

De verovering van de aarde

De evolutie van vaatplanten op het vasteland – Deel 2

door Huub Bruens *)

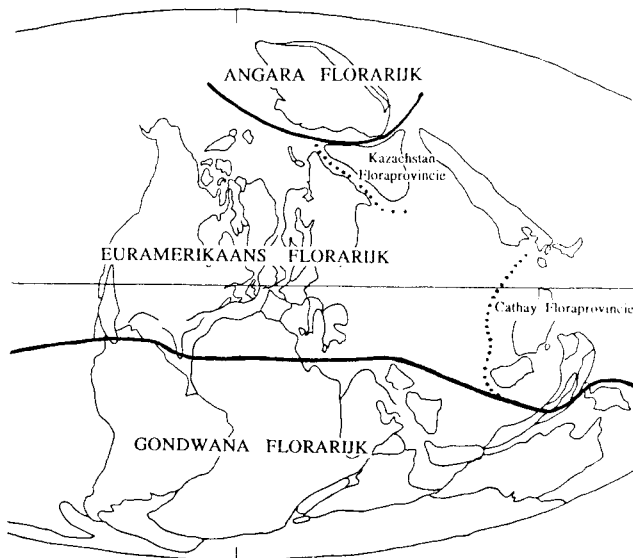
De overgang van Devoon naar Carboon

In het Devoon vond een zeer snelle en uitgebreide evolutie van landplanten plaats. Aan het einde van het Siluur bestond de vegetatie op het land nog voornamelijk uit centimeters hoge primitieve vaatplanten. Aan het einde van het Devoon waren, op de pas in het Krijt verschijnende bloemplanten na, alle huidige fyta in de flora al vertegenwoordigd!

De geschiedenis van de vegetatie is tot dat moment mondiaal; floristische verschillen van ver uit elkaar gelegen streken beperkten zich meestal tot genus- of soortniveau. Vele plantenfamilies waren over de hele wereld verspreid. Hogere landplanten kwamen vrijwel uitsluitend voor in de vochtige laaglanden, op de drogere, hooggelegen gebieden kon de Devoonflora nog niet aarden. In het Carboon zal dit allemaal veranderen.

Provincialiteit in het Carboon

Al in het Tournaisien is grofweg langs de klimaatzones een driedeling in florarijken te onderscheiden. Binnen een florarijk maakt de vegetatie een eigen evolutie door (afb. 1). Deze 'provincialiteit' zou tot het einde van het Perm steeds belangrijker worden.



Afb. 1. Plantengeografie van het Boven-Carboon.

Noord-Amerika, Europa, Marokko, Oekraïne, de Kaukasus, Anatolië, Centraal-Azië en China lagen in het Carboon grofweg langs de evenaar. De tropische tot subtropische vegetatie die in deze gebieden wordt onderscheiden, schaaft men onder de noemer 'Euramerikaans florarijk'. Binnen dit florarijk was China een uitzondering: het zat niet vast aan Pangea en de flora maakte hier een geheel eigen ontwikkeling door. Hierdoor wordt er binnen het Euramerikaans florarijk vanaf het Namurien een Cathay floraprovincie onderscheiden. De flora van deze provincie zal door de afgelegen ligging steeds verder gaan verschillen van die van de rest van de wereld.

Op het Zuidelijk Halfrond lag het Gondwana florarijk, net onder de 'tropengordel'. Het omvatte Zuid-Amerika, Afrika, Antarctica, Indië en Australië. In het Boven-Carboon zorgde een ijstijd op

Gondwana voor grote veranderingen in de vegetatiezones, en daardoor ook in de vegetatie.

Op een wat meer gematigde noorderbreedte lag het Angara florarijk, dat grote delen van Siberië omvatte. Intermediair tussen het Angara en het Euramerikaanse florarijk was de Kazachstan floraprovincie. Naarmate het Carboon vorderde ging deze floraprovincie steeds meer op het Angara florarijk lijken, en raakte steeds verder vervreemd van het Euramerikaanse florarijk. In het Stepha-nien ging de Kazachstan floraprovincie op in het Angara florarijk. Door de afgelegen ligging en het drogere, koudere klimaat had de Angara-flora een geheel eigen karakter. Vele hier voorkomende soorten kwamen nergens anders ter wereld voor. Hoewel het klimaat kouder was dan in het Euramerikaanse florarijk zijn er toch 10 cm dikke boomstammen van Lycopodiopsida gevonden op plaatsen die zeer dicht bij de Noordpool lagen. De Noordpool zal dus vorstrijk geweest zijn. De taxonomische diversiteit van het Angara florarijk was over het algemeen echter veel kleiner dan bijvoorbeeld die van het Euramerikaanse florarijk.

In alle drie de rijken vond ecologische diversificatie plaats: vochtminnende planten in het laagland, droogteminnende planten hoger in de bergen.

