



De groeiwijze van de kruidachtige paardenstaart *Sphenophyllum* uit het Laat-Carboon

HANS STEUR
 STEURH@XS4ALL.NL
 WWW.FOSSIELEPLANTEN.NL

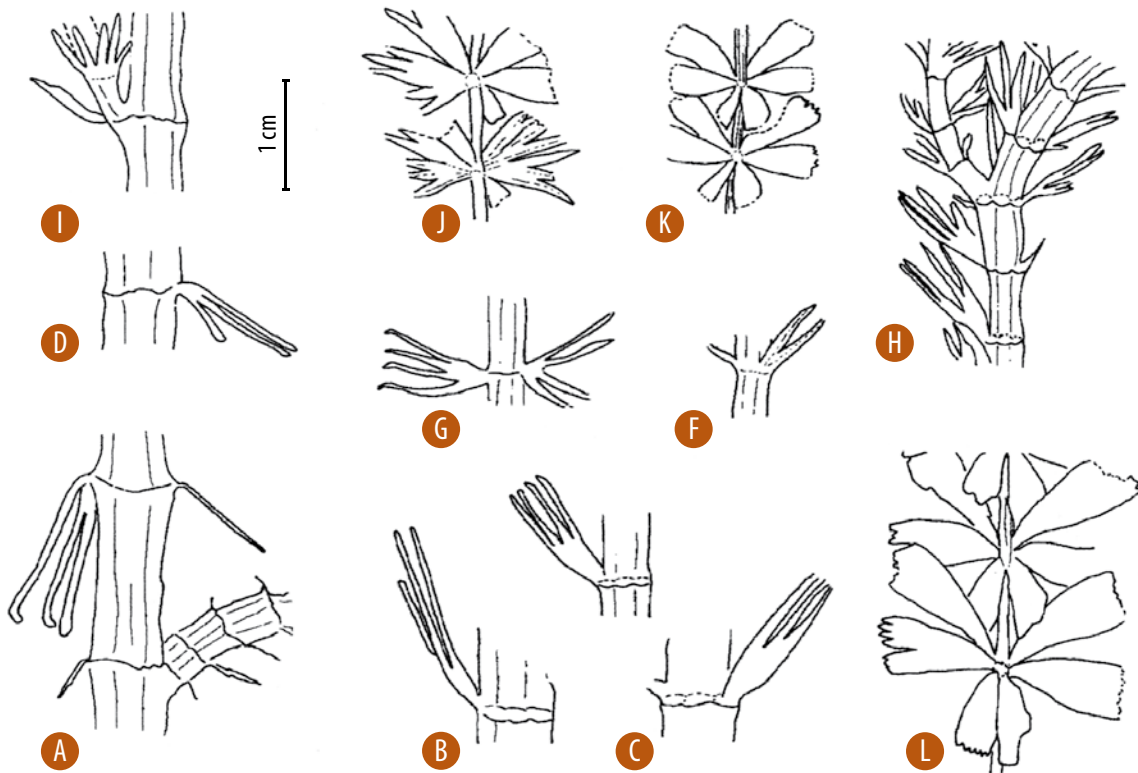
De paardenstaartachtigen zijn nu nog vertegenwoordigd door één enkel genus, *Equisetum*. Enkele soorten zijn wijd verbreid en berucht als hardnekkig onkruid. In het verleden was er veel meer diversiteit. De boomvormige paardenstaarten uit het Boven-Carboon zijn heel bekend. Bij de naam *Calamites* denk je vooral aan de geribde stammetjes, die (als bamboe) verdeeld zijn in knopen en leden. De *Calamites*-boom heeft nog veel meer fossielen opgeleverd, zoals de wortels (*Radicites*), bebladerde takjes (*Annularia* en *Asterophyllites*) en sporenaren. Er worden echter ook veel fossielen gevonden van kruidachtige paardenstaartachtigen waarbij het genus *Sphenophyllum* het meest voorkomende is. De blaadjes van deze planten zijn vaak wigvormig, wat de naam verklaart: sphe = wig en phyllon = blad. Maar er komen ook anders gevormde blaadjes voor, zoals verderop zal blijken. De blaadjes staan in kransen op de knopen van de stengels, zoals bij *Annularia* en *Asterophyllites*. Het aantal blaadjes per krans is meestal 6, maar kransen met 3 of 9 blaadjes komen ook voor. De drietaligheid hangt samen met de driehoekige vorm van de houtige kern van de stengels. Hierin onderscheidt *Sphenophyllum* zich van de recente en andere fossiele paardenstaartachtigen zoals *Calamites*, die allemaal holle stengels hebben. Bij de knopen is de stengel meestal wat verdikt.



