



Stigmaria,

boomstompen en stukken stam:

*de onderste delen van wolfs-
klauwbomen in het Carboon*

HANS STEUR
STEURH@XS4ALL.NL

In de uitgestrekte moerassen van het Laat-Carboon groeide een uitbundige vegetatie van kruidachtige planten en bomen. Daarin domineerden de reusachtige, tot 45 m hoge, wolfsklauwbomen *Lepidodendron* en *Lepidophloios* alsmede *Sigillaria*, die 20 tot 25 m hoog werd. Naar schatting hebben zij zo'n 60 tot 90% van het plantaardig materiaal waaruit later steenkool gevormd werd, geleverd. Je vraagt je af hoe zulke woudreuzen bij stormen overeind hebben kunnen blijven in zo'n drassige omgeving.



Het klassieke antwoord op deze vraag is dat ze een uitgebreid, horizontaal groeiend wortelstelsel van een viertal, zich herhaaldelijk vorkvormig vertakkende assen hadden (Afb. 2). Toch blijf je twijfelen of dat wel voldoende was om de grote krachten van weer en wind te weerstaan.

Aan deze assen zaten in een spiraal gerangschikte wortelachtige aanhangsels, die ook wel *appendices* genoemd worden. Het zijn geen echte worteltjes omdat het zogenoemde wortelkapje, een kapvormige groep cellen die de groeitop beschermt, ontbreekt. Na verloop van tijd werden deze appendices afgestoten waarbij ze een karakteristiek rond litteken (*stigma*) op de as achterlieten (Afb. 1 en 3). Daarom hebben de fossielen van dit ondergrondse systeem de genusnaam *Stigmaria* gekregen. De meest voorkomende soort heet *Stigmaria ficoides*.

Aan littekens op het stuk in afbeelding 1 hebben ook appendices gezeten maar die zijn bewaard gebleven in het tegenstuk. Alleen de appendices die in het splitsvlak liggen, zijn te zien. Het is opmerkelijk dat de vele, vaak zeer verschillende, wolfsklauwbomen allemaal hetzelfde wortelsysteem hebben. Zo hebben *Lepidodendron* en *Lepidophloios*

stammen en/of zijtakken die vele malen vorkvormig vertakt zijn, terwijl de stammen van *Sigillaria* slechts hooguit tweemaal vertakt waren. En *Lepidodendron* had een echte kroon, terwijl de bladeren van *Sigillaria* slechts een soort reusachtige scheerkwast vormden.