In dit artikel wordt voornamelijk de Euramerikaanse flora behandeld.

Het Onder-Carboon

In het Euramerikaanse florarijk maakten de wolfsklauwachtige planten al in het Onder-Carboon (Tournaisien) een enorme bloei door. De wortels van de Lycopodiopsida waren aangepast aan een leven in stilstaand water: de wortels waren hol en voorzien van vele luchtkanalen, vergelijkbaar met huidige rietwortels. De wortels van deze planten worden ondergebracht in een *morfogenus*, het *Stigmaria*-type. Delen van planten die niet kenmerkend genoeg zijn om met zekerheid toegeschreven te kunnen worden aan één genus, worden op basis van uiterlijke overeenkomsten in een verzamelgroep geplaatst. Zo'n morfogenus (mv. *morfogenera*), ofwel vormgenus, is dus een puur kunstmatige indeling, door paleobotanici in het leven geroepen als werkbaar instrument. Vormgenera (en vormtaxa) hebben binnen de taxonomische systematiek dan ook geen betekenis.

De stigmariënen of worteldragers zijn kenmerkend voor alle Isoetales. De voet van de stam deelde zich op in vier takken, die zich elk nog eens of tweemaal in tweeën splitsen. Op deze stigmariënen waren de wortels spiraalsgewijs geplaatst.

De flora van het Onder-Carboon werd gedomineerd door planten die behoren tot de Orde Isoetales. Dit zijn wolfsklauwachtige planten die vernoemd zijn naar het biesvarentje *Isoetes*. In Nederland is de *Isoetes lacustris* (afb. 2) een zeldzame verschijning in, nu alleen nog, enkele Brabantse vennen. Naast *Isoetes* is er nog een recent genus dat tot de Orde van de Isoetales behoort: *Stylites*. De in Nederland voorkomende genera zijn alle geheel ondergedoken, kleine kruidachtige, wortelende waterplanten die weliswaar wisselende waterstanden aankunnen, maar het droge schuwen. Net als bij *Isoetes* zijn de bladeren en het wortelgestel ingeplant in een tot 'knol' gereduceerde stengel.

De fossiele Isoetales hadden *rhizoforen*: organen die functioneren als wortels, maar haarwortels missen en een andere houtweefselstructuur dan de wortels hebben. Isoetales hadden een echt

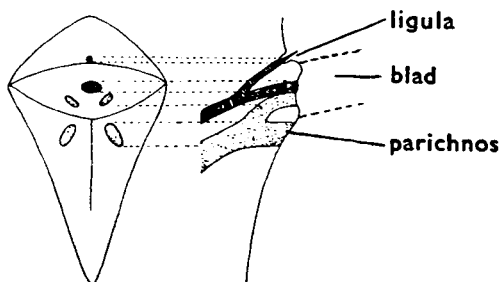
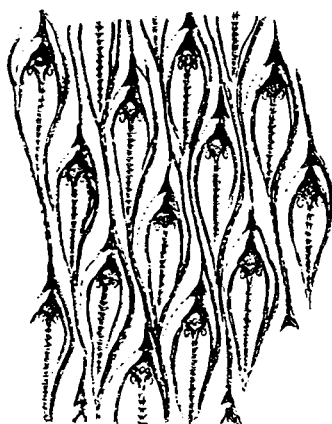
*) Het eerste deel van dit artikel verscheen in *Gea* 2007, nr. 1 (maart).



Afb. 2. *Isoetes lacustris*.

houten stam. De fertiele twijgen die de sporangia dragen waren gegroepeerd. Omdat men nog nooit een geheel compleet exemplaar gevonden heeft, is de reconstructie van de boomvormige Isoetales een schoolvoorbeeld van de problemen van paleobotanisten. Men vindt fossiel geïsoleerde fertiele en steriele twijgen, strobili, sporangiën, sporen, losse bladeren, wortels en stukken schors. Maar welke onderdelen tot welke soort behoren is raadselachtig. Een ander raadsel aan de Isoetales is het voorkomen van zgn. *ligulae*. Een ligula is een vliezige uitgroeiing op of

Afb. 3. Boven: Afdrukken van bladkussens op de stam van **Lepidodendron aculeatum**. Onder links: schematisch voor-aanzicht van een bladlitteken, onder rechts de doorsnede: ligula, bladlitteken en het **parichnos**, bundels weefsel die, naar men aanneemt, gediend hebben voor de zuurstofvoorziening.



