



Universiteit
Leiden

The Netherlands

Fossiele planten: voer voor Dino's?

Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. van

Citation

Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. van. (2004). *Fossiele planten: voer voor Dino's?*. Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Leiden University. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/4526>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/4526>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Fossiele planten: voer voor Dino's?

Rede uitgesproken, vanwege de Stichting Leids Universiteits-Fonds, door

Prof. dr. J.H.A. van Konijnenburg-van Cittert

bij het aanvaarden van het ambt van bijzonder hoogleraar
op het gebied "Prekwartaire paleobotanie",
aan de Universiteit Leiden
op dinsdag 5 oktober 2004

Geologische Tijdschaal

Miljoenen jaren	Era	Periode
0	Cenozoïcum	Kwartair
		Tertiair
65	Mesozoïcum	Krijt
145		Jura
205		Trias
248		Perm
290	Paleozoïcum	Carboon
355		Devoon
417		Siluur
443		Ordovicium
490		Cambrium
545		
	Precambrium	

Mijnheer de Rector Magnificus,
Leden van het bestuur van het Leids Universiteits Fonds,
Leden van het Curatorium van deze Bijzondere Leerstoel,
Zeer gewaardeerde toehoorders,

Inleiding

Zodra iemand het woord 'fossiel' gebruikt, roept dat direct associaties op met 'stoffig, verouderd'; en ook bij planten wordt niet direct gedacht aan iets dat heel actief leeft. Dus wat denken mensen wel niet bij de combinatie van deze twee zaken: fossiele planten!

Toch is er een tak van wetenschap die zich bezighoudt met de studie van die fossiele planten: de paleobotanie, een onderdeel van de paleontologie. Nu staat de paleontologie de laatste jaren wat meer in de belangstelling; niet in de laatste plaats dankzij de film Jurassic Park, de BBC serie 'Walking with Dinosaurs' en tentoonstellingen zoals Dino Argentino die vorig jaar in Naturalis plaatsvond. Zowel in de film als in de BBC serie waren uitvoerig planten te zien, voornamelijk als achtergrond of als voedsel voor de dinosauriërs.

Is dat het enige nut van fossiele planten: voedsel voor dinosauriërs of aankleding van films? Dat is in ieder geval wat bij het grote publiek (en niet alleen het grote publiek, ook bij vele paleontologen) leeft: fossiele dieren, zeker als ze zo groot zijn als dinosauriërs, spreken tot de verbeelding, maar fossiele planten... wat moet je daar nu mee? Toch zijn de planten tijdens de geologische geschiedenis van de aarde van groot belang geweest, niet in de laatste plaats omdat zij door hun fotosynthese de atmosferische zuurstof geproduceerd hebben. En zonder die zuurstof zouden wij geen van allen hier nu geweest zijn!

Ik zal trachten in een kort tijdsbestek iets te vertellen over enkele aspecten van het werken met fossiele planten, zoals de reconstructie van fossiele planten, algemene evolutielijnen binnen het plantenrijk, de palaeoecologie, palaeoklimatologie en de palaeogeografie. Daarna zal ik in het kort proberen U te schetsen hoe de plantenwereld eruit zag in de verschillende geologische tijdperken.

Reconstructie van fossiele planten

Een van de grootste problemen van het werken met fossiele planten is dat deze zelden in hun totaliteit gefossiliseerd zijn: de verschillende onderdelen worden meestal los van elkaar gevonden. Hoewel bijvoorbeeld hout een van de meest duurzame delen van een plant is, worden fossiele boomstammen niet zo vaak gevonden (iedere boom heeft tenslotte maar 1 stam terwijl hij duizenden bladeren draagt). Worden ze gevonden dan is het vaak in grote aantallen, denk aan het beroemde Petrified Forest in de Verenigde Staten, of dicht bij huis in Hoegaarden in België, maar dan zitten de takken, bladeren, voortplantingsorganen en dergelijke er weer niet aan. Bladeren en takken zijn de meest voorkomende plantenfossielen, gevolgd door stuifmeel/sporen, zaden en voortplantingsorganen in de vorm van al of niet houtige kegels. Bloemen

zoals wij die kennen van de bloemplanten zijn echter zacht en leven maar een korte tijd, dus is de kans om gefossiliseerd te worden vele malen kleiner dan bij bijvoorbeeld bladeren die veel langer aan de plant zitten.

Voor reconstructies van complete fossiele planten is het vaak een soort puzzel om uit te zoeken wat nu bij elkaar hoort. Planten laten gedurende hun leven bepaalde delen vallen (denk aan bladverliezende heesters en bomen), en als ze uiteindelijk te gronde gaan vallen ze meestal uit elkaar. De afzonderlijke delen spoelen met verschillende snelheden met waterstromen weg (lichte bladeren worden veel verder meegevoerd dan zwaardere takken). Het gevolg hiervan is dat een verzameling fossiele planten in een bepaalde vindplaats resten van vele verschillende soorten zal bevatten, maar zelden of nooit alle delen van één plantensoort!

Hoe komt men nu toch tot reconstructies van fossiele planten? Regelmatig worden delen van planten aan elkaar vast gevonden, bijvoorbeeld coniferen kegels aan een tak met naalden, of takken met bladeren aan een stam. Zoiets maakt de puzzel wat eenvoudiger. Daarnaast wordt vaak gebruik gemaakt van associaties: delen van een plant komen in verschillende vindplaatsen altijd samen voor; de kans dat ze bij elkaar horen wordt dan aanzienlijk groter. En tenslotte is er het hulpmiddel van de cuticula analyse: de meeste hogere planten, en speciaal de zaadplanten, hebben hun opperhuid afgedekt tegen uitdroging door een waslaagje: de cuticula. De chemische stof, cutine, waaruit die cuticula bestaat, is zeer resistent zodat bij fossilisatie regelmatig de cuticula bewaard blijft. Nu zijn cuticula's heel typerend voor een plant: de algemene opbouw van de eronder liggende opperhuid (epidermis) met zijn patroon van cellen en huidmondjes staat erin afgedrukt. Huidmondjes zijn openingen, die ook afgesloten kunnen worden, en dienen voor uitwisseling van gassen. Cuticula's van verschillende plantendelen van één soort hebben in principe hetzelfde patroon, en van een andere soort (of geslacht) een ander patroon. Op die manier kunnen ook delen van planten met een grote mate van waarschijnlijkheid bij elkaar gebracht worden. Maar het is en blijft altijd speculatie tot de verschillende delen werkelijk aan elkaar gevonden worden.