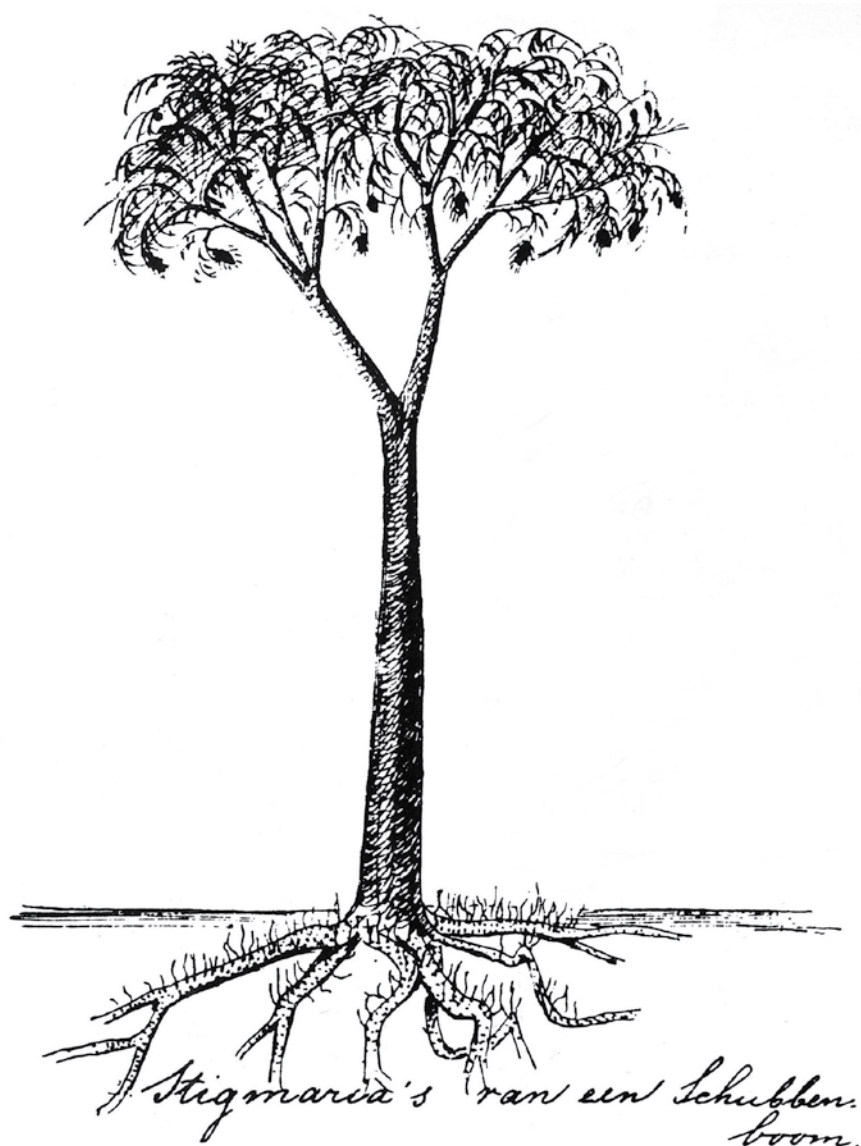
De appendices waren 5 – 10 mm dik en ze vertakten zich sporadisch, zoals uit platgedrukte afdrukfossielen is op te maken. Of de onderaardse assen echte wortels waren die vergelijkbaar zijn met die van huidige bomen, is discutabel. De appendices zijn namelijk spiraalvormig aan de assen vastgehecht, net zoals blaadjes. Dit wijst er op dat die splitsende assen in feite een soort aangepaste zijtakken waren en de worteltjes aangepaste blaadjes. Ook het feit dat ze na verloop van tijd afgestoten werden, is een eigenschap die ze met blaadjes gemeen hebben.

Habitat

De wolfsklauwbomen waren aangepast aan vochtige tot zeer natte bodems. Op plaatsen met een kleiige ondergrond kan het water niet wegsijpelen en zulke gebieden waren ideaal voor deze bomen. De bossen die zij vormden waren vaak heel eenvormig zonder noemenswaardige ondergroei. Alleen op wat drogere plekken in de vaak zeer uitgestrekte moerasbossen groeiden cordaïten en kruidachtige planten, zoals sphenophyllen en misschien varens.

Vele generaties van wolfsklauwbomen vormden dikke veenlagen, die door de druk van nieuwgevormde lagen samengeperst werden. Voor de veenvorming was noodzakelijk dat de bodemdaling gelijke tred hield met de vorming van nieuw veen. Als de bodemdaling sneller ging, verdrong het veen inclusief de levende vegetatie en werd het bedekt met een laag sediment van modder en/of zand. Verdere inkoling van het veen tot bruinkool, steenkool en antraciet gebeurde als gevolg van temperatuursverhoging. Het antracietstadium werd pas bereikt als de lagen op grote diepte belandden of als er magma omhoog kwam waardoor de temperatuur zeer hoog werd. Dit laatste kan bij de kolenlagen van de Piesberg het geval geweest zijn.

De stijfheid van de stammen van de wolfsklauwbomen zat vooral in de buitenste laag, die uit dikwandige



AFBEELDING 2. | Reconstructie van een boom van *Lepidodendron* met *Stigmaria*. Naar Heimans (1911): Uit ons Krijtland.



cellen bestond. Het houtaandeel in de stammen was maar gering, dit in tegenstelling tot de stammen van de huidige loof- en naaldbomen. Men neemt daarom aan dat de wolfsklauwbomen een korte levensduur hadden (10 à 15 jaar) en dat ze snel groeiden (en verteerden).

Stigmaria wordt vooral gevonden in de wortellaag: dat is de laag onder de kolenlaag.

De afbeeldingen 4 en 5 zijn van grote stukken *Stigmaria ficoides* uit de wortellaag waarbij de appendices die in het splijtvlak liggen te zien zijn.

Stigmaria ficoides komt over de hele wereld voor. Daarnaast zijn nog enkele andere soorten beschreven zoals *Stigmaria reticulata* die in afbeelding 6 is afgebeeld. Hoogstwaarschijnlijk zijn dit echter conserveringsvormen van *S. ficoides*.