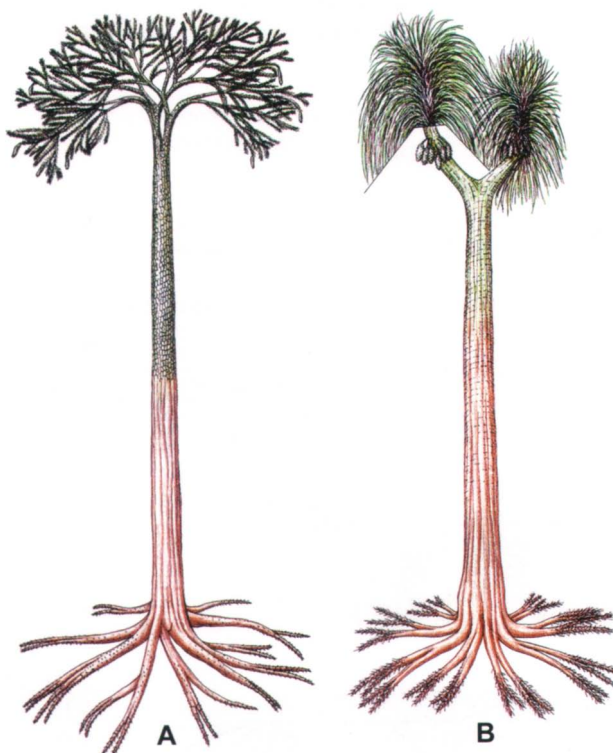
boven een blad (zie afb. 3). Naar de functie ervan kan men slechts raden: diende het om water te absorberen, of juist om overtollig water uit te scheiden? Ook de evolutionaire herkomst van dit ligula is nog onzeker.

Schubbomen en Zegelbomen

Een bekend genus binnen de Isoetales is *Lepidodendron* (afb. 4a). Van deze soort is de stam van het grootste exemplaar dat men fossiel heeft gevonden 35 meter lang, waarvan het vertakte deel takken van zes meter lang draagt. Aan deze takken zaten smalle, langwerpige, grasachtige bladeren tot één meter lang. Door deze fossiele vondst schat men dat *Lepidodendron* tot 54

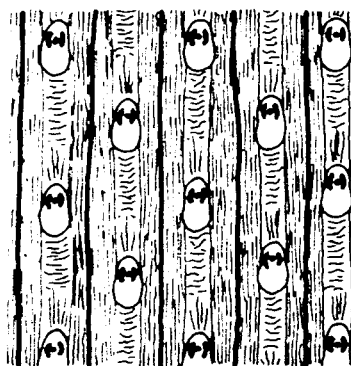
meter hoog kon worden en een diameter van 60 cm bereikte. Ook *Lepidodendron* had rhizoforen; deze konden tot 12 meter de bodem indringen en een dikte bereiken van meer dan een meter! De stam heeft het typische patroon van de schubbomen: door spiraalvormig geplaatste bladlittekens veroorzaakte, ruitvormige patronen (afb. 3). Boven het bladlitteken is een verzonken afdruk van een ligula terug te vinden. *Lepidodendron* was heterospor. De spiraalsgewijs geplaatste fertiele bladeren (*sporofyllen*) droegen elk één sporangium en waren gegroepeerd in duidelijke strobili. De sporofyllen bestonden uit micro- of megasporangiën.

Een ander bekend genus uit het Onder-Carboon is *Sigillaria*, de zegelboom. De met ronde tot zeshoekige bladkussens in verticale rijen ingeplante schorsfossielen zijn al in 1822 voor het eerst beschreven (afb. 5). Ook *Sigillaria* had ligulae. De zegelbomen



Afb. 4. *Lepidodendron* sp. (A) en *Sigillaria* sp. (B).

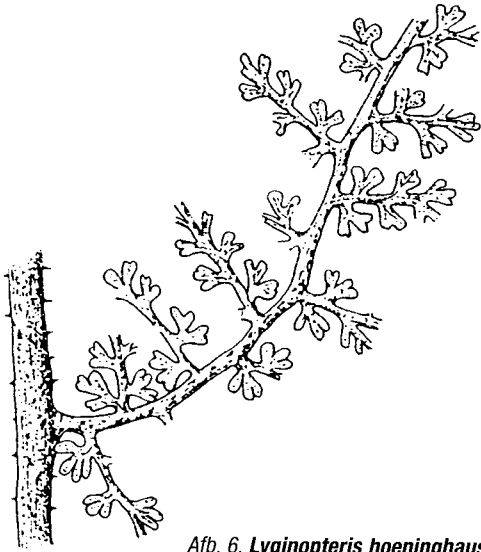
leken waarschijnlijk wel wat op schubbomen (afb. 4B). Net als *Lepidodendron* kon *Sigillaria* erg hoog en dik worden en de bomen hadden hetzelfde grasachtige loof. De rhizoforen van *Lepidodendron* en *Sigillaria* lijken zoveel op elkaar dat ze haast niet van elkaar zijn te onderscheiden. De rhizoforen van beide planten worden ondergebracht in het vormgenus *Stigmara*.