Is op deze wijze een fossiele plant zo goed en zo kwaad als het gaat gereconstrueerd, dan wordt er tevens gekeken tot welke bestaande groep planten hij behoort, of dat het een volkomen nieuw fossiel is. Vaak is dit geen groot probleem: vind men coniferentakken met een kegel eraan, dan is over het algemeen op grond van de structuur van de kegel goed te zien tot welke coniferenfamilie dit fossiel behoort. Maar soms is dit probleem niet eenvoudig op te lossen, ofwel omdat het fossiel zo slecht bewaard is dat niet alle kenmerken van een groep aanwezig zijn, ofwel omdat het werkelijk om een volledig nieuwe plant gaat. Voor dit laatste geval wordt dan een nieuw geslacht, familie of zelfs orde gemaakt, en soms lukt het om daarmee een klein radertje in de evolutie van het plantenrijk te vinden.

Evolutielijnen

Dat brengt mij bij het onderwerp van het volgen van grote evolutielijnen binnen bepaalde groepen. Ik zal niet in details treden. In feite zien we twee verschillende grote lijnen in de evolutie van planten: allereerst van heel simpele vormen naar meer complexere, maar ook het omgekeerde proces van reductie komt in ruime mate voor. Van beide processen één voorbeeld.

De eerste landplanten (die aan het eind van het Siluur ontstonden) waren heel simpel van opbouw: een stengel, die zich vorksgewijs vertakte, met een heel eenvoudige inwendige anatomie voor stevigheid, en met aan het uiteinde een sporenkapsel met sporen voor ongeslachtelijke voortplanting. Bladeren waren er nog niet. In de loop van de volgende geologische periode, het Devoon, ontstonden veel complexere vormen. De eerste bladeren waren eigenlijk een soort stekels, en in het midden van het Devoon ontstonden 'echte' bladeren met een soort bladschijf. De evolutie van landplanten in het Devoon is één van de meest indrukwekkende in de hele geschiedenis van de aarde. Er was in die periode ook weinig competitie tussen de verschillende vormen die naast elkaar konden bestaan, aangezien het land nog letterlijk onbegroeid was. Er was ruimte genoeg voor alle evolutielijnen die zich ontwikkelden; zoals naast de vorming van bladeren die van stevige stengels met een complexe anatomie om water en voedsel te kunnen transporteren (denk aan vaatbundels), het ontstaan van de al eerder genoemde cuticula's tegen uitdroging met huidmondjes voor fotosynthese, complexere sporangia verenigd in bloeiwijzen (strobili, kegels) en tenslotte geslachtelijke voortplanting.

Het omgekeerde proces, reductie, komt ook veelvuldig voor. Een goed voorbeeld vinden we bij de coniferen. Deze groep naaktzadigen hebben nu bijna altijd mannelijke en vrouwelijke kegels, die bestaan uit een aantal simpele, meest houtige schubben, elk met zaden of pollenzakjes met stuifmeel. Maar de vroege coniferen in bijvoorbeeld het Onder Perm hadden veel gecompliceerdere kegels. Iedere vrouwelijke 'schub' bestond in feite uit een soort schutblad, de bractee, en een dwerglootje met een aantal steriele naalden (vaak nog in een spiraal staand) en één of meer zaadknoppen. In de loop van de evolutie verminderde eerst het aantal steriele naalden, kwamen ze daarna in één vlak te liggen en vergroeiden ze uiteindelijk met elkaar, en vaak ook met de bractee. Zodat we in het Mesozoïcum voor het eerst coniferenkegels zien die sterk lijken op de huidige.

Paleoecologie

Als men landschappen uit het verleden wil reconstrueren, moet men enig idee hebben van het milieu waarin al die fossiele planten gegroeid hebben. Om gefossiliseerd te worden moeten planten (net als dieren) bedekt worden door sediment (bijvoorbeeld zand, klei, vulkanische as) direct als ze afvallen cq afsterven. Dit bedekken moet zo snel mogelijk en liefst zonder zuurstof zodat de plantenresten niet kunnen gaan rotten en daardoor verdwijnen. Afgezien van vulkaanuitbarstingen die natuurlijk ook organismen heel snel inkapselen, vinden deze processen het beste plaats in het water,

en vandaar dat de meeste fossielen overblijfselen zijn van planten die in of in de buurt van water geleefd hebben. Een groot deel van de oude flora's kennen we dus niet, omdat er nooit fossielen van gevonden zijn.

De stenen waarin we de fossielen vinden, kunnen ons iets vertellen over hoe het milieu eruit zag toen de sedimenten afgezet werden. Men kan bijvoorbeeld zien of de lagen boven of onder water afgezet zijn, en of dat water diep of ondiep was, zoet (bijvoorbeeld een meer of een moeras), zout (zee afzettingen) of brak (een lagune). Het is ook van belang te weten hoe ver de sedimenten en de plantenresten getransporteerd zijn voordat ze afgezet zijn, en ook dit kan soms afgeleid worden uit de gesteenten. Als de afzetting plaats heeft gevonden dichtbij het gebied waar de planten gegroeid hebben vinden we vaak grote fragmenten van planten, soms met wortels of voortplantingsorganen er nog aan; of soms zelfs planten *in situ*, dat wil zeggen dat ze gefossiliseerd zijn op de plaats waar ze gegroeid hebben. Dit gebeurt nogal eens met paardenstaarten, die vaak in moerassen of ondiep water groeiden en een fors wortelgestel hebben, en dus vrij makkelijk ter plaatse gefossiliseerd kunnen worden.

