

# De verovering van de aarde

## De evolutie van vaatplanten op het vasteland

### Deel 1

door Huub Bruens

Er zijn tegenwoordig zo'n 250.000 plantensoorten op aarde met een enorme variatie in grootte, bouw, kleur en bloeiwijze. Van de bomen in het bos tot de groenten op ons bord of het grasveld in de tuin, planten zijn overal om ons heen. Hoe is zo'n diversiteit in het plantenrijk tot stand gekomen?

### Een beknopte geschiedenis

Voordat planten het vasteland veroverden, was er op aarde slechts leven onder water. Misschien dat er af en toe een arthropode vanuit het water het vasteland opvluchtte om aan zijn vijanden te ontkomen, maar dat zal eerder uitzondering dan regel zijn geweest. Het vasteland was een ruige en onherbergzame plek, de elementen hadden er vrij spel. Elke fikse regenbui kon kolkende blubbermassa's tot gevolg hebben, omdat er niets was om de grond vast te houden. Bovendien ontbrak een bladerdak, waardoor de inslagkracht van regendruppels zou kunnen worden afgeremd. Ook de wind had vrij spel. Door het ontbreken van plantewortels kon de humusloze, losse grond bij voldoende wind opgepakt worden en de rotsen zandstralen. De windkracht werd door het ontbreken van beplanting slechts geremd door rotsen. Fijn stof werd niet gefilterd door bladeren. Op het geluid van stromend water en de wind na zal de aarde in complete stilte gedompeld zijn geweest.

Het groen worden van de aarde door planten zorgde voor nieuwe biotopen: door het afsterven van plantaardig materiaal kwamen er voedingsstoffen vrij waardoor leven voor bodemfauna mogelijk werd. Deze zetten de dode plantenresten om in humus. De organische stof-kringloop werd in gang gezet, een zelfversterkend energie-doorgavesysteem dat uiteindelijk de weg vrij heeft gemaakt voor steeds meer, groter en uiteindelijk ook intelligent landleven.

Wat bezielde de eerste landplanten om het land op te gaan? Waarom zouden planten de beschutting van het veilige water verlaten voor een leven op het ruige land dat vele risico's kende? Planten moesten zich bijvoorbeeld aanpassen aan het directe, uitdrogende zonlicht. Ook de wind verlangde aanpassingen van planten: een systeem voor verankering en bescherming tegen uit elkaar waaien. In het water is er bovendien geen gevaar voor uitdroging door een droge wind, een gevaar dat op het vasteland groot was. Ook de manier waarop sporen verspreid werden had aanpassing nodig: van sporen die door water meegenomen werden naar 'uitdrogingsbestendige', windgedragen sporen. Bovendien moest het voeding- en wateropnamesysteem aangepast worden; op het droge kan er door alleen diffusie via het blad onvoldoende water en voeding worden opgenomen, iets wat dat onder water wel lukt. En wat te denken van de zwaartekracht? In het water konden wieren zich met de golven laten meedrijven en werden zo ondersteund, maar op het vasteland speelt de zwaartekracht een rol van betekenis.

Het antwoord op de hierboven gestelde vragen is natuurlijk dat er geen *waarom* is: er was leven mogelijk, dus kwam er



Afb. 1.  
*Chlorofytum*  
onder water.

leven. Darwin schreef in zijn *Origin of Species*: "de soort die het best aangepast is aan zijn omgeving zal de meeste kans hebben zich succesvol voort te planten". En zo is het met de landplanten waarschijnlijk ook gegaan; er was een niche, dus werd deze gevuld. Enkele nakomelingen van de best aangepaste planten waren nog weer beter aangepast, enzovoorts. Prof. J.F. Geys schrijft in deel 3 van zijn *De Geschiedenis van het Leven* over de aanpassingen welke planten hebben moeten maken: "die wijzigingen zijn zo ingrijpend, dat men wel aannemen moet dat de kolonisatie van het land een traag en geleidelijk proces is geweest, waarbij achter-eenvolgens verschillende tussenliggende biotopen stapsgewijs veroverd werden".

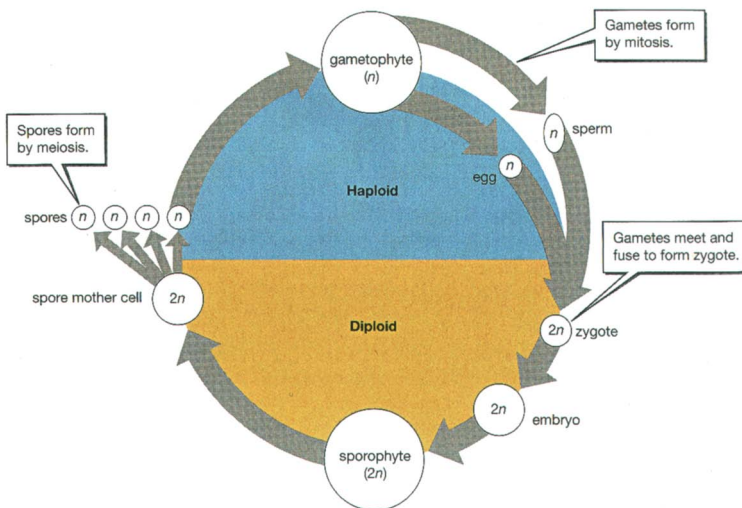
Het vasteland had natuurlijk ook zo zijn voordelen. Voor de eerste planten gold bijvoorbeeld simpelweg dat herbivoren en concurrenten ontbraken. Eén van de grootste pluspunten van het vasteland was dat fotosynthese onbepaald mogelijk was. Dieper onder water wordt het steeds donkerder, waardoor de uitwisseling van koolzuurgas en zuurstof onder invloed van licht steeds moeilijker wordt. Op het vasteland speelt dit probleem niet, integendeel: lengtegroei loont! Bovendien is de concentratie van CO<sub>2</sub> en O<sub>2</sub> op het land vele malen hoger dan in het water. Ook de belangrijke voedingsstof N<sub>2</sub> was, door onweer en vulkanische activiteit gedurende miljoenen jaren, in voldoende mate in de bodem aanwezig.

### Het Ordovicium

Er zijn (letterlijk!) fossiele sporen gevonden van planten uit het Ordovicium. Mogelijk gaat het hier om waterplanten waarvan de sporen op het droge zijn terechtgekomen. Het probleem met fossiele planten is dat onderdelen niet altijd met zekerheid aan een bepaalde soort te koppelen

zijn. Kleine plantjes, die vaak in hun geheel worden teruggevonden, zijn vrij nauwkeurig te determineren. Maar met de toename van de biomassa van planten, wordt de kans steeds kleiner dat een individu intact, als één geheel, bewaard is gebleven. Vruchtkegels en zaden zijn redelijk goed te determineren, maar stukken schors, wortels of twijgen zijn veel moeilijker met zekerheid aan één soort toe te schrijven. Hierdoor is het mogelijk dat verschillende onderdelen van één plant aangeduid worden met verschillende genusnamen. Een bekend voorbeeld hiervan is een plant uit het Carboon waarvan stengels, loof, zaden, cupules ('napjes') en pollenproducerende organen beschreven werden, als respectievelijk *Lyginopteris*, *Sphenopteris*, *Lagenostoma*, *Calymmatotheca* en *Crossotheca*.