Structuur

De inwendige structuur van de wortel-dragers is af te lezen uit afbeelding 7. Er is een centrale holte met daaromheen secundair hout, dat gevormd is door een eenzijdig cambium. Dat is een laag cellen die naar één kant, de binnenkant, hout vormt. En daaromheen zit een uit drie lagen bestaande schors. De anatomische bouw is in afdrukfossielen niet bewaard gebleven. In enkele verkiezelde *Stigmaria*'s is de structuur wel gefossiliseerd.

Dat is ook het geval in *coal balls*. Dat zijn in het turfstadium gevormde concreties van magnesium- of calciumcarbonaat waarin de plantenresten tot op celniveau zijn geconserveerd. Ze komen onder meer voor in Zuid-Limburg, België, Duitsland en Engeland (Lancashire/Yorkshire) en men heeft er met behulp van diverse technieken veel informatie uitgehaald. De afbeeldingen 8 en 9 zijn van preparaten die de universiteit van Groningen in 1922 in Engeland heeft aangekocht. Afbeelding 8 is een foto van het secundaire hout van een heel dunne as van *Stigmaria*. Het hout is verdeeld in sectoren door een aantal houtstralen, waarvan de cellen hier verdwenen zijn. Vergelijk ook afbeelding 7. Afbeelding 9 is een doorsnede van een zevental appendices. De smalle vaatbundeltjes daarvan zitten in de centrale holte.

Hoewel alle wolfsklauwbomen eenzelfde wortelsysteem hebben, is er

toch een klein verschil tussen bomen uit de *Sigillaria*-groep en de niet-*Sigillaria*-groep. Bij *Sigillaria* is het centrale vaatbundeltje verbonden met de schors, terwijl dat bij *Lepidodendron* en verwanten niet het geval is. Vergelijk de afbeeldingen 9 en 10. Dit verschil is alleen te zien in materiaal in coal balls en verkiezelde exemplaren.



AFBEELDING 3. | Afgesleten stukje *Stigmaria* van de Piesberg. Breedte van de foto 15 cm. Westfalen D. Foto: H. Steur.



AFBEELDING 4. | Groot blok uit de wortellaag met *Stigmaria* met aangehechte appendices. Piesberg, Westfalen D. Foto: H. Steur.



Hetherington *et al.* (2016) hebben de appendices onderzocht aan de hand van afdrukfossielen en een groot aantal coal balls uit Engeland en zijn daarbij tot verrassende resultaten gekomen.

Terwijl algemeen werd aangenomen dat de appendices zich slechts sporadisch vertakten, zagen zij dat ze zich wel tot viermaal konden splitsen. Ook bleken de appendices veel langer te zijn dan tot dan toe werd aangenomen: sommige werden wel 90 cm lang.

Een andere opvallende waarneming was dat de appendices bij ieder splitsing zo'n 25 % dunner werden en dat de dikte van het deel tussen twee splitsingen niet veranderde. Dat wordt mooi geïllustreerd in afbeelding 9 waarin de worteltjes (vrijwel) even dik zijn. Het zullen vertakkingen van eenzelfde worteltje zijn. De belangrijkste ontdekking is de aanwezigheid van wortelharen; die waren nog niet eerder waargenomen. Hiermee lijken ze nog meer op echte worteltjes. Deze wortelharen komen alleen voor aan de laatste paar vertakkingen, die

uitsluitend uit coal balls bekend zijn.

Op grond van het aantal splitsingen komen zij tot de conclusie dat er vijf- tot zesmaal zoveel appendices per lengte-eenheid waren als wanneer ze ongesplitst zouden zijn. De bomen hadden dus een zeer dicht netwerk van appendices waardoor ze heel goed in staat waren voedingsstoffen en water uit de bodem op te nemen. De *Stigmaria*-assen met er aan vastzittende appendices vormden een grote wortelplaat die zich tot 12 m van de stam kon uitstrekken. Daardoor waren de



AFBEELDING 5. | *Stigmaria met aangehechte appendices uit een wortellaag van de Piesberg, Westfalen D. Hoogte van de foto 35 cm. Foto: H. Steur.*



AFBEELDING 6. | *Stigmaria rugulosa* van Duisburg-Hamborn (D), Westfalen A. Breedte van de foto 7 cm.
Collectie en foto: A. Reinink.

