

Jaargang 23 nr. 3, winter 2010/2011

Thema Fossiele varens

VarenVaria

Tijdschrift van de Nederlandse Varenvereniging



Nederlandse
varenvereniging

Colofon

Bestuur

Voorzitter: Harry Roskam
voorzitter@varenvereniging.nl
Secretaris: Ben van Wierst
secretaris@varenvereniging.nl
Penningmeester: Dirk Ambachtsheer
penningmeester@varenvereniging.nl
Algemeen bestuurslid en webmaster:
Bert Vonk
web-master@varenvereniging.nl
Algemeen bestuurslid en eindredactie weblog:
Fons Slot
aslot@xs4all.nl
Algemeen bestuurslid en redactie VarenVaria:
Maarten Japink
redactie@varenvereniging.nl

Secretariaat

Ben van Wierst
Marquette 67
8219 AP Lelystad
0320 219449

Internet

<http://www.varenvereniging.nl>

Sporenbank

Rens Huibers
r.a.huibers@scarlet.nl
Bezoek de website voor een overzicht van de beschikbare sporen, de voorwaarden én zaaitips.

Contributie

De contributie bedraagt €20,- per jaar, over te maken op ING 210286 t.n.v. Nederlandse Varenvereniging te Eindhoven.
Voor buitenlandse leden binnen de EU:
IBAN: NL34INGB0000210286
BIC/SWIFT:INGBNL2A
Gedeelde kosten voor de overschrijving gebruiken.

Redactie VarenVaria

Maarten Japink
Mary Schilder

Kopij

In principe worden alle bijdragen van leden van de Nederlandse Varenvereniging geaccepteerd. Als richtlijn geldt een maximum van 2.000 woorden. De redactie behoudt zich het recht voor om artikelen in te korten. Foto's van minimaal 300 dpi aanleveren. Teksten en foto's kunnen worden verzonden naar: redactie@varenvereniging.nl.

Omslag

Neuropteris - fotografie: Gunnar Ries
(Bron: Wikimedia Commons)

VarenVaria

VarenVaria is het tijdschrift van de Nederlandse Varenvereniging. Het verschijnt driemaal per jaar en wordt kosteloos toegezonden aan alle leden.

In dit nummer

Verenigingsnieuws

Van de redactie.....2

Artikelen

De evolutie van de varens.....3
Hoe worden fossiele varens bestudeerd.....12

Van de redactie

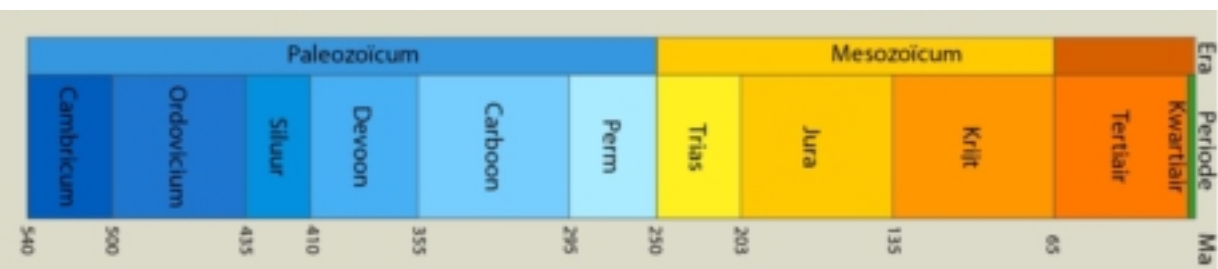
De redactie heeft deze keer een themanummer voor u samengesteld. Het staat geheel in het teken van fossiele varens. De artikelen zijn geschreven door Hans Steur en Tim Wolterbeek. Hans is 'levenslang' fossielenverzamelaar en heeft zich de afgelopen 20 jaar gespecialiseerd in fossiele planten. Voor Tim, student Geologie, zijn fossiele planten sinds 5-6 jaar een grote hobby. Beide zijn actief binnen de Nederlandse paleobotanische wereld.

Ik hoop dat u net zo van de informatie en de vele foto's geniet als wij hebben gedaan bij het samenstellen. Ik zeg 'wij', want ik wil Mary Schilder graag voorstellen als nieuw redactielid. Mary is sinds 2009 lid van onze vereniging en zeer betrokken bij de communicatie tussen de vereniging en de leden. De afgelopen twee VarenVaria-nummers heeft zij de teksten van commentaar voorzien en de eindredactie voor haar rekening genomen. Ze heeft daarnaast een bijdrage geleverd aan het tot stand komen van de website en is nog steeds betrokken bij de webredactie.

Alle goede bedoelingen ten spijt gaat er dan toch nog wel eens wat mis. De jaargangnummering is bij de restyling van VarenVaria onbedoeld verdwenen. Op het vorige nummer is de datering bij het drukken zelfs helemaal weggefallen. Om verwijzingen naar VarenVaria-artikelen gemakkelijker te maken, zal de volledige datering weer worden opgenomen. Verder treft u in dit nummer een sticker aan, waarmee u het vorige nummer van datering kunt voorzien.

Rest me nog u veel leesplezier toe te wensen.

Maarten Japink



De evolutie van de varens

De varens zijn een oude plantengroep die al ver voordat de bloemplanten hun intrede deden de landmassa's van onze planeet domineerden. Aan de hand van fossiele varenvondsten is de ontwikkeling van onze geliefde plantengroep tot de ons nu bekende soorten te reconstrueren. In een chronologisch overzicht wordt in dit artikel de ontwikkeling van de eerste landplanten via vroege varenachtigen tot en met de hedendaagse varens beschreven.

Ferns are an ancient group of plants that already dominated the land masses of our planet long before the flowering plants appeared. Based on fossil discoveries the development of our beloved group of plants can be reconstructed to the species we are familiar with today. In a chronological overview the development of the first land plants through early fern-like plants to the modern ferns are described in this article.

Farne sind eine uralte Gruppe von Pflanzen welche, schon lange bevor die Blütenpflanzen eingeführt wurden, die Landmassen der Erde dominierten. Basierend auf fossilen Farnentdeckungen ist die Entwicklung unserer geliebten Pflanzengruppe zu unseren bekannten Arten zu rekonstruieren. In einem chronologischen Überblick wird in diesem Artikel die Entwicklung von den ersten Landpflanzen durch frühzeitige Farnartigen bis uns bekannte Farne dargestellt.

Tekst en foto's (tenzij anders vermeld): Hans Steur (steurh@xs4all.nl)

Inleiding

Je kunt je leven lang bezig zijn met het bestuderen van varens. Je kunt je specialiseren in het determineren van soorten, in de geografische verspreiding, in het kweken, in het verzamelen van soorten, enz. Maar je kunt je ook verdiepen in de vraag: waar komen de varens vandaan? Anders gezegd: hoe zijn de varens in de loop der miljoenen jaren geworden zoals ze nu zijn?

Als 'levenslang' fossielenverzamelaar, die zich de laatste 20 jaar gespecialiseerd heeft in fossiele planten, wil ik daar graag iets over vertellen. Overigens zonder de pretentie te hebben het ultieme antwoord te kunnen geven.

Wat is een varen?

Het verschijnen van de varens is het best te vergelijken met een opdoemen uit de mist. Eerst zie je vormen die vagelijk aan varens doen denken en langzamerhand wordt het beeld scherper. En tenslotte weet je het zeker: dit is een echte varen. Maar, om dat te kunnen zeggen, zul je eerst een goede definitie van een varen moeten hebben. En dat is moeilijk genoeg.

Meestal wordt een varen omschreven als een sporenplant (cryptogaam) waarbij de sporangia zich uit het blad ontwikkelen. Voor recente varens is dit een bruikbare definitie. Voor fossiele varens is dat niet altijd het geval, omdat je bent aangewezen op de resten die toevallig bewaard zijn gebleven.