AFBEELDING 1. | Bladkransje van *Sphenophyllum cuneifolium*. Ibbenbüren, Westfalen B. Hoogte foto 3 cm. AFBEELDING 2. | Bladkransje van *Sphenophyllum emarginatum*. Piesberg, Westfalen D. Hoogte foto 35 mm. AFBEELDING 3. | Bladkransjes van *Sphenophyllum oblongifolium*. Graissessac, Stephanien. Hoogte foto 4 cm.

De oudste *Sphenophyllum*-soorten zijn gevonden in afzettingen uit het Boven-Devoon. Hoogtepunt was in het Laat-Carboon en het Vroeg-Perm. In het Laat-Perm komen nog enkele soorten voor en aan het einde van dit tijdperk sterft het geslacht uit.

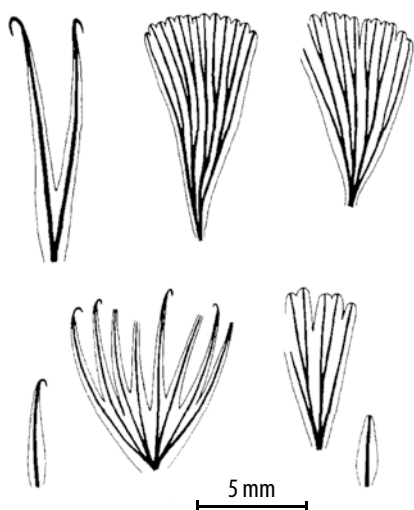
Er zijn veel soorten *Sphenophyllum* beschreven, maar ik zal me in dit artikel beperken tot het drietal waarvan ik de meeste exemplaren heb. Dat zijn *S. cuneifolium* en *S. emarginatum* uit het Westfalen (Piesberg en Ibbenbüren) en *S. oblongifolium* uit het Stephanien (Graissessac).



AFBEELDING 4. | De verschillende bladtypes van *Sphenophyllum oblongifolium*. A-D. diep-ingesneden blaadjes aan de a1-as. Soms teruggebogen. E-H. Ook diep-ingesneden, maar kortere blaadjes aan a1- of a2-assen. I. Basis van een afgetakte a2-as met een krans van korte blaadjes. J. a3-as met bredere, minder diep-ingesneden blaadjes. K-L. Eindtakjes (a4) met typisch trizygoïde bladkransjes. Uit Galtier & Daviero, 1999. Met toestemming van Chicago Press.



AFBEELDING 5. | Stam of a1-as van *Sphenophyllum* sp. Graissessac. Diameter van de as 1 cm.



AFBEELDING 6. | *Bladvormen van Sphenophyllum emarginatum. De haakvormig omgebogen blaadjes duiden op een klimfunctie. Naar Batenburg, 1977.*

Drie soorten

Deze drie soorten (en ook de meeste andere) hebben ongeveer dezelfde groeiwijze: ze vormen lange stengels die zich tot viermaal toe vertakken. Opvallend is dat deze stengels ondanks hun soms aanzienlijke lengte altijd relatief dun zijn en niet noemenswaardig in dikte toenemen. Daarom is het niet aannemelijk dat deze stengels zelfstandig rechtop konden staan. Vandaar dat aangenomen wordt dat deze planten leunden op andere vegetatie of de bodem bedekten. Er zijn ook aanwijzingen dat ze enigszins konden klimmen. Opvallend is ook dat de eindtakjes (meestal) wigvormige blaadjes hebben, terwijl de blaadjes aan lagere vertakkingen meestal lijnvormig zijn. De eindblaadjes worden verreweg het meest gevonden.

Zie de Afbeeldingen 1, 2 en 3. Alle drie soorten hebben meestal bladkransen van zes blaadjes. Vaak hebben de afzonderlijke blaadjes een insnijding in het midden.

S. cuneifolium (Afb. 1) heeft blaadjes, die allemaal ongeveer even groot zijn en die scherp getand zijn.

S. emarginatum (Afb. 2) heeft ook ongeveer even grote blaadjes, maar deze hebben stompe tanden, terwijl de inkepingen daartussen juist spits zijn. In veel gevallen echter zijn de tanden niet te zien en is de bladrand bijna recht.



