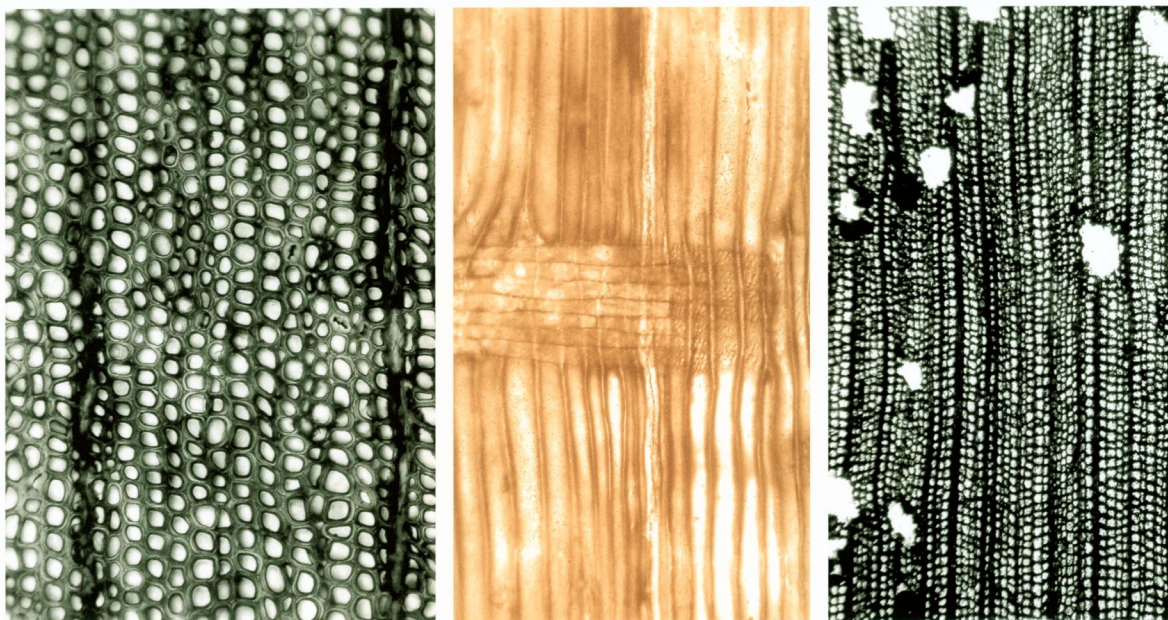
*Dadoxylon* en *Araucarioxylon* zijn met behulp van slijpplaatjes wel te onderscheiden van het modernere coniferenhout, doordat de hofstippels meestal in meerdere rijen naast elkaar liggen. Daarbij liggen ze niet naast elkaar maar op verschillende hoogte: ze alterneren. Bovendien liggen de hofstippels vaak tegen elkaar aan en vormen dan rechte scheidingswanden, waardoor een honingraatachtig patroon ontstaat.

V.l.n.r.:

Afbeelding 9. Dwarse doorsnede met mergstralen. Jura-hout uit Rabimar (Portugal). Hoogte van het preparaat 2 mm.

Afbeelding 10. Crossfield met kleine hofstippels. Jura-hout uit Rabimar (Portugal). Hoogte van het preparaat 0,9 mm.

Afbeelding 11. Coniferenhout uit de IJssel met resten van harskanalen. Breedte van het preparaat 6 mm.



Men noemt dit de *araucarioïde* (hof)stippeling (Afb. 16). Ook bij modernere coniferen liggen wel eens twee rijen hofstippels naast elkaar maar dan zijn de hofstippels rond en liggen ze in tweetallen **naast elkaar** (op dezelfde hoogte dus). Dat is onder andere het geval bij de genera *Sequoia*, *Taxodium* (moerascypres), *Pinus* (den) en *Picea* (spar). Bij de ceder (*Cedrus*) liggen de hofstippels ook in twee rijen naast elkaar en alterneren de stippels soms, maar ze behouden wel de ronde vorm.