Andere kenmerken van varens kunnen zijn:

- de jonge blaadjes ontrollen zich (meestal),
- secundair hout ontbreekt (boomvarens hebben een andere manier om stammen te vormen dan naald- en loofbomen)
- de bladeren zijn meestal samengesteld (geveerd),
- er komen aphlebia's voor, blaadjes met een afwijkende vorm, die aan de basis van een veer zitten,
- uit de sporen ontwikkelen zich vrijstaande gametofyten (prothallia, voorkiem).

Volgens de nieuwste inzichten behoren ook de paardenstaarten (*Equisetum*) en *Psilotum* tot de varens. In dit artikel worden zij niet meegenomen.

De geologische tijdschaal

De figuur op de vorige bladzijde toont een sterk vereenvoudigd schema van de geologische tijdvakken. De era's Paleozoïcum en Mesozoïcum zijn verdeeld in 9 periodes. Het Kenozoïcum (niet vermeld in het tijdschema) omvat de periodes Tertiair en Kwartair. De laatste periode duurt van 2,5 miljoen jaar terug tot heden.

De duur van een periode is gebaseerd op de opeenvolging van wereldwijd gevonden gesteentelagen. Grenzen tussen periodes worden gelegd bij plotse afwisselingen in opeenvolgingen van gesteentes.

Fossielen worden gedateerd op basis van het gesteente waarin ze gevonden zijn. In de tekst wordt voor de tijdsbepaling gerefereerd aan de geologische periodes.

De tijdsgrenzen worden uitgedrukt in miljoenen jaren (Ma = mega-annum).

Om een idee te krijgen van de tijdschaal die in dit artikel gebruikt wordt:

- de oudste landplanten die in dit artikel besproken worden dateren uit het Midden-Siluur (425 miljoen jaar geleden)
- aan het einde van het Perm vond de grootste uitsterving aller tijden plaats (250 miljoen jaar geleden)
- aan het einde van het Krijt vond een zeer grote uitsterving plaats, waarbij o.a. de dinosaurïers verdwenen (65 miljoen jaar geleden)
- de moderne mens is ongeveer 250 000 jaar geleden ontstaan. In het schema valt dat in de bovenste begrenzing van het Kwartair.



Foto 1: *Cooksonia pertoni*, een van de oudste landplanten. Boven-Siluur (410 miljoen jaar). Shrewsbury (Eng). Hoogte van de plant 3 cm.

Zeer oude planten

De oudste, met het blote oog zichtbare fossielen van landplanten dateren uit het Midden-Siluur (425 miljoen jaar) en zijn gevonden in Ierland. De fossielen zijn van zeer kleine plantjes, *Cooksonia* geheten. Ze zijn enkele centimeters hoog en hebben geen blaadjes, geen bloempjes en geen zaadjes, maar alleen vorkvormig vertakkende stengeltjes met een sporangium aan de top.

Zie foto 1 voor een exemplaar van *Cooksonia pertoni*, dat we zelf in Engeland hebben gevonden. Het is 3 cm hoog en heeft afgeplatte sporangia.

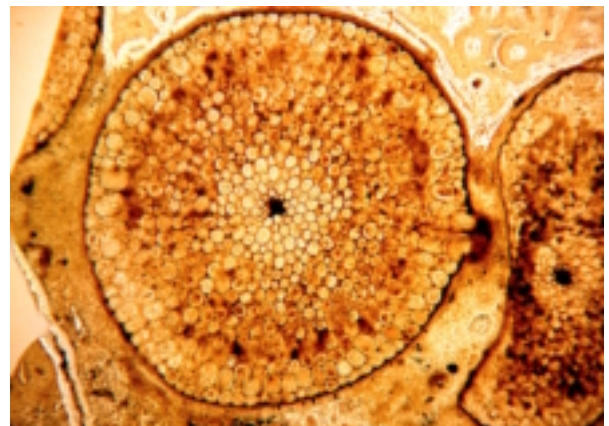


Foto 2: Stengeldoorsnede van *Rhynia gwynnevaughanii* uit de beroemde Rhynie chert. Onder-Devoon (408 miljoen jaar). Diameter van het stengeltje 1,3 mm.

Bij het Schotse plaatsje Rhynie heeft men een verkiezelde flora gevonden uit het Onder-Devoon (408 miljoen jaar). Die is verbazingwekkend goed bewaard gebleven. Foto 2 toont een stengeldoorsnede met een diameter van 1,3 mm van de plant *Rhynia*. Alle cellen zijn hierin nog te zien. *Rhynia* was een sporenplantje zonder blaadjes van zo'n 15 cm hoog.

De groep zeer oude planten met *Cooksonia* en *Rhynia* wordt wel Rhyniophyta genoemd. Het is een zustergroep van de wolfsklauwachtigen, die zich ook al heel vroeg ontwikkeld hebben. Uit de Rhyniophyta is tijdens het Devoon (410 - 355 miljoen jaar) een, in onze ogen vaak vreemd uitziende, flora ontstaan, waartussen zich ook de voorlopers van de varens hebben bevonden.

Geleidelijk aan kwamen hogere planten voor: tot zo'n 50 cm in het Vroeg-Devoon, kleine bomen in het Midden-Devoon en hoge bomen (tot 10 m) in het Laat-Devoon. Vanaf het Midden-Devoon begonnen zich de eerste zaadplanten te ontwikkelen. Echte bladeren verschenen pas (spaarzaam) in het Laat-Devoon.

Siluur

Devoon

Vroege varenachtige planten

Welke planten voorlopers van de varens zijn, is niet met zekerheid bekend. Diverse groepen worden genoemd, maar er bestaat geen eenstemmigheid over. Veel Devonische planten vertonen kenmerken van varens, maar hebben daarnaast eigenschappen die bij andere groepen, bijvoorbeeld coniferen, horen, zoals secundair hout.

Rhacophyton

Een plant die tamelijk dicht bij de varens lijkt te staan, is *Rhacophyton condrusorum*. Deze wordt onder meer in België gevonden. De plant had een vertakkingssysteem, waarbij de hoofdas en de zijtakken in één vlak lagen, maar waarbij verdere vertakkingen driedimensionaal waren (foto 3).



Foto 3: *Rhacophyton condrusorum*, eindvertakkingen. Luik (Be). Boven-Devoon (365 miljoen jaar). Breedte van de foto 7 cm.

Het feit dat de hoofdas en de aangehechte zijtakken in één vlak lagen, wordt opgevat als een voorstadium van bladvorming. Bij de vroegere planten vormden alle assen een driedimensionaal systeem. De sporangia stonden in clusters (foto 4). Aan de basis van een zijtak zat een fijn verdeeld blaadje, dat *aphlebia* wordt genoemd.

Rhacophyton is mogelijk een tussenstadium, maar kan waarschijnlijk het best gezien worden als een eerder stadium in de evolutie dan de oudste echte varens.



Foto 4: *Rhacophyton condrusorum*: cluster van sporangia. Luik (Be). Boven-Devoon (365 miljoen jaar). Breedte van de foto 2 cm.