AFBEELDING 7. | *a1-as en a2-as van Sphenophyllum oblongifolium met de karakteristieke diep-gedeelde blaadjes. Graissessac. Hoogte foto 10 cm.*

S. oblongifolium (Afb. 3) heeft trizygoïde bladkransen. Dat betekent dat zo'n krans tweezijdig symmetrisch is met drie paren blaadjes waarvan er één, duidelijk kleiner, paar naar beneden gericht is.

Heterophylie en vertakkingen

Sphenophyllum vertoont *heterophylie*. Dat wil zeggen dat één plant verschillende bladvormen heeft (Batenburg 1977). In het artikel van Galtier & Daviero (1999) over *S. oblongifolium* uit Graissessac staat een tekening van de diverse bladvormen die aan deze plant voorkomen (Afb. 4). Deze afbeelding is in grote lijnen ook geldig voor *S. cuneifolium* en *S. emarginatum* en voor de meeste andere soorten van dit geslacht. Alleen zijn daarbij de eindblaadjes en de afmetingen anders.

De achtereenvolgende vertakkingen worden wel aangeduid als a1-, a2-, a3- en a4-as, waarbij a4 het eindtakje is. De a1-as is de zijtak van de uit de grond komende 'stam', die overigens maar zelden gevonden wordt.





AFBEELDING 8. | *a3-as met zijtakken (a4-assen) van Sphenophyllum oblongifolium. Merk op dat de blaadjes aan de a3-as iets meer ingesneden zijn dan die van de a4-assen. Graissessac. Hoogte foto 25 cm. Foto H. Kerp. Opname met gepolariseerd licht.*

De zijtakken komen steeds uit een knoop en altijd met één tegelijk. Lang niet op iedere knoop zit een zijtak en er zit ook geen regelmaat in het verschijnen van de zijtakken. Ook de lengte van de *internodiën* (de segmenten tussen twee knopen) is erg verschillend. Wel is het eerste segment na een vertakking meestal kort. Op de eerste knoop van een vertakking zit vaak een krans van korte blaadjes.

De blaadjes aan de *a1-as* hebben diep-ingesneden lijnvormige lobben die bij *S. oblongifolium* wel 18 mm lang kunnen zijn. Soms zijn ze teruggebogen (Afb. 4 A-D).

De blaadjes van de *a2-as* zijn altijd diep-ingesneden en 5 – 10 mm lang (Afb. 4 E-H).

Aan de basis van een *a2-as* kan een krans van korte blaadjes zitten (Afb. 4 I).

De *a3-assen* hebben bredere en minder sterk ingesneden blaadjes (Afb. 4 J).

De *a4-assen* tenslotte hebben de kenmerkende trizygoïde blaadjes van *S. oblongifolium* (Afb. 4 K-L).

Voor *S. cuneifolium* en *S. emarginatum* geldt iets dergelijks, maar daarbij zijn de blaadjes van de eindvertakkingen anders en zijn de afmetingen kleiner. Bij *S. emarginatum* zijn diep ingesneden blaadjes met haakvormige uiteinden gevonden, wat er op wijst dat deze plant niet alleen leunde op andere planten maar ook kon klimmen. Zie Afbeelding 6. In mijn materiaal heb ik deze klimhaken niet kunnen vinden. Bij het onderzoek van Galtier & Daviero (1999) zijn ze ook niet gevonden bij *S. oblongifolium*, maar Barthel (1997) heeft ze wel beschreven. De haakjes zijn moeilijk te zien omdat ze meestal in het sediment zitten.

Afbeelding 7 is een voorbeeld van een *a1-as* van *S. oblongifolium* met



AFBEELDING 9. | *Sporenaren en eindtakje van Sphenophyllum oblongifolium. Graissessac. Hoogte foto 5 cm.*



AFBEELDING 10. | Sporenaren en een klein takje met blaadjes (midden) van *Sphenophyllum* sp.. De sporenaren en het bebladerde takje zitten aan elkaar vast. Piesberg. Hoogte foto 5 cm.



AFBEELDING 11. | Gedeeltelijke reconstructie van *Sphenophyllum emarginatum*. Let op de klimhaken aan de blaadjes. Uit Cleal & Thomas, 1994, naar Batenburg, 1977. Met toestemming van The Palaeontological Association.

zijtakken, die dus a2-assen zijn. De zeer diep ingesneden blaadjes zijn kenmerkend voor deze assen.

Afbeelding 8 toont een a3-as van *S. oblongifolium* met zijtakken, die dus a4-assen zijn. De bladkransen van de eindtakjes zijn typisch trizygoïde, terwijl de blaadjes van de a2-as wat dieper ingesneden zijn, maar niet zo diep als in Afbeelding 7.