### Hoe is coniferenhout te herkennen?

De beste methode is het stuk hout loodrecht op de lengterichting door te zagen en vervolgens nat te maken. Met een sterke loep (minstens 10 maal) is dan de globale celstructuur wel te zien. Kenmerkend is de opbouw zoals in afbeelding 3: celrijen vanuit het centrum naar buiten afgewisseld met donkerder

lijntjes, de mergstralen. In Tertiair hout zullen meestal jaarringen zitten, in hout uit Krijt of Jura niet. Verder zijn er hoogstens enkele verspreide gaatjes, meestal in het laathout: dat zijn de harskanalen. In hout dat ouder is dan Jura komen ze niet voor. Als er veel gaatjes (bredere kanalen) te zien zijn, kan het gaan om hout van bedektzadigen of palmhout. Hout van bedektzadigen vertoont een veel grotere verscheidenheid aan celvormen, terwijl in palmhout verspreid liggende, rondachtige vaatbundels het beeld domineren. Soms is de structuur van het kopse hout ook te zien zonder te zagen, namelijk als er een plat vlak is. Overigens is lang niet al het versteende hout zo goed geconserveerd dat de celstructuur bewaard is gebleven. Vaak is er een te sterke verkiezeling opgetreden waardoor de celstructuur geheel of gedeeltelijk is verdwenen. Aan de zijkant van het hout is moeilijker te zien of het om coniferenhout gaat. Fijne, evenwijdige

### Soorten doorsneden

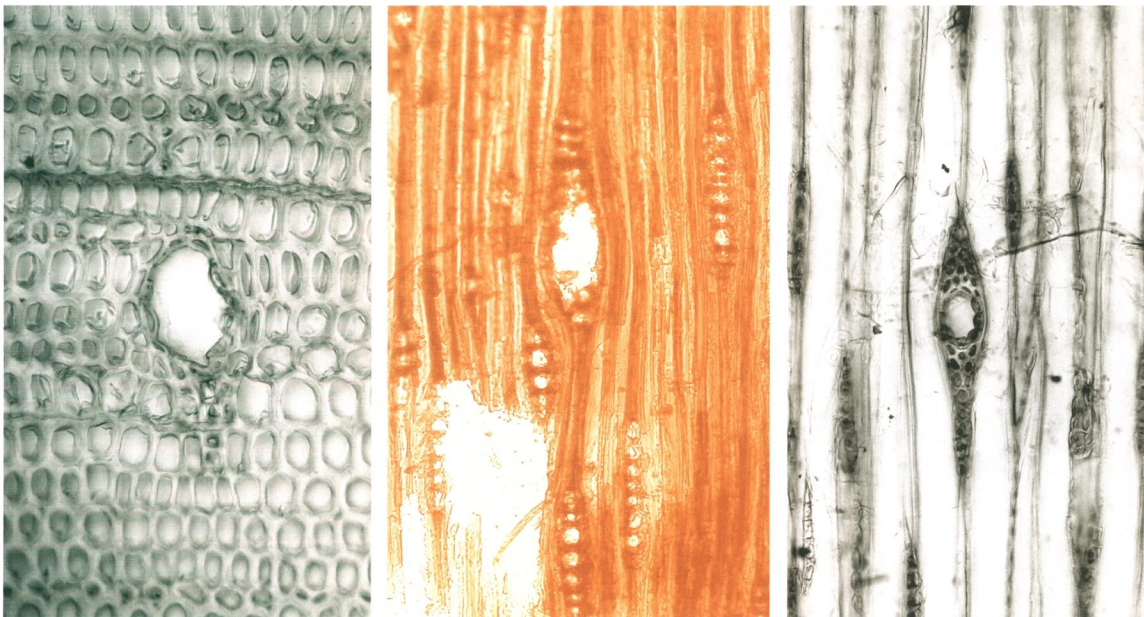
Om hout microscopisch te kunnen onderzoeken, moeten drie soorten doorsneden gemaakt worden.