Daarentegen, als planten over een grote afstand door het water vervoerd zijn alvorens gefossiliseerd te worden, zijn de plantenresten vaak klein en blijven alleen de stevige delen over. Tere resten zoals mossen, varens en dunne bladeren zijn door het transport verloren gegaan. Ook spoelen tijdens dit transport vaak plantenresten van verschillende groeiplaatsen bij elkaar. Stel U het verschil voor tussen het fossiliseren van plantenresten die in een klein meer zonder stroming vallen, of die in een snelstromende rivier vallen. In het eerste geval krijgt men een bijna volledig autochtone planten gemeenschap, in het tweede geval is het een samenraapsel van allerlei resten van planten die ergens langs die rivier gegroeid hebben. Ook speelt in het laatste geval mee dat hout (en houtskoolfragmenten), takken, kegels, vruchten en zaden veel gemakkelijker blijven drijven en dus meegevoerd worden door snelstromend water dan bijvoorbeeld bladeren. Derhalve worden de bladeren veel eerder in de rivierbedding afgezet dan de bijbehorende takken e.d. die door de rivier meegevoerd kunnen worden zelfs tot in zee.

Palaeoklimatologie

Er zijn een aantal belangrijke methoden om het klimaat in vroegere geologische perioden te reconstrueren (Vakhrameev 1995). Allereerst wil ik de studie noemen van gesteenten die klimaatsindicatoren zijn. Gesteenten als kool, koalin, bauxiet, ijzererts e.d. worden over het algemeen beschouwd als indicatoren van een vochtig klimaat, terwijl het voorkomen van zgn. 'red beds', zoutformaties en dolomiet meer wijst op een droog klimaat ten tijde van hun vorming.

De tweede methode is een complex van fysische factoren: het bepalen van absolute jaartemperaturen met behulp van isotopen verdeling (^{16}O versus ^{18}O) of bijvoorbeeld de Ca-Mg verhouding in fossiele schelpen. Ook het ijskern onderzoek zou hieronder kunnen vallen. In tegenstelling tot de vorige en de volgende methode, geeft deze methode vaak goede resultaten voor een relatief korte tijdspanne.

De derde methode is met behulp van de eerder genoemde palaeoecologie, en is gebaseerd op de verdeling van bepaalde dieren- en plantengroepen die sterk reageren op klimaatsveranderingen. Juist het onderzoek aan landplanten, naast dat aan zeedieren, speelt hierbij een belangrijke rol. Dit o.a. omdat gebleken is dat cuticula's hele goede klimaatsindicatoren zijn. Verschillen tussen schaduw- en zonnebladeren in morfologie en cuticula zijn niet alleen uit de huidige plantengemeenschappen bekend, maar kwamen b.v. ook al voor bij zaadvarens in de Jura.

Het huidmondjesonderzoek, zoals dat bijvoorbeeld bij de vakgroep Paleoecologie in Utrecht gedaan wordt, speelt tegenwoordig een belangrijke rol bij het onderzoek naar 'global change' en het broeikas effect. Het aantal huidmondjes blijkt namelijk bij vele planten (en vooral bomen) afhankelijk te zijn van het koolzuur gehalte in de lucht. Voor dit onderzoek zijn wel doorlopende gegevens nodig van één soort. Dat is bijvoorbeeld voor boorkernen in venen mogelijk voor duizenden jaren, maar verder terug in de tijd gaat dit soort onderzoek meestal niet.

Als we dat willen, moeten we terugvallen op de eerste methode, of op de analyse van fossiele flora's en fauna's. Een goed voorbeeld hiervan is bijvoorbeeld de aanwijzing dat polaire ijskappen waarschijnlijk afwezig waren in (een deel van) het Mesozoïcum, omdat er uit die tijd in de Arctische en Antarctische gebieden warmteminnende flora's gevonden zijn. Zo zijn er in Antarctica, van het Perm tot en met het Krijt, flora's bekend waarin een groot aantal Cycas-palmen voorkwamen; een plantengroep die nu alleen maar in de (sub)tropen kan leven. Overigens is Cycas-palmen een misleidende naam, deze groep heeft niets met palmen te maken, maar is een hele oude groep naaktzadigen. En op het arctische Spitsbergen en Frans Jozefland kwamen in de Jura en het Onder Krijt gematigd warme flora's voor. In het begin van het Tertiair, groeide er in Alaska een vegetatie die goed vergelijkbaar is met de huidige (sub)tropische regenwouden!

Palaeogeografie

Tenslotte moeten we, voor we reconstructies van de flora's in de verschillende tijdperken kunnen maken, ook nog even aandacht besteden aan de palaeogeografie: wat lag wanneer waar; of te wel, welk continent lag in welke tijd op welke plaats op aarde. Het is ondertussen wel gemeengoed dat de huidige verdeling van land en water niet altijd zo geweest is. De aarde is opgebouwd uit een aantal grote en kleinere platen die voortdurend in beweging zijn. De tentoonstelling in Naturalis, Kijkje Aarde, geeft een goed beeld van deze bewegingen en in de Oerparade is duidelijk te zien hoe we denken dat de aarde er in de verschillende tijdperken uitzag wat betreft de verdeling van land en water. U kunt zich dan ook voorstellen dat de klimaatsgordels soms heel anders over de wereld verdeeld waren dan nu het geval is, dat moge ook wel duidelijk zijn uit het hiervoor gegeven voorbeeld van een subtropische flora in Alaska.

Hoe zag de plantenwereld eruit in de verschillende geologische tijdperken?