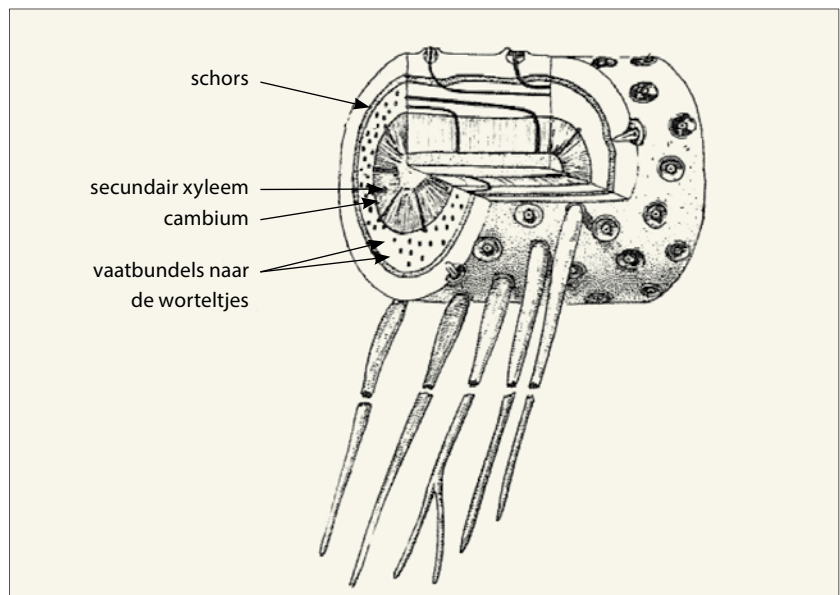
reuzenbomen toch goed verankerd in het moeras.

Daarbij komt dat de bomen dicht bij elkaar groeiden. Dat weet men onder meer door de vondst in 1887 van een fossiel 'woud' van boomstompen in het Victoriapark in Glasgow. De 11 stompen die daar in een voormalige groeve blootgelegd zijn, laten zien dat de bomen vrij dicht bij elkaar groeiden zodat de wortelplaten waarschijnlijk met elkaar vergroeid waren (Afb. 11 en 12).

Interessant is dat de enige nog levende verwant van *Sigillaria*, het geslacht *Isoetes* ofwel Biesvaren, appendices met dezelfde eigenschappen heeft: ze vertakken vier- à vijfmaal en bij iedere splitsing worden ze zo'n 25% dunner. Ook blijven ze tussen twee splitsingen even dik. Verder hebben ze net als de wolfsklauwbomen wortelharen.

Complete wortelstelsels

Min of meer complete *Stigmaria*-stelsels zijn er betrekkelijk weinig bewaard gebleven. Een bekend voorbeeld is dat van het museum

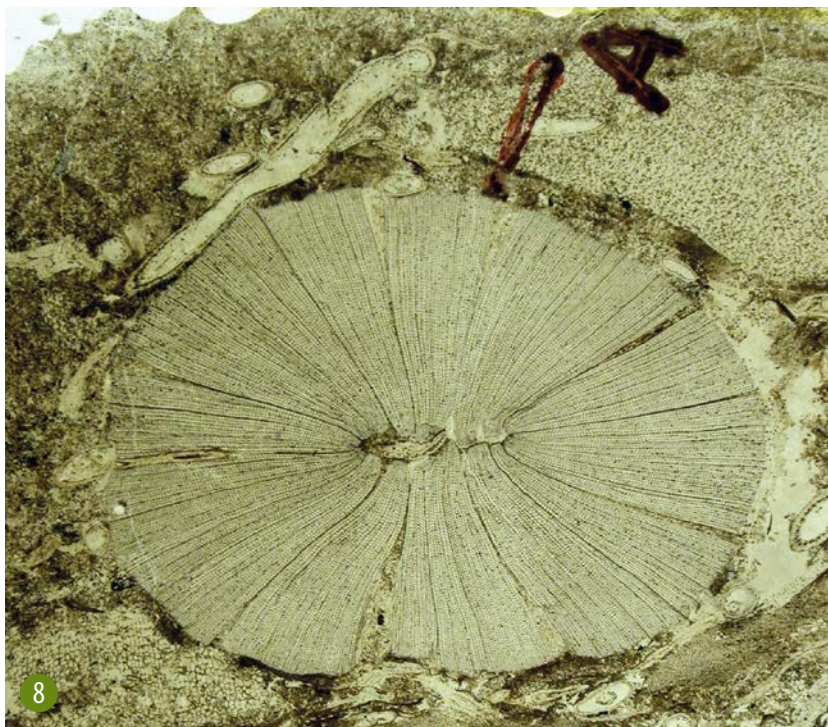


AFBEELDING 7. | Schema van de bouw van *Stigmaria*. Naar Stewart 1947.

