



**Planten uit het  
SILUUR en het  
DEVOON**

Hans Steur

Alle artikelen van Hans Steur over planten uit

## Siluur en Devoon

- De Silurische en Vroeg-Devonische landplant *Cooksonia* 3
- *Cooksonia paranensis*, een vroege landplant uit het Onder-Devoon van het Paraná-bekken in Brazilië 11
- *Nematothallus*, een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon 13
- *Pachytheca*, een vreemd, plantaardig bolletje uit het Siluur en het Devoon 21
- *Parka decipiens*, een onbegrepen plant uit het Laat-Siluur en het Vroeg-Devoon 27
- *Prototaxites*, een reuzenzwam van 400 miljoen jaar oud? Of een korstmos? 33
- *Prototaxites*, toch een korstmos!? 41
- Onderdevonische planten uit de Rhynie Chert 48
- Vier heel oude planten: *Gosslingia*, *Sawdonia*, *Drepanophycus* en *Zosterophyllum* 56
- *Rhacophyton*, een interessante plant uit het Laat-Devoon 64
- *Moresnetia*, een zeer oude zaadplant uit het Laat-Devoon 69

# De Silurische en Vroeg-Devonische landplant *Cooksonia*

Hans Steur

H. Steur, Laan van Avegoor 15, 6955 BD Ellecom, steurh@xs4all.nl, www.xs4all.nl/~steurh

**'Planten veroveren het land', 'De Aarde wordt groen', 'Invasie van de landplanten'. Onder zulke pakkende titels wordt het ontstaan van de eerste landplanten vaak beschreven. En terecht, want het was een megagebeurtenis in de ontwikkeling van het leven. Het waren de landplanten, die de weg vrijmaakten voor de onstuitbare evolutie van het dierlijk leven op het land. Het waren de landplanten, die de biosfeer grondig veranderden, bijvoorbeeld het zuurstofgehalte, het koolzuurgasgehalte, de bodemstructuur en de aard van de erosie.**

Hoe zagen de allereerste landplanten er uit? Wie waren die pioniers der pioniers? De bekendste landplant uit het Siluur is een plantje van enkele centimeters hoog, *Cooksonia* geheten. Het is niet alleen de bekendste, maar tot nu toe ook de oudste landplant. Dat laatste zou door nieuwe vondsten best nog kunnen veranderen. Er zijn aanwijzingen dat zelfs al in het Ordovicium hogere planten bestaan kunnen hebben.

In dit artikel wil ik proberen de eerbiedwaardige *Cooksonia* enigszins tot leven te brengen door de bouw en de levensomstandigheden te beschrijven, voor zover deze bekend zijn. Het onderzoek is nog in volle gang en telkens worden nieuwe feiten bekend. Soms worden ook nog nieuwe soorten beschreven. Veel is echter nog onbekend, bijvoorbeeld de manier waarop de plant aan de bodem verankerd was.

Devoon	Boven/Laat	Famennien
		Frasnien
	Midden	Givetien
		Eifelien
	Onder/Vroeg	Emsien
		Siegenien/Pragien
Gedinnien/Lochkovien		
Siluur	Boven/Laat	Pridolien
		Ludlow
	Onder/Vroeg	Wenioek
		Llandovery

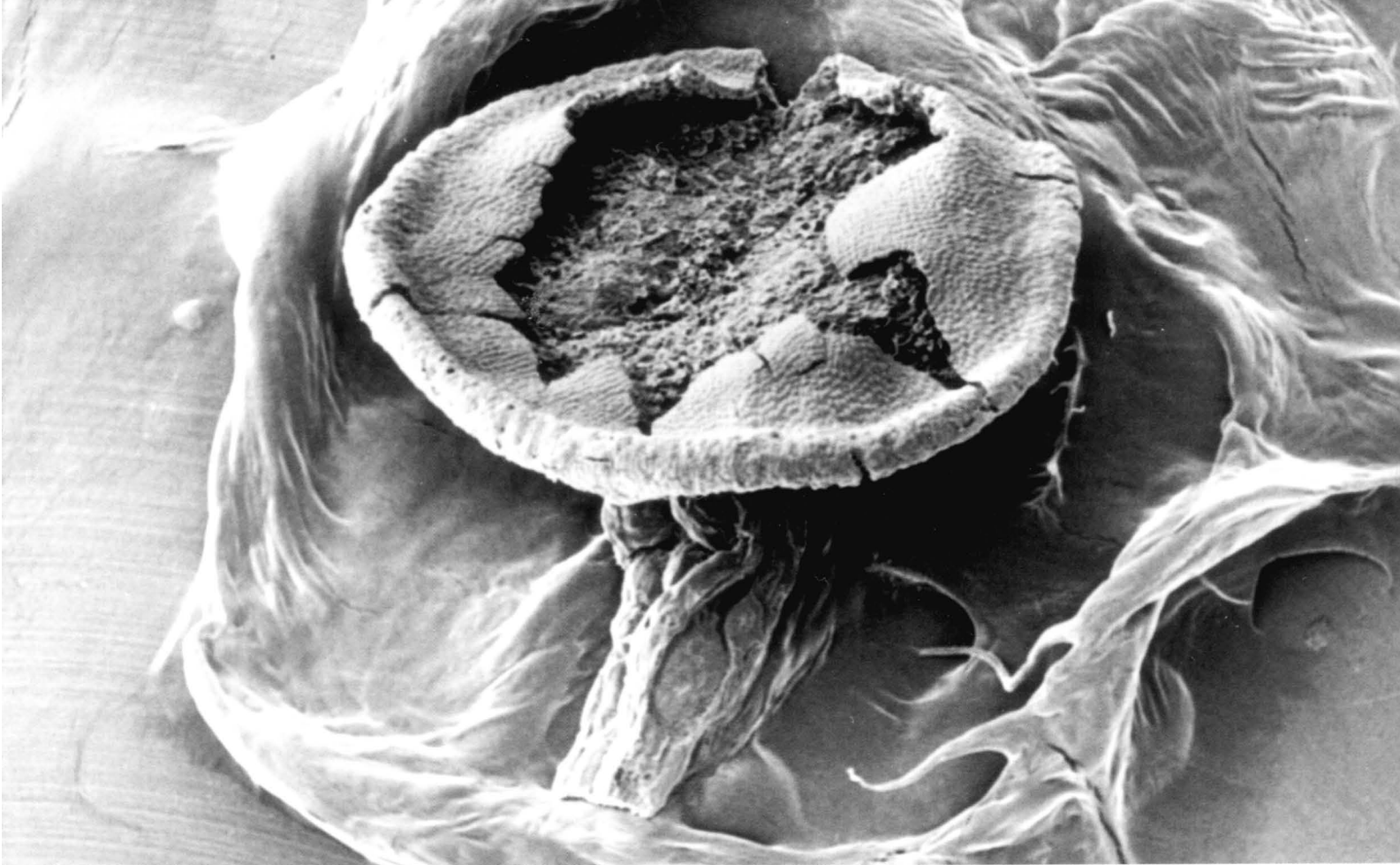
*Cooksonia* fascineert mij persoonlijk al heel lang en ik doe dan ook al vele jaren pogingen om fossiele exemplaren te vinden. Dit is en blijft heel moeilijk omdat er slechts weinig voorkomens bekend zijn (zee-, delta- of rivierafzettingen uit het Laat-Siluur en het allervroegste Devoon) en vanwege de geringe afmetingen van het plantje. In één vakantie heb ik ergens aan de kust van Zuid-Wales (Afb. 1) vele dagen lang zitten hakken op twee losse rotsblokken, daarbij elk schilfertje natmakend en bekijkend door de loep in de hoop een sprietje, al dan niet voorzien van een knopje (sporenkapsel), te zullen zien. Uiteindelijk had ik enkele interessante stukjes en een heel mooi volledig exemplaar (Afb. 2). Andere vindplaat-



Afb. 1. De Bovensilurische kliffen in Zuid-Wales bevatten op enkele plaatsen *Cooksonia*-resten.



Afb. 2. *Cooksonia pertoni* van Zuid-Wales. Pridolien. Hoogte plant 3,7 cm. Compositiefoto van de twee tegenstukken.



Afb. 3. SEM-foto van een sporangium van *Cooksonia pertoni* uit riviersedimenten in Shropshire (Engeland). Onder-Devoon (Gedinnien). Onder het opengescheurde opperhuid is de sporenmassa te zien. Diameter sporangium 1,5 mm. Foto D. Edwards/L. Axe. Met toestemming van Nature Publishing Group.

sen zijn soms wat rijker, maar het vinden van een redelijk compleet plantje is een uiterste zeldzaamheid. Vanwege de kwetsbaarheid van de vindplaatsen en om roofbouw te voorkomen, geef ik slechts een zeer globale aanduiding van de door mij bezochte vindplaatsen.

**Soorten**

W.H. Lang, dezelfde die samen met R. Kidston de planten van de Rhyne chert beschreef, publiceerde in 1937 de eerste *Cooksonia*-soorten: *C. pertoni* en *C. hemisphaerica*. Hij deed dit aan de hand van in Wales gevonden Onder-Devonische exemplaren van een paar centimeter hoog, die enkele malen vorkvormig vertakt waren en die min of meer bolvormige sporangia aan het eind van de vertakkingen droegen. Blaadjes en andere aanhangsels ontbraken.

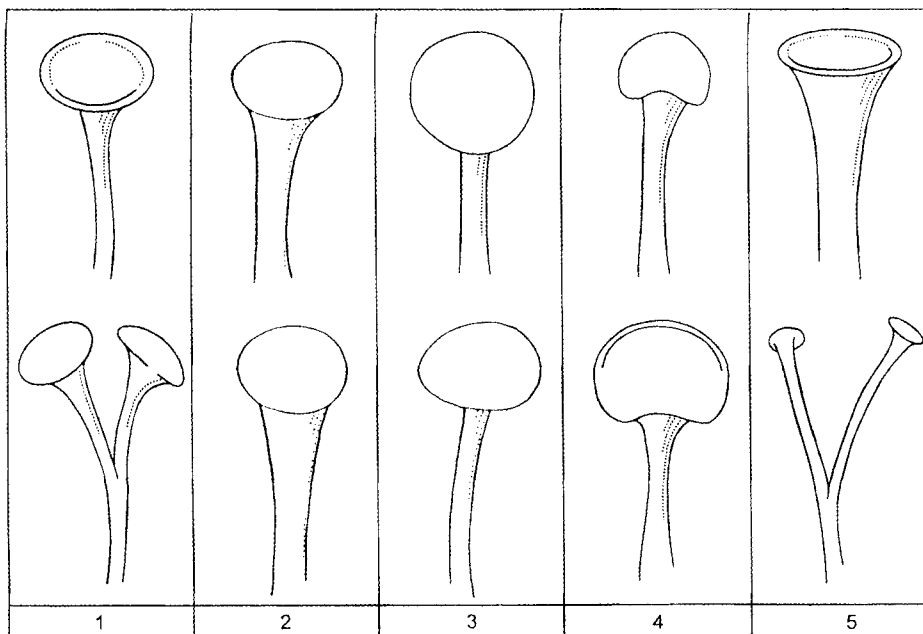
De geslachtsnaam *Cooksonia* gaf hij ter ere van de Australische palaeobotanica Isabel Cookson met wie hij onder meer samenwerkte bij de bestudering van de eveneens zeer oude plant *Baragwanathia*, die in Australië gevonden wordt.

Sinds die tijd zijn er meldingen van *Cooksonia*-soorten van over de hele

wereld verspreide plaatsen: Wales, Schotland, Engeland, Bohemen, Kazachstan, Siberië, de staat New York, Canada, China, Bolivia en Brazilië. De bekendste soorten zijn *C. pertoni*, *C. hemisphaerica*, *C. cambrensis*, *C. caledonica*, alle beschre-

ven aan de hand van Brits materiaal. Verder is onlangs de nieuwe soort *C. paranensis* uit Brazilië beschreven door P. Gerrienne et al (2001).

De soorten worden onderscheiden op grond van de vorm van de sporangia



Afb. 4. 1. *C. pertoni*, 2. *C. hemisphaerica*, 3. *C. cambrensis*, 4. *C. caledonica*, 5. *C. paranensis*. Schematische weergave van de vorm (en de variatie daarin) van de sporangia en de bijbehorende steeltjes. Zie de tekst voor toelichting. Tekening: J. Hulst.



Afb. 5. *Cooksonia pertoni* met drie sporangia. Shropshire (Engeland). Boven-Siluur (Pridolien). Hoogte plant 2,5 cm.

*Cooksonia pertoni*  
 Afbeelding 2, 5 en 6. Deze plant heeft sporangia die veel breder dan hoog zijn. Ze zijn vaak zo sterk afgeplat dat ze plaatvormig lijken. Het onderliggende steeltje is zeer breed uitlopend, zodat het dragende gedeelte bijna even breed is als het sporangium. Het sporangium is niet ingezonken in het steeltje.

*Cooksonia hemisphaerica*  
 Afbeelding 7. De sporangia zijn halfbolvormig, bolvormig of elliptisch. Het steeltje neemt onder het sporangium in dikte toe en het sporangium is maximaal ongeveer driemaal zo breed als de bovenkant van het steeltje. Sporangia, die dicht bij een vork zitten, zijn meestal mooi rond, terwijl sporangia op langere steeltjes onregelmatiger van vorm zijn. Waarschijnlijk zijn de sporangia op korte steeltjes jonger.

*Cooksonia cambrensis*  
 Afb. 8. Deze soort is in 1979 door D. Edwards beschreven aan de hand van materiaal uit Zuid-Wales. De plant heeft bolvormige of elliptische sporangia op steeltjes die niet of nauwelijks in dikte toenemen onder het sporangium. Het verschil met *C. hemisphaerica* zit vooral in het feit bij *C. cambrensis* dat het steeltje direct onder het sporangium relatief veel dunner is.

*Cooksonia caledonica*  
 Afbeelding 9. Deze soort is door D. Edwards (1970) beschreven aan de

en het bijbehorende steeltje. Aangezien de sporangia nogal variabel van vorm kunnen zijn, is het vaak moeilijk (en soms onmogelijk) om de soort met zekerheid vast te stellen. Soms kan het weghalen van één korrel zand aan de rand van een sporangium de vorm sterk veranderen. Ook de stand waarin het sporangium is gefossiliseerd, is van grote invloed op de vorm van het fossiel. Eenzelfde sporangium ziet er heel anders uit wanneer het zijdelings samengedrukt, horizontaal platgedrukt of scheef aangesneden is. Daarom is het van belang om voor determinatie over meerdere sporangia te beschikken.

*Cooksonia*-sporangia hadden nog geen speciale aanpassing om ze bij rijpheid te laten opengaan. Waarschijnlijk scheurde het sporangium aan de bovenkant gewoon open (Afb. 3). De kenmerken van de soorten worden hieronder kort besproken (Afb. 4).



Afb. 6. *Cooksonia pertoni* temidden van 'haksel'. Shropshire. Boven-Siluur (Pridolien). Hoogte van de foto 1,1 cm.



Afb. 7. *Cooksonia hemisphaerica* van Kosov, Tsjechië. Boven-Siluur (Pridolien). Lengte van de plant 6,8 cm. Foto V. Turek.



Afb. 9. Reconstructie van *Cooksonia* door C. Berry in het museum te Ludlow (Engeland).