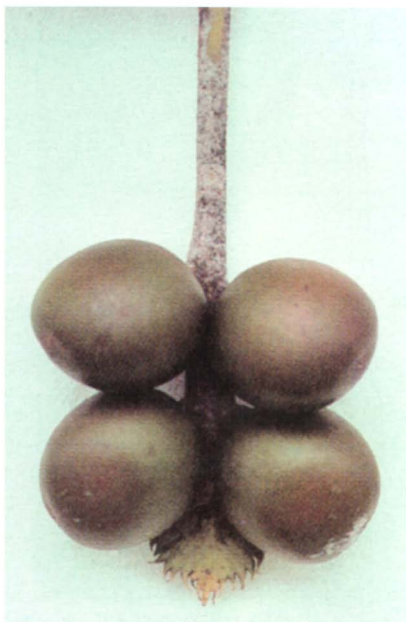
Afb. 5. Afdruk van de stam van *Sigillaria rugosa*, een soort met zeer brede groeven tussen de bladlittekens.

Zaadvarens

Ook de zaadvarens maakten onderdeel uit van de flora in het Onder-Carboon. De vele varenachtige bladeren die gevonden worden in het Onder-Carboon zijn alle van zaadvarens, zoals het genus *Lyginopteris* (afb. 6), een plant die waarschijnlijk meer

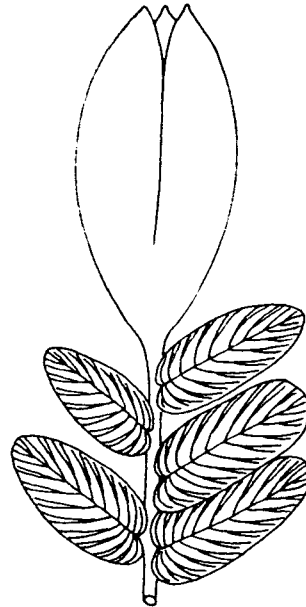


Afb. 6. *Lyginopteris hoeninghausi*.



Afb. 7. A. (boven) *Cycas revoluta* en B. (onder) megasporangiën van *Cycas circinnalis*

overeenkomst vertoonde met de moderne populaire kamerplant *cycas-palm* dan met de varens. *Lyginopteris* had namelijk ovules (zaden dus, net als de *cycas-palm* (afb. 7A en B) en geen sporen, zoals varens. Ook had *Lyginopteris* houtweefsel, waardoor de plant waarschijnlijk een stam van een meter of twee hoog had, met daarbovenop varenachtig blad. Doordat het houtweefsel niet erg stevig en compact was wordt er ook wel gedacht dat *Lyginopteris* een klimplant was.



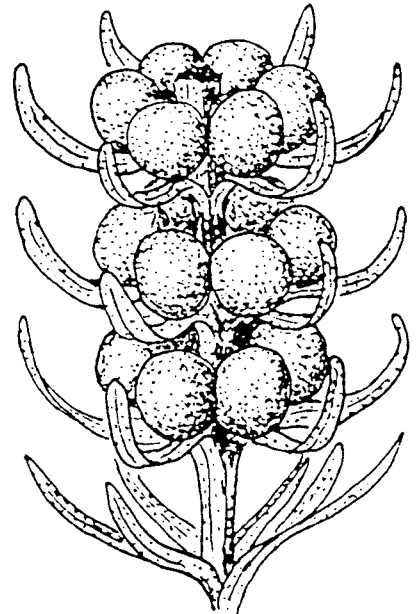
Afb. 8. Pinna van *Neuropteris sp.* met eindstandig zaad.

Een andere zaadvaren uit het Onder-Carboon was de *Neuropteris*, waarvan de naam voor een vormgenus is afgeleid. Dit vormgenus omvat gaafrandige blaadjes met een versmalde voet (afb. 8). Het is niet zo dat de zaadvarens een evolutionaire overgang zijn tussen varens en zaadplanten. Varens en zaadvarens delen geen directe gemeenschappelijke voorouder, en zijn uit totaal verschillende groepen ontstaan. Uiterlijk lijken varens en zaadvarens op elkaar, maar dat is te danken aan *convergente evolutie* (vergelijkbaar met bijvoorbeeld de vinnen van een haai en een dolfin).

Naast de zaadvarens zijn ook 'echte' varens bekend uit het Onder-Carboon; het voorkomen van deze planten duidt op zeer vochtige standplaatsen. Deze varens waren echter nog bladerloos en bestonden slechts uit twijgen (de zgn. *pinna*). Het zou tot het Boven-Carboon duren voordat de varenfamilie Zygopteridaceae bladeren ontwikkelde.