Am Schölerberg in Osnabrück (Afb. 13). Het is in 1886 ontdekt in de Piesberg en in delen geborgen en later weer in elkaar gezet. De diameter van het stelsel is zo'n 10 m en het weegt drie ton.

Een zeer fraai wortelstelsel is (ook) in 1886 gevonden in een groeve in Clayton (Yorkshire) door Prof. Williamson. Deze heeft het op eigen kosten laten uitgraven en opstellen in het Manchester Museum (Afb. 14). De diameter





bedroeg oorspronkelijk 9 m maar wegens plaatsgebrek is deze in het museum tot 6 m beperkt.

Thomas & Seyfullah (2015) beschrijven een fossiel 'woud', gevonden in een groeve in Brymbo, Noord-Wales. Het gaat om twintig rechtopstaande stammen die tot 1,5 m in doorsnede en tot 2,5 m hoog zijn. Deze hebben echter geen bewaard gebleven *Stigmaria*. In een wat hoger gelegen laag is een tamelijk compleet wortelstelsel gevonden dat helemaal blootgelegd is en waaruit de auteurs conclusies konden trekken over de wijze waarop dit stelsel bewaard is gebleven. De 20 boomstompen die zonder *Stigmaria* geconserveerd zijn, zijn gevonden in een 2 m dikke laag schalie/kleisteel die naar boven toe overging in het iets minder fijnkorrelige siltsteel. De stam met de *Stigmaria* is gevonden in een zandsteenlaag. Het stelsel heeft een diameter van zo'n 5 m en de stam is 50 cm dik en 1,7 m hoog. Het wortelstelsel is helemaal uitgegraven om het te conserveren (Afb. 15). In dezelfde laag is een losse *Stigmaria*-as gevonden van 8 m lang.

Hoe ontstaat zo'n versteend 'woud'? Algemeen wordt aangenomen dat de weggrotende delen van stam en wortelstelsel worden opgevuld met sediment dat vervolgens verhardt. De vraag is echter hoe de vorm van de stam en de ondergrondse delen behouden blijven bij dat proces. Bij het

AFBEELDING 8. | *Secundair hout (xyleem) van een jonge Stigmaria met enkele doorsneden van appendices eromheen liggend. Het hout is in sectoren verdeeld door houtstralen waarvan de cellen hier verdwenen zijn. Breedte van de foto 2,8 cm. Coal ball uit Yorkshire, Boven-Carboon. Foto: H. Steur.*

AFBEELDING 9. | *Doorsneden van appendices van Stigmaria. In de centrale holte ligt het vaatbundeltje. Breedte van de foto 4,7 cm. Coal ball uit Yorkshire, Boven-Carboon. Foto: H. Steur.*

AFBEELDING 10. | *Doorsnede van een worteltje van Sigillaria. Het verschil met de appendices uit de niet-Sigillaria-groep is dat de vaatbundel verbonden is met de schors. Essen-Heisingen, Namurien C. Breedte van de foto 4 mm. Foto: H. Kerp.*

fossiel van Brymbo bleek aan de buitenkant een dun hard bruin laagje ijzeroxyhydroxyde ($\text{FeO}(\text{OH})$) te zitten. Dit mineraal wordt ook vaak op de bodem van meren en kreken gevonden en het ontstaat als ijzerhoudend water in contact komt met zuurstof in plantencellen. Dit laagje kan er voor zorgen dat de vorm van stam en Stigmaria intact blijft als het inwendige vergaat en wordt vervangen door sediment. De uiteinden van de wortelstelsels ontbreken bijna altijd, wat vrijwel zeker komt doordat die uit zachter materiaal bestonden en dus sneller vergaan.

Wellicht heeft dit proces zich ook bij sommige andere stelsels afgespeeld.