Afb. 8. *Cooksonia cambrensis* van Builth Wells, Wales. Onder-Ludlow. Lengte plant 5 mm.

hand van Onder-Devonische vondsten in het gebied rond Forfar in Schotland. De sporangia zijn variabel van vorm maar meestal breder dan hoog en soms zelfs niervormig. Aan de bovenrand is vaak een kolig laagje te zien. De steel verwijdt zich enigszins onder het sporangium.

#### *C. paranensis*

Zie het volgende artikel. In 2001 is deze soort aan de hand van honderden exemplaren uit het Onder-Devoon van Brazilië beschreven door Gerrienne et al. Deze soort heeft een schijfvormig of soms schaalvormig sporangium, dat geheel in het zich sterk verbredende steeltje is verzonken. Het steekt niet uit, zoals bij *C. pertoni*. Sporen zijn van deze soort nog onbekend.

*Cooksonia* moet als een kunstmatig genus gezien worden. Waarschijnlijk bestaat het uit diverse geslachten, die nu evenwel nog niet goed te onderscheiden zijn.

#### **Had *Cooksonia* houtvaten?**

Het bezit van houtvaten met verdikte ringen en spiralen geldt als kenmerk van vaatplanten. Algen en mossen hebben deze zogenaamde tracheïden niet. Hoewel bij diverse *Cooksonia*-stengels een centrale zwarte of verdikte lijn te zien is, die waarschijnlijk het restant is van een bundel houtvaten (Afb. 10 en 11), heeft D. Edwards pas in 1992 de eerste foto's van met ringen/spiralen verdikte houtvaten



Afb. 10. Vertakking van (waarschijnlijk) *Cooksonia* waarin de centrale vaatbundel te zien is. Shropshire. Pridolien. Hoogte van de foto 16 mm.



Afb. 12. SEM-foto van een houtvat (tracheïde) van *Cooksonia pertoni* waarvan de ringvormige verdikkingen goed zichtbaar zijn. Shropshire (Engeland). Onder-Devoon (Gedinnien). Breedte van de foto 1,2 mm. Foto D. Edwards et al (1992). Met toestemming van Nature Publishing Group.

van *Cooksonia* gepubliceerd (Afb. 12). Het betrof de soorten *C. hemisphaerica* en *C. pertoni* uit een Onder-Devonische rivierafzetting in Shropshire (Engeland). Lang meldde in 1937 ook al dunne takjes met tracheïden, maar dit waren takjes zonder sporangia, zodat het niet geheel zeker

was dat om *Cooksonia* ging. Edwards vond de tracheïden echter in takjes met aanzittende sporangia.

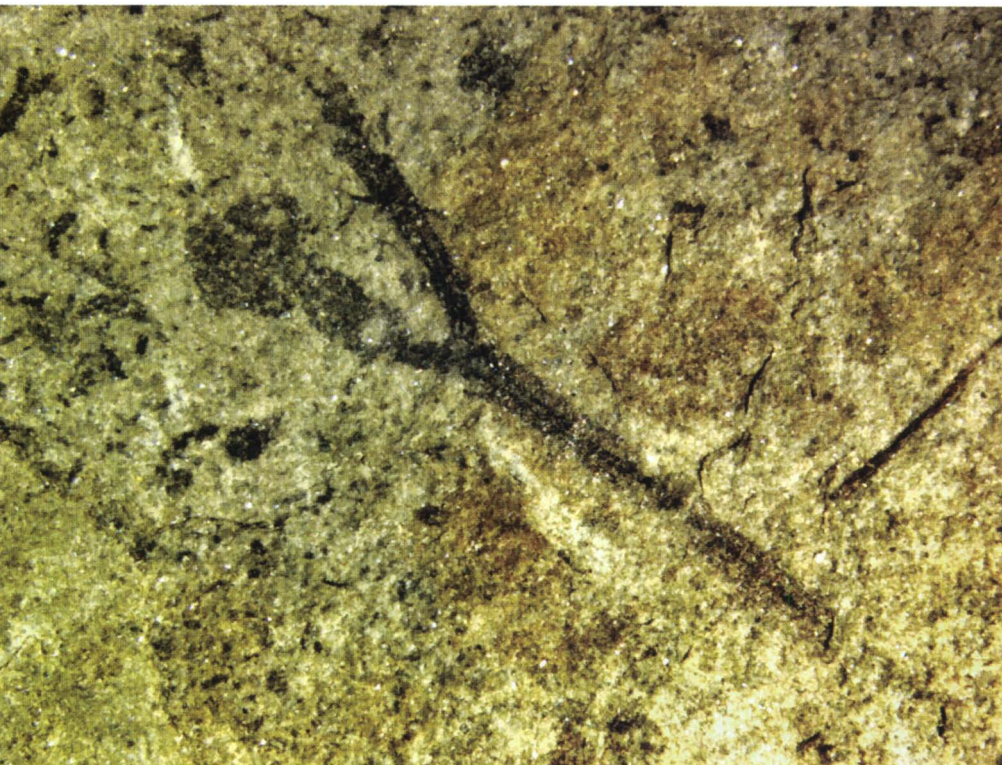
Toch zijn er nog heel wat haken en ogen bij de aanname dat iedere *Cooksonia*-plant tracheïden had. Ten eerste zijn er geen tracheïden gevon-

den bij *Cooksonia*-fossielen uit het Siluur. Het is dus mogelijk dat de tracheïden zich pas in de loop der tijd ontwikkeld hebben. Verder heeft men met behulp van elektronenmicroscopie ontdekt, dat er bij de oudste planten twee soorten versterkte 'houtvaten' voorkomen. Eén daarvan vertoont verwantschap met met de 'vaatbundels' van mossen ... Voorlopig gaat men er van uit dat ook de oudste *Cooksonia*'s tracheïden hadden.

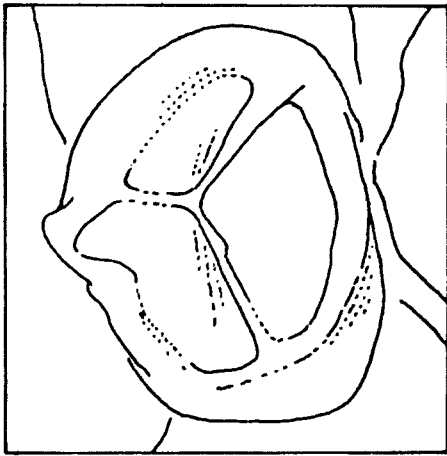
### Sporen

In veel gevallen blijken er geen sporen in de sporangia aanwezig te zijn. In enkele gevallen zijn ze wel geconserveerd, maar dan als een zeer sterk samengedrukte massa, waarin de afzonderlijke sporen nauwelijks te onderscheiden zijn (Afb. 3). In slechts enkele gevallen zijn ze redelijk goed, driedimensionaal geconserveerd (Afb. 13).

Bij het onderzoek aan de sporen van *C. pertoni* van verschillende plaatsen in Groot-Brittannië kon een evolutionaire trend aangetoond worden. Er blijken vier verschillende soorten sporen bij *C. pertoni* voor te komen: twee zijn algemeen en twee zeldzaam. Er lijkt een tendens te zijn van gladde sporen in het Siluur naar meer geornamenteerde in het Vroeg-Devoon. Welk voordeel dit voor de plant had, is natuurlijk niet vast te stellen, maar



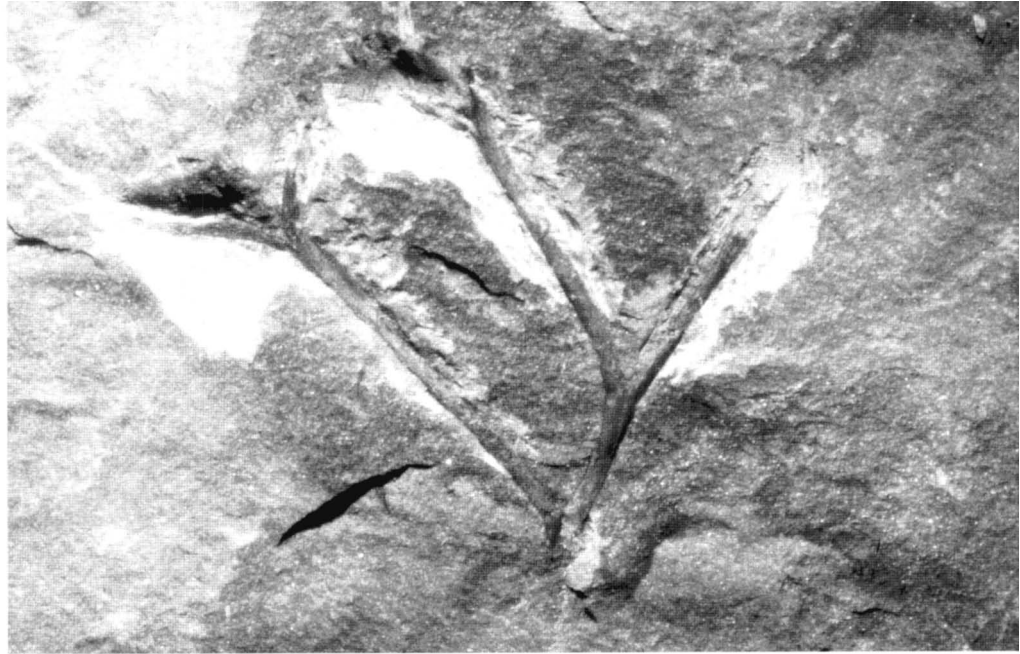
Afb. 11. *Cooksonia* sp. van Builth Wells (Wales). De centrale vaatbundel is als een zwarte lijn zichtbaar. Onder-Ludlow. Lengte plant 13 mm.



Afb. 13. Tekening van een spore van *Cooksonia pertoni*. Diameter spore 30  $\mu\text{m}$ . Tekening J. Hulst.

het zou op een aanpassing aan droogte kunnen duiden.

Vergelijkbare gladde sporen zijn ook gevonden in het Onder-Siluur. Hoewel op dit ogenblik de oudste *Cooksonia*-fossielen uit het Boven-



Afb. 15. Drievoudige vertakking van (waarschijnlijk) *Cooksonia*. Shropshire (Engeland). Pridolien. Hoogte plant 2 cm.

Wenlock (van Ierland) afkomstig zijn, kan dit wijzen op een nog vroeger voorkomen van *Cooksonia*. Alles wijst er op, dat hoewel *C. pertoni* gedurende zo'n 12 miljoen jaar uiterlijk nauwelijks veranderd is, er toch een evolutie heeft plaatsgevonden, die

met name in de vorm van de sporen tot uitdrukking komt.

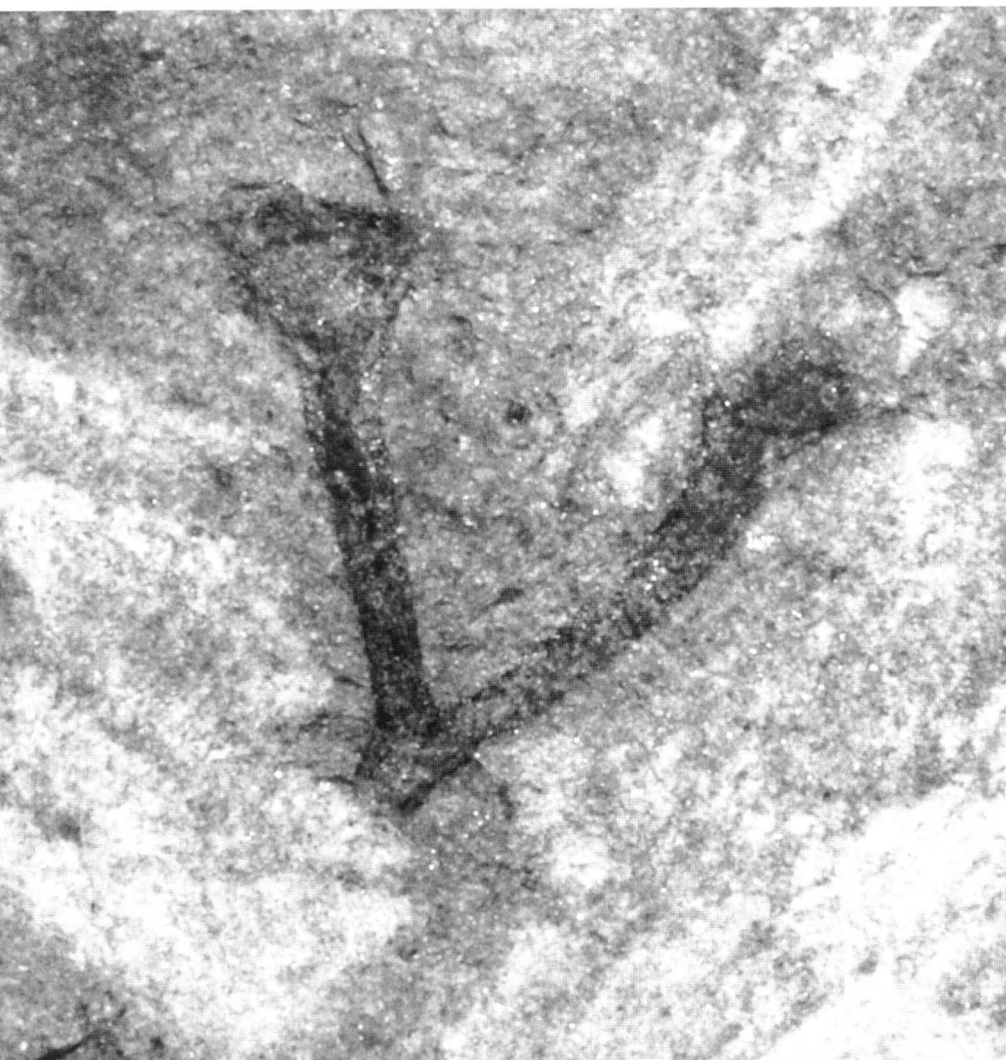
#### Cuticula en huidmondjes

*Cooksonia* heeft tot op heden geen goede cuticula's geleverd. Van andere soorten planten uit het Onder-Devoon kunnen vaak nog wel cuticula-preparaten gemaakt worden, die onder de microscoop cellen van de opperhuid en huidmondjes laten zien. Dit is tot nu toe niet gelukt bij *Cooksonia*. Wel zijn bij exemplaren van *C. pertoni* uit het Onder-Devoon afdrucken van huidmondjes en celstructuren op verkoolde stengels gevonden.

#### Voorkomens

De oudste *Cooksonia*-fossielen zijn gevonden in Ierland. Ze dateren uit het Laat-Wenlock (425 miljoen jaar). De conservering is niet goed genoeg om ze op soortnaam te determineren, maar het gaat duidelijk om *Cooksonia*-achtige planten met sporangia. Ook losse takjes zijn gevonden, waarbij sommige tot driemaal toe vertakt zijn.