Voor de werkbaarheid is daarom overgegaan op zogenaamde *vormtaxa* of *vormgenera*. Hierin worden, op grond van uiterlijke kenmerken en niet op grond van verwantschap, soorten onderscheiden. Een bekend voorbeeld van een vormtaxon uit het Carboon is dat van schorsafdrukken die toegeschreven worden aan verschillende 'soorten' *Lepidodendron*.



Afb. 2. Haplo-diploïde levenscyclus: de diploïde sporofyt produceert haploïde sporen door meiose (reductiedeling). De sporen vormen de haploïde gametofyten waar haploïde gameten door mitose (celdeling) uit voortkomen. Door vereniging van deze gameten wordt een diploïde zygote gevormd, die uitgroeit tot een sporofyt.



Afb. 3. De geslachtsorganen van het levermos-genus *Marchantia*. De vrouwelijke archegonioforen (de vier parapluutjes met alleen baleinen) en mannelijke antheridioforen (parapluutjes). In het archegoniofoor vindt het diploïde stadium plaats.

## Groenwieren

Eén van de eerste planten die De Grote Stap ook echt gezet hebben, zijn mogelijk afkomstig van de familie van de groenwieren (*Chlorophyta*, afb. 1). Deze plantjes hebben waarschijnlijk aan de randen van estuaria of in droogvallende poelen geleefd. Zij zullen zich hebben moeten aanpassen aan hun notoir onbetrouwbare leefmilieu: het ene moment nat, het andere droog. Naarmate planten langer droog kwamen te staan, 'loonde' het zich aan deze condities aan te passen. Het was uitdrogen of afsterven.

De reden dat de groenwieren bij uitstek als 'moeder aller landplanten' aangemerkt worden, is de grote gelijkenis qua anatomie met de vaatplanten op het vasteland en de aanwezigheid van zogenaamde pre-adaptaties – aanpassingen van groenwieren in een nat milieu die de planten een voorsprong zouden hebben kunnen bezorgen in een droog milieu. Andere wieren (bruinwieren bijvoorbeeld) missen voor een belangrijk deel deze overeenkomsten in anatomie. Groenwieren bestaan nog steeds. Enkele soorten leven in ondiep, zoet water, en kunnen daardoor een hoge lichtintensiteit en tijdelijke uitdroging verdragen. Deze wieren hebben

dikwandige kiemcellen om ervoor te zorgen dat de kostbare kiemen in dit periodiek droogvallende milieu kunnen overleven. Het chlorofyl van de huidige landplanten is gelijk aan dat van de groenwieren. Bovendien hebben groenwieren een liggende groeiwijze met opgerichte delen (*heterotrichie*), en, net als landplanten, een haplo-diploïde levenscyclus (afb. 2). Dit wil zeggen dat er een afwisseling is tussen twee generaties, waarvan er één, de sporofyt, diploïd is (en dus het genenpakket van beide ouders bezit) en de ander haploïd (de gametofyt). De sporofyt vormt na reductiedeling haploïde sporen, terwijl de gametofyt geslachtscellen (gameten) vormt. De spore groeit uit tot gametofyt, de gameten verenigen zich met elkaar (bevruchting), waarna het versmeltingsproduct (de zygote) uitgroeit tot een sporofyt. Uit een groenwierzygote groeit bovendien, net als bij de huidige landplanten, een embryo dat, pas nadat er een zekere graad van ontwikkeling is bereikt, onafhankelijk van de moederplant wordt.

## Levermossen

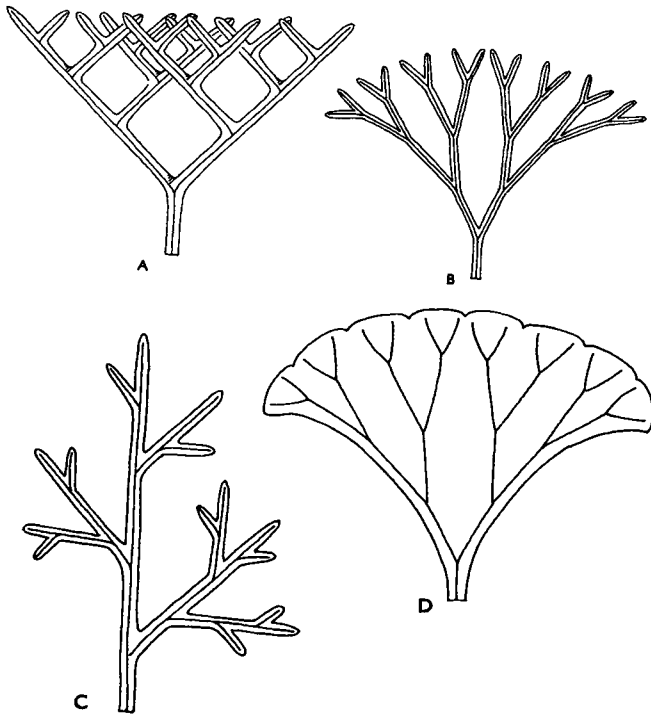
Ook de levermossen, Hepaticae, (afb. 3) kunnen waarschijnlijk tot de eerste pioniers gerekend worden. Hoewel er geen fossiele mossen uit het Siluur bekend zijn, is het toch waarschijnlijk dat deze in die periode ontstaan zijn. Nu nog vinden we deze planten met hun leerachtige 'bladeren' op vochtige, donkere standplaatsen. Eigenlijk is het woord 'blad' op levermossen niet van toepassing: de donkergroene *thallus* is het lichaam van één plant.

Dat levermossen van wieren afstammen is terug te vinden in de tweedimensionale bouw van dit thallus; de diktegroei ontbreekt nagenoeg. Het groene oppervlak dient voor de fotosynthese en om vocht en voeding uit de omgeving op te nemen. Ook dit hebben levermossen gemeen met wieren. Omdat levermossen vocht en voedingsstoffen uit het water opnemen is er geen noodzaak voor een wortelstelsel waardoor dit plaatsvindt. Mossen hebben net als wieren *rhizomorfen*: op wortels gelijkende organen die er alleen voor dienen om in de bodem verankerd te blijven (letterlijk: *rhizoom* = wortelstok, *morfos* = vorm).