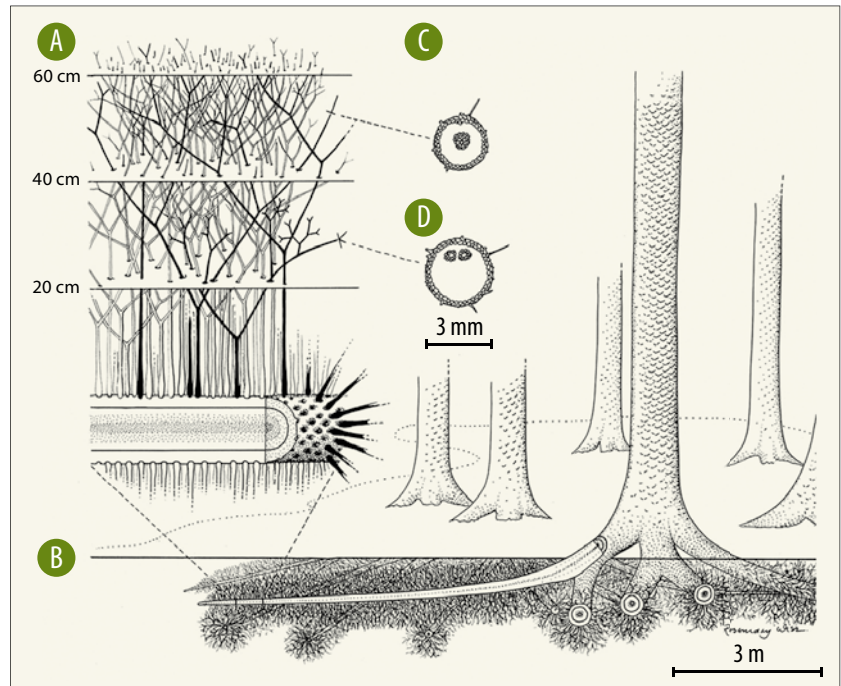
Joggins

Bij Joggins in Nova Scotia, in het noordoosten van Canada is het in elk geval anders gegaan. Al bijna twee eeuwen lang is de kust bij het plaatsje Joggins een bekende vindplaats van stammen en stompjes van Carbonische wolfsklauwbomen (Afb. 16). Door de getijdenverschillen tot 12 meter en door heftige stormen en regens brokkelen de kliffen aldaar geregeld af. Daarbij komen steeds nieuwe stamdelen tevoorschijn, die overigens in gemiddeld drie jaar weer door de erosie verdwijnen. Waar de plek vooral beroemd door geworden

is, is het feit dat in sommige van die stammen resten van Carbonische viervoeters gevonden zijn. De beroemdste daarvan is de *Hylonomus lyelli*, het oudste reptiel dat tot nu toe gevonden is.

Het 20 cm lange diertje is ontdekt door Dawson in 1852, en in 1860 door hem beschreven. Pas zo'n 100 jaar na de vondst werd bepaald dat het om een reptiel ging.

De beroemde geoloog Lyell heeft daar samen met Dawson verzameld.



AFBEELDING 11. | Reconstructie van het Stigmaria-systeem. A. Het netwerk van appendices, die wel tot 90 cm lang kunnen zijn. B. De wortelplaat en het woud. C. Appendix met wortelhaar en vaatbundeltje. D. Idem met splitsende vaatbundel. Uit Hetherington et al. (2016).



AFBEELDING 12. | Foto uit 1887 van The Fossil Grove, het versteende 'woud' van stompjes van wolfsklauwbomen in het Victoriapark te Glasgow. Tegenwoordig is het overdekt en te bezichtigen.





13



14



15

Door stijging en daling van de zeespiegel in het Laat-Carboon verdronken de moerassen van tijd tot tijd en werden ze weer opnieuw gevormd. De onderlopende gebieden werden door enorme modderstromen bedekt waarbij de aanwezige bossen werden ingebed in sediment. Dat de sedimentatie bij Joggins zeer snel ging, blijkt wel uit het feit dat de afzettingen van 900 meter in één miljoen jaar gevormd werden. Na korte tijd verhardde de modder zich die de onderste paar meter van de wolfsklauwbomen omsloot. Het zachte materiaal, waaruit de stammen grotendeels bestonden, rotte weg en zo ontstonden gaten in de grond. Men heeft steeds aangenomen dat dieren daar in vielen, doodgingen en bij een volgende modderstroom ingebed werden. Maar een nieuwe theorie stelt dat de dieren de holle stamgaten wellicht als schuil- of woonplek hebben gebruikt.