Iets jongere *Cooksonia*-fossielen zijn gevonden in Wales, in een ontsluiting bij Builth Wells in het Onder-Ludlow (420 miljoen jaar). Deze fossielen zijn van minimale afmetingen (Afb. 8, 11, 14). Mijn grootste fossiel daar vandaan is een tweemaal vertakt twijgje met een lengte van 15 millimeter. Zulke takjes zonder sporangia worden ook wel ondergebracht in het kunstmatige genus *Hostinella*. Sommige takjes tonen een zwarte lijn, die waarschijnlijk duidt op de aanwezigheid van houtvaten (Afb. 11). Als soorten worden van deze plek in de literatuur genoemd *C. pertoni* en *C. hemisphaerica*, maar fossielen zijn hier bijzonder zeldzaam.



Afb. 14. Vertakking van *Cooksonia* sp. met twee sporangia. Builth Wells (Wales). Onder-Ludlow. Hoogte van de plant 12 mm.





Afb. 16. 'Clustervormige vertakking'. Grootste lengte 12 mm. Builth Wells (Wales). Onder-Ludlow. Misschien een rhizoom van *Cooksonia* (??).

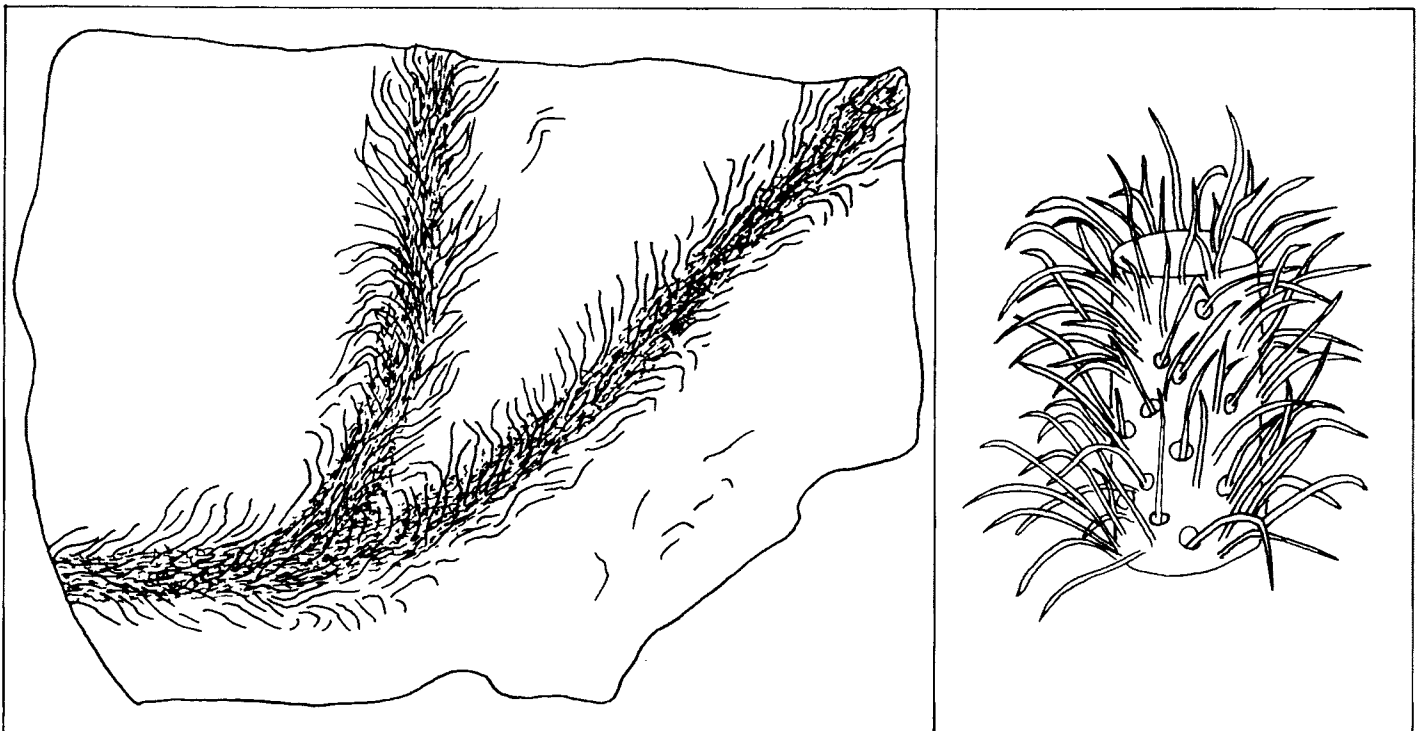
Op enkele andere plaatsen in Wales en Shropshire zijn ook *Cooksonia*-fossielen uit het Siluur gevonden. Op één plek aan de Zuidkust van Wales vond Edwards zelfs alle vier in Groot-Brittannië voorkomende soorten. Buiten Groot-Brittannië zijn Silurische *Cooksonia*-fossielen gevonden in Canada (niet tot op soort te determineren), Bolivia (lijkt het meest op *C. caledonica*), Tsjechië (*C. hemisphaerica*), Kazachstan (niet op soort te determineren), China (idem), Siberië (*C. pertoni*, *C. hemisphaerica*), de staat

New York (niet gedetermineerd) en misschien in Libië.

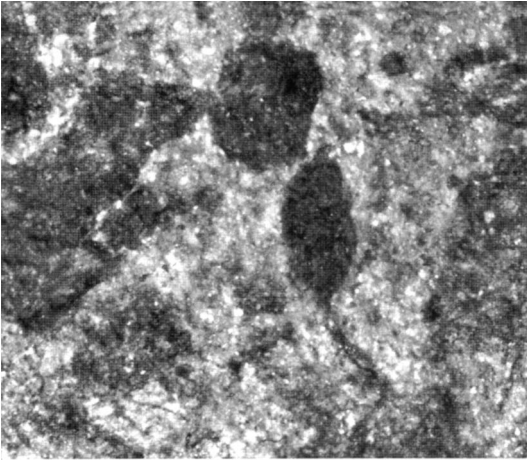
Het bekende exemplaar van afbeelding 7 uit Bohemen is gevonden in een ondiepe zee-afzetting die dateert uit van het Boven-Siluur. De *C. paranensis* uit Brazilië is afkomstig uit het allerlaatste Siluur of het allervroegste Devoon. Uit deze laatste vondst blijkt dat *Cooksonia* ook op flinke schaal voorkwam in delen van het grote zuidelijke continent Gondwana.

Ook in jongere afzettingen komt *Cooksonia* voor. *C. caledonica* is beschreven aan de hand van materiaal uit het Onder-Devoon bij Forfar (Schotland). Onze eigen vondsten in dit gebied beperken zich tot enkele onvertakte stengels met sporangia van deze soort. Enkele rivierafzettingen uit het Onder-Devoon in Groot-Brittannië hebben, weliswaar zeer fragmentarisch, maar wel bijzonder goed bewaard gebleven fossielen van alle Britse soorten *Cooksonia* opgeleverd (Afb. 3 en 12). Aan de hand daarvan heeft men gedetailleerde studie kunnen maken van de structuur van de sporangia en van de sporen. Zeer onlangs is uit deze afzettingen een nieuwe soort, *C. banksii*, beschreven, die zeer veel lijkt op de Braziliaanse *Cooksonia* (Habgood et al, 2002).

Opvallend is dat verreweg de meeste sedimenten zeeafzettingen zijn. Waarschijnlijk groeide de plant op vlakten langs de rivieren die van tijd tot tijd onder water kwamen te staan. Daarbij werden dan de stengeltjes afgebroken, meegevoerd en in de uitmonding van de rivier in zee afgezet. Dit verklaart waarom er geen wortels of horizontaal groeiende stengels met wortelharen (rhizomen) gevonden zijn. Waarschijnlijk had *Cooksonia* rhizomen want een andere vroege plant, *Rhynia*, die verwant is met *Cooksonia*, had een dergelijke groeiwijze. De horizontale stengels lagen bij deze soort



Afb. 17. *Baragwanathia longifolia*. Boven-Siluur van Australië. Links een fossiel, rechts een reconstructie van een deel van de plant. In de oksels van de blaadjes zitten sporangia. Tekening J. Hulst.



Afb. 18. *Tortilicaulis transwalliensis*. Sporangium met steeltje. Zuid-Wales. Pridolien. Lengte sporangium met steeltje 3,5 mm.

boven de grond: op plaatsen waar de stengels de grond raakten, ontwikkelden zich wortelharen. Het is niet onmogelijk dat er onder de vele takjes zonder sporangia ('haksel'), ook rhizomen zijn. Misschien is de vreemde vertakking van afbeelding 16 wel een rhizoom. Dat zou een wereldvondst zijn!

Ook zoutmoerassen worden als mogelijke groeiplaats van *Cooksonia* genoemd. Verder is het waarschijnlijk dat de planten groeiden in vegetaties die voornamelijk uit één soort bestonden. De meeste planten uit het Vroeg-Devoon groeiden nog in dergelijke éénsoortige gemeenschappen. De Braziliaanse *C. paranensis* groeide in een gebied niet ver van de toenmalige Zuidpool waar de leefomstandigheden waarschijnlijk vrij extreem waren. Weliswaar wijst de flora op een ijsvrije omgeving, maar de ingezonken sporangia lijken een aanpassing aan de koude.

### Andere zeer oude planten

Diverse planten uit het Siluur en Vroeg-Devoon behoren tot een nog slechts zeer onvolledig bekende en moeilijk te plaatsen groep. Enkele voorbeelden zijn *Nematothallus* (Steur en Van der Bruggen, 1998), korstvormige organismen met een dikke cuticula en een soort celstructuur, *Parka* (Steur 2000), rondachtige plakkaatjes met een netvormige structuur waarin sporangia zitten, *Pachytheca*, kleine bolvormige organismen, en *Prototaxites*, takjes, takken en stammen, die wellicht van een zwam afkomstig zijn. Al deze planten hebben gemeen dat ze een inwendige structuur hadden die bestond uit zeer dunne buisjes, die doen denken aan schimmeldraden, maar die veel resistenter waren. Deze hele groep planten is uitgestorven en wordt beschouwd als een doodlopende tak in de evolutie bij de 'verovering' van het land.

Een hogere plant, die *Cooksonia* in ouderdom naar de kroon steekt, is *Baragwanathia longifolia* (Afb. 17). Deze wolfsklauwachtige is in 1935 beschreven door Cookson en Lang aan de hand van vondsten in de staat Victoria in Australië. De ouderdom heeft tot veel discussie geleid, maar het materiaal wordt nu gedateerd als Vroeg-Ludlow (vanaf 420 miljoen jaar). De zich regelmatig vertakkende stengels zijn 10 tot 20 centimeter lang en zijn bedekt met lange en smalle, naaldvormige blaadjes. Vaak zijn de sporangia aanwezig en stengeldoorsnedes tonen vaatbundels zoals bij andere hogere planten. De plant is opmerkelijk hoog ontwikkeld gezien zijn ouderdom. *Baragwanathia* is uitsluitend bekend uit Australië.

Er zijn nog diverse andere soorten planten bekend uit Silurische afzettingen. Meestal gaat het om minuscule plantjes en bestaan de fossielen uit een kleine steeltje met een sporangium er op. Soms zijn de resten gevonden door gesteente op te lossen in HF en daarna het residu te bekijken. Van één zo'n plantje heb ik in Zuid-Wales een sporangium gevonden, nl. *Tortilicaulis transwalliensis* (Afb. 19). Het kenmerkende gedraaide steeltje is echter niet duidelijk te zien. Het kan zijn dat dit soort plantjes vaker voorkwam dan nu lijkt, maar dat zij op drogere plaatsen groeiden en daardoor een kleinere fossilisatiekans hadden.

### Tot besluit

Dankzij de steeds geavanceerdere technieken en dankzij de vasthoudendheid van onderzoekers wordt gestadig meer bekend over de alleroudeste landplanten, waarvan *Cooksonia* de bekendste en de meest verbreide is. Toch is het beeld nog allerminst compleet. Hoe was *Cooksonia* aan de bodem verankerd? In wat voor omgeving groeide de plant? Hoe is de verwantschap tussen de soorten? Van welke planten stamt *Cooksonia* af? Allemaal vragen, waarop in de toekomst nog een antwoord gevonden moet worden. Eigenlijk wel fijn, want onbeantwoorde vragen zijn het boeiendst.

### Dankwoord

Graag wil ik prof. D. Edwards en L. Axe van de Universiteit van Cardiff danken voor het beschikbaar stellen van de SEM-foto's van afbeelding 3 en 12. Ik dank prof. V. Turek van het Nationaal Museum van Praag voor de foto van afbeelding 7. Prof. H. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelmsuniversiteit te Münster dank

ik voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel en op mijn vertaling en bewerking van het volgende artikel. Hartelijk dank aan de tekenaar van de afbeeldingen 4, 13 en 17, de heer Joep Hulst te Amersfoort. Hans de Kruijk te Leerdam dank ik voor zijn inzet om steeds betere foto's van moeilijke objecten te maken. Ook Nico Taverne te Mill dank ik voor zijn hulp bij het maken van foto's. Dr. P. Gerrienne van de Universiteit Sart-Tilman te Luik dank ik voor zijn bereidheid om een apart artikel te schrijven over *Cooksonia paranensis*.

Foto's, tenzij anders vermeld: Hans de Kruijk en Hans Steur (copyright). Alle gefotografeerde fossielen, behalve die van afbeelding 3 en 12, zijn uit de collectie van de auteur.

### Literatuur

- Edwards D. en Wellman C., 2001. Embryophytes on land: The Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) Record. In: Gensel P.G. en Edwards D.: Plants invade the land. New York.
- Edwards D., Davies K.L., Axe L., 1992. A vascular conducting strand in the early land plant *Cooksonia*. Nature, v. 357: 683-685
- Edwards, D., Feehan, J., 1980. Records of *Cooksonia*-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland. Nature, 287: 41-42.
- Gerrienne, P et al., 2001. An Early Devonian flora, including *Cooksonia*, from the Paraná Basin (Brazil). Rev. Palaeobot. Palyn. 116: 19-38.
- Habgood, K.S., D. Edwards, L. Axe, 2002. New perspectives on *Cooksonia* from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. Bot. Journ. Linn. Soc., 139: 339 - 359.
- Lang, W.H., 1937. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. Phil. Trans. Roy. Soc. London 227B: 245-291.
- Steur, H. en Van der Bruggen W., 1998. *Nematothallus*, een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon. Grondboor & Hamer, 1998-2: 28-35.
- Steur, H., 2000. *Parka decipiens*, een onbegrepen plant uit Laat-Siluur en Vroeg-Devoon.
- Grondboor & Hamer, 2000-1: 4-8
- Stewart, W.N. en Rothwell G.W., 1993. Paleobotany and the evolution of plants. University Press, Cambridge.
- Taylor, T.N. en Taylor E.L., 1993. The biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, New Jersey.