Levermossen hebben een opzienbarende levenscyclus. Het meest opvallende deel van de generatiewisseling is de (haploïde) gametofyt. Deze bezit bladgroenkorrels. Levermossen zijn geen zonanbidders. Zij beschermen zich tegen uitdroging door een laag met olie gevulde cellen aan het oppervlak van de thallus met daarin op regelmatige afstanden geplaatste poriën.

Hoewel de mossen een zeer interessante onderafdeling van het plantenrijk vormen, beperk ik mij in dit artikel verder tot





Afb. 4. De zgn. teloom- of assentheorie: A. het driedimensionale vertakkingstelsel, B. door planatie komen de telomen in een plat vlak te liggen en ontstaat de dichotome vertakking, C. overtopping, D. macrofyll.

de vaatplanten (waar mossen niet toe behoren). Dit omdat het verschil met de levenscyclus van vaatplanten erg groot is: hier is immers het groene fotosynthetiserende deel de sporofyt. De evolutionaire lijn van de (lever)mossen is niet duidelijk. Zijn het rechtstreekse afstammelingen van de wieren? Sommige van de in totaal 9000 recente levermossoorten leven in zoet water. De meeste echter zijn echte landplanten en leven voornamelijk in de tropen, soms als *epifyt*

(planten die op andere planten leven, maar er geen voedsel aan onttrekken). Of zijn mossen misschien geëvolueerd vanuit een primitieve voorouder van de vaatplanten? Doordat mossen moeilijk fossiliseren, zijn deze vragen nog niet beantwoord.

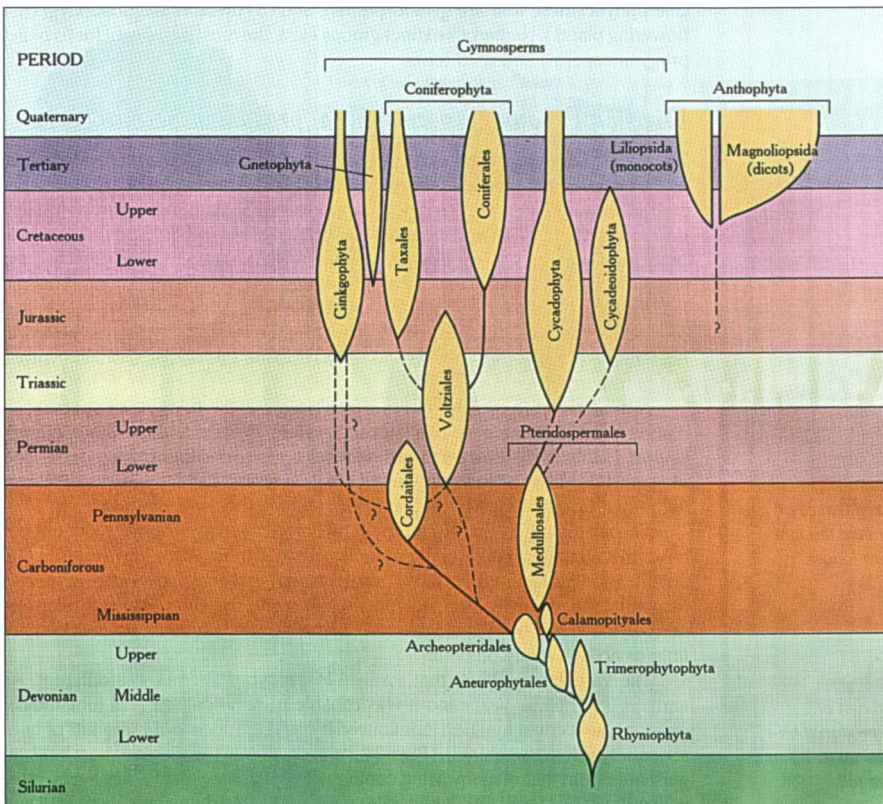
### Vaatplanten

Vaatplanten zijn planten met een duidelijke differentiatie: in het algemeen kunnen er aan de sporofyt een stengel en bladeren onderscheiden worden. De meeste vaatplanten bezitten nog een derde 'hoofdorgaan': de wortel. De evolutie van vertakte stengels is waarschijnlijk gegaan zoals afb. 4 A t/m D laten zien. Het uitgangspunt is een driedimensionaal vertakkingstelsel. De stengels (beter: *telomen*) komen in een plat vlak te liggen, de vertakking wordt *dichotoom*. Dichotomie wordt ook wel *vorkvertakking* genoemd: de teloom splitst zich in twee min of meer gelijke takken. Bij dichotome vertakkingen is dus geen sprake van hoofd- en zijassen. Hierdoor wordt het mogelijk dat de telomen met elkaar vergroeien. Door de vorming van weefsel zouden er zo bladeren met een vertakt nervensysteem kunnen ontstaan (de zgn. *macrophyllen*: macro = groot, fyllum = blad). Uit het dichotome vertakkingstelsel wordt *overtopping* mogelijk, waardoor er een hoofdas met zijassen ontstaat. Hiertussen zou dan weer weefsel kunnen groeien, waardoor er een 'blad' met hoofd- en zijnerf gevormd wordt.

### Het Siluur (afb. 5)

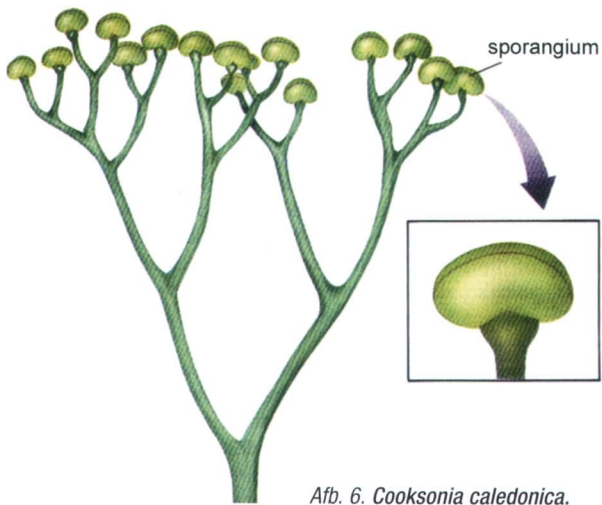
De oudste echte vaatplant stamt uit het Siluur (het Ludlow) en is *Cooksonia* genoemd, naar Isabel Cookson, een wetenschapper die deze fossiele planten uitgebreid heeft bestudeerd. *Cooksonia* is een 2 tot 3 cm hoog, dichotoom gevorkt buisje met aan het uiteinde *sporangia* (sporenkapsels) met daarin de sporen (afb. 6). Bladeren en 'echte' wortels ontbreken nog, maar toch wordt deze voorloper tot de vaatplanten gerekend.