Paardenstaarten

Ook de Equisetopsida (paardenstaart-achtigen) waren in het Euramerikaanse florarijk aanwezig. Maar pas in het Viséen kwamen zij tot bloei. Binnen de Equisetopsida zijn twee vormgenera belangrijk. Zo is er het vormgenus *Bowmanites* voor geïsoleerde strobili (afb. 9), en het vormgenus *Sphenophyllum* voor vegetatieve stengels met kranen van wigvormige of diep ingesneden blaadjes (afb. 10). De vorm van de blaadjes is erg variabel (afb. 11). Eén soort kan verschillende blaadjes dragen, iets wat tegenwoordig ook bij veel klimplanten voorkomt en *heterophyllie* genoemd wordt. Zo heeft de bekende klimop, *Hedera helix*, smalle, kleine, 'pijlvormige' jonge bladeren op de jonge twijgen, grote drielobbege bladeren op de oudere twijgen en nagenoeg ronde, grote bladeren aan de (niet-hechtende!) eindstandig bloeiende twijgen. De planten uit het vormgenus *Sphenophyllum* worden vaak afge-



Afb. 9. *Bowmanites sp.* Twijg met strobili.

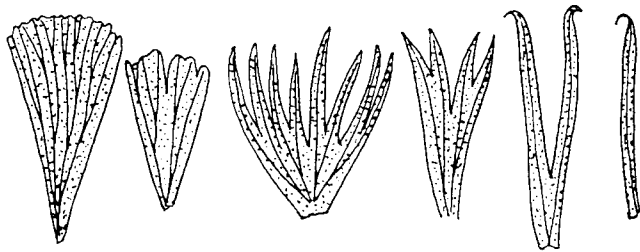


Afb. 10. *Sphenophyllum majus*.

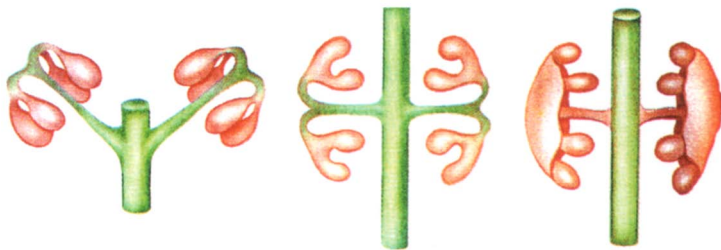
beeld als klimplanten met meterslange, maar zeer dunne (< 7 mm) stengels.

Opvallend bij de Equisetopsida is de plaatsing van de sporangia: niet ingeplant op bladvormige sporofyllen, maar aan gespecialiseerde steeltjes, de *sporangiophoren* (afb. 12). De voorloper van de bekende boomvormige paardenstaarten uit het Boven-Carboon is waarschijnlijk *Archeocalamites*. Dit was een plant van enkele meters hoog met een houten stengel, die waarschijnlijk gevuld was met merg. Nadat de planten afstierven verteerde het merg snel, waarna de holle stengel kon worden opgevuld met sediment. Dergelijke *steenkernen* laten duidelijk de overlangse groeven van de stele

zien. De naam van het vormgenus voor steenkernen van mergholten van de Equisetopsida was aanvankelijk *Calamites*. Later werd deze naam gegeven aan een genus uit de Equisetopsida (afb. 13).



Afb. 11. Heterophyllie bij *Sphenophyllum emarginatum*.



Afb. 12. Het ontstaan van sporangiophoren. Van vroege *Rhynia*-achtige planten uit het Siluur met eindstandige sporangiën (links), tot de kortgesteelde, zijstandig geplaatste sporangiophoren bij Equisetopsida.

Het Boven-Carboon

De vegetatie uit het Boven-Carboon en dan met name uit het Westfalen van het Euramerikaanse florarijk, staat model voor de afbeeldingen van de 'steenkoolbossen'. 'Het tropisch regenwoud stereotiep afschilderen als de vegetatievorm die de plantengroei in het Holoceen kenmerkt zou even misleidend zijn...' (citaat uit Geys, De geschiedenis van het leven deel 5b Carboon).

Op deze afbeeldingen zijn vaak dichte (zoetwater)moerasbossen weergegeven, die bestaan uit Isoetales (*Lepidodendron*, *Sigillaria*), Bowmaniales (*Sphenophyllum*), Equisetopsida (bijvoorbeeld de Calamitales met het genus *Calamites*) en zaadvarens zoals *Neuropteris*.

De bossen waren gesloten ecotopen die nauwelijks 'nieuwkomers' toelieten, doordat alle niches gevuld waren. Zo groeiden de met luchtwortels uitgeruste *Lepidodendron* op de natste de-

len, en *Sigillaria* en de zaadvarens op de droogste delen.

De Equisetopsida, en dan met name de Calamitales, weefden zich hier doorheen.

Calamites (afb 13) kon 10 meter hoog worden en 40 cm dik.

De stammen schoten op van een ondergrondse wortelstok. Deze verschilt qua anatomie weinig van de bovengrondse delen. Niet alle Calamitales echter waren bomen, er waren ook kleine kruidachtige planten en klim- en slingerplanten.