VARENS
D.J. TAS & ZONEN C.V.
Ulterweg 266-272, 1431 AV Aalsmeer
Telefoon 0297 - 324516
Fax 0297 - 327236

Varens uit een goed milieu

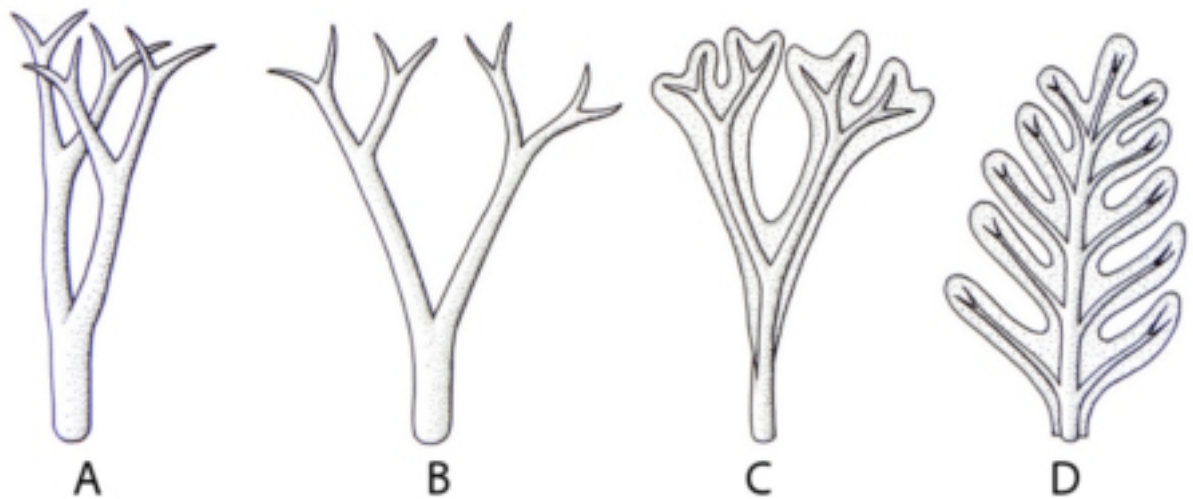


De Hessenhof

Dé kwekerij waar men van heinde en ver naar toe gaat. Buitengewoon vanwege het enorme assortiment en nu ook volledig biologisch!

Open van 1 maart tot 1 november op donderdag, vrijdag en zaterdag van 9.00 tot 17.00 uur.

Hessenweg 41, 6718 TC Ede
tel. 0318-617334
www.hessenhof.nl, hessenhof@planet.nl



Figuur 1: Fasen in de evolutie van het blad volgens de teloomtheorie van Zimmermann.

A. Driedimensionaal vertakkende assen.

B. Planatie of afplatting: de takjes komen in één vlak te liggen.

C. Webbing of verweving: de takjes raken verbonden door celweefsel.

D. Er ontstaat een varenachtig blad.

Naar Taylor, Taylor & Krings, 2009.

De teloomtheorie

Zimmerman heeft in 1930 een theorie gelanceerd, waarbij hij een aantal evolutionaire processen beschrijft die onder meer leiden tot het ontstaan van varenachtige bladeren. Zie figuur 1, hierboven.

Eén van de processen is planatie of afplatting (B). Hierbij komen vertakkingen die deel uitmaken van een driedimensionaal geheel (zoals bij *Rhacophyton*) (A) in één vlak te liggen. Het voordeel kan zijn dat meer licht wordt opgevangen. Een ander proces is webbing of verweving (C). Daarbij raken de vertakkingen met elkaar verbonden door celweefsel en ontstaat een soort bladschijf. Als de zijtakjes regelmatig aan weerszijden van een as geplaatst staan, is het voor te stellen dat een varenachtig blad ontstaat (D).

Het is slechts een theorie, maar veel van de tussenfasen zijn daadwerkelijk aangetroffen. Men spreekt van de teloomtheorie, waarbij telomen de eindtakjes zijn.

Zygopteridales

Planten uit de orde van de Zygopteridales worden ook tot de vroege varenachtige planten gerekend. Ze hebben complexe, in paren staande bladeren en vertakkingen tot in de vierde orde (viermaal vertakt). Ze verschijnen aan het einde van het Devoon (340 miljoen jaar) en sterven uit in de loop van het Perm (250 miljoen jaar). Tot deze groep behoren onder meer het genus *Alloiopteris* (foto 5) en de soort *Nemejcopteris feminaeformis* (foto 6).

De aplebia's van deze groep zijn interessant omdat ze vele malen vorkvormig vertakt zijn en omdat ze in sommige geslachten driedimensionaal en in andere afgeplat zijn. De planten hadden echte blaadjes, maar deze waren



Foto 5: *Alloiopteris* sp. (Zygopteridales). Onder-Carboon (330 miljoen jaar). Missouri (VS). Breedte van de foto 7 cm. - Fotografie: Hans Kerp.



Foto 6: *Nemejcopteris feminaeformis* (Zygopteridales). Boven-Carboon (305 miljoen jaar). Montceau-les-Mines (Fr). Hoogte van de foto 7 cm.

nog wel klein. Men denkt dat ze vooral op wat drogere plaatsen met veel licht in het steenkolenmoeras groeiden.

Bovenstaande (uitgestorven) groepen worden door Taylor et al (2009) niet tot de echte varens maar tot de varenachtigen gerekend. Van de overige groepen varens bestaan in de meeste gevallen nog niet-uitgestorven soorten. Taylor et al verdelen ze in Marattiales (marattiaachtigen), Ophioglossales (addertong-achtigen) en leptosporangiate varens. De nog bestaande soorten van de eerste groep zijn te beschouwen als levende fossielen. De overgrote meerderheid van de hedendaagse varens behoort tot de derde groep.

Merk op dat botanici, die met hedendaags materiaal werken, vaak andere indelingen gebruiken.

Foto 7, bovenste: *Neuropteris attenuata*, een zaadvaren. Boven-Carboon (310 miljoen jaar). Piesberg (Dld). Hoogte van de foto 5 cm.

Foto 8, linksonder : *Pecopteris polymorpha* (Marattiales). Boven-Carboon (305 miljoen jaar). Graissessac (Fr). Breedte van de foto 5 cm.

Varens en zaadvarens

De steenkolenflora uit het Boven-Carboon lijkt op het eerste gezicht rijk te zijn aan varens. Dit is echter schijn, omdat de meeste varenachtige bladeren afkomstig zijn van naaktzadige planten (foto 7). Deze worden aangeduid met de misleidende term 'zaadvarens', het zijn immers geen varens maar zaadplanten. Van de vele varenachtige fossielen die in het Boven-Carboon gevonden worden, is het grootste deel afkomstig van zaadvarens. Pas in het jongste Carboon werden de echte varens dominant. Een bekend voorbeeld van een echte varen is *Pecopteris* (foto 8).

Van veel bladfossielen uit het Carboon is nog niet bekend of het om een varen of een zaadvaren gaat. Ze worden vaak in een kunstmatig geslacht ondergebracht op grond van gelijkenis in vorm en nervatuur. Een voorbeeld van zo'n kunstmatig geslacht is *Sphenopteris* (foto 9). Zodra zo'n blad met sporendoosjes of met een aangehecht zaad wordt gevonden, krijgt het een plaatsje in een natuurlijk genus (met een andere genus-naam). Een kunstmatig genus is dus een verzamelbak van vormen waarmee men nog niet goed raad weet.

Foto 9, rechtsonder: *Sphenopteris neuropteroides*. Boven-Carboon (310 miljoen jaar). Ibbenbüren (Dld). Breedte van de foto 14 cm.



Carboon

Eusporangiate varens

Marattia-achtigen werden vroeger samen met de Ophioglossales (addertong-achtigen) tot de zogenaamde eusporangiate varens gerekend. Dit zijn echte varens met relatief grote sporangia, die veel sporen produceren. De overige echte varens behoren tot de leptosporangiate varens, die een klein en meestal gesteeld sporangium hebben, dat een veel kleiner aantal sporen bevat.

Marattia-achtigen

Marattia-achtigen komen nu nog voor in de tropen en zijn beperkt tot zuidoost-Azië. De bekendste fossiele vertegenwoordiger van deze groep is de boomvaren *Psaronius*. Daarvan zijn prachtig verkiezelde stammen gevonden, onder meer bij Chemnitz uit het Onder-Perm (zo'n 280 miljoen jaar). In de stam zijn fraai de luchtwortels te zien, die de stevigheid gaven (foto 10). De kern van zo'n worteltje bestaat uit een stervormige vaatbundel, de reden waarom deze stenen Staarsteine genoemd worden.