Hoewel *Cooksonia* zeker primitief is te noemen, is het bouwplan toch al wezenlijk anders dan dat van de groenwieren (en dat van de levermossen!). De orde van de Rhyniales, waartoe *Cooksonia* behoort, kan worden beschouwd als de grondlegger van de vaatplanten. De Rhyniales zijn, net als het naamgevend genus uit het Devoon *Rhynia* (afb. 7), vernoemd naar een vindplaats in Schotland (bij het dorp Rhynie in Aberdeenshire). Hier worden goed geconserveerde fossielen gevonden in een fijnkorrelig kiezelgesteente dat Rhynie chert wordt genoemd. De gametofyten van de Rhyniales zijn nog onbekend, van de levenscyclus weet men dus weinig. Waarschijnlijk waren het kruidachtige planten, zeker was er al sprake van *heterotrichie*. De vertakkingen waren meestal dichotoom. Eén van de verschillen tussen de genera *Cooksonia* en *Rhynia* is de vorm van het sporangium. Bolvormig bij *Rhynia* en afgeplat bolvormig bij *Cooksonia*. Beide sprongen waarschijnlijk overlans open.

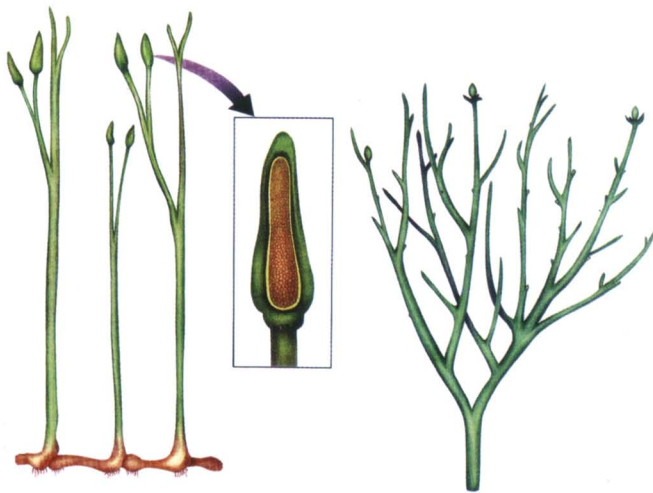


Bij vaatplanten is er sprake van een *stèle*: een efficiënt water- en voedingsstoffengeleidingssysteem waardoor water en voeding van de plaats van opname (de wortel) door de plant getransporteerd

Afb. 5. Mogelijke afstammingslijnen van zaadplanten.

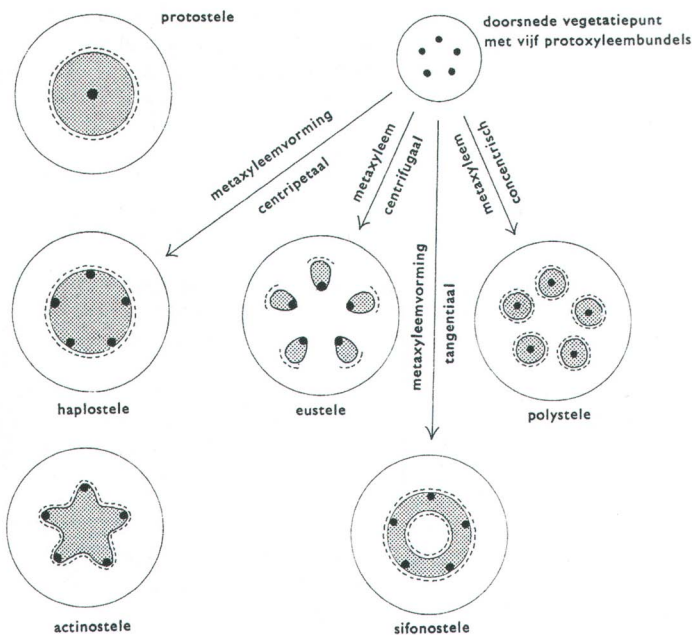


Afb. 6. *Cooksonia caledonica*.



Afb. 7. Reconstructietekening van (a) *Rhynia major* (links) en (b) *Rhynia gwynne-vaughanii* (rechts)

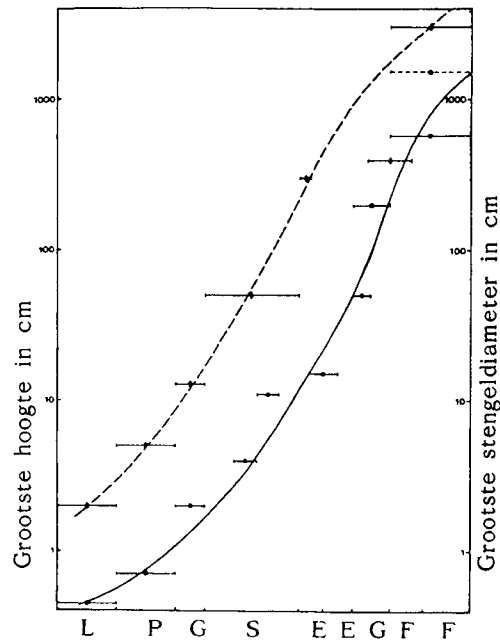
### Vaatplanten



Afb. 8. Steletypen. Zwarte punten: protoxyleem (eerstgevormde, kleincellige xylemelementen). Gearceerd: metaxyleem (later gevormde, grotere xylemelementen). Streeplijn: floëem (bastweefsel).

kan worden. Dit werd mogelijk doordat cellen met elkaar vergroeiden tot een vaatbundel. Een stele is een totaal aan vaatbundels. Deze kunnen op verschillende manieren gegroepeerd zijn (afb. 8).

Wanneer de verdamping in de bovengrondse delen te groot wordt, zou er een enorme zuigkracht ontstaan in de vaten, waardoor deze zouden kunnen inklappen. Om dit te vermijden en tegelijk toch celstrekking (groei) mogelijk te maken, werden de vaten verstevigd door ring- en/of spiraalvormige verdikkingen: het hout- of xyleem-weefsel dat de plant ook nog eens extra stevigheid verleende. Hierdoor werd een grotere lengtegroei mogelijk (afb. 9). De aanwezigheid van xyleem is typisch voor vaatplanten.



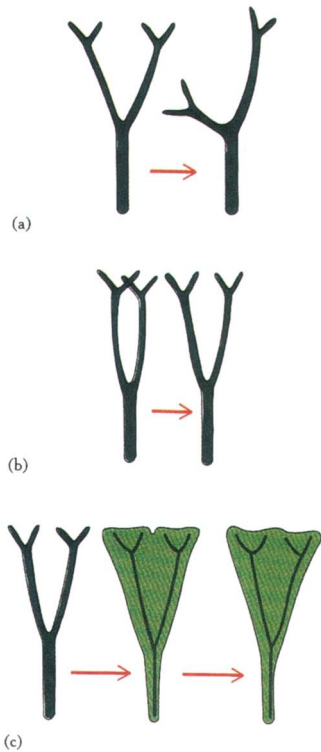
Afb. 9. Toename van afmetingen bij planten, van het Ludlow tot het Famennien. Onderbroken lijn: hoogte van de hoogst bekende plant. Volle lijn: stengeldiameter van de grootst bekende plant. In de loop van het Devoon nemen de afmetingen van planten exponentieel toe, waardoor landplanten van lage kruiden uitgroeien tot hoge bomen.

