



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Innovation and stasis : gymnosperms from the early Permian Jambi flora
Booi, M.

Citation

Booi, M. (2017, November 15). *Innovation and stasis : gymnosperms from the early Permian Jambi flora*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/57351>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/57351>

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

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/57351> holds various files of this Leiden University dissertation

Author: Booi, Menno

Title: Innovation and stasis : gymnosperms from the early Permian Jambi flora

Date: 2017-11-15

8

Summary and future research

Chapter 1 describes the Jambi flora, an approximately 290 million year old flora found as part of the geological Mengkarang Formation in the province of Jambi, Sumatra, Indonesia. This flora was originally discovered by the Swiss geologist Tobler, and was subsequently first extensively described by the Dutch paleobotanist Jongmans and his German colleague Gothan. Jongmans grew so intrigued with this flora that he organized a dedicated expedition to the area. This expedition resulted in the main body of the current collection of plant fossils from the Jambi province that is now housed in the Naturalis Biodiversity Center in Leiden. After nearly a century of neglect, a reinvestigation of this collection and the taxonomic work based on it by Van Waveren and others renewed interest to such an extent that it led to the organisation of four expeditions to find and investigate the original localities.

What is so special about the Jambi flora that induced two researchers to independently go to considerable lengths in organizing expeditions to the remote localities in the tropical forest of Sumatra?

The Jambi flora represents an intriguing mix of on the one hand plant groups known from earlier forest mire floras of the middle and late Carboniferous (330 to 300 million years ago) and on the other hand plant groups, most of which are seed ferns, that would play important roles in the time to come and are making their first appearance. One of the things that was not clear from the old collection, was whether these plants all grew as part of the same vegetation, or whether they grew separately in different ecological circumstances. This is something that the recent expeditions have clarified. We now know that the newly appearing groups are part of a different vegetation (or vegetations) than those of the older plant groups. The latter also represent a typical peat-forming swamp ecology, while the first occur in drier conditions.

Chapter 2 concerns a detailed description of both the older and the newly found material from the alethopterid seed fern *Macralethopteris hallei*. Alethopterid seed ferns are already known from the middle Carboniferous onwards, but this particular species is exceptional both in the size of the pinnules (leaflets) as well as in the density of its venation. The recent expeditions have provided much more and better material that, for the first time, gives an impression of what the fronds of *Macralethopteris* look like. Some authors have questioned whether *Macralethopteris* is sufficiently different from other alethopterids (of the genus *Alethopteris*), to include it in a separate genus. Particularly the new material allows confirmation of *Macralethopteris* as sufficiently different in its morphology, primarily in the attachment of its thick pinnules and the extremely dense venation, to keep it in a separate genus. This typical morphology of *Macralethopteris* suggests growth conditions that are drier than those of the majority of known late Carboniferous plant groups.

Three species attributable to the newly emerging Late Paleozoic seed fern group of the Peltaspermales are the subject of **Chapter 3**. The most remarkable of these is a new species belonging to the genus *Comia*, called *Comia variformis*. As the name suggests, this species is characterized by its variable morphology that far exceeds any seen in other species belonging to that genus. If less material had been found for this species the material would probably have been described as two or three distinct species, because it would not have been clear that all the variations in leaf morphology were part of a continuum. In the same vegetational association we also find material attributable to the peltasperm genera *Rhachiphyllum* and *Supaia*, as well as a peltasperm fructification. Given the age of the deposits, these genera make a rather early appearance in Jambi compared to their occurrence in the rest of the world. In the case of *Comia*, it is even the earliest currently known. The fact that these genera are also found in the early and middle Permian throughout Asia, Europe and America, suggests that the position of West Sumatra at that time must have allowed migration to and/or from there to the rest of the world.