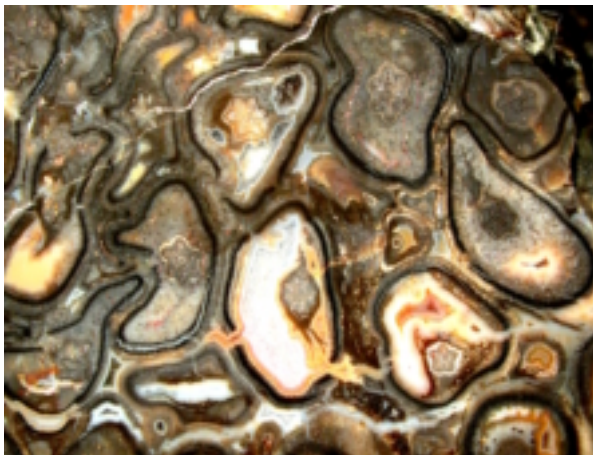
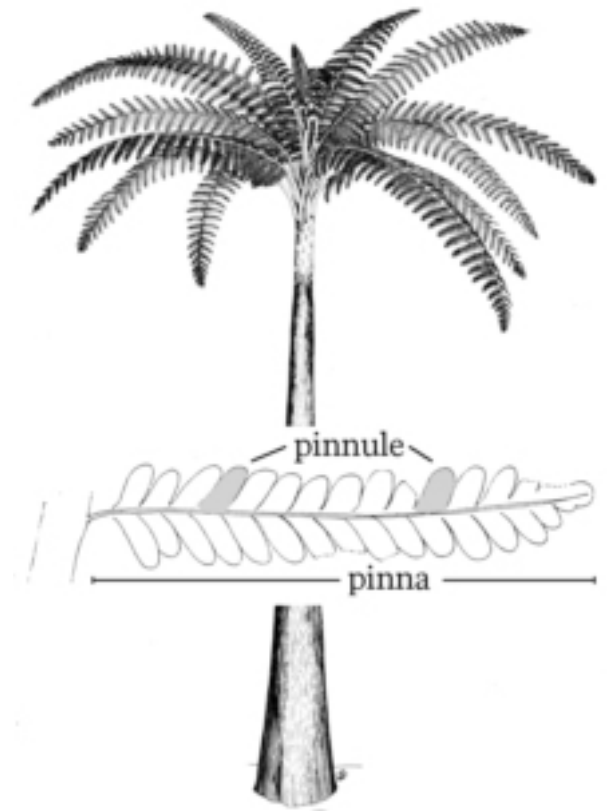


Foto 10: Stukje wortelmantel van *Psaronius*. Onder-Perm (290 miljoen jaar), Chemnitz (Dld). Breedte 2,5 cm. - fotografie: Hans de Kruyk.

In afbeelding 2 is een reconstructie van de *Psaronius* te zien. De bladeren, *Pecopteris*, worden meestal separaat gevonden, in andere lagen. De *Pecopteris* is te herkennen aan de blaadjes van de laatste orde, de pinnulen (afbeelding 3), die een veervormige nervatuur hebben en breed aangehecht zijn. Foto 8 toont een *Pecopteris*-blad uit Graissessac, Zuid-Frankrijk.

Ook in afzettingen uit de Jura komen Marattia-achtige fossielen voor. Een voorbeeld daarvan is te zien op foto 11: een deel van een groot samengesteld blad, gevonden in de buurt van Bayreuth, Duitsland. De ouderdom is ongeveer 200 miljoen jaar (oudste Jura). Ook uit de beroemde fossiele flora van Noord-Yorkshire wordt een soort gemeld. Deze is ongeveer 150 miljoen jaar oud. De gelijkenis tussen de fossiele Marattia en de recente is zo groot, dat men het verantwoord heeft geacht om het fossiel dezelfde geslachtsnaam te geven als de recente varen.



Afbeelding 2: Reconstructie van de boomvaren *Psaronius* (Marattiales). Naar Stidd 1971.

Afbeelding 3: Het veertje heet pinna, een enkel blaadje pinnule.

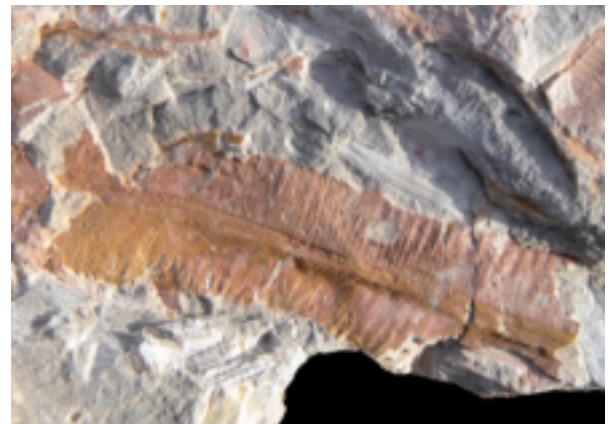


Foto 11: *Marattiopsis intermedia* (Marattiales). Onder-Jura (200 miljoen jaar). Bayreuth (Dld). Breedte van de foto 6 cm.

Ophioglossales

De Ophioglossales of addertong-achtigen leven in gematigde en koude gebieden. De planten hebben een ongeheel blad en een aparte sporenaar. Ook de maanvaren (*Botrychium*) en enkele andere geslachten horen bij deze groep.

De addertong-achtigen vormen maar een kleine groep. Dat is in het verleden niet anders geweest. Er zijn erg weinig fossielen in deze groep gevonden. De oudste daarvan zijn uit het Vroeg-Tertiair (60 miljoen jaar), relatief jong dus.

Leptosporangiate varens

Verreweg de meeste nog levende soorten behoren tot de leptosporangiate varens. Dat zijn er zo'n 11.500, verdeeld over 300 geslachten. De meeste soorten hebben geveerde bladeren, maar er zijn ook enkele met ongedeelde bladeren. De sporangia zijn steeds verenigd tot sori.

Er zijn teveel groepen om op te noemen. Over enkele, waarvan ook fossielen bekend zijn, wil ik graag iets zeggen.

Osmundales

Een oude orde is die van de Osmundales ofwel de koningsvarenachtigen. Deze gaat terug tot in het Laat-Perm (260 miljoen jaar). Er zijn nog drie recente geslachten binnen deze groep, namelijk *Osmunda* (Koningsvaren), *Todea* en *Leptopteris* met in totaal 16 soorten, terwijl er 150 fossiele soorten bekend zijn. Een voorbeeld van zo'n fossiel is *Todites* uit de Jura van Noord-Yorkshire (foto 12). *Cladophlebis* (foto 13) uit hetzelfde gebied heeft blaadjes die erg lijken op die van *Todea*. Dit zijn wellicht de steriele bladeren van *Todites*.

In het Krijt (70 miljoen jaar) heeft men fossielen gevonden die zoveel lijken op de moderne koningsvarens, dat

men die tot het nog bestaande genus *Osmunda* rekt. Het lijkt er op dat de dimorfie (steriele bladeren en aparte sporenaren) bij de koningsvaren pas tamelijk recent is ontstaan.

Matoniaceae

Tot de Matoniaceae behoren twee nog bestaande geslachten: *Matonia* en *Phanerosorus*. De bladeren van *Matonia* zijn palmachtig samengesteld. In het Mesozoicum komt de familie vrij veel voor, zij het met een beperkt aantal soorten. Een voorbeeld is het genus *Phlebopteris* (foto 14) uit de Onder-Jura in de omgeving van Bayreuth (200 miljoen jaar).

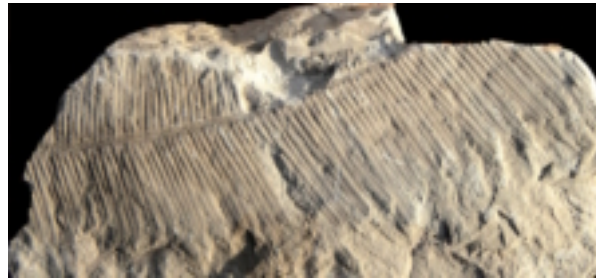


Foto 14: *Phlebopteris angustiloba* (Matoniaceae). Onder-Jura (200 miljoen jaar). Bayreuth (Dld). Breedte van de foto 16 cm.