Ik wil hier niet stilstaan bij het ontstaan van de aarde, de vorming van water (essentieel voor leven!) en het allereerste, ééncellige, leven dat ontstaan zou kunnen zijn op

de bodem van poelen met stilstaand water, waar het beschermd was tegen de sterke turbulentie die het in contact zou kunnen brengen met de dodelijke UV straling. De allereerste planten fossielen zijn gevonden in rotsformaties die zo'n 3000 miljoen jaar oud zijn. Het zijn eencellige vormen, verwant met onze blauwwieren en bacteriën. Deze vormen produceerden koolzuurgas waardoor niet alleen de samenstelling van de atmosfeer heel langzaam veranderde, maar er ook vormen van algen ontstonden die deze CO₂ gebruikten en omzetten in zuurstof. Ook deze zuurstof kwam langzamerhand in de atmosfeer terecht. Wanneer de eerste groenwieren (met chlorofyl voor de fotosynthese) zijn ontstaan, is nog niet geheel duidelijk, maar we weten wel dat de oudste stromatolieten gevonden zijn in Rhodesië in een gesteente waarvan men aanneemt dat het 2700 miljoen jaar oud is. Stromatolieten zijn kiezelzuurhoudende 'bulten' die nu (nog steeds!) gevormd worden door dichte matten van groen- en blauwwieren samen. Men neemt aan dat dit destijds ook het geval was, maar honderd procent zeker is dit natuurlijk niet.

Langzamerhand ontstonden in het Cambrium meercellige algen, en die ontwikkelden zich tot organismen waarin niet alle cellen meer gelijk waren maar waarin gespecialiseerde cellen zijn aangetoond. Ook schimmels ontstonden al in het Precambrium, en men begint te geloven dat korstmossen (een symbiose tussen een schimmel en een blauw- of groenwier) wel eens heel oude organismen zouden kunnen zijn, die misschien wel als eerste planten rotsen gingen bedekken. De oudste fossiele korstmossen die we kennen zijn uit het Devoon (Taylor et al. 1997).

De eerste 'echte' landplanten die men gevonden heeft stammen uit het einde van het Siluur. Dit is de belangrijkste ontwikkeling in de hele evolutie van de planten. Om dit mogelijk te maken moest er eerst genoeg zuurstof in de atmosfeer zijn, zo'n 2%, voor fotosynthese, en ozon om de UV straling iets af te schermen, anders zou leven buiten het water onmogelijk zijn. Maar er waren nog twee grote problemen te overwinnen, voor planten echt het land op konden: ze moesten zichzelf rechtop kunnen houden, en ze moesten het uitdrogende effect van de wind kunnen weerstaan. Het eerste impliceert de ontwikkeling van steunweefsel, in de vorm van o.a. extra cellulose in de celwand en later ook transportweefsel: houtvaten voor het transport van water en mineralen, en bastvaten voor voedsel (voornamelijk suikers). Tegen het uitdrogen werd de cuticula ontwikkeld, en om toch uitwisseling van gassen mogelijk te maken ontstonden er huidmondjes in. Ook fossiele sporen tonen aanpassingen aan het leven op het land: ze kregen een resistente buitenlaag (sporopollenine) waardoor ze door de wind verspreid konden worden zonder uit te drogen.

De eerste landplanten zijn vrijwel zeker geëvolueerd uit de groenwieren, aangezien ze daar biochemisch nog steeds op lijken. Ik heb U aan het begin van mijn verhaal al geschetst hoe een van de oudst bekende landplanten, *Cooksonia*, eruit zag: een stengel, die zich vorksgewijs vertakte, met een heel eenvoudige inwendige anatomie voor stevigheid en transport, en met aan het uiteinde van iedere tak een sporenkapsel voor ongeslachtelijke voortplanting. Het wortelgestel kennen we niet, maar we nemen aan,

in navolging van bv. bepaalde groenwieren, dat die bestond uit een platte, dunne plaat die in de bodem vastzat door middel van haar-achtige worteltjes (Thomas, 1981). We weten ook niet wat voor kleur deze planten hadden, maar althans een deel moet groen geweest zijn door chlorofyl, om fotosynthese mogelijk te maken. De hele plant was zo'n 6 – 10 cm groot.

Het oudste plantenleven dat we kennen groeide op moddergebieden die regelmatig overstroomd werden. We zien, dat op allerlei plaatsen in de wereld (Europa, Amerika, Australië) ongeveer gelijktijdig dezelfde soorten planten zich ontwikkelden op die moddervlaktes. In de loop van het Devoon werden planten groter en gecompliceerder, ontwikkelden zich bladeren voor een groter fotosynthese oppervlak (eerst als stevige, later als bladeren met een echte platte bladschijf), en natuurlijk geslachtelijke voortplanting. Aan het eind van het Devoon zien we de eerste bomen, tot 20 meter hoog; men neemt aan dat er een aantal redenen waren om zo groot te worden: o.a. de competitie met andere planten om licht (de aarde was nu veel dichter begroeid dan aan het begin van het Devoon), en om de voortplantingsorganen buiten het bereik van de eerste landdieren te houden. Om dit mogelijk te maken moest de stevigheid van de planten nog worden vergroot en ontstond hout. Aan het eind van het Devoon hadden diverse plantengroepen grote vormen ontwikkeld: wolfsklauwachtigen, paardestaarten en de allereerste primitieve zaadplanten.