De kust van Joggins is in 2008 op de Werelderfgoedlijst geplaatst.

Waarschijnlijk is de vorming van fossiele 'wouden' in de meeste gevallen gegaan zoals bij Joggins, zij het in gematigder vorm, want verder zijn er geen plaatsen bekend waar fossiele dieren in de stammen zijn gevonden.

Tot slot

Coal balls, *Stigmaria*-stelsels en fossiele 'wouden' van boomstompen vertellen veel over de structuur en groeiwijze van de wolfsklauwbomen in het Carboon. De bomen stonden vrij dicht bij elkaar, met uitgebreide wortelplaten verankerd in de moerasige ondergrond. En hoewel er veel licht op de bodem viel, was er toch alleen op open, dikwijls hoger ge-

AFBEELDING 13. | Het wortelstelsel uit de Piesberg in het museum Am Schölerberg in Osnabrück. Diameter ongeveer 10 m. Foto: A. Leipner.

AFBEELDING 14. | *Stigmaria* in het Manchester Museum, afkomstig uit een groeve in Clayton. Foto: Manchester Museum/University of Manchester.

AFBEELDING 15. | Het *Stigmaria*-stelsel van Brymbo. Uit Thomas & Seyfullah (2015).



AFBEELDING 16. | De lagen uit het Carboon bij Joggins (Nova Scotia, Canada). Een groep excursiegangers kijkt naar een boomstomp in de afzetting. Joggins Fossil Institute. Foto: L. Nichol.

legen plekken ondergroei. Modderstromen, veroorzaakt door snellere bodemdaling of stijging van de zeespiegel, verwoestten het woud maar bedden de onderste delen van de stammen en de wortelstelsels in. In de verhardende sedimenten rotten de stammen en *Stigmaria*'s weg waardoor holten ontstonden die later opgevuld werden met nieuw sediment. Doordat er toch een discontinuïteit was tussen de afgietsels van de boomdelen en het omringende sediment, konden de vormen honderden miljoenen jaren blijven bestaan.

Dankwoord

Ik dank Prof. Hans Kerp van de Forschungsstelle für Paläobotanie van de Wilhelms Universität te Münster heel hartelijk zijn uitgebreide commentaar en aanvullingen op het ontwerp van dit artikel. Ik dank ook The Fossil Grove (Glasgow), Dr. Angelika Leipner, The Manchester Museum, Prof. Barry Thomas en Joggins Fossil Institute voor respectievelijk de afbeeldingen 12, 13, 14, 15 en 16.

LITERATUUR

- Calder, J.H., Gibling, M.R., Scott, A.C., Davies, S.J. & Herbert, B.L., 2006. *A fossil lycopsid forest succession in the classic Joggins section of Nova Scotia: paleoecology of a disturbance-prone Pennsylvanian wetland.* In: S.J. Greb & W.A. DiMichele (eds.), *Wetlands through time*, Geological Society of America Special Publication, vol. 399, pp. 169-194.
- Falcon-Lang, H.J., Gibling, M.R. & Grey M., 2010. *Classic localities explained, 4: Joggins, Nova Scotia.* *Geol. Today* 26(3), pp. 108-114.
- Hetherington, A.J., Berry, C.M. & Dolan, L., 2016. *Networks of highly branched stigmarian rootlets developed on the first giant trees.* *Proc. Natl. Acad. Sc. i USA*, 113(24), pp. 6695-6700.
- Stewart, W. A., 1947. *A comparative study of stigmarian appendages and Isoetes roots.* *Am. J. Bot.* 34(6), pp. 315-324.
- Taylor, T.N., Taylor E.L. & Krings, M., 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants* [2nd Ed]. New York: Academic Press.
- Thomas, B., 2016. *A Carboniferous Fossil Forest in North Wales: Problems and Potentials Associated with Developing and Conserving a 'Soft-Rock' Site.*, *Geoheritage*, vol. 8, issue 4, pp. 401-406.
- Thomas, B. & Seyfullah, L.J., 2015. *Stigmaria Brongniart: a new specimen from Duckmantian (Lower Pennsylvanian) Brymbo (Wrexham, North Wales) together with a review of known casts and how they were preserved.* *Geol. Mag.* 152(3), pp. 858-870.