Foto 12: *Todites williamsonii* (Osmundales). Blaadjes met sporendoosjes. Midden-Jura (150 miljoen jaar). Noord-Yorkshire (Eng). Breedte van de foto 2,6 cm.



Foto 15: *Dictyophyllum nilssonii* (Dipteridaceae). Onder-Jura (200 miljoen jaar). Bayreuth (Dld). Breedte van de foto 9 cm.

Dipteridaceae

Van Dipteridaceae zijn er nog twee recente genera: *Dipteris* (11 soorten) en *Cheiropleuria* (1 soort). De bladeren vertonen vaak een netvormige adering, waardoor zij enigszins aan moderne bloemplanten doen denken. Een voorbeeld van een fossiel is *Dictyophyllum* (foto 15) uit de Onder-Jura van Bayreuth.

Schizaceae

De oorsprong van de Schizaceae ligt waarschijnlijk in de Jura. *Klukia* (foto 16, op de volgende pagina) is een vrij veel voorkomend vormgenus binnen deze groep. Ook de klimvaren *Lygodium*, die tegenwoordig bladeren zonder bladschijf tot 10 m lang kan hebben, hoort bij deze familie. Foto 17, volgende pagina, toont een deelblaadje van *Lygodium gaudinii* uit het Midden-Tertiair van Zuid-Frankrijk (30 miljoen jaar).

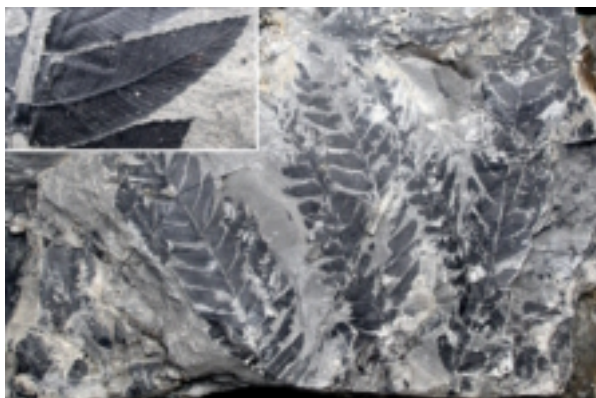


Foto 13: *Cladophlebis denticulata* (Osmundales). Inzet: detail. Midden-Jura (150 miljoen jaar). Noord-Yorkshire (Eng). Breedte van de foto 20 cm.

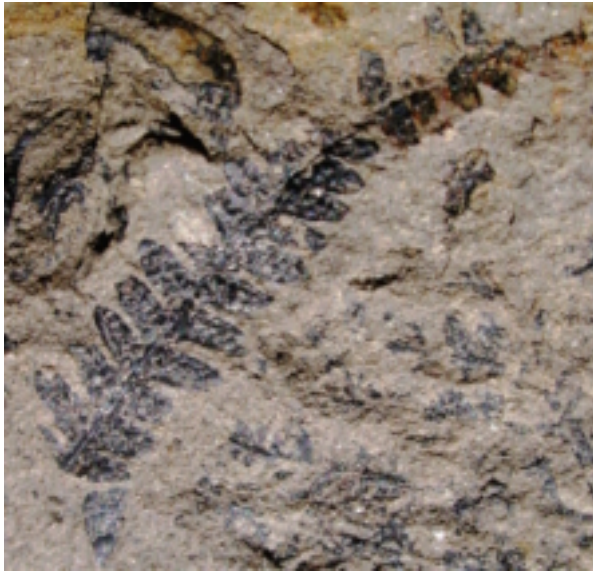


Foto 16: *Klukia exilis* (Schizaceae). Veertje met sporendosjes. Midden-Jura (150 miljoen jaar). Noord-Yorkshire (Eng). Hoogte van de foto 2,3 cm.



Foto 18: *Coniopteris hymenophylloides* (Dicksoniaceae). In het midden is een aplebia-achtig blaadje te zien. Midden-Jura (150 miljoen jaar). Noord-Yorkshire (Eng). Hoogte van de foto 6 cm.



Foto 17: *Lygodium gaudinii* (Schizaceae). Deel van een blad van deze klimvaren. Midden-Tertiair (30 miljoen jaar). Manosque (F). Hoogte van de foto 4 cm.

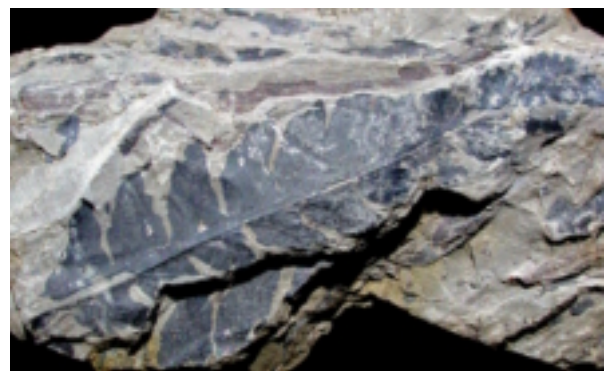


Foto 19: *Eboracia lobifolia* (Dicksoniaceae). Midden-Jura (150 miljoen jaar). Noord-Yorkshire (Eng). Breedte van de foto 5 cm.

Dicksioniaceae

De Dicksioniaceae is een familie van boomvarens. Binnen deze familie worden vijf bestaande genera onderscheiden, waaronder natuurlijk de prehistorisch aandoende *Dicksonia* boomvarens. Veel planten hebben haren en schubben op de bladeren en de rhizomen (dat zijn meestal horizontaal, ondergronds groeiende stengels). De sori kunnen randstandig zijn, maar ze kunnen ook de hele achterkant van het blad bedekken.

Fossielen van planten in deze groep worden gevonden vanaf het begin van de Jura (200 miljoen jaar). Voorbeelden van fossielen zijn *Coniopteris* (foto 18) en *Eboracia* (foto 19) uit de Midden-Jura van Noord-Yorkshire.



Foto 20: *Tempskya* sp. Stengeldoorsnede met daaromheen een massa worteltjes. Krijt (100 miljoen jaar). Idaho (VS). Grootste diameter van het stengeltje 5 mm.



Afbeelding 4: Reconstructie van de boomvaren *Tempskyia*. Naar Andrews & Kern, 1947.

Tempskyaceae

De Tempskyaceae is een uitgestorven familie van varens met een schijnstam. Die stam bestaat uit een groot aantal vertakkende stengeltjes, ingebed in de hen omringende luchtworteltjes. Dus niet, zoals bij andere boomvarens, een echte stam met daaromheen een wortelmantel, maar vertakkende stengeltjes met worteltjes die de ruimte tussen de stengeltjes opvullen.

Op foto 20 onderaan de vorige pagina, is een stukje schijnstam te zien met een stengeltje en vele worteltjes. Afbeelding 4 is een bekende reconstructie van de *Tempskyia*-'boom'. Deze familie kwam alleen voor tijdens het Krijt (120 – 65 miljoen jaar).

Polypodiales

De orde Polypodiales is genoemd naar de eikvaren (*Polypodium*). De groep omvat veel bekende geslachten en gaat terug tot in het Krijt. Zo'n 80 % van alle nog levende varens behoort tot deze groep, die gezien wordt als een van de 'modernste'. In de wortelmantel van de boomvaren *Tempskyia* uit het Boven-Krijt (90 miljoen jaar) heeft men wortels gevonden van een varen uit deze familie.

Salviniales

Van de Salviniales of watervarens zijn weinig fossielen bekend. Misschien stammen ze uit het Laat-Krijt (80 miljoen jaar).