# Cooksonia paranensis, een vroege landplant uit het Onder-Devoon van het Paraná-bekken in Brazilië

Philippe Gerrienne & Hans Steur

Dr. P. Gerrienne, NFRS Research Associate, Paléobotanique, Paléopalynologie et Micropaléontologie, Université de Liège, B18, parking 40, Sart Tilman, B-4000 Liège 1, Belgium

H. Steur, Laan van Avegoor 15, 6955 BD Ellecom, steurh@xs4all.nl, www.xs4all.nl/~steurh

**Het oudste fossiel van een landplant met stengels en sporangia is beschreven uit het Laat-Wenlock; dit is Midden-Siluur, ongeveer 425 miljoen jaar oud. Het is toegeschreven aan het genus *Cooksonia*, een klein plantje met een zeer eenvoudige structuur: vorkvormige vertakkingen, sporangia aan het eind van de stengeltjes en één soort sporen. Hoewel er betrekkelijk weinig fossielen zijn gevonden, is bekend dat *Cooksonia* gedurende het Laat-Siluur en het vroegste Devoon (415- 400 miljoen jaar geleden) wereldwijd verbreid was. Eén vertegenwoordiger van dit geslacht uit het Onder-Devoon is de oudste bewezen vaatplant. In dit artikel beschrijven we de soort *Cooksonia paranensis* Gerrienne et al. 2001, die verzameld is op een vindplaats in het Paraná-Bekken in Brazilië. In feite is *C. paranensis* gevonden in vijf verschillende gebieden in het Paraná-Bekken (Gerrienne et al., 2001, afb. 1b). Sommige exemplaren behoren tot de grootste *Cooksonia*-planten die ooit zijn gevonden. Het exemplaar dat we hier beschrijven komt uit de Jackson de Figueredo lokatie. Het is geconserveerd als een platgedrukte verkoolede rest in witte, zachte zandsteen. Uit onderzoek aan micro-organismen blijkt een Onder-Devoon ouderdom voor deze vindplaats. In die tijd lag het Paraná-Bekken in het zuiden van Gondwanaland, binnen de zuidelijke poolcirkel.**

## Beschrijving van *Cooksonia paranensis*

De meeste fossielen van *Cooksonia paranensis* zijn ongedeelde naakte takjes, 0,3 tot 1,1 millimeter breed, met aan het eind een sporangium. In zeldzame gevallen bestaat het fossiel uit vorkvormig vertakte assen (30-70°), die elk een sporangium dragen (Afb. 1 en 2). De assen zijn onder de sporangia sterk verdikt. De sporangia zijn 0,9 tot 3,3 millimeter in doorsnede. Ze zijn van boven schaalvormig en hebben de vorm van een trompet (Afb. 3). De hoogte van een sporangium is moeilijk te schatten vanwege de geleidelijke overgang van de as naar het sporangium. De meeste sporangia lijken verzonken te zijn in de as waarop ze zitten. Er is geen speciale aanpassing te zien voor het opengaan van de sporangia, afgezien misschien van de dikke rand, die bij sommige exemplaren te zien is. Er zijn geen sporen in de sporangia aangetroffen. Het hier afgebeelde exemplaar is uitzonderlijk lang (24 millime-

ter) en het bestaat uit een driemaal vertakte as met drie bewaard gebleven sporangia (Afb. 1 – 4).

*Cooksonia paranensis* lijkt sterk op de eerder beschreven *Cooksonia*-soort, *C. pertoni*, zowel qua afmeting als qua algemene morfologie. Niettemin zijn er een paar duidelijke verschillen tussen de twee soorten: bij *Cooksonia paranensis* is de overgang van as naar sporangium geleidelijker dan bij *C. pertoni*, en het sporangium van de eerste soort is dieper in de onderliggende as verzonken dan dat van de tweede.

Een recent beschreven *Cooksonia*-soort, *C. banksii*, lijkt zelfs nog sterker op *C. paranensis*. Deze plant uit het Onder-Devoon van het Welsh Borderland, heeft ook ingezonken trompetvormige sporangia.

Er is slechts één andere plaats in Zuid-Amerika waar *Cooksonia* gevonden is. Uit het Laat-Siluur van Bolivia

is *Cooksonia cf. caledonica* beschreven door Morel et al (1995). De aanduiding 'cf.' is de afkorting van Lat. conferre (samengaan) en betekent in dit verband 'lijkt op' of 'te vergelijken met'; dit houdt in dat de soort wel veel op *C. caledonica* lijkt, maar dat een 100% zekere determinatie niet mogelijk is. De beschreven exemplaren verschillen van *C. paranensis* doordat ze bolle sporangia met een duidelijke rand hebben.

## Andere planten van dezelfde vindplaats

Diverse andere planten zijn gevonden in de eerder genoemde lokatie. We noemen er enkele.

*Cooksonia cf. cambrensis*. Deze plant heeft een vorkvormig vertakte stengel, met aan het eind een duidelijk bolvormig sporangium. De overgang van as naar sporangium is abrupt. De sporangia zijn enigszins elliptisch in dwarse doorsnede.

*Pertonea sp.* heeft vorkvormig vertakte assen met sporangia aan het eind. De overgang van as naar sporangium is geleidelijk. De sporangia zijn plaatvormig. In tegenstelling tot *Cooksonia*-soorten hebben de assen en de sporangia uitsteekselletjes (knobbelletjes), met een afgeplatte top. Een soort die hier veel op lijkt is in 1991 uit het Welsh Borderland beschreven. *Sporogonites sp.* heeft ongedeelde stengels die eindigen in een spits, langwerpige sporangium. *Sporogonites* is ondermeer bekend uit België en wordt wel eens als een mos beschouwd.

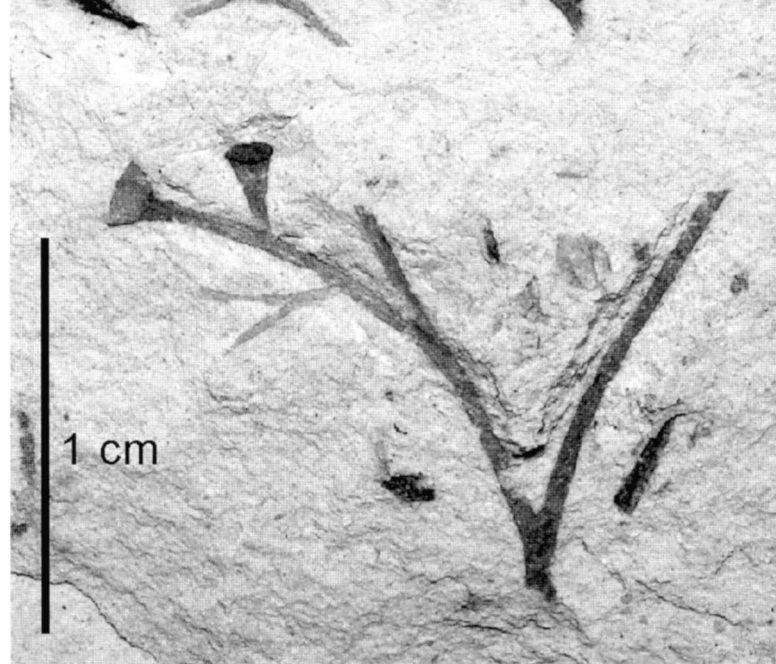
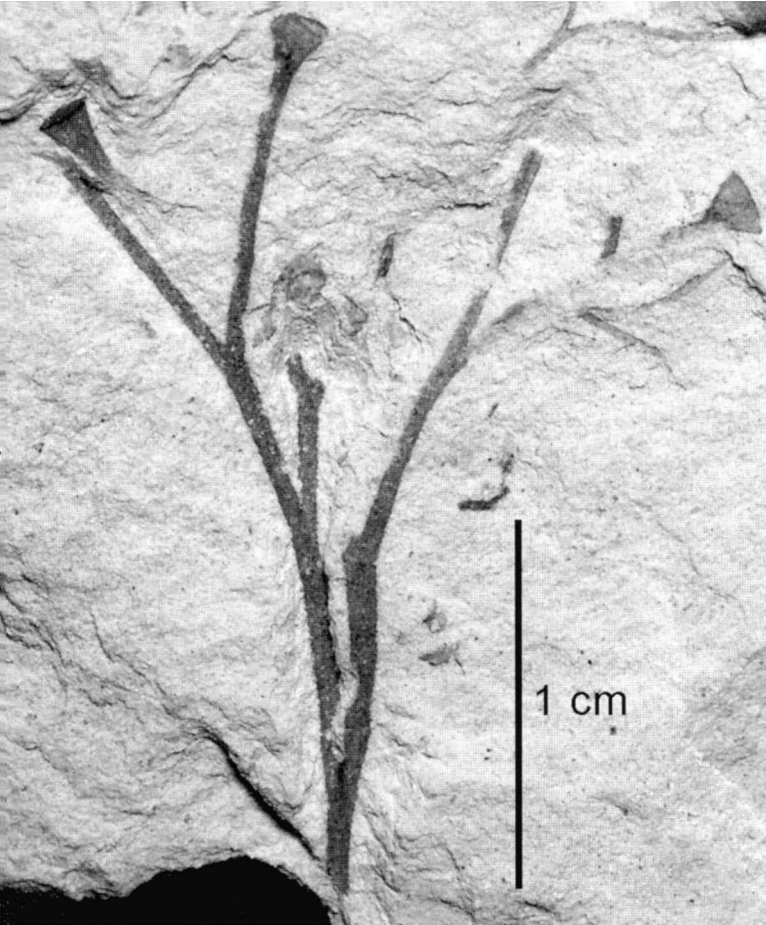
Verder zijn verschillende nieuwe soorten en geslachten in het gebied ontdekt.

## De habitus van *Cooksonia paranensis*

Uit de talrijke fossielen, die verzameld zijn, komt *Cooksonia paranensis* naar voren als een zeer klein plantje van 3 tot 5 centimeter hoog. Zie de reconstructie van afbeelding 4. Zijn stengels vertakten zich maximaal viermaal, waarbij ieder eindtakje eindigt in een trompetvormig sporangium. Waarschijnlijk zag de plant er uit als een zeer klein struikje.

## Discussie en conclusies

De aanwezigheid van de nieuwe *Cooksonia*-soort in verschillende lokaties in Brazilië wijst erop dat een groot gebied in dit deel van zuidelijk Gondwanaland met deze plant begroeid is geweest. Het illustreert tevens de wereldwijde verspreiding van de vroege landplanten. De rijke en zeer gevarieerde flora's van het



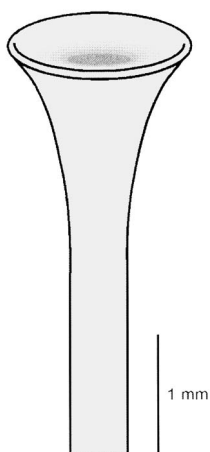
Afb. 2. Tegenstuk van het fossiel van Afb. 1.

Afb. 1. Groot exemplaar van *Cooksonia paranensis*. Paraná-bekken, Brazilië. Onder-Devoon.

Paraná-Bekken vormen een prachtig voorbeeld van de omvang van de radiatie van vroege landplanten, die in Laat-Siluur en Vroeg-Devoon plaatsvond.

Er is veel discussie geweest over de ouderdom en de betekenis van de *Baragwanathia*-flora in Gondwanaland. De plant lijkt hoger ontwikkeld te zijn dan *Cooksonia*. Onlangs is door Rickards (2000) vastgesteld dat de oudere *Baragwanathia*-flora uit Australië (oostelijk Gondwanaland) als Vroeg-Ludlow gedateerd moet worden.

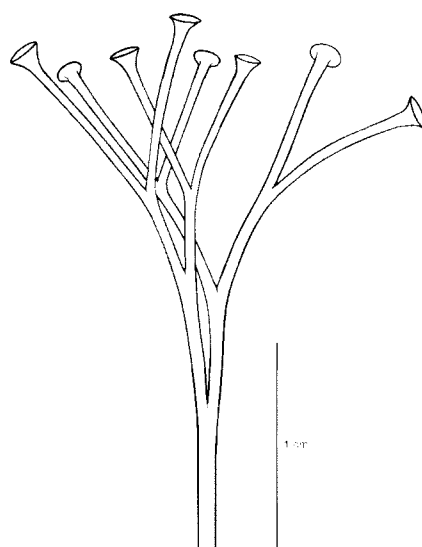
De Silurische ouderdom van de *Baragwanathia*-flora is als argument



Afb. 3. Reconstructie van een sporangium van *Cooksonia paranensis*.

gebruikt om aan te tonen dat de evolutie in Gondwanaland en Laurazië (het noordelijke supercontinent) geen gelijke tred hielden. Dit geldt evenwel niet voor Zuidwest-Gondwanaland (Brazilië, Bolivia) want daar komen planten voor, die tijdens het Laat-Siluur en het Vroeg-Devoon min of meer hetzelfde ontwikkelingsstadium (kleine afmetingen, vorkvormige vertakking, eindstandige sporangia) tonen als die uit Laurazië.

Foto's en tekeningen: P. Gerrienne.



Afb. 4. Reconstructie van de hele plant. Ontbrekende stengels en sporangia zijn toegevoegd.

## Literatuur

Zie ook de literatuuropgave bij het vorige artikel.

Gerrienne, P., Bergamaschi, S., Pereira, E., Rodrigues, M.A.C., Steemans, P., 2001. An Early Devonian flora, including *Cooksonia*, from the Paraná Basin (Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 116: 19-38.

Lang, W.H., Cookson, I.C., 1930. Some fossil plants of early Devonian type from the Walhalla Series, Victoria, Australia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B224: 421-449.

Lang, W.H., Cookson, I.C., 1935. On a flora, including vascular land plants, associated with *Monograptus*, in rocks of Silurian age, from Victoria, Australia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 219: 133-163.

Morel, E., Edwards, D., Rodriguez, M.I., 1995. The first record of *Cooksonia* from South America in Silurian rocks from Bolivia. *Geological Magazine* 132: 449-452.

Rickards, R.B., 2000. The age of the earliest club mosses: the Silurian *Baragwanathia* flora in Victoria, Australia. *Geological Magazine* 137: 207-209.

# Nematothallus

## een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon

Hans Steur en Wim van der Bruggen

**De vondst van goed bewaard gebleven, nog buigzame, cuticula's van de raadselachtige landplant *Nematothallus* is aanleiding geworden tot nader onderzoek. Hierbij zijn opmerkelijke overeenkomsten tussen *Nematothallus* en het recente korstmos *Leptogium* aangetoond. Het raadsel is echter niet opgelost. In dit artikel worden de uiteenlopende meningen en de huidige stand van het onderzoek besproken.**

### Inleiding

Eén van ons (Van der Bruggen) bezocht in augustus 1993 de verlaten Auchensail groeve (afb. 1) nabij het dorpje Cardross in Schotland. Een aantal platen onder-devonische zandsteen met veel plantenmateriaal werd meegenomen en thuis uitgeprepareerd. Daarbij werden twee nog buigzame plantaardige objecten aangetroffen. De eerste auteur werd hierover ingelicht.

Het bleek om cuticula's van *Nematothallus* te gaan, een plant waarvan het uiterlijk en de positie in de paleobotanische systematiek niet duidelijk is.

Het ene exemplaar is een enkelvoudige cuticula met een lengte van 14 mm. Het andere exemplaar meet 45 x 42 mm en bestaat uit drie op elkaar liggende cuticula's (afb. 2), die door een dun laagje sediment van elkaar zijn gescheiden.

Drie plantkundige instellingen zijn met deze vondst benaderd. In de paleobotanische afdeling van de Wilhelms-Universität te Münster werden de door de eerste auteur gemaakte lichtmicroscopische preparaten bestudeerd. Dr. M. Krings, die gespecialiseerd is in korstmossen, zag bij toeval een dia gemaakt van één van die preparaten. Hij herkende overeenkomsten met lichenen. Samen met professor H. Kerp werd een onderzoek begonnen, waarbij de vergelijking met recente korstmossen een belangrijke plaats innam. De auteurs hebben aan dit onderzoek een verdere bijdrage geleverd door fragmenten van de cuticula's met behulp van een elektronenmicroscop te bestuderen waarbij interessante details op SEM-foto's zijn vastgelegd.