Een belangrijke stap in de evolutie van de landplanten was natuurlijk de vorming van blad (afb. 10). Het ligt voor de hand dat planten met bladeren, en daardoor met meer chlorofyl, voordeel zullen ondervinden. De ademhaling kan door openingen in het blad over een groter oppervlak plaatsvinden. Toch heeft het even geduurd voordat planten bladeren gingen ontwikkelen. Dit komt mede doordat een plant niet alleen de voordelen ondervindt van een bladstructuur, maar ook de nadelen. Door een vergroot bladoppervlak ligt uitdroging door zon en wind op de loer. Om dit tegen te gaan werd een wasachtige, luchtdichte laag aan de bovenzijde van het blad gevormd: de *cuticula*. Maar door zo'n luchtdichte laag kan geen ademhaling plaatsvinden. Het blad moest dus zo aangepast worden dat ademhaling wél mogelijk was, maar dat uitdroging tot een minimum beperkt bleef. Het antwoord waren de *stomata* (huidmondjes) aan de 'veilige' onderzijde van het blad. Deze stomata kunnen afgesloten worden door sluitcellen.

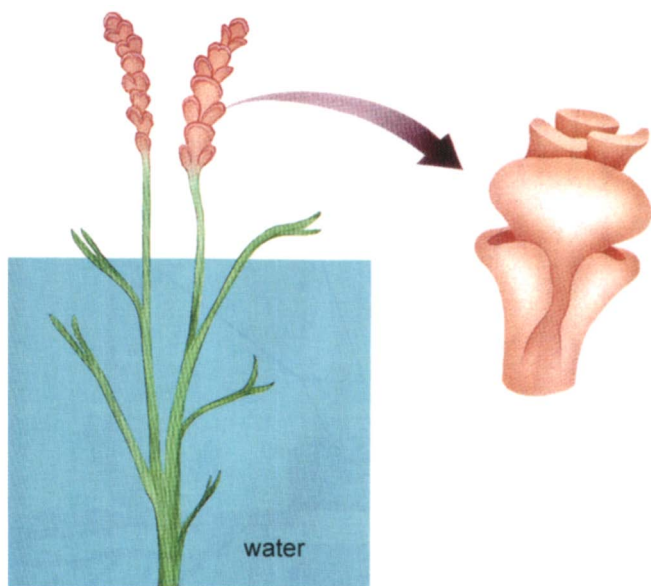
### Het Devoon

De eerste planten met bladachtige structuren stammen uit het Devoon. Het is dan ook niet verwonderlijk dat er in het Devoon een zeer snelle uitwaaiering van plantensoorten optrad. In de evolutie van landplanten tijdens het Siluur – Devoon worden zeven fasen onderscheiden:





Afb. 10. Het ontstaan van bladeren vanuit macrophyllen. Overtopping (a). De vertakking van de zijtakjes groeit in één vlak (= planatie, b). Tenslotte wordt tussen naast elkaar gelegen twijgjes een dun laagje chlorofyl-houdend celweefsel gevormd.



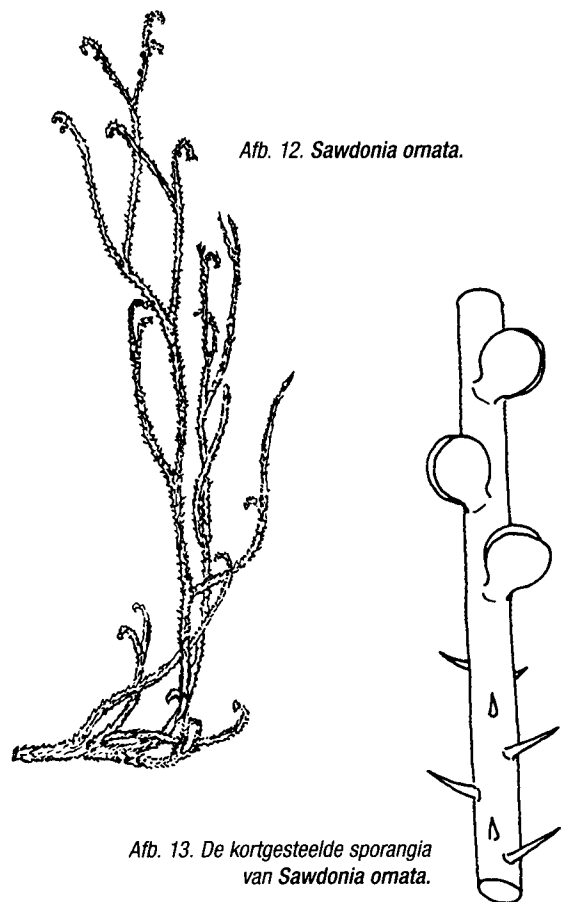
Afb. 11. *Zosterophyllum rhenanum* leek op *Rhynia*, maar had meerdere, eindstandige sporangia. Ook spleten de sporangia zich over de top open, en niet zijwaarts zoals bij *Rhynia*.

### I. Cooksonia Fase (Boven-Wenlock – Pridoli, Siluur)

De vegetatie bestond haast uitsluitend uit primitieve vaatplanten, die amper enkele centimeters hoog werden (zoals *Cooksonia* en *Rhynia*). Het voorkomen van deze primitieve landvegetatie beperkte zich tot vochtige, moerassige gebieden. De aarde zag er wellicht nog uit als een halfwoestijn. Het vegetatiedek was in elk geval discontinu.

### II. Zosterophyllum Fase (Lochkovien – Onder-Pragien, Devoon)

Deze fase verschilt van de vorige vooral door het massaal voorkomen van de Zosterophyllopsida. Binnen deze orde ontstonden een groot aantal uiterlijk nogal verschillende genera. Het naamgevend genus *Zosterophyllum* (afb. 11) had aan het uiteinde van de dichotome twijgen zijdelings gegroepede sporangia die verenigd waren in *strobili*



(aren). De sporangia sprongen door middel van twee kleppen aan de bovenkant open.

Bij een aantal genera uit de Zosterophyllopsida, zoals *Sawdonia* (afb. 12) waren de stengels bezet met doornachtige uitsteeksels die niet voorzien waren van vaatweefsel. De afgeplatte, bolvormige sporangia stonden op korte dikke steeltjes in losse, eindstandige aren (afb. 13). Deze planten worden beschouwd als de voorlopers van de wolfsklauwachtige planten, de Lycopodiopsida (*Lycopodium* = wolfsklauw, *opsida* = schijnen, gelijken). Zie afb. 17.