Chapter 4 treats two early representatives (*Palaeogoniopteris mengkarangensis* and *Gothanopteris bosschana*) of the gigantopterids, one of the more enigmatic Permian plant groups, which is characterized by a particular form of net venation (involving multiple orders of veins). For both of these taxa, new material found during the recent expeditions allows more accurate descriptions and more insight into the unique morphology of these species. Taking the morphology of these Jambi species as a starting point, an attempt is made to reconstruct possible evolutionary trends that might have led to the gigantopterid leaf morphology through a visual analysis of all species found in the gigantopterids (excluding the genera *Gigantopteris* and *Gigantonoclea*). These ‘deconstructions’ show that virtually all these gigantopterid leaf morphologies are reducible to patterns commonly found among late Carboniferous plant groups. This not only hints at the physiological process that enabled the development of the gigantopterid leaf morphologies, but also allowed speculation as to possible ancestors. What becomes apparent, is that the original morphologies must have been rather diverse, indicating that the gigantopterids are not a phylogenetically coherent group, but rather consist of plants deriving from various ancestors.

Whereas the previous chapters primarily dealt with fossilized leaves of various gymnosperms, **Chapter 5** concerns the fossilized wood of the Mengkarang Formation. Fossilized wood in various forms, ranging from enclosed fragments to big *in situ* tree stumps, is common in the Mengkarang Formation and the existing collection contains a large number of specimens. The gymnosperm wood (found as dispersed fragments) has been described by Kramer, who ascribed a handful of specimens to a new species, *Dammaroxylon kaurioides*. He designated all of the Jambi gymnosperm fossil wood as Tertiary in age, because they were collected as loose-lying fragments from streams together with specimens of angio-

sperm wood that clearly were Tertiary in age. The size of the collection allowed for a novel approach in describing and analysing the morphology. By creating a large dataset of all the measurements for the specimens and subsequently performing a Principal Components Analysis (PCA) on this dataset an attempt was made to objectively determine what morphologically coherent groups (*i.e.* species) could be discerned. It was surprising to find that no separate groups could actually be discovered and that the dataset formed one morphologically coherent whole. While it is conceivable that all the wood in the collection was derived from a single species, both the range of ecologies from which it was collected and the timespan of the Mengkarang Formation make this rather unlikely. If the Jambi gymnosperm wood is representative for late Paleozoic fossil wood in general, the implications could be significant. Even a comparison with wood from modern-day species from the Araucariaceae, shows that the Permian wood differs from it in only a few quantitative characteristics. Could it be that the 250+ species that have up till now been described from this wood type are not truly distinct species at all, but just small samples from a morphologically continuous whole as well? If that is the case, perhaps a vegetative organ that is so little subject to evolutionary change is not suitable for Linnean taxonomy. In addition, a comparison with several *in situ* specimens of fossil tree trunks in particular and the old and newly collected fossil wood in general, has made it clear that all the gymnosperm fossil wood in the Jambi collection is of early Permian, rather than Tertiary age.

Chapter 6 explores the preservational conditions, taphonomy and ecology of a particularly large fossil tree stump, preserved *in situ*. What emerges is a picture of an environment that is very dynamic with regular disruptions from volcanic activity in the form of pyroclastic flows. The tree itself is encased in layers of reworked volcanic ash. Volcanic deposits like these are common throughout the Jambi outcrops of the Mengkarang Formation. Such disruptions of (reworked) pyroclastic deposits would make this environment ideal for those plant groups that specialize in the rapid colonization of barren ground (ruderals).

Future research

The research presented here has provided a significant broadening of our knowledge of this early Permian flora, as well as providing an intriguing point of reference for research on the Late Paleozoic paleo-tropics. Revisiting the original localities has rooted the collection firmly in a geological and ecological framework that was previously lacking.

One of the aspects that seems to demand further investigation is the question whether this type of gymnosperm wood in general can be described as morphologically circumscribed groups (*i.e.* distinct species), or whether it can more accurately be characterized as a morphological continuum. If similarly large collections of fossil wood are available, it would be interesting to find whether a similarly continuous morphospace could be described from the wood of these collections, as that found for the Jambi specimens.

This research has also repeatedly highlighted one of the more frustrating problems in paleobotany, namely that of the difficulty of establishing the relationship between morphology of (parts of) plants on the one hand and true phylogeny on the other. This is exacerbated by the fact that much of the distinctions made in paleobotanical taxonomy are somewhat arbitrary and for a large part based on preferences of the individual researchers. Although statistical processing of large datasets of morphological measurements provides a means of a more objective approach, it might be that an equally promising avenue would be the harnessing of machine learning in objectively discerning morphological patterns. Using object- or image-recognition, perhaps starting with active learning on unambiguous specimens, could provide a more objective approach towards classifying plant fossil organ morphologies.