Het grootste stuk is geschonken aan het Royal Museum of Scotland en heeft daar het registratienummer RMS 1997.39.1 gekregen.

### *Nematothallus*

Het was W.H. Lang, die in 1937 het genus *Nematothallus* introduceerde naar aanleiding van in Freshwater East (Zuid-Wales) gevonden fossielen: 'Platte bladachtige plakaten ('expansions') van geringe dikte, bestaande uit een stelsel van door elkaar geweven buisjes, dikwijls van twee ordes van grootte; gewoonlijk bedekt door een cuticula met een pseudocellulair patroon; en die tussen de buisjes en onder de cuticula dikwandige sporen produceren van verschillende afmetingen.' (Lang 1937: 288).

De naam *Nematothallus* is afgeleid van het Griekse nema (= draad) en thallus (= een plant, die niet gedifferentieerd is in wortel, stengel en blad).

Als soort beschreef hij *N. pseudovasculosa*, waarvan de dikke buisjes een doorsnede van 12-40  $\mu\text{m}$  hadden en de dunne ongeveer 2,5  $\mu\text{m}$ . De dikke buisjes hadden verdikte ringen (vandaar de naam: vaatplanten hebben ook vaten met verdikte ringen en spiralen) en de cuticula vertoonde een netvormig patroon.

Lang merkte op dat er waarschijnlijk meerdere soorten *Nematothallus* te onderscheiden zouden zijn.

Na Lang hebben vele anderen zich met *Nematothallus* bezig gehouden, maar nog steeds is onduidelijk hoe de plant er precies uitzag en tot welke groep hij behoorde.

Lang noemde drie elementen: de cuticula, de buisjes en de sporen. Tot op heden zijn deze drie elementen nooit overtuigend in verbinding met elkaar aangetroffen. Wel zijn ze zó vaak in elkaars gezelschap gevonden, dat het zeer waarschijnlijk is dat ze bij elkaar horen als onderdelen van één plant.



Afb. 1. De Auchensail-groeve. Foto W. v.d. Bruggen.

## Eigen onderzoek

Aan de hand van onze eigen vondsten zullen we de eerste twee elementen, de cuticula en de buisjes, beschrijven. Sporen hebben we nog niet aangetroffen.

### De cuticula's van Auchensail

#### Lichtmicroscopie.

We hebben stukjes cuticula op twee manieren voor onderzoek met de lichtmicroscopie bewerkt.

a. Fragmenten zijn zonder chemische behandeling op objectglasjes gemonteerd door ze in te bedden in glycerine-gelatine en ook in Entellan.

b. Fragmenten zijn eerst bewerkt met Schulze's reagens alvorens ze in te bedden in glycerine-gelatine.

Schulze's reagens is een mengsel van salpeterzuur en kaliumchloraat. Door stukjes cuticula hierin enige tijd bij geringe verwarming onder te dompen en vervolgens te spoelen met verdunde ammonia of kaliumhydroxide, is het mogelijk eventueel aanwezige verkoalde resten op te lossen en de cuticula te bleken. Bij deze behandeling komen zeer giftige gassen vrij. Het gebruik van een zuurkast is dan ook noodzakelijk.

De cuticula zelf wordt bij deze bewerking niet of maar weinig aangetast. Deze techniek, maceratie genaamd, wordt door paleobotanici toegepast om kenmerken van de opperhuid van fossiele planten, zoals celstructuur en huidmondjes, in microscopische preparaten zichtbaar te maken.

Het meest opvallende feit bij de cuticula's van Auchensail is het geringe verschil tussen gemacereerde en niet-gemacereerde planten. In beide gevallen zijn de cuticula's onder de microscoop doorschijnend en oranjeachtig van kleur. Blijkbaar bevonden zich geen verkoalde resten van de plant aan de cuticula en is deze zo dik dat er geen blekingseffect optrad.

Aan de niet-gemacereerde stukjes cuticula zitten wel meer aanhangende objecten, waaronder enkele draadvormige. Dit zouden buisjes kunnen zijn, zoals door Lang beschreven, maar zeker is dit niet. Het is ook niet vast te stellen of deze buisjes aan de cuticula vastzitten.

Overigens werd in een van de stenen na verwijdering van de cuticula een dradenmatje aangetroffen. Zie afb. 3.

Afb. 4 is een lichtmicroscopische foto van een van de genoemde preparaten. De celstructuur is duidelijk te onderscheiden. Verder is te zien dat de cuticula niet vlak maar onregelmatig gegolfd is. Dit kenmerk vertonen alle *Nematothallus*-cuticula's van Auchensail en het is niet bekend of dit een kenmerk is van de oorspronkelijke plant of dat het een secundair kenmerk is, ontstaan bij het fossiliseren of later.

Afb. 5 en 6 tonen de celstructuur bij sterkere vergroting. Het celpatroon wordt veroorzaakt door verdikkingen aan de onderkant van de cuticula. De bovenkant van de cuticula is glad. Wij hebben in onze preparaten geen

# De Auchensail-groeve

Deze groeve bevindt zich iets ten noorden van het dorpje Cardross, dat in Dunbartonshire ligt tussen Dunbarton en Helensburgh (A 814).

Op basis van de plantenfossielen zijn de gesteenten Lower Old Red Sandstone (Onder-Devoon) geda-teerd. Ze bestaan uit elkaar afwisselende grijsgroene zandstenen en rode, onregelmatig gelaagde, siltstones en schalies.

Planten zijn vooral in de grijsgroene zandstenen te vinden.

De conservering van de fossielen verschilt sterk. Men kan platen vol met over elkaar liggende, nauwelijks te determineren, stengels vinden. Maar de planten kunnen ook, zoals dit artikel toont, buitengewoon goed bewaard zijn gebleven.

De meest voorkomende plant heet *Sawdonia ornata* en iets minder algemeen is *Drepanophycus spinaeformis*. Beide soorten tonen gestekelde stammen en zijtakken en konden 0,5-0,7 m. hoog worden.

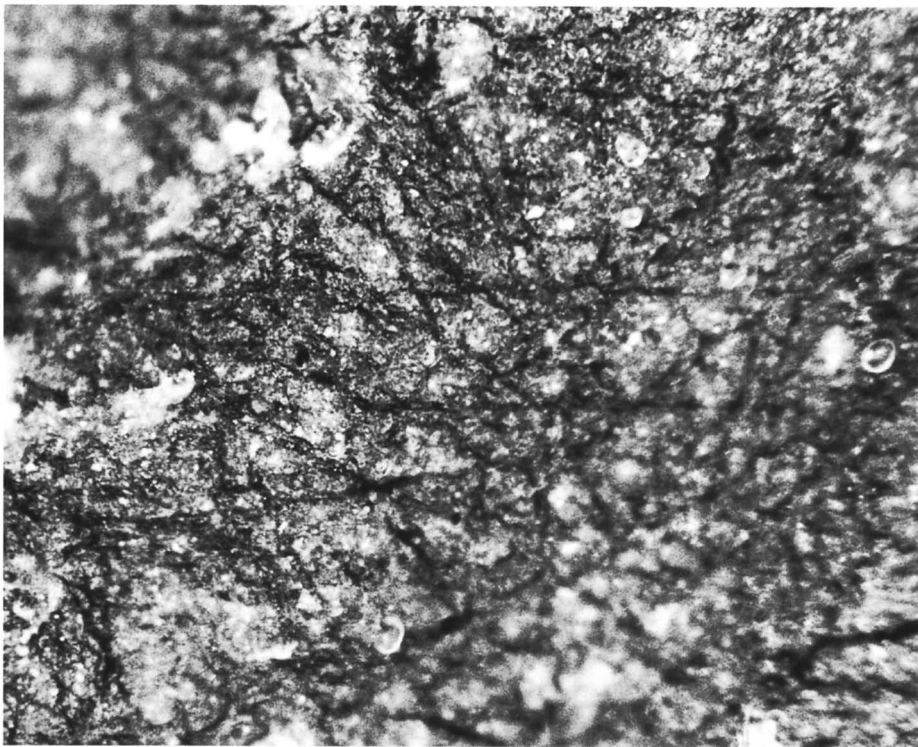
Andere planten zijn ook nog te vinden, zoals *Prototaxites*, *Zosterophyllum* sp. en *Dawsonites* sp.

Aan de basis van de grijsgroene zandsteenlagen liggen conglomeren. Waarschijnlijk gaat het hier om rivierafzettingen. In de rode siltstones komt *Beaconites* voor. Dit zijn waarschijnlijk graafgangen van een onbekend organisme.

Toegang tot de groeve levert geen problemen op, maar het spreekt vanzelf dat men even toestemming vraagt bij het voor de groeve gelegen Auchensail Cottage.



Afb. 2. *Nematothallus pseudovascularia* van Auchensail. Breedte van het fossiel 45 mm.  
Foto H. Steur.



Afb. 3. Dradenmatje van *Nematothallus* van Auchensail. Breedte van het beeld: 200 µm. Foto H. Kerp. Het stuk is ondergedompeld in alcohol.



Afb. 4. Cuticula van *N. pseudovasculosa* van afb. 2. Let op de celstructuur. Breedte van het beeld 0,8 mm. Foto H. Kerp.

regelmatige celpatronen kunnen vinden. Sommige plekken in de cuticula's zijn ondoorzichtig tengevolge van verdikkingen.

#### Elektronenmicroscopie.

Voor onderzoek met de elektronenmi-

croscopie zijn cuticulafragmenten op stubs (houdertjes) gemonteerd. Daarna werden de stubs in een apparaat geplaatst waar ze in een bijna-vacuüm met een uiterst dun laagje goud zijn bedekt.

Met een elektronenmicroscopie is het

mogelijk om uiterst gedetailleerde microstructuren met een grote dieptescherpte te bestuderen en fotografisch vast te leggen.

In de SEM-opname van afb. 7 (SEM = Scanning Electron Microscopy) zijn de netvormige verdikkingen aan de onderzijde van de cuticula duidelijk te zien. In afb. 8 is een stukje cuticula dubbelgevouwen: het rechterdeel van de foto geeft de celstructuur van de onderzijde van de cuticula en in het linkerdeel is de gladde bovenkant te zien.

Op verschillende plaatsen in de cuticula's werden clusters hoekige gaatjes aangetroffen (afb. 9, 10 en 11). In de meeste gevallen vult zo'n cluster een 'cel' op, maar soms gaan de gaatjes ook over de celwanden heen. Het ligt voor de hand te denken aan kristallen als verklaring van de hoekige vormen, maar een andere verklaring is ook mogelijk (zie p.33: 'Het onderzoek in Münster').

#### *Nematothallus* van Freshwater East

De eerste auteur heeft in de zomer van 1996 op deze boven-silurische vindplaats (afb. 22) twee weken gehakt in twee grote blokken op het strand, op zoek naar de oude landplant *Cooksonia*. Daarbij kwamen ook veel *Nematothallus*-achtige zwarte plakkaatjes te voorschijn. Deze plakkaatjes hebben wij onderzocht met de methode van de zg. 'filmpull' (ook wel 'filmtransfer' of 'acetaatpeel' genoemd). Dit is een zeer oude manier, ook al gebruikt door Lang en nog eens beschreven door Strother (1988, p. 968), om organische resten in de vorm van een dunne film van de steen te nemen en geschikt te maken voor microscopisch onderzoek. De techniek is als volgt. Overgiet het object royaal met aceton en leg er een stukje acetaatfolie op. Druk dit licht aan en laat het geheel vervolgens ca. 20 minuten drogen. Trek de folie los. Nu zit een dun laagje van het fossiel op en in de folie. Knip het object uit en bed het op een objectglasje in in canadabalsem. Dek het af met een groot dekglasje en sluit de randen af met nagellak. Het preparaat kan nu onder de lichtmicroscopie worden bekeken. De (verkoalde) resten zijn niet doorzichtig, zodat bij doorvallend licht alleen de omtrekken kunnen worden waargenomen. Door na elkaar een aantal 'filmpulls' van hetzelfde object te maken, kan een beeld van de driedimensionale bouw worden verkregen.

De plakkaatjes van Freshwater East bleken voor het merendeel te bestaan uit verbrokkelde, verkoolde resten zonder speciale structuur. Een samenhangende cuticula (al of niet met celstructuur) werd niet aangetroffen. Sommige preparaten toonden evenwijdige buisjes met dwarsverbindingen. Deze kunnen toegeschreven worden aan de eveneens enigmatische plant *Prototaxites*.

In enkele preparaten zaten matjes van kriskras lopende draden of buisjes met een doorsnede van ongeveer 3-5  $\mu\text{m}$ . Zie afb. 12 en 13. De draadjes waren niet erg lang: de grootste lengte die wij maten was ongeveer 100  $\mu\text{m}$ . De draden zijn duidelijk aangetaast: in diverse preparaten werden zeer korte stukjes van de draden aangetroffen.

In preparaten met matjes zaten steeds buisjes van één diameter en niet van twee diameters zoals door Lang beschreven. Dit feit komt overeen met de ervaringen van P.K. Strother (1988), die in een Amerikaanse ontsluiting voornamelijk *Nematothallus*-matjes met één soort buisjes vond.

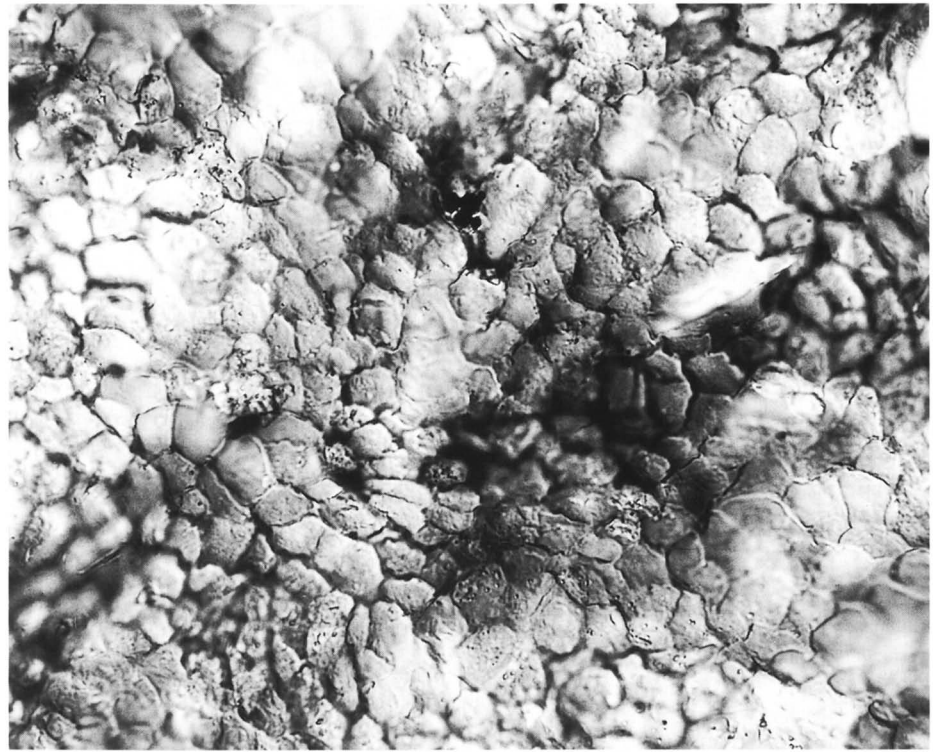
Wij troffen de matjes alleen aan in de zwarte plakaten, hetgeen wijst op het bij elkaar horen van plakkaatjes en matjes. Van *Nematothallus*-fossielen met dradenweefsel konden in het algemeen drie of vier maal 'filmpulls' met matjes gemaakt worden. Daarna was het aantal draadjes te verwaarlozen.