Een andere Orde binnen de Equisetopsida werd gevormd door de in het Carboon nog zeldzame Equisetales (echte paardenstaarten). De fossielen die zijn gevonden komen haast alle uit de Angara flora.

De Equisetales zouden in het Perm pas wereldwijd tot oetplooiing komen.

Varens

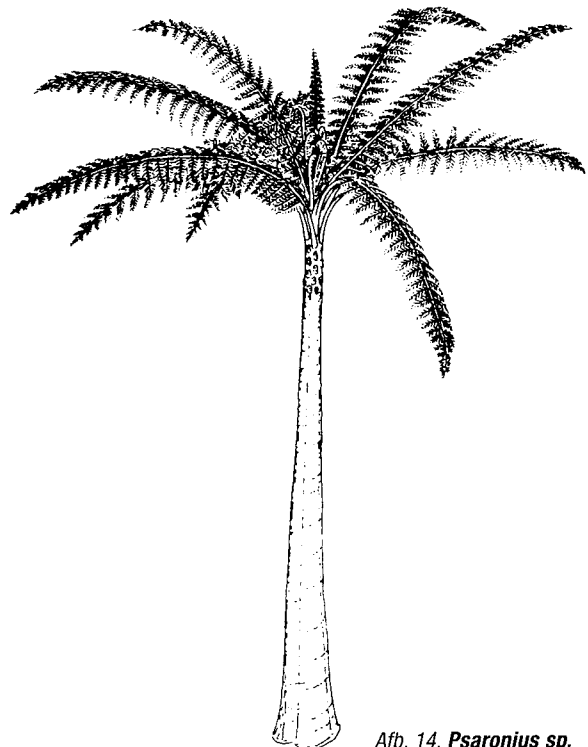
De oudste varens met bladeren behoren tot de familie van de Zygoteridaceae. Er zijn bladschijven te onderscheiden aan de vegetatieve stengels. De

fertiele stengels blijven bij de meeste geslachten kaal. Ook nog primitief waren de varens die behoorden tot de Orde Botryopteridales. Het waren kruidachtige planten met een horizontale wortelstok waaruit veervormig vertakte bladeren ontsproten.

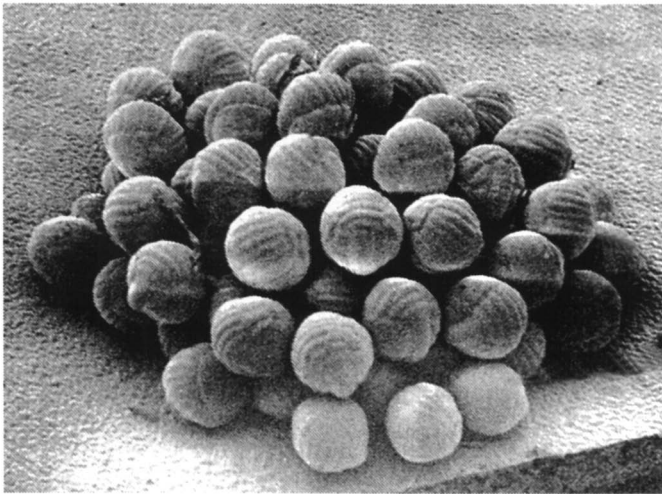
De sporangia zijn eindstandig geplaatst op vertakte stengels, of, bij sommige genera, aan de onderzijde van de bladeren geplaatst. Bij het geslacht *Psalixochlaena* was het laatste het geval. *Psalixochlaena* wordt, door de grote gelijkens met de recente Osmundaceae of koningsvarens, beschouwd als voorloper van deze familie die in het Perm opkwam.



Afb. 13. *Calamites* sp.: een boomvormige paardenstaartachtige.



Afb. 14. *Psaronius* sp.



Afb. 15. Een sorus is opgebouwd uit vele sporangia. Elk sporangium bevat vele sporen die losgelaten worden wanneer de huid (de *annulus*) rondom het sporangium opdroogt en openbarst.

Er waren in het Carboon ook boomvormige varens, die een hoogte tot zo'n drie meter konden bereiken. Deze boomvarens kenden in het Boven-Carboon een grote bloei. In de vochtige moerasbossen kwamen genera als *Psaronius* algemeen voor (afb. 14). Ook recent groeien nog zes genera boomvarens in tropische gebieden. Deze worden net als *Psaronius* tot de Orde Marattiales gerekend. De Marattiales hadden grote gesteelde bladeren met de sporangia in groepjes aan de onderzijde, net als veel 'moderne' varens. Zo'n groepje sporangia noemt men een *sorus*, (meervoud *sori*, afb. 15). Deze sori kunnen aan elkaar gegroeid zijn.

De één meter dikke stam van *Psaronius* was opgebouwd uit dicht opeen gepakte luchtwortels, en kon twee à drie meter hoog worden.