In het Carboon, ook wel bekend als de steenkooltijd, koloniseerden grote groepen verschillende planten het land, en was een deel van de aarde bedekt met enorme moerasbossen die uiteindelijk bij ons steenkool zouden leveren. In deze tijd vormden alle continenten samen een grote landmassa, Pangea. Wat nu Europa en Noord Amerika is, was destijds een langzaam zinkend, ondiep zoetwater bassin dat veel dichter bij de evenaar lag dan nu. In dit vochtige en warme gebied ontwikkelden sommige wolfsklauwachtigen en paardestaarten zich tot grote bomen, tot wel 60 meter hoog. Het aantal planten was alleen gelimiteerd door de competitie wat betreft ruimte voor wortelgestel, voor voedingsstoffen en natuurlijk licht. Er waren nog weinig natuurlijke vijanden in de vorm van grote planteneterende landdieren. Wel kennen we uit die tijd fossielen van grote insecten. Zo zijn er in de Limburgse steenkool resten van hele grote libellen gevonden.

Onder deze omstandigheden ontwikkelden zich zoals gezegd grote planten, niet alleen wolfsklauwachtigen en paardestaarten, maar ook sommige varens konden zich tot boomvarens ontwikkelen, terwijl andere zich als lianen door het moerasbos slingerden. Ook de zaadplanten ontwikkelden zich verder in het Carboon. Deze vroege zaadplanten hadden bladeren die sprekend op varenbladeren leken, vandaar dat ze zaadvarens genoemd worden. De meeste waren nog vrij klein maar in de loop van het Carboon ontwikkelden sommigen zich toch al tot zo'n 5 meter hoge bomen. Vele waren echter ook klimplanten of lianen. Zo zijn er op een stam van één van de grote boomvarens uit die tijd tot wel 10 verschillende soorten klimplanten gevonden waarvan een aantal zeker tot de zaadvarens behoord hebben (Rößler 2000). Ook andere zaadplanten ont-

stonden in het laat Carboon: o.a. een groep conifeer-achtige bomen, de Cordaitales, die lange, grote bladeren hadden, en waarvan althans een aantal vertegenwoordigers naar alle waarschijnlijkheid mangroveplanten waren, te vergelijken met de recente *Pandanus* of mangrovepalm; overigens een misleidende benaming aangezien *Pandanus* niet verwant is met de palmen. Ook de allereerste echte coniferen zijn in laat-Carbonische afzettingen gevonden.

Aan het eind van het Carboon verdwenen de koolvormende moerassen uit het noordelijke deel van de wereld, hoewel er nog een gordel rond de evenaar overbleef waar ze nog tot in het Onder Perm voorkwamen. Het klimaat veranderde sterk in het Perm, het werd veel droger en er traden ook ijstijden op. Dit beïnvloedde de plantengroei sterk: vooral in de drogere, koude gebieden verdwenen alle grote vormen, in de (sub)tropische klimaatszone ontwikkelden zich groepen als de Cycaspalmen en de eerste Ginkgo's. Ook de coniferen evolueerden sterk.

Aan het eind van het Perm was er een grote catastrofe waarbij ongeveer 90% van het dierenleven op aarde uitstierf. Ook bij de planten was sprake van een sterke diversiteitsvermindering, maar niet zo sterk als bij de dieren. Wat de precieze oorzaak van deze catastrofe was, is nog niet helemaal opgehelderd. Wel weten we dat het geleidelijk gegaan moet zijn, en waarschijnlijk heeft langdurig vulkanisme, bekend als de 'siberian traps', er iets mee te maken.

Tijdens het begin van het Mesozoïcum, het Onder Trias herstelde de flora zich weer wereldwijd, maar dat herstel heeft in onze regionen zo'n 4 miljoen jaar geduurd. Uit de Onder Trias zijn maar weinig plantenfossielen bekend en dan vooral zgn. pionierplanten zoals de biesvarens (*Isoetales*) en de verwante *Pleuromeiaceae*. De laatste waren kleine bomen (zo'n 2 m hoog) met een kaarsrechte, onvertakte stam en bovenaan een 'kroon' van lange dunne bladeren en een eindstandige strobilus. Deze pioniervegetatie werd vervangen door een vegetatie met vooral coniferen, zelfs een kruidachtige!, maar ook bepaalde zaadvarens speelden als struiken of kleine bomen een rol. Daarnaast zijn uit de Midden Trias van bijvoorbeeld de Dolomieten een grote hoeveelheid Cycaspalmen bekend, ook met grote bladeren die wel wat leken op die van bananen bomen. Dit geeft aan dat het klimaat zich hersteld moet hebben en het milieu, althans daar ter plekke, redelijk vochtig en warm geweest moet zijn anders hebben bomen niet zulke grote bladeren met ook nog een dunne cuticula. Uit die tijd kennen we uit andere Europese flora's ook nog b.v. grote paardestaarten.

In de loop van de Trias en vooral in de Jura zien we bij de varens een aantal van de recente families in beeld komen, en een aantal ervan maakt in het begin van de Jura deel uit van grote koolvormende moerassen, b.v. in Hongarije, Roemenië en Iran. Maar het merendeel van de varens, zoals we die nu kennen, bestond ook toen nog niet. Recent onderzoek heeft aangetoond dat zij pas na de diversificatie van de bloemplanten (Angiospermen) in het Krijt zijn ontstaan. Ook bij de Coniferen vinden we aan het einde van de Trias en in de Jura de eerste fossielen van een aantal van de nu bekende

families, zoals de Araucaria-achtigen (denk aan de kamerden en de monkeypuzzle), de Dennen en de Moerascypresachtigen. Bij de Ginkgo's zien we in het Mesozoïcum een veel grotere rijkdom aan geslachten en soorten, dan alleen het nu nog levende fossiel *Ginkgo biloba*. Maar al deze Ginkgo's kwamen alleen voor in wat gematigde flora's. Nu nog kunnen Ginkgo's niet leven in een tropisch klimaat en dat was toen ook al het geval. Overigens, Ginkgo's worden heden ten dage regelmatig in steden aangeplant, simpelweg omdat ze goed bestand blijken te zijn tegen uitlaatgassen.