#### ***Nematothallus* van Capel Horeb**

Een oude groeve bij Capel Horeb in Wales (afb. 23) bevat zowel boven-silurische als onder-devonische lagen. Op sommige laagvlakken komen *Nematothallus*-achtige plakkaatjes voor, meestal van kleine afmetingen en soms vergezeld van *Cooksonia*-takjes.

*Nematothallus* is geconserveerd als een kolig laagje met een cuticula. De eerste auteur heeft de groeve bezocht en vond er lagen met zwarte plakkaatjes, waarvan sommige waarschijnlijk de exemplaren van *Nematothallus* zijn.

Het Laboratorium voor Paleobotanie en Palynologie te Utrecht heeft op zijn verzoek een aantal stukjes steen uit de Capel Horeb-groef opgelost in fluorwaterstof (HF). Dit is een buitengewoon agressieve stof, die alleen in laboratoriumomstandigheden gebruikt dient te worden en die de eigenschap heeft steen op te lossen en sommige organische resten, zoals cuticula's en acritarchen, te sparen. Door het residu in te bedden in glycerine-gelatine kan het met de licht-

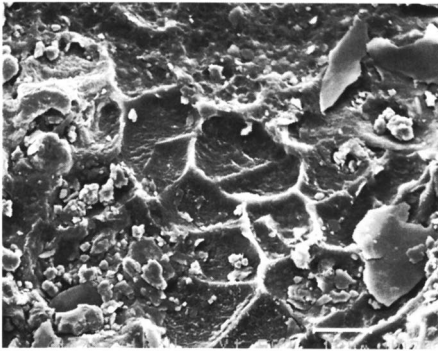


Afb. 5 Cuticula van *N. pseudovascularosa* van afb. 2. Breedte van het beeld 210  $\mu\text{m}$ . Foto H. Kerp.

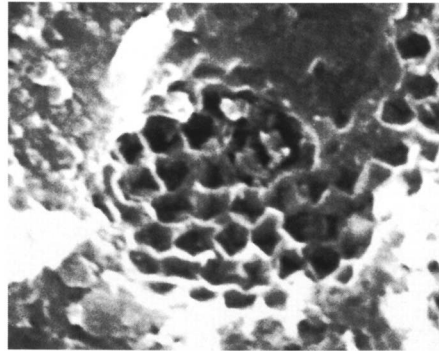


Afb. 6 Cuticula van *N. pseudovascularosa* van afb. 2. Breedte van het beeld 50  $\mu\text{m}$ . Foto H. Kerp.

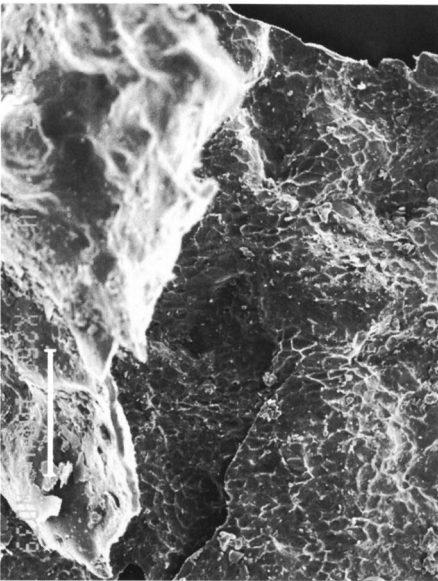




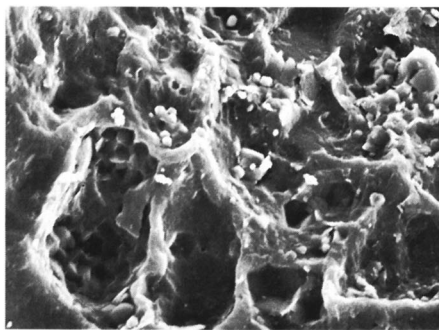
Afb. 7. SEM-opname van *N. pseudovascuosa* van Auchensail. Maatstreep = 10  $\mu\text{m}$ . Foto A. Marks.



Afb. 10. Cluster gaatjes bij sterke vergroting. Doorsnede van één gaatje is ongeveer 1  $\mu\text{m}$ . SEM-opname. Foto A. Marks.



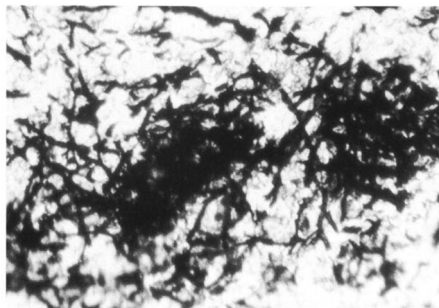
Afb. 8. SEM-opname van een dubbelgevouwen cuticula van *N. pseudovascuosa* van Auchensail. Maatstreep = 100  $\mu\text{m}$ . Foto A. Marks.



Afb. 11. Cuticula van Auchensail met clusters gaatjes. SEM-opname. Breedte van het beeld 45  $\mu\text{m}$ . SEM-opname. Foto A. Marks.



Afb. 9. Clusters gaatjes in cuticula van *N. pseudovascuosa* van Auchensail. Foto A. Marks. Maatstreep = 10  $\mu\text{m}$ . SEM-opname. Foto A. Marks.



Afb. 12. Dradenmatje van *Nematothallus* sp. van Freshwater East. Breedte van het beeld 200  $\mu\text{m}$ . Foto H. Hass.



Afb. 13. Dradenmatje van *Nematothallus* sp. van Freshwater East. Breedte van het beeld 200  $\mu\text{m}$ . Foto H. Hass.

microscop bestudeerd worden. Er bleken nogal wat donkere stukjes met celstructuren in te zitten. Zie afb. 14. Aangenomen mag worden dat dit stukjes cuticula van *N. pseudovascuosa* zijn. Verder zijn vrij veel losse buisjes en staafjes te zien, waarvan niet met zekerheid te zeggen is waar ze vandaan komen. Ze kunnen afkomstig zijn van zg. chitinozoën, maar de dunne buisjes zouden ook van *Nematothallus* kunnen zijn. Afb. 15 toont een stuk cuticula waaruit buisjes steken. Aangezien het residu veel behandelingen heeft ondergaan, is het waarschijnlijk dat de buisjes aan het stukje cuticula vastzitten.

### ***Nematothallus* van de Brecon Beacons**

Niet ver van het stadje Brecon is een kleine oude groeve waarin vroeg-devonische plantenresten voorkomen. De eerste auteur vond daar in 1996 grote exemplaren van *Nematothallus* die weliswaar geen noemenswaardige cuticula hadden, maar waarbij in de zwarte plakaten onder de lichtmicroscop heel duidelijk de dradenmatjes te zien waren. Zie afb. 16 en 17. Hoewel de aanhechting van de draden en de cuticula niet aanwezig is, is het bij elkaar horen van de beide elementen hier wel overtuigend aangetoond.

### **Het onderzoek van D. Edwards et al.**

D. Edwards heeft zich, alleen en samen met anderen, intensief met het onderzoek naar de ware aard van *Nematothallus* bezig gehouden. Het accent lag daarbij op de cuticula's met celachtige structuur, maar zij heeft ook steeds getracht buisjes in verbinding met de cuticula te vinden. Bij ongeprepareerde stukjes cuticula werden dunne en dickere buisjes gevonden die tegen de binnenkant van de cuticula waren aangedrukt, maar het bewijs van een verbinding heeft ze niet kunnen leveren.

Samen met D.S. Edwards en Rayner (1983) heeft zij vele vindplaatsen, die al beschreven waren, opnieuw onderzocht, maar de auteurs moesten in hun artikel bekennen dat zij in feite niet veel verder waren gekomen dan Lang in 1937.

Van een vindplaats in Wales heeft Edwards goed bewaard gebleven *Nematothallus*-resten uit het Vroeg-Devoon beschreven (Edwards & Rose, 1983). De fossielen bestonden uit verkoolde plakkaatjes met kleinere stuk-

jes bruine cuticula met celstructuur. Interessant waren donkerder plekken in de cuticula's, die soms een opening in het midden vertoonden. Sommige donkere plekken omvatten 1 tot 6 'cellen', waarbij de perforatie meestal beperkt bleef tot één cel. Andere donkere plekken waren groter en onregelmatig van vorm.

De ondoorzichtigheid van de donkere plekken werd veroorzaakt door verdikkingen in de cuticula.

De betekenis van de openingen is niet duidelijk. Mogelijk speelden zij een rol bij de gaswisseling of bij het vrijlaten van gameten, maar het kunnen ook wondreacties geweest zijn.

De relatie van de cuticula met het onderliggende weefsel is niet duidelijk. Soms werden matjes van dunne buisjes gevonden, die tegen de cuticula aangedrukt zaten. Ook sporen werden aangetroffen maar of die bij *Nematohallus* hoorden, is onzeker.

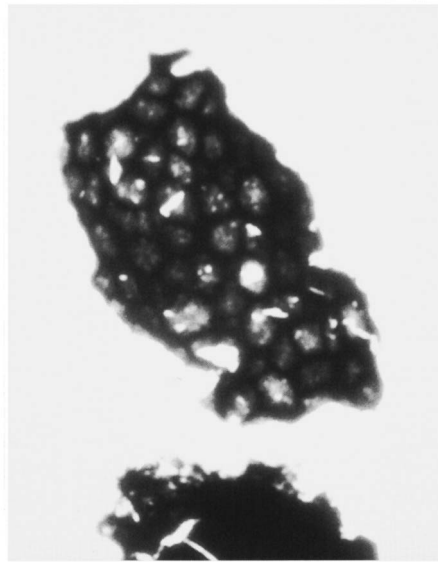
## Het onderzoek van Strother

Strother (1988) heeft zijn onderzoek gedaan aan fossielen uit de Bloomsburgformatie in Pennsylvania (USA), die midden-silurisch van ouderdom is. In tegenstelling tot D. Edwards baseert hij zich op de aard van dradenmatjes en niet op de cuticula. Hij is van mening dat Lang bij zijn eerste beschrijvingen van *Nematohallus* het accent heeft gelegd op de weefsels van buisjes en niet op de cuticula's en dat het bovendien de vraag is of de cuticula's met celstructuur wel van plantaardige oorsprong zijn.

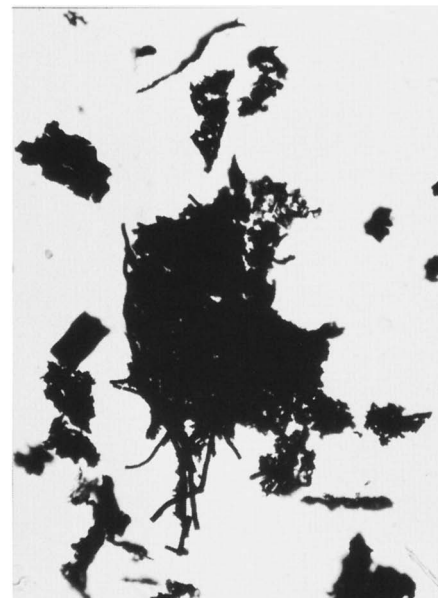
Hij is er wel van overtuigd dat de niet-gestructureerde (amorphe) verkoolde plakkaatjes iets te maken hebben met de onderliggende matjes, maar wat het verband is, is onduidelijk. De vorm van de matjes komt nooit precies overeen met de zwarte koolachtige massa of de cuticula. In verreweg de meeste gevallen bestaan de dradenmatjes die Strother vond, uit buisjes van één type met een gemiddelde doorsnede tussen 3 en 13 µm.

Op grond van de doorsnede van de buisjes en de globale vorm van de plakkaatjes (langwerpig, rondachtig, gelobd) introduceert Strother (1988) een aantal nieuwe *Nematohallus*-soorten.

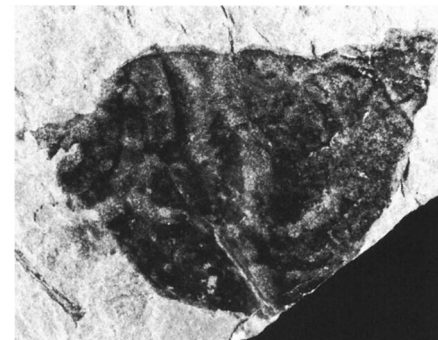
Bij het opnieuw onderzoeken van de preparaten van Lang vond Strother ook vele exemplaren waarvan de matjes uit buisjes van één type bestonden.



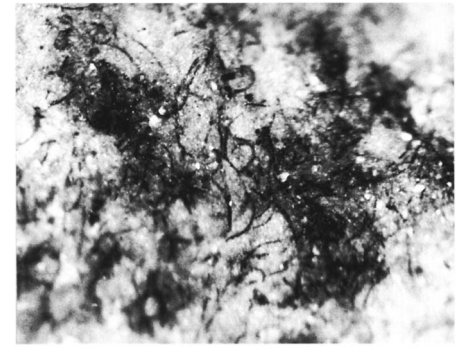
Afb. 14. Stukje cuticula van *N. pseudovasculariosa* uit steen van de groeve in Capel Horeb. Grootste lengte 100 µm. Onderaan is nog een stukje cuticula zonder cellen te zien. Foto H. Hass.



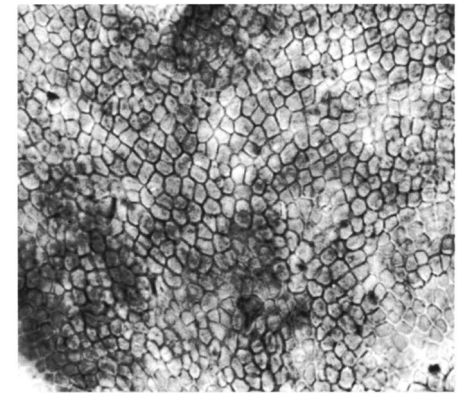
Afb. 15. Cuticula met draadjes uit steen van Capel Horeb. Hoogte 350 µm. Foto H. Hass.



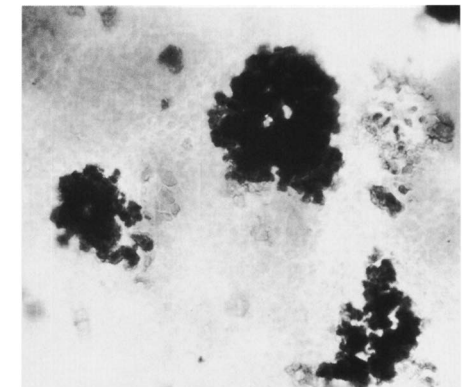
Afb. 16. Groot exemplaar van *Nematohallus* uit de Brecon Beacons. Grootste doorsnede 5 cm. Foto H. Kerp.