Radiaties

Binnen de varenachtige planten en de varens hebben zich drie grote radiaties (perioden waarin nieuwe typen ontstaan) voorgedaan:

- in het Paleozoïcum: vooral tijdens het Carboon zijn veel nieuwe groepen ontstaan,
- in het Laat-Perm en de vroege Trias: voor en na de grote uitsterving aan het einde van het Perm (250 miljoen jaar) hebben zich veel moderne families ontwikkeld,
- in het Laat-Krijt en het Paleoceen: voor en na de grote uitsterving aan het einde van het Krijt (65 miljoen jaar) verschenen de meer geavanceerde moderne families en de moderne geslachten.

De derde radiatie ging min of meer gelijk op met de opkomst van de moderne bloemplanten (angiospermen, bedektzadigen). Het is goed mogelijk dat door de veranderingen nieuwe niches werden gevormd die mogelijkheden boden voor nieuwe varensorten.

Dominantie

Varens hebben in de geschiedenis van de flora meestal een bescheiden rol gespeeld, die waarschijnlijk samenhangt met hun afhankelijkheid van vochtige standplaatsen. Toch is er een periode geweest waarin zij volstrekt dominant waren. Dat was de tijd direct na de inslag van de grote meteoriet aan het einde van het Krijt (65 miljoen jaar geleden).

Uit onderzoek naar varensporten en stuifmeel is naar voren gekomen dat de varens gedurende een periode van 10.000 tot 100.000 jaar de gehele aarde overdekt hebben. Daarna namen de bloemplanten het heft weer in handen.***

Dankwoord

Graag wil ik Prof. Dr. Hans Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelmsuniversiteit te Münster hartelijk danken voor het (uitgebreid) becommentariëren van het ontwerp van het artikel en voor foto 5.

Literatuur

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., 1982. *De evolutie van planten en bloemen*. Lannoo, Tiel, Bussum.

Op de website van Hans Steur, www.fossieleplanten.nl, is nog veel meer informatie over andere fossiele plantengroepen te vinden.



Hoe worden fossiele varens bestudeerd?

Een introductie in de paleobotanie

De reconstructie van de ontwikkeling van de moderne varens uit de vroege landplanten, zoals die in het vorige artikel is besproken, is het resultaat van veel onderzoek. Dit wetenschappelijk onderzoek naar fossielen van planten en bomen wordt paleobotanie genoemd. In het onderhavige artikel worden de belangrijkste uitdagingen en problemen bij paleobotanisch onderzoek besproken.

The reconstruction of the evolution of modern ferns from the earliest land plants, as discussed in the previous article, is the subject of much research. This branch of scientific research into the fossils of plants and trees is called paleobotany. In the current article the most important challenges and problems in paleobotanical research are discussed.

Die Rekonstruktion der Entwicklung der modernen Farne aus den frühen Landpflanzen, wie im vorigen Artikel beschrieben, ist das Ergebnis von viel Forschung. Diese Forschung auf Fossilien von Pflanzen und Bäumen heißt Paläobotanik. Im vorliegenden Beitrag werden die wichtigsten Herausforderungen und Probleme in paläobotanischer Forschung diskutiert.

Tekst en foto's, tenzij anders vermeld : Tim Wolterbeek (wolterbeek@geo.uu.nl)

Inleiding

Dit themanummer van VarenVaria behandelt de ontwikkeling van de varens. We hebben het dan over een lange geschiedenis van honderden miljoenen jaren, zoals te lezen is in de bijdrage van Hans Steur. Maar hoe komen we aan informatie over deze planten uit het verre verleden?

Er zijn wel mogelijkheden (zoals DNA-studies) om onze kennis van moderne planten te gebruiken en deze terug in de tijd te extrapoleren. Hierbij moeten we echter onzekere aannames doen. De enige directe manier van observatie is via fossielen. Paleobotanie, de studie die zich hiermee bezighoudt, geeft daarom een unieke inkijk in de evolutie van de varens. Wel gaan paleobotanisten bij het bestuderen van plantfossielen in een aantal opzichten heel anders te werk dan gebruikelijk is bij nu levende planten.

Deze tekst geeft zeker geen volledig overzicht van zulk onderzoek, maar wel een eerste indruk van wat fossielen ons kunnen vertellen en hoe die informatie gebruikt wordt bij het reconstrueren van planten uit het geologisch verleden.



Afbeelding 1: Reconstructies van verschillende typen Lycopoden (naar: Bateman et al., 1992). Hoewel de bovengrondse delen flink verschillen, is in de wortels geen goed onderscheid te maken tussen deze vormen.

Paleobotanische naamgeving

Fragmenten van bladeren, takken en wortels worden veel als fossiel gevonden en kunnen uitgebreid worden bestudeerd. De overblijfselen van complete planten, of grote gedeelten daarvan, zijn echter zeer zeldzaam. De naamgeving voor fossiele planten is daarom wat anders dan die voor moderne planten en dat kan soms voor verwarring zorgen.

Binnen de botanische nomenclatuur krijgt een plant als geheel één naam, bestaande uit een genus- en soortnaam. Hogere hiërarchische taxa (zoals familie, orde en klasse) geven verwantschap tussen de verschillende soorten aan. Paleobotanisten daarentegen, geven verschillende onderdelen van de plant ieder een eigen systematische naam, zodat ook de kleinere fossiele fragmenten geïdentificeerd kunnen worden. Eén enkele plant kan op die manier al snel vijf à zes genera opleveren (Cleal en Thomas, 1994).

De schub- en zegelbomen, verwanten van de huidige wolfsklauw (*Lycopodium*), vormen hier een mooi voorbeeld van (afbeelding 1). Zo'n 300 miljoen jaar geleden, tijdens het Carboon, groeiden deze lycopoden in tropische moerassen die Nederland toen bedekten. Ze konden makkelijk 30 meter hoog worden (Bateman et al., 1992); de kans op een compleet fossiel exemplaar is dus nihil. Hun classificatie reflecteert deze moeilijkheid.



Foto 1: *Stigmaria*-fossiel uit het Boven-Carboon van Nova Scotia - fotografie: M.C. Rygel, 2010

Zo representeert *Stigmaria* (foto 1) de wortels van verschillende typen *Lycopoden*, zoals *Lepidodendron* en *Sigillaria*, omdat deze vrijwel altijd los van bovengrondse delen van de plant worden gevonden. Alle worteldelen in één genus samenbrengen is dan de enige werkbare oplossing. Vanuit een puur biologisch oogpunt zou opsplitsing misschien beter zijn, maar in de praktijk kunnen we dat onderscheid gewoon niet maken op basis van het beperkte fossiele bewijsmateriaal.

Dit heeft wel verregaande gevolgen. *Stigmaria* kan nu niet tot de *Lepidodendraceae*, noch tot de *Sigillariaceae* worden gerekend en heeft vooral morfologische beteke-

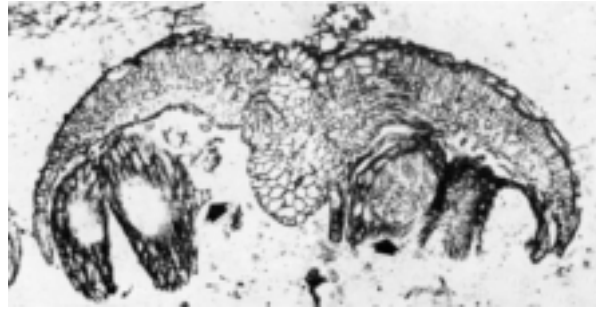


Foto 2: Microscoopbeeld (transversale doorsnede) van een *Scolecopteris*-pinnule uit een "coal ball". Fossielen zoals deze waar anatomische details te zien zijn, helpen ons onderscheid te maken tussen varens en zaadvarens en soms zelfs de biologie te bepalen. - fotobron: Ewart, 1961

nis. Er bestaat ook niet iets als een "*Stigmaria*-plant", met *Stigmaria*-bladeren en een *Stigmaria*-stam. Deze en andere structuren, zoals de voortplantingsorganen, hebben ieder een eigen naam gekregen.