Maar tijdens de bloeitijd van de Dinosauriërs, Jura en Krijt, leefden er ook een aantal plantengroepen die in de loop of aan het eind van het Krijt uitgestorven zijn. Ik zal ze niet allemaal noemen, dat zou veel te ver voeren, maar twee groepen wil ik er toch even uitlichten: allereerst een groep zaadvarens die lang beschouwd zijn als de 'mis-sing link' naar de bloemplanten, namelijk de Caytoniales. Stelt u zich voor: struiken met 4-tallige, gesteelde bladeren (zoals die van de watervaren *Marsilea*) met een duidelijke netnervatuur, een typisch kenmerk van de meeste bedektzadige planten. De mannelijke voortplantingsorganen hingen in een soort katjes aan de struik en bestonden uit een asje met groepjes van 4 meeldraden; de vrouwelijke bestonden uit een soort vruchtjes die losjes aan een asje gerangschikt waren. Die zogenaamde vruchtjes bevatten een aantal zaden, en men heeft lang gedacht dat ze volledig gesloten waren, dus echt bedektzadig. Zorgvuldig onderzoek heeft echter aangetoond dat de 'vrucht' een 'mond met een lip' heeft vanwaaruit nauwe kanaaltjes naar ieder zaadje apart gingen voor de bevruchting door het stuifmeel. Dat stuifmeel werd door de wind verspreid, kwam op de 'lip' terecht en werd dan door vochtdruppels via de kanaaltjes naar de zaadknoppen vervoerd. Een ingenieus systeem dat bijna 'bedektzadig' was te noemen. Overigens zijn er gedurende het Mesozoïcum een aantal andere groepen planten geweest die ook pogingen tot evolutie in de richting van bedektzadigheid hebben gekend, maar de meeste van deze groepen zijn weer uitgestorven. Die Caytoniales moeten voor tenminste 1 kleine soort *Dinosaurius* lekker zijn geweest want we kennen uitwerpselen, zogenaamde coprolieten, die helemaal vol zitten met resten van bladeren, stuifmeel, zaden en vruchten van deze planten.

De tweede, nu niet meer levende, groep planten die een belangrijke rol speelden tijdens het Mesozoïcum, zijn de 'Bennettitales'. Deze leken wat betreft hun bladeren en algemene habitus sterk op de Cycaspalmen, en beide groepen kwamen in het Mesozoïcum vaak in dezelfde flora's voor. Beide kenden stammen die varieerden tussen min of meer bolvormig (zoals ook bij de meeste nu nog levende Cycaspalmen) tot lange, rechte, zelden vertakte stammen bedekt met grote bladlittekens. De bladeren van beide groepen waren meestal groot, veervormig vertakt, en op het eerste gezicht niet van elkaar te onderscheiden! Alleen cuticula-analyse kan ons hierbij helpen: de cuticula's van de echte Cycaspalmen lijken op die van alle andere naaktzadigen, terwijl die van de Bennettitales veel meer gelijkenis vertonen met die van de bloemplanten (de bedektzadigen)! Maar het meest opvallend aan de Bennettitales zijn

toch wel hun voortplantingsorganen. Het lijken de eerste bloemen, groot en met een soort bloemdek. Gedeeltelijk zaten ze direct op de (bolvormige) stam, gedeeltelijk stonden ze bovenin de kroon van de plant, tussen de bladeren. De mannelijke bloemen (tot 10 cm in doorsnede) bestonden uit een soort kom, met daarop een groot aantal min of meer driehoekige slippen waarop de meeldraden staan ingeplant. Binnenin de kom zijn nectarklieren gevonden om insecten te lokken. De vrouwelijke bloemen bestonden uit een zuiltje bezet met tientallen zaadjes met steriele schubjes ertussen, en het geheel is beschermd door een aantal harige schubben, die tijdens de bloei opengingen en uiteindelijk afvielen. Ook deze planten zijn lang beschouwd als mogelijke verwanten of voorlopers van de bloemplanten, maar recent moleculair onderzoek heeft aangetoond dat die verwantschap waarschijnlijk ver te zoeken is (Doyle, 2001). Ook dit was weer een van de vele doodlopende evolutielijnen. In de tweede helft van het Krijt, als de bedektzadigen zich sterk beginnen te ontwikkelen, sterven deze Bennettitales uit.

En dat brengt mij bij het ontstaan van de bloemplanten, bedektzadigen of Angiospermen, de meest succesvolle groep landplanten ooit. Er zijn nu zo'n 250.000 soorten bekend, tegenover 50.000 soorten andere groene landplanten. Ze vormen ook voedsel voor 2 grote groepen dieren: de zoogdieren en de insecten die dan ook min of meer gelijktijdig met de Angiospermen evolueerden.

Wanneer zijn deze bloemplanten ontstaan? Dat is nog volledig onduidelijk. Recent moleculair onderzoek wijst erop dat de eerste bedektzadigen misschien wel aan het eind van het Perm of begin van de Trias (Doyle, 2001) ontstaan zijn. Fossielen uit die tijd kennen we niet van deze groep; wel zijn er uit de Late Trias van Amerika fossielen bekend die zowel wat betreft hun bladeren als hun voortplantingsorganen verdacht veel op bloemplanten lijken. Ook in de Jura vinden we af en toe fossiele bladeren die tot de bedektzadigen zouden kunnen horen, en op de grens van Jura en Krijt zijn uit China echte angiospermen bekend met bloeiwijzen en al. Het waren misschien wel waterplanten met fijnvertakte bladeren en voortplantingsorganen die net boven het water uitstaken.

Wat wel goed bekend is, is de plotselinge diversificatie van de bloemplanten in het midden van het Krijt. Tot zo'n 100 miljoen jaar geleden domineerden de varens en de Gymnospermen (zoals coniferen, Cycaspalmen) het landschap. Maar toen begonnen in 10 miljoen jaar tijd de bloemplanten zich uit te breiden en de aarde te veroveren. Tegen het eind van het Krijt waren de meeste recente families vertegenwoordigd, en vormden de Angiospermen 80% van alle planten op aarde! Van de andere groepen landplanten wisten eigenlijk alleen de mossen, varens en coniferen zich nog enigszins te handhaven; Cycaspalmen en Ginkgo's overleefden maar net, en trokken zich terug in refugia (Cycaspalmen in een aantal droge, tropische gebieden, en de Ginkgo's in China), terwijl bijvoorbeeld zaadvarens en de bovengenoemde Bennettitales volledig van de aardbodem verdwenen.