### III. Psilophiton Fase (Boven-Pragien – Emsien)

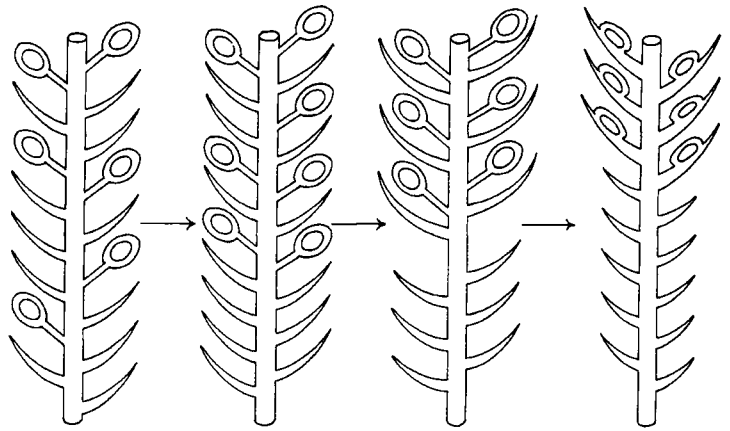
Het genus *Psilophyton*, dat zijn naam geeft aan deze fase, maakte deel uit van de orde Psilophytales, die evolueerden vanuit de Rhyniales. De Psilophytales worden onder andere gekenmerkt door ingewikkelder vertakkingen. Er kan een hoofdstengel met zijtakjes worden onderscheiden, de sporendoosjes (*sporangia*) waren eindstandig geplaatst op gespecialiseerde eindtakjes. Deze eindtakjes verschilden in opbouw van de andere, vegetatieve twijgen. Het genus *Psilophyton* was algemeen over de wereld verspreid. Ook de lengtegroei nam in deze Fase toe: de meeste planten werden tot een meter hoog. Eén genus uit de Psilophytales, *Pertica*, kon wel drie meter lang worden (afb. 14).

De Rhyniales waren nog niet verdwenen; een belangrijke vertegenwoordiger in de Psilophiton Fase was o.a. *Zosterophyllum*. In deze fase verschenen ook de Lycopodiopsida. De planten die tot deze orde behoren hebben gesteelde sporangia eindstandig aan de zijkant van de stengels, een strobilus dus. Wat Lycopodiopsida karakteriseert zijn de schub-, blad-, of stekelvormige aanhangsels langs de stiele, die *microphyllen* worden genoemd (*micro* = klein, *phyllum* = blad). Door deze microphyllen liepen vaten die in spiralen om de stengel heen geplaatst waren. De sporangia stonden (bijvoorbeeld bij het genus *Selaginella*) boven de eindstandige microphyllen in de 'bladoksels'. Ook was het mogelijk dat de sporangia op de bovenzijde van de microphyllen geplaatst waren (afb. 15).

De Lycopodiopsida worden gezien als de voorlopers van de echte wolfsklauwen. De gelijkenis tussen bijvoorbeeld het uitgestorven genus *Asteroxylon* (afb. 16) en het huidige



Afb. 14. *Pertica quadrifaria* had een hoofdtak met zijtakjes. De kleinste takjes hebben nog een dichotome vertakking.



Afb. 15. Hypothetische evolutionaire reeks, beginnend bij de tussen microfyllen geplaatste zijdelingse sporangia, en eindigend met een duidelijke strobilus van op bladeren geplaatste sporangia. De linker afbeelding is vergelijkbaar met de primitieve wolfsklauwachtige plant uit het Boven-Siluur (?) *Baragwanathia*, helemaal rechts is de huidige *Lycopodium* afgebeeld.

genus *Lycopodium* (wolfsklauw, afb. 17) is treffend.

Door de hoogteverschillen in de vegetatie in Fase III was er mogelijk al sprake van een gelaagde vegetatiestructuur: een kruidenlaag die bestond uit Rhyniales, daar bovenuit staken de Lycopodiopsida, die weer in hoogte werden overtroffen door de Psilophytales. Hierdoor ontstond een verdere specialisatie in standplaats: de zonninnende hoger reikende planten tegenover de schaduwinnende lager blijvende planten.

#### IV. Hyenia Fase (Eifelien)

Hoewel de oudere geslachten in deze vegetatiefase nog steeds floreerden, waren er twee veranderingen die zeer belangrijk zijn voor de evolutie van planten. Ten eerste verschenen de Polypodiopsida, waar het genus *Hyenia* deel van uitmaakt. Deze wordt beschouwd als de voorloper van de varens (*Polypodium* = eikvarens, *opsida* = schijnen, gelijken). *Hyenia* was een plant met heterotrichie; het opvallendste kenmerk waren de vertakte, driedimensionale (dus niet vlakke) steriele (onvruchtbare) en fertiele (vruchtbare) bladeren. Een algemeen verspreide, zeer op *Hyenia* gelijkende plant was *Calamophyton* (afb. 18).

Ook verschenen in de Hyenia Fase de eerste voorouders



Afb. 16. Microfyllen bij *Asteroxylon*. Doordat de microfyllen van de twijgen afstaan wordt het oppervlak dat licht kan vangen vergroot, waardoor de assimilatie kan toenemen.

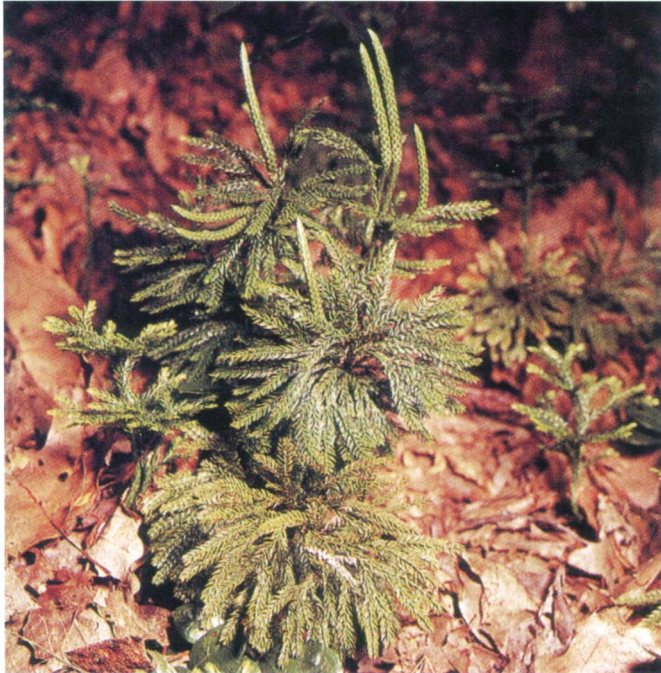
van de naaktzadigen: de Progymnospermopsida (*pro* = voor, *gymnospermae* = naaktzadigen, *opsida* = schijnen, gelijken). De planten die tot deze orde behoorden, hadden voor het eerst echt de zwaartekracht overwonnen. Hoge verticale lengtegroei van stengels is alleen mogelijk als de stengel ondersteund wordt. Dit gebeurt over het algemeen, zo ook bij de Progymnospermopsida, door diktegroei. Een andere belangrijke aanpassing die in de Hyenia Fase voet aan de grond kreeg, was de *heterosporie*: de kiem voor de ontwikkeling tot zaadplanten. Planten kunnen éénhuizig of tweehuizig zijn. Tweehuizige planten ontwikkelen mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen op dezelfde plant. Een éénhuizige gametofyt is mannelijk of vrouwelijk, en vormt dan ook of mannelijke, of vrouwelijke geslachtsorganen (resp. *antherida* en *archegonia*). Mannelijke en vrouwelijke éénhuizige gametofyten