Varens en zaadvarens

Ook bij het classificeren van varenfossielen komen we problemen tegen. Een van de grootste moeilijkheden is het onderscheid maken tussen echte varens en een groep vroege naaktzadigen, de pteridospermen.

Ondervinding is nog altijd de beste leermeester en daarom wil ik u vragen in de huid van de paleobotanist te kruipen. Foto 3 op de volgende pagina toont negen fossiele fragmenten. Zonder het onderschrift te raadplegen: hoeveel en welke hiervan zijn varens?

De vraagstelling verradt al dat er een aantal pteridospermen tussen zit. Vroeg in de negentiende eeuw, de beginjaren van de paleobotanie, werden ze echter vaak zonder pardon tot de varens gerekend. Niet zo gek, want de gevederde bladeren lijken goed op het eerste gezicht. Zo goed zelfs, dat de pteridospermen ook wel bekend staan als "zaadvarens". Een erg misleidende naam, want ze hebben qua biologie niet veel met varenachtigen gemeen; ze droegen namelijk zaden en zijn verwant aan de cycasachtigen (Cleal en Thomas, 2009). Benieuwd wat u er zelf van gebakken heeft? In het onderschrift van foto 3 staat welke fossielen varens zijn en welke pteridospermen.

We kunnen varens en zaadvarens eigenlijk alleen met zekerheid onderscheiden wanneer we een exemplaar vinden met óf sporangia, óf zaden eraan vast. Het derde fragment (foto 3c) toont een voorbeeld uit het Trias van Australië, waarbij op het rechter blad sporangia te zien zijn (zie ook: Holmes, 2001).

Het overgrote deel van de fossielen bestaat echter uit steriele bladdelen, waarop zulke kenmerken ontbreken.

Wederom maken paleobotanisten gebruik van een kunstmatige indeling, ditmaal in vormgenera (bijv. Brongniart, 1822). Deze indeling is op de vorm van de pinnulen en de opbouw van de bladeren gebaseerd. Puur op het uiterlijk dus, niet op biologische affiniteit. Vormgenera zijn daardoor een soort vergaarbakken, die verschillende typen planten bevatten.

Blad van het vormgeslacht *Pecopteris* (foto 3f en de meest rechtse foto in de fotostrip boven dit artikel) bijvoorbeeld, werd niet alleen door verschillende Filicales en Marratiales (waaronder de boomvaren *Psaronius*; zie afbeelding 2 op pagina 8 in het artikel van Hans Steur) gedragen, maar ook door tenminste één pteridosperm (Taylor et al., 2009). Hierin verschillen vormgenera van fossiele genera zoals *Lepidodendron* of *Stigmaria*. Daarvan weten we direct dat het om *Lycophyta* gaat.

Zodra er genoeg bewijsmateriaal beschikbaar is krijgt het fossiel een plaats in een natuurlijker, 'fossiel' genus. Zo representeert *Scolecopteris* soorten met *Pecopteris*-achtig blad waarvan we weten dat ze tot de Marratiales behoren. Dit weten we dankzij uitzonderlijk goed bewaard gebleven fossielen (zogenaamde "coal balls") waarin de sporangia nog in detail te bestuderen zijn (foto 2, op de vorige pagina) (bijv. Ewart, 1961).

Complete plant reconstructies

Een van meest uitdagende aspecten van paleobotanie is het reconstrueren van de complete plant. Deze reconstructies zijn heel belangrijk, aangezien analysemethoden zoals cladistiek, waarmee we in de systematische biologie evolutionaire relaties tussen organismen proberen te bepalen, niet werken op losse onderdelen. We moeten de fossielen die we tot nu toe ieder een eigen naam hebben gegeven dus gaan koppelen.

Bij de reconstructie van de *Calamites*-boom (een paardenstaartachtige) bijvoorbeeld, worden *Calamites* (stam), *Annularia* (loof), *Calamostachys* (sporenkegels) en *Pinnularia* (wortels) met elkaar in verband gebracht (foto 4). Zulk reconstructiewerk is als het maken van een enorme legpuzzel, of eigenlijk een aantal legpuzzels door elkaar. Verschillende planten kunnen bij elkaar gefossiliseerd zijn, waardoor onduidelijk is welke stukjes bij welke puzzel horen. Verder ontbreken er vaak belangrijke puzzelstukjes (je weet niet hoeveel) en bovendien bestaat er geen doos met voorbeeldplaatje. Daarnaast kunnen door convergente of divergente evolutie sommige planten (of onderdelen ervan) erg op elkaar lijken, maar toch sterk verschillen, zoals we bij de varens en zaadvarens al zagen.

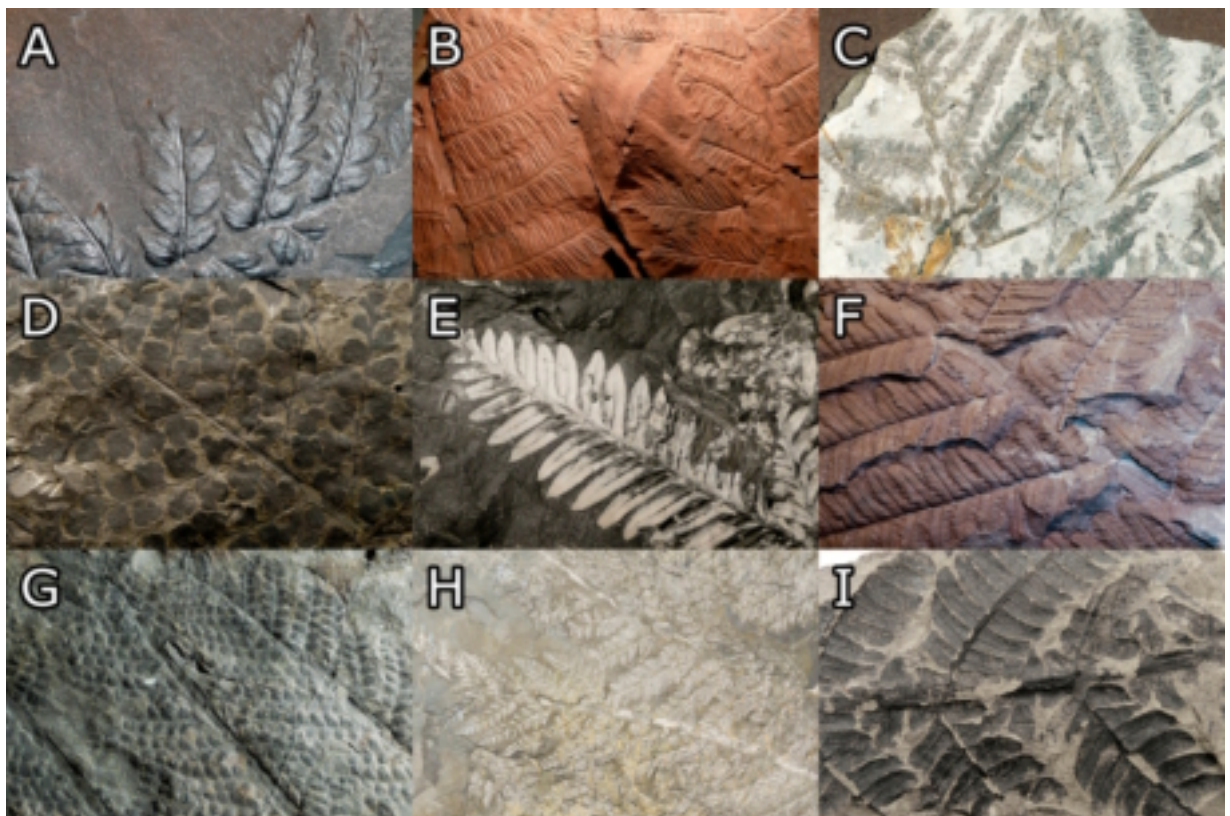


Foto 3: Verschillende fossielen van varens en zaadvarens. Deze zijn vaak moeilijk te onderscheiden.