De levenscyclus van varens is wezenlijk anders dan die van mossen en zaadplanten. Het haploïde stadium is nog wel zichtbaar (hoewel nauwelijks met het blote oog), maar het diploïde stadium overheerst.

Zaadplanten

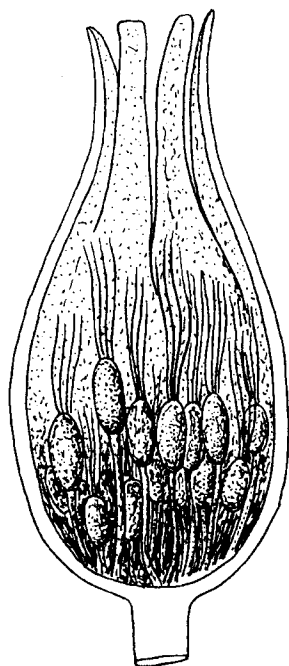
In de loop van het Carboon werden er bij enkele genera schutblaadjes om de zaden gevormd, de *cupulen*, die veel later bij de bedektzadige planten uit zullen groeien tot peulen, bolsters of vruchtvlees. Zaden die met een cupule worden omgeven heten vruchten (afb. 16).

Al vroeg in de evolutie van de zaadplanten worden drie groepen onderscheiden: de Cycadopsida, Ginkgoopsida en Coniferopsida (= Pinnopsida).

Cycadopsida en Ginkgoopsida

De meest primitieve echte zaadplanten behoren tot de Orde Lagenostomales, zoals bijvoorbeeld het eerder beschreven genus *Lyginopteris*. Ze behoren tot de Cycadopsida.

Bijzonder is dat van een aan *Lyginopteris* verwant genus, *Gnetopsis*-zaden zijn gevonden

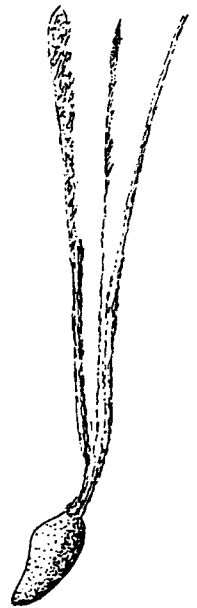


Afb. 16. *Calathospermum* sp.: cupula met zaden.

Afb. 17. Het gevleugelde zaad van *Gnetopsis* sp.

met twee lange pluizen eraan. Deze zaden waren waarschijnlijk zo aangepast om door de wind verspreid te kunnen worden (afb. 17). De Cycadopsida hadden hun hoogtepunt in het Westfalien, en hoewel ze zeldzamer werden in het Perm neemt men toch aan dat de huidige cycas-palm (die dus helemaal geen palm is) hier direct van afstamt.

Een groep planten die vooral in het Mesozoïcum van belang zou worden zijn de Ginkgoopsida. De fossiele Ginkgoopsida vertonen een grote diversiteit in bouw. Er werden vele genera, en binnen de genera vele soorten onderscheiden. De huidige Ginkgofamilie is gereduceerd tot slechts één genus met één soort: *Ginkgo biloba*.

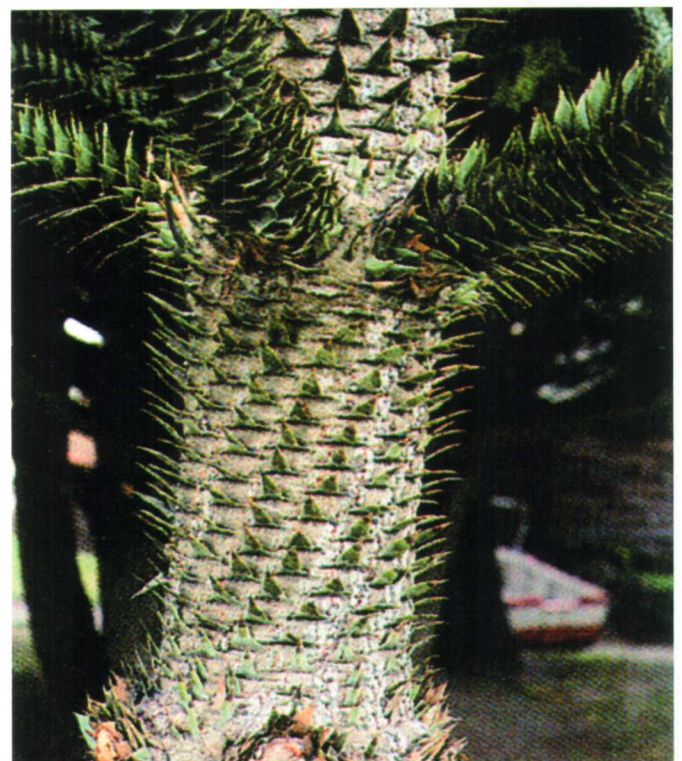


Coniferopsida

In tegenstelling tot de Cycadopsida en Ginkgoopsida zijn de Coniferopsida in huidige flora's wijd verbreid, met zo'n 50 genera en 550 soorten.