van dezelfde soort vormen verschillende sporen. Zulke sporefyten noemt men *heterospor*. Meestal is de afmeting van de sporen het grootste verschilpunt: er worden of grote vrouwelijke sporen gevormd (*megasporen*) of kleine mannelijke sporen (*microsporen*). Planten waarvan de sporen alle even groot zijn noemt men *isospor*.

#### V. Svalbardia Fase (Givetien)

In dit stadium bloeiden de Progymnospermopsida verder op, met als belangrijke vertegenwoordiger de *Archaeopteris* (niet te verwarren met *Archaeopteryx*!). *Svalbardia* is synoniem voor *Archaeopteris* (afb. 19). *Archaeopteris* was een boom die zo'n zes meter hoog kon worden met vrij grote, veervormig samengestelde 'varen-achtige' bladeren. De Lycopodiopsida en Polypodiopsida waren in Fase V wijd verbreid.





Afb. 17. *Lycopodium obscurum* met 'kegels' (pijltjes).

## VI. Archaeopteris Fase (Frasnien – Onder-Famen-nien)

In dit stadium is *Archaeopteris* zo wijd verbreid over het Noordelijk Halfrond en in Australië, dat dit genus samen met andere progymnospermen waarschijnlijk uitgestrekte wouden heeft gevormd. De onderbegroeiing van deze wou-den werd o.a. gevormd door Lycopodiopsida en Polypodi-opsida. Uit deze bossen zijn zo'n vijftig genera bekend.

## VII. Rhacophyton Fase (Midden-Famennien – Tournaisien, Carboon)

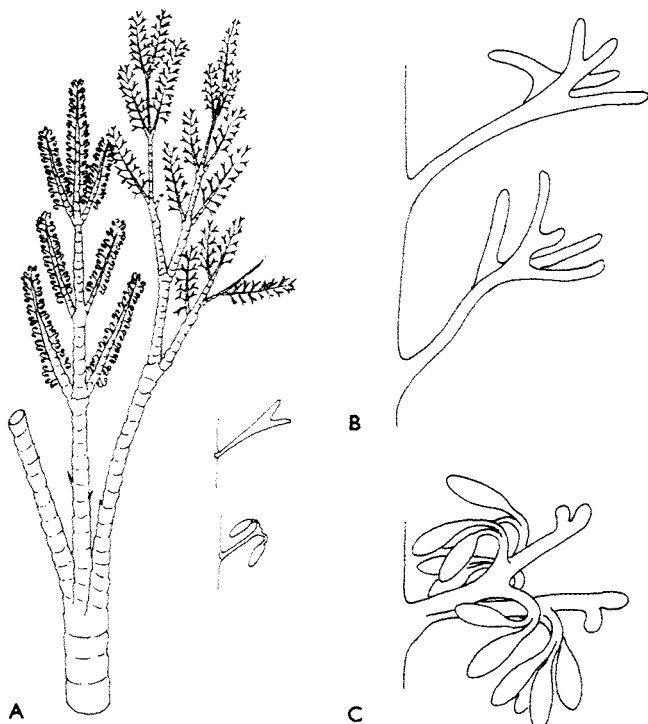
In deze fase nam de taxonomische diversiteit van de landplanten af; er zijn maar zo'n dertig genera bekend.



Afb. 19. Reconstructietekening van *Archaeopteris*, een 6 m hoog boompje.



Afb. 20. Reconstructietekening van een van de voorouders van de varens, *Rhacophyton ceratangium*. Van de spiraalvormige vertakkingen zijn sommige fertiel met sporangia, andere steriel. De fertiele takken zouden evolueren tot sporofyllen, de steriele in bladeren.

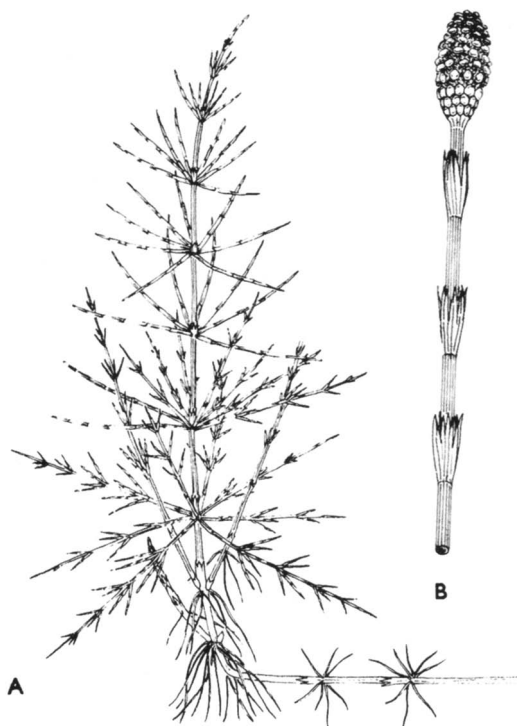


Afb. 18. Reconstructietekening van *Calamophyton*, met details van bladeren (A) en vertakte sporangioforen (B,C).

De Lycopodiopsida en Polypodiopsida maakten nog steeds een groot deel van de flora uit. *Rhacophyton* is te bestem-pelen tot een, weliswaar primitieve, maar echte varen (afb. 20). Het was een tot twee meter hoge, spiraalsgewijs vertakte plant, met fertiele en steriele twijgen (bij varens spreekt men in plaats van blaadjes van *pinnulae*, die geplaatst zijn aan een stengel, de *pinna*). Echte bladeren, *pinnulae*, had *Rhacophyton* niet.

Ook de eerste Equisetopsida (*Equisetum* = paardenstaart) verschenen. Het zijn planten met ondergrondse wortelstok-ken waaruit verticale stengels groeien. Deze stengels zijn overlangs gegroefd en meestal hol. De bladeren staan in kransen om de stele heen, en de sporangiën zijn gegroe-peerd in eindstandige, aarvormige strobili (afb. 21). Alle Equisetopsida zijn isospoor.