Sporenaren

De sporenaren van *Sphenophyllum* zijn niet algemeen. Galtier & Daviero (1999) schrijven zelfs dat ze in hun (uitgebreide) verzameling slechts enkele, niet aangehechte aren hebben gevonden. Dat geldt ook voor mijn verzameling. In Afbeelding 9 zijn sporenaren te zien in gezelschap van takjes *S. oblongifolium*. Aangenomen mag worden dat deze bij elkaar horen.

Ook in de Piesberg zijn de vondsten van sporenaren summier. Afbeelding 10 toont een aantal aren van *Sphenophyllum* sp. die vastzitten aan een bebladerd takje.

Sporenaren van *Sphenophyllum* worden algemeen aangeduid als *Sphenophyllostachys* voor afdrukfossielen, maar voor anatomisch bewaard gebleven aren wordt ook de naam *Bowmanites* gebruikt. Er zijn veel soorten beschreven, waarbij sommige dik en compact zijn, terwijl andere, zoals die van onze soorten, slank en uitgerekt zijn. De planten van het genus *Sphenophyllum* zijn allemaal *isospoor*. Dat wil zeggen dat ze maar één soort sporen produceren.

De groeiwijze van *Sphenophyllum*

Sphenophyllum was waarschijnlijk een klimmende, leunende, kruipende plant. Hij kon een bodembedekker zijn. De dichte massa's takken en bladeren van één soort, zoals die vaak gevonden worden, wijzen daar op. Ook het feit dat stengels vaak dicht behaard zijn, duidt hier op. Dit laatste is echter alleen te zien in zeer goed bewaard gebleven materiaal. Anderzijds is het ook aannemelijk dat de plant zich enigszins verhief van de grond door over andere plantengroei of over zijn eigen soort heen te groeien. Dat hij ook een klimmer kon zijn, blijkt uit de haakvormig gebogen stengelblaadjes, zoals die bijvoorbeeld bij *S. emarginatum* zijn aangetroffen (Batenburg, 1977 en Afb. 11), maar ook bij de beide andere





AFBEELDING 12. | Eindtakje van *Sphenophyllum emarginatum*.
Piesberg. Hoogte foto 8 cm.

soorten. De groeiwijze van *Sphenophyllum* kan waarschijnlijk het best vergeleken worden met die van het moderne kleeftkruid. Net zoals braamstruiken heeft deze plant zeer lange dunne stengels die elkaar ondersteunen, wat resulteert in een min of meer struikachtige groeivorm. Het feit dat de bladkransen vaak samen met de assen in één vlak liggen, is een aanpassing om zoveel mogelijk licht op te vangen terwijl de plant op de bodem

of over andere vegetatie heen groeit. Ook de bijna rechte hoek waaronder de eindtakjes vaak uit de a3-assen komen, wijst op een overgroeijende leefwijze.

De heterophylie kan een aanpassing zijn aan deze wijze van groeien: de smalle blaadjes aan de lagere assen helpen bij de leunen en klimmen, de brede blaadjes aan de hogere assen zorgen voor de fotosynthese.

Dankwoord

Ik dank Prof. Hans Kerp van de Forschungsstelle für Paläobotanie van de Wilhelms Universität te Münster heel hartelijk voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel.

Verder wil ik Prof. Han van Konijnenburg van Naturalis danken voor het verschaffen van de nodige literatuur.

Ik dank ook Chicago Press en The Palaeontological Association voor de toestemming om resp. de Afbeeldingen 4 en 11 te gebruiken.

LITERATUUR

- Barthel, M., 1997. *Epidermal Structures of Sphenophylls*. Rev. *Palaeobot. Palynol.* 95: pp. 115-127.
- Batenburg L., 1977. *The Sphenophyllum species in the Carboniferous flora of Holz (Westphalian D, Saar Basin, Germany)*. Rev. *Palaeob. Pal.* 24: pp. 69-99.
- Batenburg L., 1981. *Contributions to the knowledge of Sphenophyllum*. Proefschrift, RU Utrecht. Van der Ley, Groningen.
- Galtier J. & V. Daviero, 1999. *Structure and Development of Sphenophyllum oblongifolium from the Upper Carboniferous of France*. *Int. J. Plant Sci.* 160(5), pp. 1021-1033.
- Cleal C.J. & B.A. Thomas, 1994. *Plant fossils of the British Coal Measures*. The Palaeontological Association, London.
- Taylor T.N., E.L. Taylor E.L. & M. Krings, 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants [2nd Ed]*. New York: Academic Press.