De fossiele Coniferopsida worden in drie orden onderverdeeld, die alledrie worden gekenmerkt door eenvoudige naald-, schub- of waaivormige bladeren en zaden die gegroepeerd zijn in kegels. De bladeren zijn parallelnervig. Eén Orde uit de Coniferopsida, de Coniferales, bevat een suborde (de Voltziales) waaruit alle huidige coniferen zijn ontstaan. De Walchiaceae, een familie uit deze suborde, was de belangrijkste familie uit de Coniferopsida van het Boven-Carboon. De bladeren van de Walchiaceae waren schub- of naaldvormig, en waren in dichte spiralen geplaatst op alle twijgen. Zodoende lijken ze wel wat op de hedendaagse apenbroodboom of slangenden, de Chileense *Araucaria araucana* (afb. 18).

Eén van de redenen dat fossielen van zaadplanten minder algemeen teruggevonden worden dan bijvoorbeeld die van de wolfs-



Afb. 18. De bladeren van *Araucaria araucana* blijven vele jaren aan de boom, zelfs als de stam verhout.

klauwachtigen heeft te maken met de standplaats. Wolfsklauwachtigen groeiden in of bij moerassen, waardoor het fossilisatiepotentieel na afsterven groot was. De zaadplanten groeiden waarschijnlijk vooral in de hoger gelegen droge berggebieden, waar de kans op fossiliseren vele malen kleiner is.

Overgang Carboon – Perm

Het Boven-Carboon eindigt met een drastische verandering in het wereldklimaat. Al tijdens het Westfalien waren er twee droge perioden, waardoor de vochtminnende moerasplanten, vooral de Lycopodiopsida, flinke tikken kregen. Aan het einde van de eerste droge periode van het Westfalien namen de aantallen Lycopodiopsida dramatisch af; hun plek werd vooral ingenomen door boomvarens.

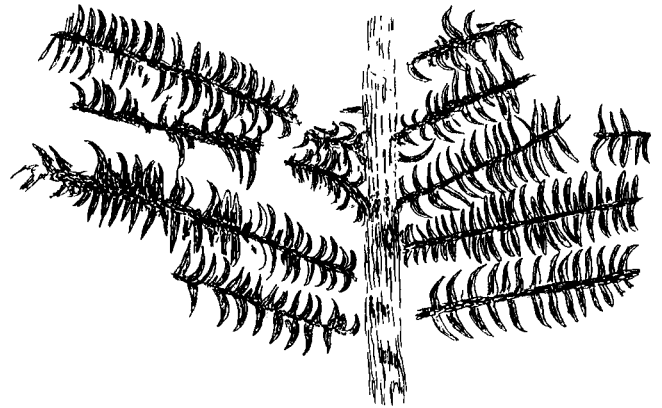


Maar op het einde van het Stephanien maakte een catastrofale wereldwijde droge periode voorgoed een einde aan de vochtige moerasbossen. Waarschijnlijk heeft minstens één genus, *Cordaites*, zich in de loop van het Stephanien aan de droogte aangepast door periodiek het blad af te stoten (afb. 19).

De meer droogteminnende vegetatie nam bezit van de opengevallen plekken en verhuisde van de bergen naar het laagland. Primitieve coniferen zoals *Walchia* domineerden de vegetatie (afb. 20).

Deze droge periode viel samen met een belangrijke ijstijd, waarvan sporen zijn teruggevonden in

Afb. 19. Een voorloper van de huidige coniferen: *Cordaites sp.*



Afb. 20. *Walchia germanica*, Autun, Onder-Perm.

o.a. Zuid-Afrika. Hierdoor verschoven de klimaatgordels, met als gevolg een toenemende verwoestijning rond de evenaar. Dit betekende het definitieve einde van de (sub)tropische moerasbossen.

In het Perm zette de mondiale verdroging door, waardoor landplanten gedwongen werden zich steeds verder aan de droogte aan te passen.

Bronnen

J.F. Geys, De Geschiedenis van het Leven: deel 3 (Siluur 1989), deel 4 (Devoon 1991), deel 5b Carboon (Vertebraten, Planten 1994), deel 6c Perm (Planten, P/T Crisis, Kupferschiefer 2000).
C. Kalkman, 1972, Mossen en Vaatplanten. Bouw, levenscyclus en verwantschappen van de Cormophyta.
J.D. Mauseth, 1991, Botany, An Introduction to Plant Biology.

Carboon	Pennsylvanien	Stephanien
		Westfalien
		Namurien
	Mississippien	Serpukhovien
		Viséen
		Tournaisien