In de loop van de tijd zijn de bloemplanten in de meeste flora's, milieus en klimaten

doorgedrongen. In het Krijt was er wat dat betreft waarschijnlijk nog wat minder variatie dan nu het geval is. Als we naar het noordelijk halfrond kijken, dan kennen we uit die tijd een min of meer gematigd-subtropische coniferen zone, met noordelijk ervan een gematigde zone met vele Ginkgo-achtigen en zuidelijk ervan een tropische zone met vele bloemplanten. In de tweede helft van het Krijt gaat de temperatuur op aarde omhoog en wordt zelfs hoger dan ooit sinds het ontstaan van de landplanten (en ook hoger dan nu het geval is), en het wordt in vele gebieden ook droog. Juist deze droogte lijkt verantwoordelijk voor het in de loop van het Krijt verminderen van de diversiteit binnen bijvoorbeeld een aantal fylogenetisch oudere varensfamilies, hoewel er ook binnen deze groep vertegenwoordigers ontstonden die zich aan deze droogte aangepast hebben. Het merendeel van de hedendaagse varens evolueerde pas tijdens en na de grote diversificatie van de bloemplanten.

Op de Krijt/Tertiair grens vindt de beroemde meteorieten inslag plaats, waardoor misschien de Dinosauriërs uitgestorven zijn, en die overal op aarde vastgelegd is in de bodem door een iridium laagje. Als we naar pollen profielen rond deze Krijt/Tertiair grens kijken, dan zien we een sterke afname, zowel in hoeveelheid als in diversiteit, van angiosperm en gymnosperm pollen en een sterke stijging van mos- en varensporten. Men neemt aan dat door de meteorietinslag er veel stof in de atmosfeer kwam; dit stof hield het zonlicht tegen, en mossen en varens kunnen nu eenmaal goed in schaduwrijke omstandigheden leven. Al snel na deze piek van sporen kwam het stuifmeel van de zaadplanten weer terug, alleen wel met andere soorten. We zien ook op deze grens een hele andere flora ontstaan.

In het Tertiair evolueerden de bloemplanten nog verder, en ontstonden vele recente groepen. Ze verspreiden zich ook over bijna de hele wereld hoewel er nog een paar kleine gebieden overbleven waar de coniferen domineerden, speciaal in de gematigde en koude zones. Een groot deel van het Tertiair was warm en de wereld was bedekt met een veel weelderiger vegetatie dan nu. In bijvoorbeeld Europa en het Zuiden van Noord Amerika waren uitgestrekte beboste moerassen zoals we die nu nog kennen van de Everglades in Florida. Grote hoeveelheden veen werden gevormd, wat resulteerde in bv. de bruinkoolformaties in Duitsland. Zuidoost Engeland, maar ook een deel van Nederland kende in die tijd (50 milj. jaar geleden) een subtropische flora vermengd met gematigde elementen. Arctische gebieden zoals IJsland, Groenland en Spitsbergen waren bedekt met uitgebreide coniferenbossen, waarin ook berken, elzen en struikheide voorkwamen. Alaska had een nog warmer klimaat met naast berken en elzen ook bijvoorbeeld lindes, iepen en hulst.

Aan het eind van het Tertiair begon de temperatuur op aarde te dalen, waardoor vele warmteminnende planten gedwongen werden te migreren in de richting van de evenaar of van berghellingen naar lager gelegen gebieden. In de buurt van de evenaar werd het klimaat veel droger, en de verminderde regenval leidde ertoe dat aan het eind van het Tertiair veel planten uitstierven of zich terugtrokken in kleinere leefgebieden. Daarentegen behielden vele eilanden hun vochtige klimaat, en kunnen we bij-

voorbeeld op de Canarische Eilanden nog het vegetatietype zien dat in het Tertiair ook een groot deel van het vasteland van Europa bedekte.

In het Kwartair hebben we in onze omgeving grote klimaatschommelingen gekend, o.a. resulterend in een aantal ijstijden die de plantenwereld sterk beïnvloed hebben. Het valt buiten mijn leeropdracht om hier uitvoerig op in te gaan.

Concluderend kunnen we stellen dat fossiele planten natuurlijk van groot belang zijn geweest als voedsel, niet alleen voor de Dinosauriërs. De gehele evolutie van het dierenrijk is nauw verbonden met die van het plantenrijk, als voedsel, maar vooral ook als bron van zuurstof in de atmosfeer. Zonder de landplanten zou er geen dierlijk landleven mogelijk zijn!

Onderzoek aan fossiele planten kan niet alleen gebruikt worden voor de reconstructie van evolutielijnen en processen, maar ook zaken als het 'global change' onderzoek kunnen profijt hebben van de palaeobotanie. Fossiele planten worden in toenemende mate gebruikt om palaeoecologische, palaeoklimatologische en palaeogeografische reconstructies te maken. Juist de aanwezigheid van bv. een cuticula in fossiele planten levert al een schat van gegevens op, die ook bij de huidige 'global change' processen gebruikt kunnen worden.