Samenvatting en toekomstig onderzoek

Hoofdstuk 1 beschrijft de ‘Jambi-flora’, een bij benadering 290 miljoen jaar oude flora die wordt gevonden als onderdeel van de Mengkarang Formatie in de provincie Jambi in Sumatra, Indonesië. Deze flora werd ontdekt door de Zwitserse geoloog Tobler en is vervolgens voor het eerst uitgebreid beschreven door de Nederlandse paleobotanicus Jongmans en zijn Duitse collega Gothan. Jongmans raakte zo geïntrigeerd door deze flora dat hij een speciale expeditie naar het gebied organiseerde. Deze expeditie resulteerde in het grootste deel van de huidige collectie van plantenfossielen uit de provincie Jambi, die zich op dit moment bevindt in de collecties van het Centrum voor Biodiversiteit Naturalis. Pas bijna een eeuw later volgde een herevaluatie van de collectie en het taxonomisch werk dat erop is gebaseerd door van Waveren en collega’s. Dit leidde tot een dermate grote interesse dat het resulteerde in vier nieuwe expedities met als doel de oorspronkelijk vindplaatsen terug te vinden en te onderzoeken.

Wat is er nu zo speciaal aan de Jambi flora dat het twee onderzoekers onafhankelijk van elkaar er toe aanzette om de niet geringe moeite te ondernemen expedities naar de moeilijk bereikbare vindplaatsen in het oerwoud van Sumatra te organiseren?

De planten van de Jambi flora zijn een intrigerende mix van plantengroepen. Aan de ene kant zijn er die groepen die al bekend zijn van de veenmoerassen uit het midden- en laat Carboon (330-300 miljoen jaar geleden), aan de andere kant groepen die hun eerste opwachting maken (vooral zaadvarens) en die in de daaropvolgende tijd een belangrijke rol zouden spelen. Uit de gegevens van de oude collectie kon niet worden opgemaakt of al deze planten onderdeel uitmaakten van dezelfde vegetatie, of dat ze gescheiden waren door verschillende ecologische omstandigheden. Dankzij de recente expedities weten we nu dat de ‘modernere’ plantgroepen onderdeel waren van een andere vegetatie dan die van de oudere groepen. Deze laatste vormen een typische veen-vormende moerasvegetatie, terwijl de eerste in drogere omstandigheden groeiden.

Hoofdstuk 2 geeft een uitgebreide beschrijving van zowel het oudere als het nieuw verzamelde materiaal van de alethopteridische zaadvaren *Macralethopteris hallei*. Alethopteridische zaadvarens zijn al bekend vanaf het midden Carboon, maar deze specifieke soort is in zowel de grootte van de pinnulen (deelblaadjes) als in de dichtheid van de nervatuur uitzonderlijk. De recente expedities hebben veel meer en beter materiaal opgeleverd wat voor de eerste keer een indruk geeft van hoe de bladeren van *Macralethopteris* er uit moeten hebben gezien. Sommige auteurs hebben in twijfel getrokken of *Macralethopteris* wel voldoende afwijkt van andere alethopteriden (in het genus *Alethopteris*) om toegewezen te worden aan een apart genus. Het nieuwe materiaal in het bijzonder bevestigt de unieke en afwijkende morfologie van *Macralethopteris*, vooral waar het de aanhechting van de opvallende dikke pinnulen en de zeer dichte nervatuur betreft, en daarmee de validiteit

van het aparte genus. De typerende morfologie van *Macraletopteris* suggereert dat deze plant in drogere omstandigheden voorkwam dan die van de meeste plantgroepen die uit het laat Carboon bekend zijn.