Nog een andere belangrijke, zeer succesvol gebleken plan-tengroep verschijnt in de Rhacophyton Fase: de Gymno-spermae. Hiermee wordt één van de belangrijkste stappen

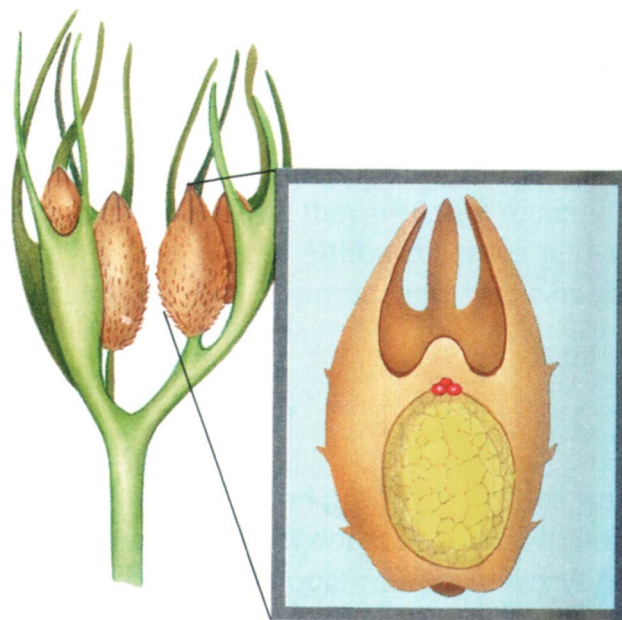


Afb. 21. De 'moderne' *Equisetum arvense*. Steriele stengel (A), fertiele stengel met strobilus (B).

in de evolutie van landplanten gezet: het ontstaan van zaadplanten. Tot dan toe waren alle planten waarschijnlijk sporenplanten (inclusief de Progymnospermopsidae). Binnen deze groep ontstond echter heterosporie, de eerste stap op weg naar de zaadplanten.

Een volgende stap naar de vorming van zaad werd gezet toen de specialisatie in de sporangiën zich verder ontwikkelde. Er ontstonden tweehuizige gametofyten doordat microsporen alleen nog in microsporangiën gevormd konden worden, en megasporen alleen nog in megasporangiën. De megasporangiën maakten vervolgens een ontwikkeling door tot ovulen (afb. 22). Ovulen, of eicellen, ontstonden doordat het aantal megasporen per sporangia teruggebracht werd tot slechts één. Ook werd er een beschermend omhulsel van weefsel rond het sporangium gevormd: het integument (afb. 23).

De microsporen ontwikkelden zich bij zaadplanten tot stuifmeelkorrels ('pollen'). Uit de bevruchte ovule ontstond (of beter: is) een zaadkorrel. De microspore diende daarvoor wel een aantal aanpassingen te ondergaan. Hij moest in staat zijn de ovule binnen te dringen om de eicel (de macrospore) te bevruchten.



Afb. 22. Het door samengegroeide telomen omgeven megasporangium van *Archaeosperma arnoldii*. Elk megasporangium droeg slechts één spoor, de andere drie degenereerden vroegtijdig. Het sporangium is omgeven door het integument, de deels aan elkaar vergroeide eindtwijgjes. Hierdoor ontstond boven het sporangium een windvrije pollenkamer, waar pollen kon neerdalen.

Eén van de eerste Gymnospermae was *Archeosperma arnoldii*. Tenslotte was de Rhacophyton Fase, de laatste fase van de Devoon-vegetatie, belangrijk door het verdwijnen van Zosterophyllopsida.

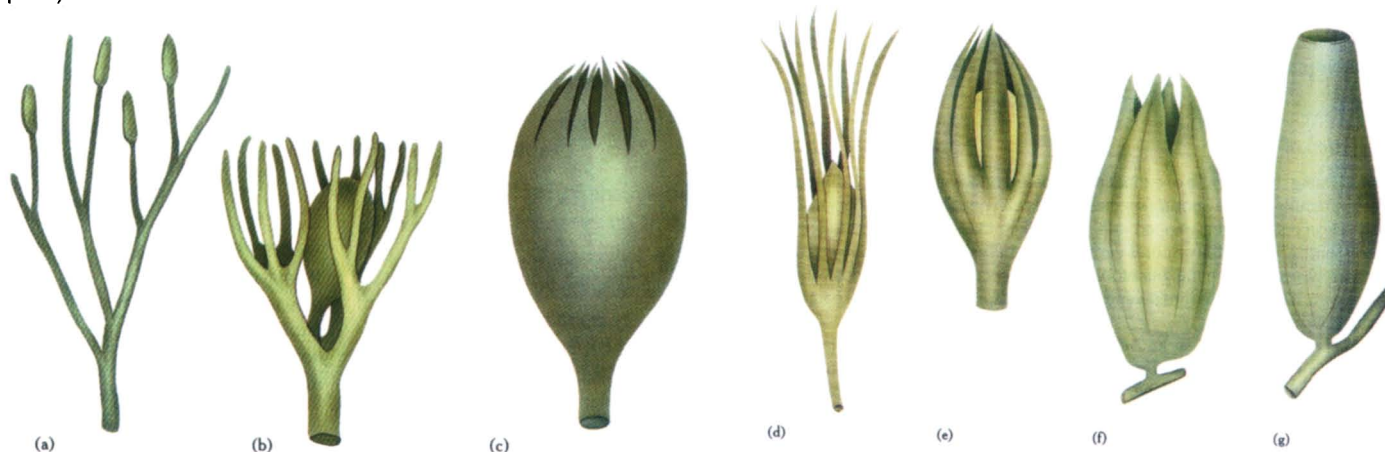
(wordt vervolgd)

#### Dank

Graag bedank ik Prof. Dr. J.F. Geys voor zijn kritische oog waarmee hij dit artikel heeft doorgenomen. Zijn correcties waren bijzonder waardevol.

#### Bronnen

Geys, J.F. De Geschiedenis van het Leven: deel 3 (Siluur 1989), deel 4 (Devoon 1991).  
Kalkman, C., 1972. Mossen en Vaatplanten. Bouw, levenscyclus en verwantschappen van de Cormophyta.  
J.D. Mauseth, J.D., 1991. Botany, An Introduction to Plant Biology.



Afb. 23. Hypothetische evolutionaire reeks, van telomen naar integument. In (a) zijn de sporangiën niet geclusterd en niet verbonden met de steriele telomen. (b) Eén megasporangium is omringd door steriele, vrijgroeïende telomen. (c) De steriele telomen zijn samengegroeïd aan de basis en vormen zo een beschermend omhulsel om het megasporangium. (d t/m g) Fossiel gevonden megasporangiën uit het Onder-Devoon die de voorgaande hypothese ondersteunen (d: *Genomosperma kidstoni*, e: *Genomosperma latens*, f: *Eurystoma angulare*, g: *Stamnostoma hyttense*).