Afb. 17. Dradenmatje uit het exemplaar van afb. 18. Breedte van het beeld 250 µm. Foto H. Kerp. Het fossiel is ondergedompeld in alcohol.



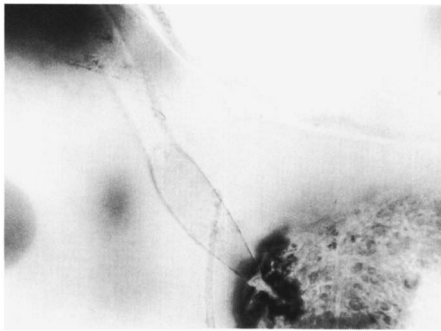
Afb. 18. Paraplectenchym van het korstmoss *Leptogium tenuissimum* uit Noord-Zweden. Gemiddelde celdoorsnede 8 µm. Coll. en foto M. Krings.



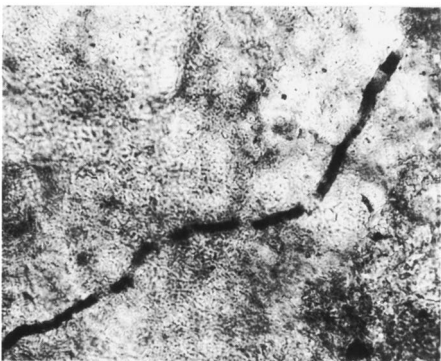
Afb. 19. Parasietreacties in het paraplectenchym van *L. rivulare* uit Estland. Doorsnede grootste donkere plek 100 µm. Coll. H. Trass. Foto M. Krings.

## Het onderzoek in Münster

De door de tweede auteur in Auchensail gevonden cuticula's van *Nematohallus* zijn aan de Paleobotanische afdeling van de Wilhelms-Universität te Münster nauwkeurig bestudeerd door prof. dr. H. Kerp en dr. M. Krings. Zij kwamen



Afb. 20. Uittredende parasitische schimmel op *L. rivulare*. Grootste doorsnede schimmeldraad 25 µm. Coll. H. Trass. Foto M. Krings.



Afb. 21. Schimmeldraad (?) op *N. pseudovascularosa* van Auchensail. Doorsnede schimmeldraad 12 µm. Foto H. Hass.

op het idee, te onderzoeken of *Nematothallus* een korstmoss kan zijn geweest. Een korstmoss of licheen is het resultaat van een symbiose van een schimmel en een alg. Meestal gaat het om een eencellige alg waarvan de aanwezigheid beperkt is tot een dunne laag onder de oppervlakte van het korstmoss. Daar maken de algencellen door middel van fotosynthese voedingsstoffen voor zichzelf en de schimmel. De schimmelcomponent vormt de harde buitenkant (de schors), die soms uit zg. paraplectenchym met een celachtige structuur bestaat. In het inwendige van het korstmoss bevindt zich merg dat is opgebouwd uit schimmeldraden. De voortplanting van het korstmoss geschiedt meestal vegetatief door middel van loslatende thallusdelen of door algencellen die door schimmeldraden omwikkeld zijn. De schimmelcomponent kan zich echter ook door middel van sporen voortplanten. In dit geval worden in het inwendige van het thallus zg. apotheciën gevormd, die bij rijpheid door de schors heen naar buiten treden. Bij vergelijking van *Nematothallus* met diverse recente lichenen bleken

*Leptogium*-soorten de meeste overeenkomst met *Nematothallus* te vertonen. De celstructuur van *Nematothallus pseudovascularosa* komt zeer goed overeen met die van het paraplectenchym van *Leptogium*, in het bijzonder met *Leptogium tenuissimum* uit Noord-Zweden. Zie afb. 18. Voor diverse korstmossgenera, w.o. *Leptogium*, zijn harde, gemakkelijk afbrekende orgaantjes beschreven (Preveling & Poelt, 1974): glasciliën, die aan de bovenkant zitten en dun zijn, en rhizinen, wortelachtige organen aan de onderzijde, die dikker en donkerder van kleur zijn. Zij worden gevormd door bundels schimmeldraden.

Als een rhizine afbreekt, zijn op de afbreekplaats hoekige openingen te zien die enigszins lijken op de verzamelingen hoekige gaatjes, die wij bij het elektronenmicroscopische onderzoek ontdekten in de cuticula's van *Nematothallus*. Zie afb. 9, 10 en 11. Het is echter geenszins zeker, dat het hier inderdaad om afbreekplaatsen van rhizinen gaat, omdat de aanhangsels zelf niet zijn gevonden. Gedacht kan ook worden aan indrukken van kleine kristallen.

Edwards en Rose (1984) beschreven bij *Nematothallus pseudovascularosa* donkerder plekken in de cuticula. Bij *Leptogium rivulare* uit Estland zijn ook zulke donkere plekken aanwezig, namelijk op die plaatsen waar de apotheciën aan de binnenzijde worden gevormd. Bij rijpheid van de apotheciën scheurt de schors open en treden zij naar buiten. Bij mechanische beschadiging van het thallus van *Leptogium hildenbrandii* treden ook verkleuringen op. Deze zouden veroorzaakt kunnen worden door de inwerking van licheenzuren, die naar bekend is een antibiotische werking kunnen hebben. Edwards en Rose (1984) hebben ook rondachtige, donkere plekken met enigszins uitgestulpte, vervormde cellen beschreven. Deze 'necrosen' hebben vaak een opening in het midden. Eén van de door hen geopperde interpretaties is dat deze openingen veroorzaakt worden door parasitische schimmels, die hun vruchtlichamen naar buiten schuiven. Bij *Leptogium rivulare* is dit verschijnsel te zien. Daar treden de hyfen van een parasiterende schimmel door de schors via donkere plekken naar buiten (afb. 19 en 20). In afb. 21 is een draadvormig object op een cuticula van *N. pseudovascularosa* van Auchensail gefotografeerd. Wellicht is dit een hyfe van een parasiterende schimmel.

Al met al zijn er dus zeer opvallende overeenkomsten tussen *Nematothallus pseudovascularosa* en *Leptogium*, die erop wijzen dat *Nematothallus* een korstmoss kan zijn geweest. Het verder onderbouwen van deze hypothese is echter heel moeilijk omdat het constateren van overeenkomsten nog geen sluitend bewijs levert.

## Tot slot

*Nematothallus* is nog steeds een fascinerend raadsel. Aangenomen wordt dat het om een landplant gaat (Edwards en Rose, 1984). De gefossiliseerde planten groeiden waarschijnlijk op kale vlakten die van tijd tot tijd onder water kwamen te staan, bijv. gebieden langs rivieren. De vaak ingespoelde resten van de landplant *Cooksonia* wijzen hierop. De dikke cuticula beschermde de plant waarschijnlijk tegen de in het Siluur en Devoon nog sterke ultraviolette straling. De buisjes waaruit de matjes van de plant bestonden, moeten zeer resistent tegen ververing geweest zijn. Van hogere planten uit het Laat-Siluur en Vroeg-Devoon is de inwendige structuur slechts zeer zelden bewaard gebleven, terwijl de dradenmatjes relatief vaak gefossiliseerd zijn. Wellicht waren er in die tijd in het milieu van *Nematothallus* nog geen micro-organismen, die de draden konden verteren. Het is mogelijk dat de draden van een andere structuur waren dan de huidige schimmeldraden. De hyfen van recente korstmossen zijn zo zacht, dat ze weinig kans zouden maken te fossiliseren als ze op slikvlakten zouden groeien. Hoewel andere mogelijkheden zeker niet uitgesloten kunnen worden, zijn er belangrijke aanwijzingen dat *Nematothallus* een korstmoss is geweest. Dat korstmossen in het Vroeg-Devoon al bestonden, is aangetoond door Taylor, Hass, Remy en Kerp (1995) en door Taylor, Hass en Kerp (1997), die deze symbiotische levensvorm in de Rhynie Chert hebben aangetroffen. Zowel de alg- als de schimmelcomponent zijn daarbij aangetoond.

Het raadsel is dus nog niet opgelost. Nieuwe vondsten van uitzonderlijk goed geconserveerde exemplaren zullen hopelijk nog meer informatie geven. En dankzij de verbeterde technieken lijkt de oplossing van het raadsel naderbij te komen.

## Dankwoord

De volgende personen en instellingen zijn wij veel dank verschuldigd: professor H. Kerp, de heer H. Hass en dr. M. Krings van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelms-Universität in Münster voor de medewerking aan het artikel, het beschikbaar stellen van gegevens en het maken van foto's; Michael Krings feliciteren wij met zijn zojuist behaalde doctoraat; dr. M. van den Boogaerd van het Nationaal Natuurhistorisch Museum (nu Naturalis) te Leiden voor de toestemming om SEM-opnamen te laten maken; ing. A. Marks voor zijn bereidwilligheid om samen met ons de cuticula's te onderzoeken en voor het maken van de SEM-opnamen; dr. Z. Smeenk van het Laboratorium voor Paleobotanie en Palynologie van de Rijksuniversiteit te Utrecht voor het oplossen van stukjes steen en voor de hulp bij het zoeken naar relevante publicaties. Allen heel hartelijk dank.

## Summary

*Nematohallus*, an enigmatic plant from the Silurian and the Early Devonian.

The discovery of well-preserved cuticles of the enigmatic landplant *Nematohallus* in an old quarry in Auchensail (Scotland) by the second author has given rise to detailed research. Preparations of the cuticles have been studied using light- and scanning electron microscopy. Also the 'tube mats' associated with *Nematohallus* from several finding-places in Great Britain have been subject of research. The results of the investigations by D. Edwards and P.K. Strother are discussed. Attention is given to the investigation by Prof. H. Kerp and Dr. M. Krings from the Palaeobotanic department of the Wilhelms-Universität in Münster. Several striking resemblances with the extant lichen *Leptogium* are discussed.

*Nematohallus* remains an enigma but there is a real possibility that the plant was a lichen.



Afb. 22. De boven-silurische kliffen van Freshwater East (Zuid-Wales). Foto H. Steur.

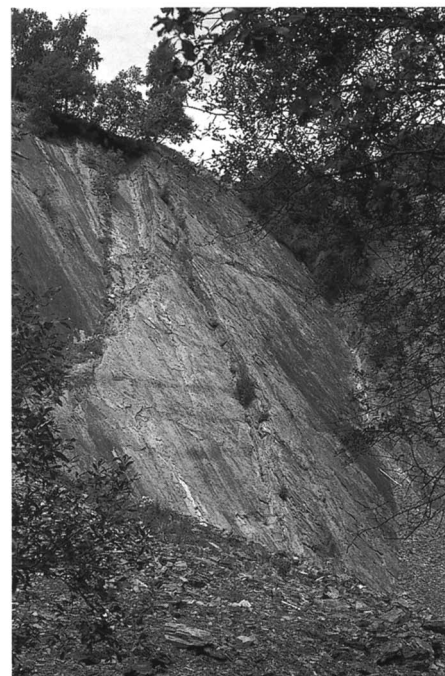
## Adres van de auteurs

H. Steur  
Laan van Avegoor 15  
6955 BD Ellecom

W. van der Brugghen  
20g Watchmeal Crescent  
Clydebank, Glasgow G81 5EB  
Scotland

## Literatuur

- Cleal, C.J. & B.A. Thomas, 1995. Palaeozoic Palaeobotany of Great Britain, London.
- Edwards, D., 1981. Fragmentary non-vascular plant microfossils from the late Silurian of Wales. *Bot.J.Lin.Soc.*84: 223-256.
- Edwards, D., D.S. Edwards & R. Rayner, 1983. The cuticle of early vascular plants and its evolutionary significance. In: *The plant cuticle*. Linnean Society Symposium Series, nr.10, 341-361.
- Edwards, D. & V. Rose, 1984. Cuticles of *Nematohallus*: a further enigma. *Bot.J.Lin.Soc.* 88:35-54.
- Lang, W.H., 1937. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. *Phil.Trans.Roy.Soc.London* 227B: 245-291.
- Peveling, E. & J. Poelt, 1974. Glascilien in der Flechtenfamilie Physciaceae. *Nova Hedwigia* XXV: 639-649, Lehre.



Afb. 23. De oude groeve bij Capel Horeb. Foto H. Steur.

- Strother, P.K., 1988. New species of *Nematohallus* from the Silurian Bloomsburg Formation of Pennsylvania. *J.Paleont.* 62 (6), 967-982.
- Strother, P.K., 1993. Clarification of the genus *Nematohallus* Lang. *J.Paleont.* 67 (6), 1090-1094.
- Taylor, T.N., H. Hass & H. Kerp, 1995. A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert. *Am.J.Bot.* 84: 992-1002.
- Taylor, T.N., H. Hass, W. Remy & H. Kerp, 1995. The oldest lichen. *Nature*, vol. 378: 244.

Kleine, soms glanzende, bolletjes met een diameter tussen 1 en 6 millimeter: in afzettingen van het Boven-Siluur, maar vooral van het Onder-Devoon, kom je ze nogal eens tegen, mits de sedimenten niet zuiver marien zijn. We hebben het over fossielen van het nog steeds raadselachtige organisme *Pachytheca* (Afb. 1). Ondanks 150 jaar onderzoek (Hooker gaf het fossiel zijn naam in 1853) zijn de ware aard en de systematische positie van *Pachytheca* nog steeds onopgehelderd. In dit artikel wordt de huidige stand van de kennis en de discussie beschreven.

## *Pachytheca*, een vreemd, plantaardig bolletje uit het Siluur en het Devoon.

Hans Steur

H. Steur, Laan van Avegoor 15, 6955 BD Ellecom, steurh@xs4all.nl, www.xs4all.nl/~steurh

### Voorkomen en materiaal

*Pachytheca* is vooral gevonden in de ons omringende landen: Schotland, Wales, Engeland, België, Frankrijk en Duitsland, maar ook op andere plaatsen in de wereld komt dit fossiel voor. Meldingen zijn er onder meer uit Canada (Nova Scotia) en Australië. Dat er vooral vondsten in West-Europa zijn gedaan, kan samenhangen met de grote intensiteit waarmee hier verzameld is.

Mijn eigen vondsten komen uit België: in de buurt van het Lac de la Gileppe bij Eupen (Afb. 1), uit Schotland: het gebied rond Forfar (Afb. 2) en het gebied rond Glasgow (Afb. 3) en uit Wales (Afb. 4 en 5). Van de Belgische exemplaren is de conservering zo goed, dat er peels van gemaakt kunnen worden. Daartoe wordt een *Pachytheca*-bevattende steen gezaagd en gepolijst. Vervolgens dompelt men het gepolijste oppervlak gedurende korte tijd in verdund zoutzuur. Hierdoor wordt een dun laagje kalksteen weggeëst, maar blijven organische resten onaangetast. Vervolgens giet men (na spoelen en drogen) aceton over het geëeste oppervlak. Dan legt men er

acetaatfolie overheen en drukt dit aan. Na enige tijd is de aceton verdampd en hecht de folie aan de steen. Als men dan de folie van de steen aftrekt, worden de nu in de acetaatfolie ingebedde organische resten 'meegepeeld'. Deze geven bij goede conservering van het fossiel een nauwkeurig beeld van de structuur van het organisme. Het voordeel van deze methode boven het maken van slijpplaatjes is dat er veel minder materiaal verloren gaat. Bovendien is het maken van peels sneller en eenvoudiger dan het maken van slijpplaatjes.