Drie soorten die alle tot de dan recent ontstane plantengroep van de Peltaspermales behoren, zijn het onderwerp van **Hoofdstuk 3**. De meest opmerkelijke van deze drie is een nieuwe soort van het genus *Comia*, *Comia variformis*. Zoals de naam al suggereert, wordt deze soort gekarakteriseerd door een meer variabele morfologie dan bekend is van enige andere soort in dit genus. Als er minder materiaal gevonden was van deze soort, zodat niet duidelijk was geworden dat alle variaties in bladmorfologie onderdeel waren van hetzelfde continuüm, waren er waarschijnlijk drie aparte soorten beschreven. In dezelfde associatie vinden we ook materiaal van de peltasperm genera *Rhachiphyllum* en *Supaia*, naast een peltasperm fructificatie. Gezien de ouderdom van de afzetting, is het een zeer vroeg voorkomen van deze genera vergeleken met hun verschijnen elders in de wereld. In het geval van *Comia* is het zelfs het tot nu toe vroegst bekende voorkomen. Aangezien deze genera ook gevonden worden in afzettingen uit het vroeg- en midden Perm in heel Azië, Europa en Amerika, zou de toenmalige positie van West Sumatra het mogelijk gemaakt moeten hebben dat er migratie tussen dit gebied en de rest van de wereld plaats vond.

Hoofdstuk 4 behandelt met *Palaeogoniopteris mengkarangensis* en *Gothanopteris boschana* twee vroege vertegenwoordigers van de gigantopteriden, een raadselachtige Permische plantgroep. Deze groep wordt gekarakteriseerd door een specifieke vorm van netnervatuur, die meerdere niveaus van nervatuur omvat. Voor beide taxa geldt dat nieuw materiaal, verzameld bij de recente expedities, nauwkeurigere beschrijvingen en nieuwe inzichten in deze unieke soorten mogelijk heeft gemaakt. Met de morfologie van deze Jambi soorten als beginpunt, is een poging gedaan om de mogelijke evolutionaire patronen die hebben geleid tot het ontstaan van de unieke bladmorfologie en nervatuur van de gigantopteriden te achterhalen via een visuele analyse van alle gigantopteriden (met uitzondering van de genera *Gigantopteris* en *Gigantonoclea*). Deze 'deconstructies' laten zien dat vrijwel al deze bladmorfologieën in de gigantopteriden te reduceren zijn tot patronen die veelvuldig gevonden worden bij plantgroepen uit het laat Carboon. Dit geeft niet alleen een idee van het fysiologische proces dat de ontwikkeling van de bladmorfologie van de gigantopteriden mogelijk heeft gemaakt, maar geeft ook voer voor speculatie over de mogelijke voorouders. Wat duidelijk naar voren komt, is dat de oorspronkelijke morfologieën vrij divers moeten zijn geweest. Dit geeft aan dat de gigantopteriden geen fylogenetisch coherente groep is, maar waarschijnlijk bestaat uit soorten met uiteenlopende voorouders.

Terwijl de voorgaande hoofdstukken vooral gefossiliseerde bladeren van verschillende gymnospermen behandelden, gaat **Hoofdstuk 5** over het versteend hout uit de Mengka-

rang formatie. Gefossiliseerd hout in verschillende vormen komt algemeen voor in de Mengkarang formatie; van ingesloten fragmenten tot grote boomstronken die in situ bewaard zijn gebleven. De huidige collectie bevat dan ook een grote hoeveelheid stukken hiervan. Het hout van gymnospermen (verzameld als fragmenten uit de verschillende rivieren en beken) is beschreven door Kramer, die een handvol stukken toeschreef aan een nieuwe soort *Dammaroxylon kaurioides*. Daarnaast bestemde hij al het hout van gymnospermen uit Jambi als Tertiair in ouderdom, omdat het als losse fragmenten samen gevonden was met fragmenten van angiospermenhout dat overduidelijk uit het Tertiair afkomstig was. De omvang van de collectie bood gelegenheid tot een nieuwe benadering in het beschrijven en analyseren van de morfologie van dit fossiel hout. Nadat een grote dataset met meetgegevens was gecreëerd, werd met een Principal Components Analysis (PCA) geprobeerd op een objectieve manier te achterhalen welke morfologisch coherente groepen (c.q. soorten) in de dataset te onderscheiden zouden zijn. Het was verrassend om te ontdekken dat het niet mogelijk bleek om individuele groepen in de dataset te onderscheiden en dat het één morfologisch coherent geheel bleek te vormen. Hoewel het voorstelbaar is dat al het hout in de collectie afkomstig is van één enkele soort, is dit op zijn minst onwaarschijnlijk, gezien de verschillende ecologische omstandigheden van de vindplaatsen en het tijdsbestek van de Permische afzettingen van de Mengkarang formatie. Als het hout van de Jambi gymnospermen representatief is voor laat Paleozoïsch hout in het algemeen, kan dit belangrijke implicaties hebben. Zelfs een vergelijking met hout van recente soorten uit de Araucariaceae laat slechts relatief klein, kwantitatieve verschillen zien. Is het denkbaar dat de meer dan 250 soorten die tot nu toe zijn beschreven op basis van dit type hout in werkelijkheid geen verschillende soorten zijn, maar slechts kleine steekproeven uit een groot morfologisch continuüm? In dat geval is een plantenorgaan dat zo weinig onderhevig is aan evolutionaire verandering misschien niet geschikt voor Linneaanse taxonomie. Hiernaast heeft een vergelijking tussen het oude en het nieuw verzamelde materiaal, in het bijzonder met de verschillende *in situ* boomstronken, duidelijk gemaakt dat al het fossiele gymnospermenhout van de Jambi collectie niet Tertiair is, maar uit het vroege Perm stamt.