A = *Mariopteris cf. muricata*

B = *Alethopteris davreuxii*

C = *Asterotheca chevronervia*

D = *Eusphenopteris striata*

E = *Alethopteris serlii*

F = *Pecopteris sp.*

G = *Pecopteris polymorpha*

H = *Crossotheca crepinii*

I = *Callipteridium gigas*

Alle stukken behalve C en G komen uit het Carboon. Fossiel C heeft een Trias-ouderdom en G komt uit het Perm. Pteridospermen: A, B, D, E en I. Varens: C, F, G en H. Hoeveel had u er goed?

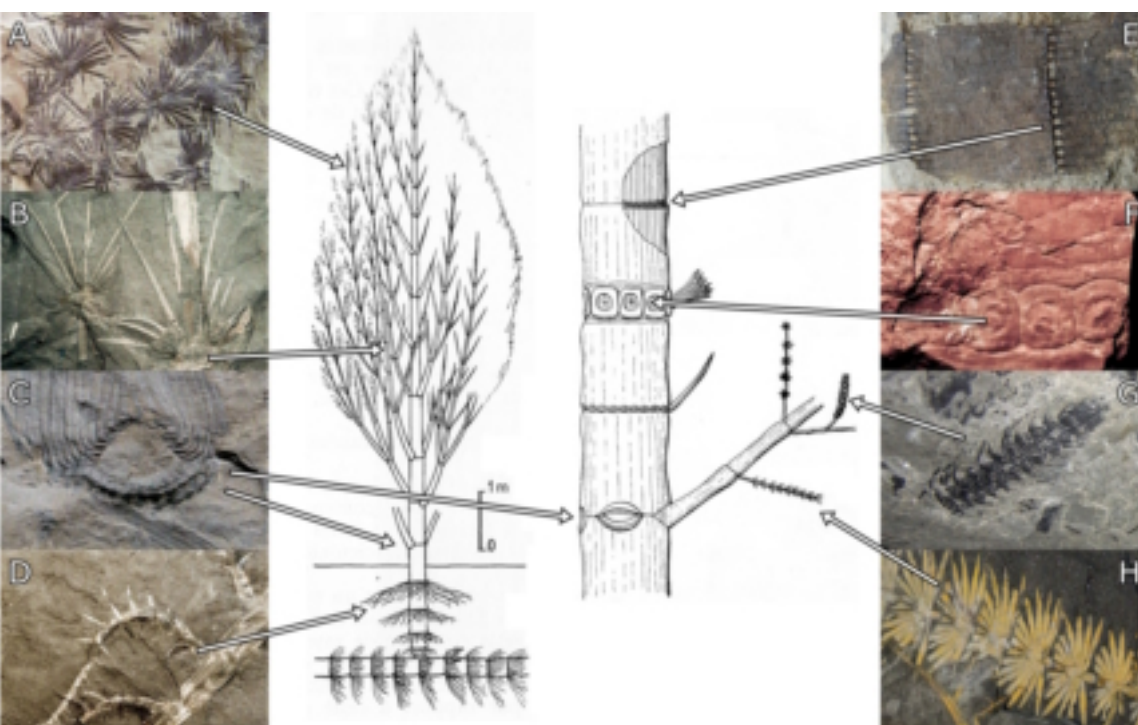


Foto 4: Reconstructie van de paardenstaartboom *Calamites* en representatieve fossielen van de verschillende plantonderdelen. (A) *Annularia*, het loof, (B) *Phyllothea*, aan de voet verbonden bladkrans (C) *Calamites carinatus*, met lidteken van zijtak (D) *Pinnularia*, wortels/rhizoom, (E) *Calamites*, interne mal van de stam/stengel (F) *Calamites goeppertii*, met grote lidtekens waar ooit *Equisetites* (soort loof) zaten, (G) *Calamostachys*, sporenkegel en (H) *Asterophyllites*, fossiel genus voor ander type loof. Hier is duidelijk te zien dat een complete plant reconstructie een compilatie van een heel spectrum aan fossiel bewijsmateriaal is. (Reconstructies naar Taylor et al., 2009 en Langford)

Het is dus niet zo gek dat we bij het maken van complete plant reconstructies soms aannames moeten doen. Gevolg is dat zulke compilaties altijd (dus ook die zijn afgebeeld in dit themanummer) tot op zekere hoogte hypothetisch zijn. Zo weten we door fossielen dat de schijnstamvaren (*Tempskya*) waarschijnlijk geheel bedekt was met gebladerte. Deze bladeren zelf zijn echter nooit als fossiel aangetroffen (Stewart en Rothwell, 2009; Taylor

et al., 2009) en dus een stuk vrije interpretatie (afbeelding 4 in het vorige artikel). Wanneer er meer fossiel bewijsmateriaal wordt ontdekt, kan het dus ook zijn dat zulke compilaties moeten worden aangepast. Het is belangrijk dat we complete plant reconstructies waarderen voor wat ze zijn: geen taxonomische soorten, maar werk-hypothese, gebaseerd op de beste fossiele data die we hebben. Niets meer, maar zeker ook niets minder.♦♦♦

Literatuurlijst

- Bateman, R.M., W.A. DiMichele en D.A. Willard (1992), Experimental Cladistic Analysis of Anatomically Preserved Arborescent Lycopside from the Carboniferous of Euramerica: An Essay on Paleobotanical Phylogenetics, *Annals of the Missouri Botanical Garden* Vol. 79-3, pp. 500-559
- Brongniart, A. (1822), Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles, *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle* Vol. 8, pp. 1-91
- Cleal, C.J. en B.A. Thomas (1994), Plant fossils from the British coal measures, *Field Guides to Fossils* 6, The Palaeontological Association
- Cleal, C.J. en B.A. Thomas (2009), *Introduction to plant fossils*, Cambridge University Press
- Ewart, R.B. (1961), Two New Members of the Genus *Scoleopteris*, *Annals of the Missouri Botanical Garden* Vol. 48-4, pp. 275-289
- Holmes, W.B.K. (2001), The Middle Triassic megafossil flora of the Basin Creek Formation, Nymboida Coal Measures, New South Wales, Australia. Part 2. Filicophyta, *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 123, pp. 39-87
- Stewart, W.N. en G.W. Rothwell (2009), *Paleobotany and the evolution of plants* [2nd ed.], Cambridge University Press
- Taylor T.N., E.L. Taylor en M. Krings (2009), *Paleobotany; the biology and evolution of fossil plants* [2nd ed.], Academic Press

Fotostrip pagina 12

Links: *Asterophyllites equisetiformis*, een paardenstaartachtige uit het Carboon (300 Ma) van Osnabrück, Duitsland

Midden: Fossiel van een jong, nog opgerold varenblad uit het Carboon

Rechts: *Pecopteris polymorpha* uit het Carboon van Reischbach, Duitsland.



TNT Post
Port betaald

Indien onbestelbaar retour: Marquette 67, 8219 AP Lelystad

TREE FERN COMPANY



Ponga Kwekerij BV

Postbus 57 2200 AB Noordwijk
Kwekerij adres: Voorschoterweg 9 Valkenburg (ZHR)

Phone 0031 (0)71 362 28 44
Fax 0031 (0)71 362 28 45
Mobile 0031 (0)622 50 46 03

- *Nieuw Zeelandse boomvarens
- *Enkele soorten NZ Grondvarens
- *Varenwortel stammen
- *Ponga Pot gemaakt van boomvarenstam

U bent altijd welkom,
maar bel even voordat u komt,
dat voorkomt teleurstellingen



Braam Youngplants is ruim 40 jaar
vermeerderaar van tropische varens én tuinvarens.
Kijk op www.ferns.com

BRAAM
Y O U N G P L A N T S

Braam Youngplants Holland
Katslagerweg 2 & 10, 1424 PM De Kwakel
T. 0297 340154, F. 0297 342535
E. wim@braam.nl

Nederlandse
varenvereniging