Het zou dan ook kortzichtig zijn om te stellen dat palaeobotanie een 'stoffige en verouderde' wetenschap is die in de huidige tijd geen bestaansrecht meer heeft. Oude collecties plantenfossielen kunnen een opmerkelijke bijdrage leveren aan modern palaeobotanisch, ecologisch, klimatologisch en biogeografisch onderzoek. Hier in Leiden hebben we de beroemde Jongmans collectie, die vroeger deel uitmaakte van het Geologisch Bureau in Heerlen. Na de sluiting van dit bureau kwam de collectie via NITG-TNO uiteindelijk bij Naturalis terecht. Deze collectie bevat zo'n 50.000 gecatalogiseerde fossielen, en zeker nog 25.000 ongecatalogiseerde exemplaren. De nadruk op de collectie ligt logischerwijze bij het Nederlandse Carboon, het was tenslotte niet voor niets oorspronkelijk de collectie van de Dienst voor het Mijnwezen. Maar er zijn fossielen uit de hele wereld in te vinden, en uit alle geologische tijdperken. Vele buitenlandse collega's hebben de collectie al geraadpleegd, en als al het materiaal geïntariseerd is, zal de wetenschappelijke belangstelling alleen maar toenemen.

Dankwoord

Aan het einde van mijn verhaal wil ik graag nog een dankwoord uitspreken. Allereerst wil ik het bestuur van het Leids Universiteits Fonds bedanken voor het instellen van deze bijzondere leerstoel, en het College van Bestuur en het bestuur van de faculteit voor het onderdak bieden aan deze leerstoel, en het instemmen met mijn benoeming.

Daarnaast ben ik het Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis veel dank verschuldigd voor hun niet aflatende steun bij het inventariseren en wetenschappelijk bestuderen van hun collecties fossiele planten, waarbij natuurlijk de Jongmans collectie met zijn wereldberoemde verzameling Carboon en Perm plantenfossielen, de meest aansprekende is. Ik hoop dat mijn collega, de curator paleobotanie Isabel van Waveren, en ik samen in staat zullen zijn om een uitstekende afdeling paleobotanie binnen het Museum op te bouwen. Ronald van Hengstum, Jan Krikken, Lars van de Hoek Ostende en natuurlijk Cor Winkler Prins, oud-directeur Wim van der Weiden en alle andere collega's bij Naturalis, voor alle steun tot nu toe hartelijk dank.

Ook ben ik het Nationaal Herbarium Nederland, en speciaal zijn directeur Pieter Baas, veel dank verschuldigd voor de wijze waarop hij zich ingezet heeft voor de totstandkoming van deze leerstoel. Tevens heeft hij mij direct de mogelijkheid geboden om het onderwijs in de prekwartaire paleobotanie in te passen binnen het al bestaande onderwijsprogramma. Groot genoegen beleef ik ook aan de samenwerking met mijn collega op het Herbarium Raymond van der Ham; ik hoop dat het onderzoek naar Boven Krijt planten uit het gebied rond Maastricht nog veel goede vruchten zal afwerpen.

Van de mensen die veel voor mijn wetenschappelijke ontwikkeling betekend hebben, wil ik in de eerste plaats mijn ouders noemen, die beiden in hun tijd bekende fysici waren. Daarnaast denk ik natuurlijk aan mijn promotor, Prof. Frits Jonker, en mijn copromotor prof. Tom Harris uit Reading, Engeland. Daarnaast hebben Henk Visscher, Wim Punt, Roel Janssen, Johan van der Burgh, Hans Kerp en vele andere collega's van het Laboratorium voor Palaeobotanie en Palynologie in Utrecht een grote rol gespeeld bij mijn wetenschappelijke vorming.

Ook van mijn ex-studenten die ik tijdens hun afstuderen en/of promotie heb mogen begeleiden heb ik veel geleerd. Speciaal Jopie Clement-Westerhof, Oscar Abbink, Cindy Looy (allen Utrecht), Mihai Popa (Roemenië), Luisa Passoni en Evelyn Kustatscher (beiden uit Italië) en Eka Iskandar (Indonesië) ben ik dank verschuldigd voor de heel plezierige en stimulerende manier waarop wij samengewerkt hebben, of nog samenwerken.

En natuurlijk bedank ik van harte mijn echtgenoot Jan. Zonder jouw stimulerende wijze van medeleven met de paleobotanie, het meegaan op veldwerk, het klaar hebben van eten als ik weer eens vermoeid thuiskom, zonder dit alles was het voor mij niet mogelijk geweest dit vak uit te oefenen. Ik ben dan ook heel blij dat je deze dag kunt meemaken. Ook mijn kinderen, Jan-Henk en Petra, ben ik dankbaar voor de wijze waarop ze altijd achter me gestaan hebben, en ook belangstelling voor het vak getoond hebben. Ik ben trots op jullie (en op mijn schoondochter en kleinkinderen).

Ik heb gezegd.

Literatuur

- Collinson, M.E. & Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. 2002. Ecology of ferns through time. Review of Palaeobotany and Palynology 119 (1-2).
- Doyle, J. 2001. Significance of molecular phylogenetic analyses for palaeobotanical investigations on the origin of angiosperms. Palaeobotanist 50: 167-188.
- Hansch, W. 2003. Katastrophen in der Erdgeschichte – Wendezeiten des Lebens. Museo 19: 1-235.
- Kenrick, P. & Crane, P.R., 1997. The origin and early diversification of land plants. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Rößler, R. 2000. The Late Palaeozoic tree fern *Psaronius* – an ecosystem unto itself. Review of Palaeobotany and Palynology 108: 55-74.
- Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. Palaeobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press.
- Taylor, T.N., Hass, H. & Kerp, H. 1997. A Cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert. American Journal of Botany 84: 992-1004.
- Taylor, T.N. & Taylor, E. L. 1993. The biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Thomas, B.A. 1981. The evolution of plants and flowers. Eurobook Limited.
- Vakhrameev, V.A. 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. Cambridge University Press, UK.
- Vakhrameev, V.A., Dobruskina, I.A., Meyen, S.V., Zaklinskaja, E.D. 1978. Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. & Morgans, H.S. 1999. The Jurassic Flora of Yorkshire. The Palaeontological Association, Field Guide to Fossils 8.