Hoofdstuk 6 verkent de ecologie en de omstandigheden waaronder een zeer grote fossiele boomstronk *in situ* bewaard is gebleven. Dit geeft een beeld van een zeer dynamisch ecosysteem, met regelmatige verstoring door vulkanische activiteit in de vorm van pyroclastische stromen. De boomstronk zelf is omsloten met door water getransporteerde lagen van geërodeerde vulkanische as. Zulke vulkanische afzettingen zijn algemeen in alle Permische ontsluitingen van de Mengkarang formatie in Jambi. Deze verstoringen maken dit ecosysteem bijzonder geschikt voor plantgroepen die gespecialiseerd zijn in het snel koloniseren van braakliggende grond (zogenaamde ruderalen).

Toekomstig onderzoek

Het bovenstaande onderzoek heeft voor een belangrijke verdieping gezorgd van de kennis over deze flora uit het vroege Perm. Daarnaast heeft het mogelijk gemaakt dat de Jambi flora nu als een intrigerende referentie kan gelden voor onderzoek naar de laat Paleozoïsche paleo-tropen. Het opnieuw bezoeken van de oude vindplaatsen heeft de collectie een grondige referentie gegeven in de vorm van een geologisch en ecologisch raamwerk dat voorheen ontbrak.

Eén van de onderdelen die om verder onderzoek vraagt is de vraag of dit type gymnospermenhout in het algemeen beschreven kan worden als morfologisch duidelijk afgebakende groepen (*c.q.* soorten) of dat het ook hier in werkelijkheid altijd een morfologisch continuüm betreft. Gegeven collecties van fossiel hout van een vergelijkbare omvang, zou het interessant zijn om uit te vinden of dezelfde continue morfologische ruimtes, zoals bij de Jambi collectie gevonden wordt, ook op basis van deze collecties te vinden zijn.

Dit onderzoek heeft ook bij herhaling één van de meer frustrerende problemen in de paleobotanie naar voren gebracht. Namelijk, dat het moeilijk blijft om de morfologie van (onderdelen van) planten te koppelen aan concrete evolutionaire fylogenie. Dit wordt verergerd door het feit dat veel van de grenzen die getrokken worden in de paleobotanische taxonomie vrij willekeurig zijn en voor een aanzienlijk deel gebaseerd op de voorkeuren van individuele onderzoekers. Statistische analyse van grote datasets van morfologische meetgegevens zijn een manier om een meer objectieve benadering mogelijk te maken. Maar een minstens zo veelbelovende richting zou het inzetten van machine-learning voor het objectief onderscheiden van morfologische patronen kunnen zijn. Het gebruik van object- of beeldherkenning, waarbij eventueel begonnen kan worden met actief leren op basis van onomstreden classificeerbare stukken, zou kunnen zorgen voor een meer objectieve benadering in het indelen van de morfologie van fossiele plantorganen.