**Dwarse doorsnede:** loodrecht op de lengterichting van de stam (D in Afb. 3).

**Radiale doorsnede:** door de lengteas van de boom (R in Afb. 3).

**Tangentiale doorsnede:** evenwijdig aan de lengteas van de boom maar niet dóór de lengteas (T in Afb. 3 en het voorvlak in Afb. 4).

Met deze drie doorsneden krijgt men een volledig beeld van de structuur van het hout.



V.l.n.r.:  
Afbeelding 12.  
Een harskanaal in recent *Picea*-hout.  
Coll. Lab. v. Paleobotanie en Palynologie, Utrecht. Diameter harskanaal 100 µm.

Afbeelding 13.  
Restant van horizontaal harskanaal in *Pinus*-hout uit het Boven-Mioceen van Eschweiler (Dld). Coll. Lab. v. Paleobotanie en Palynologie, Utrecht. Hoogte van het preparaat 1 mm.

Afbeelding 14.  
Horizontaal harskanaal in recent *Picea*-hout. Coll. Lab. v. Paleobotanie en Palynologie, Utrecht. Hoogte van het preparaat 1 mm.

rechte lijnen zijn echter wel een aanwijzing daarvoor. Mergstralen kunnen nog voor een patroon van onderling loodrechte lijntjes zorgen. Zekerheid krijg je pas na zagen en polijsten of na het maken van slijpplaatjes.

#### DANKWOORD

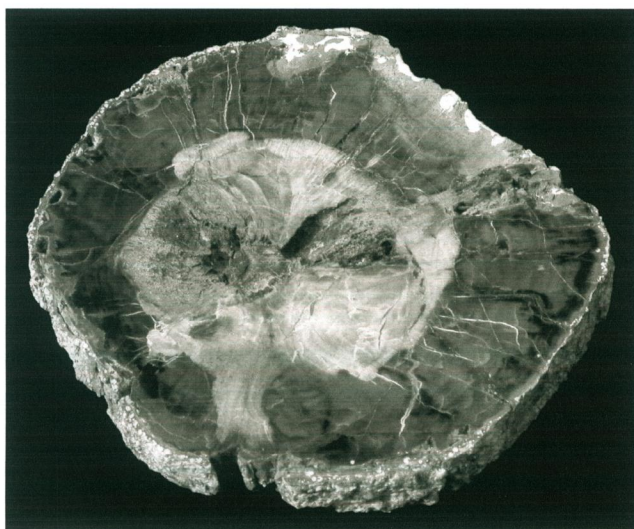
Graag wil ik de volgende personen hartelijk danken: Dr. Johan van der Burgh van het Laboratorium voor Paleobotanie en Palynologie in Utrecht, voor zijn commentaar op dit artikel en voor het opzoeken en uitlenen van een aantal microscopische preparaten; Hans de Kruyk uit Leerdam voor het maken van de slijpplaatjes van het hout van Rabimar; Hans van Essen (Dieren), Kees van Oorde (Arnhem) en Freek Rhebergen (Emmen) voor het aanleveren van stukjes coniferenhout.

De foto's zijn van de auteur.

#### LITERATUUR

Strasburger E. et al., 1967. Lehrbuch der Botanik, Stuttgart.

Rost T.L. et al., 1979. Botany, a brief introduction to plant biology.



V.l.n.r.:  
Afbeelding 15.  
*Dadoxylon* uit het Perm van Chemnitz (Dld). Diameter van de schijf 12 cm.

Afbeelding 16.  
Araucarioïde hofstipeling in Perm-hout van Djambi (Sumatra). Coll. Lab. v. Paleobotanie en Palynologie, Utrecht. Hoogte van het preparaat 200 µm.