Van de heer H. Hass van de Wilhelms-Universiteit te Münster heb ik een aantal peels van het materiaal van Lac de la Gileppe gekregen. De lichtmicroscopische foto's bij dit artikel zijn afkomstig van deze peels. Van Dr. P. Gerienne van de Universiteit van Luik, die de *Pachytheca*'s van Gileppe uitgebreid heeft onderzocht (1991), kreeg ik

Afbeelding 3.

Opengebroken *Pachytheca* uit de omgeving van Glasgow (Schotland), Pridolien (Boven-Siluur). Diameter 3 mm. Foto H. de Kruyk.



Afbeelding 1.

*Pachytheca* van Lac de la Gileppe (België). Gedinnien (Onder-Devoon). Diameter 2 mm. Foto H. Steur.

enkele elektronenmicroscopische foto's (SEM's)

### De geschiedenis van het onderzoek

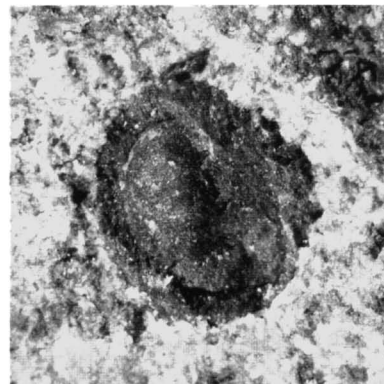
In de eerste helft van de negentiende eeuw werden de kolige bolletjes als onderdelen van een vissengebit gezien. Ze werden toen aangeduid met de naam *Bufofites*. Strickland (1852) was de eerste die de bolletjes als plantaardig beschouwde: hij vermeldde ze als zaad-achtige objecten.

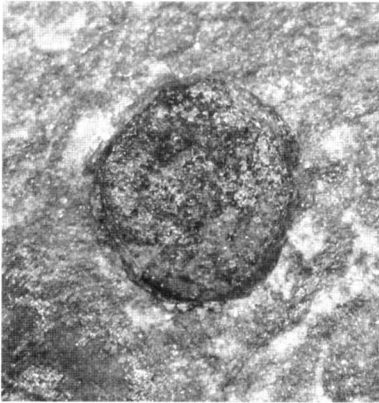
Joseph Hooker, de (assistent-)directeur van Kew Gardens in Londen en vriend van Darwin, zag ze als sporangia van wolfsklauwachtige planten en gaf ze in 1853 daarom de geslachtsnaam *Pachytheca*, wat 'dik sporangium' betekent. Hij was lange tijd in dit organisme geïnteresseerd en schreef er diverse artikelen over. Pas in 1889 stelde hij vast dat het om een alg-achtig organisme ging. Vanaf dat moment heeft men *Pachytheca* steeds als een alg of een algenkolonie gezien. Hierbij bleef

Afbeelding 4.

*Pachytheca* uit de Brecon Beacons (Wales). De takjes zijn van *Gosslingia breconensis*. Onder-Devoon. Diameter 3 mm. Foto H. de Kruyk.

Afbeelding 2.  
*Pachytheca* uit het gebied rond Forfar (Schotland). Gedinnien (Onder-Devoon). Diameter 5 mm. Foto H. Steur.





Afbeelding 5 - links.  
*Pachytheca* uit Zuid-  
Wales. Pridolien (Boven-  
Siluur). Diameter 3 mm.  
Foto H. de Kruijk.

Afbeelding 6.  
Doorgebroken  
*Pachytheca* van Lac de  
la Gileppe. Diameter  
2 mm. Resten van  
meerdere exemplaren  
zijn te zien.  
Foto H. Steur.

het wel steeds de vraag of het om een zelfstandig organisme ging of om een onderdeel van een groter geheel. Zo stelde onze landgenoot prof. dr. F.P.Jonker in 1979 dat *Pachytheca* een sporocarp (een verzameling sporen in een omhulsel) zou zijn van de bruine alg (?) *Prototaxites*. Later meer over dit onderwerp.

#### Bouw

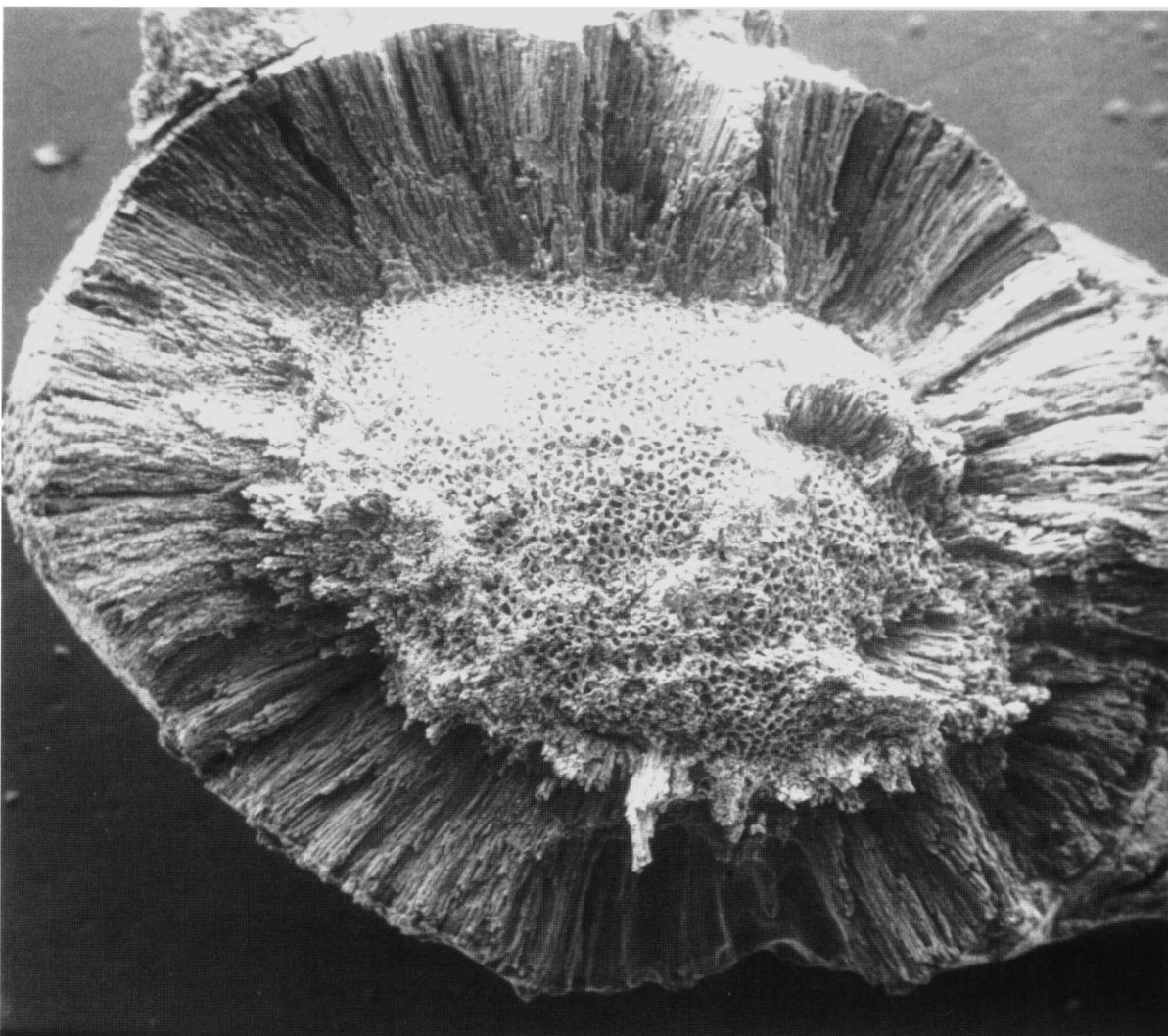
Bij gebroken exemplaren van *Pachytheca* is te zien dat er een bol-

vormige kern is, omgeven door een dikke schors (Afb. 3, 6 en 7). Met de loep is de vezelige opbouw van deze schors zichtbaar. De vezels zijn daarbij radiaal gerangschikt. Er is een duidelijke discontinuïteit tussen de kern en de schors, want daartussen breekt het bolletje meestal open. Afbeelding 9 geeft een mooi beeld van structuur van *Pachytheca*.

De schors bestaat uit buisjes met een diameter van rond 25 micrometer.

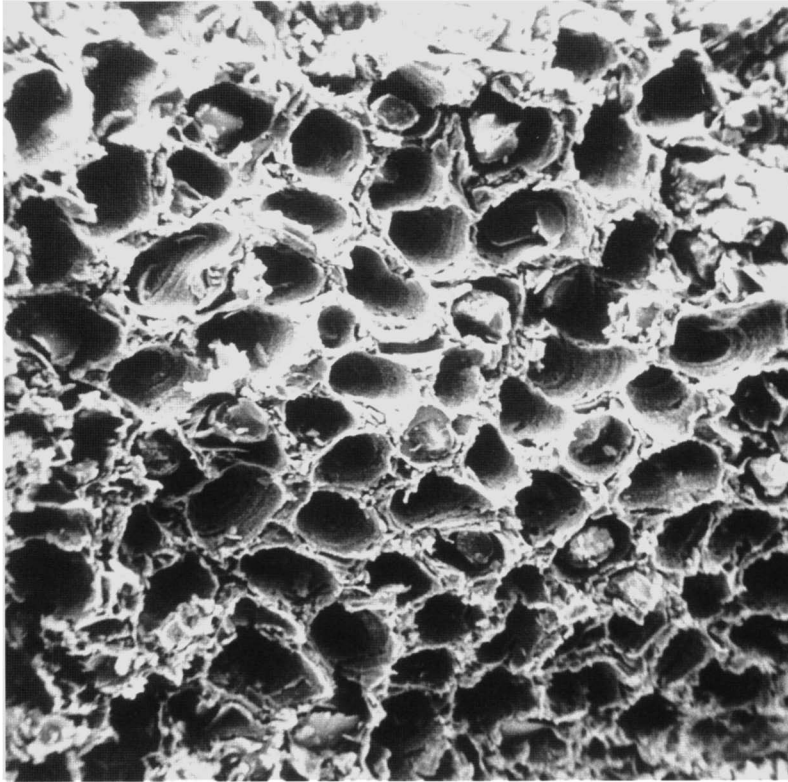
Deze buisjes vertonen een dwarse streping van heel dunne richeltjes, die op regelmatige afstanden van elkaar staan. Dit is ondanks de slechte conservering nog enigszins te zien afbeelding 10. De buisjes vertakken zich een enkele maal. P. Gerrienne (1991) heeft laten zien dat deze buisjes soms één of meer algendra- den bevatten (Afb. 11).

Aan de buitenkant van de schors zit een opperhuidzone, met cuticula, die



Afbeelding 7.  
SEM-foto van  
*Pachytheca* van Lac de  
la Gileppe. Breedte  
2,1 mm. Foto P.  
Gerrienne. Uit  
Gerrienne 1991.

*Afbeelding 8.*  
Detail van afb. 7. Te zien zijn de buisjes van de schors aan de buitenkant van de kern. In de buisjes is de dwarsstreping zichtbaar. Breedte van de foto 1 mm. Foto P. Gerrienne. Uit Gerrienne 1991.



alleen bij zeer goed geconserveerde exemplaren te zien is. In afbeelding 12 houden de buisjes van de schors op vóór ze de (niet meer aanwezige) opperhuidzone bereiken.

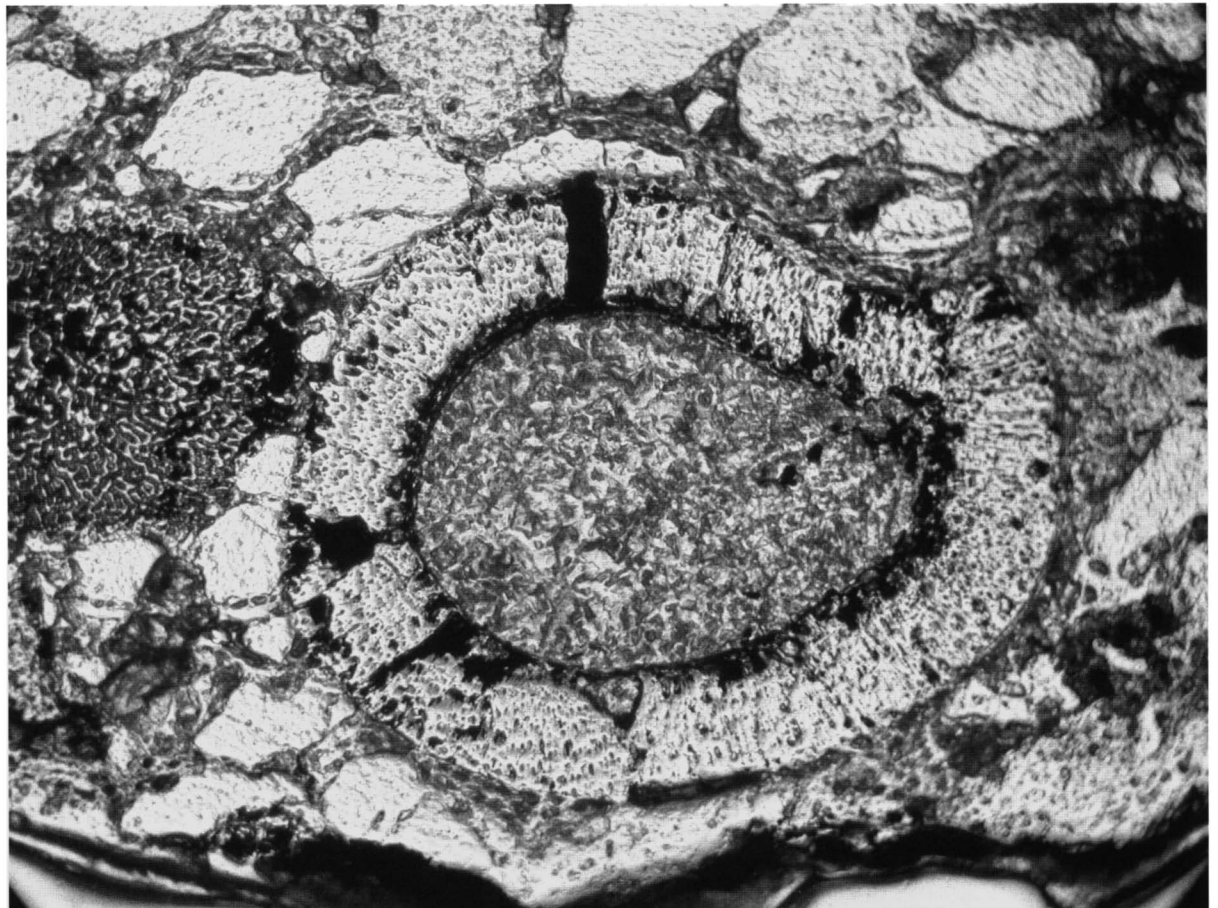
Microscopisch onderzoek wijst uit dat ook de kern buisjes bevat, maar deze zijn, in tegenstelling tot die in de schors, sterk gebogen. Ze lopen in alle richtingen kriskras door elkaar

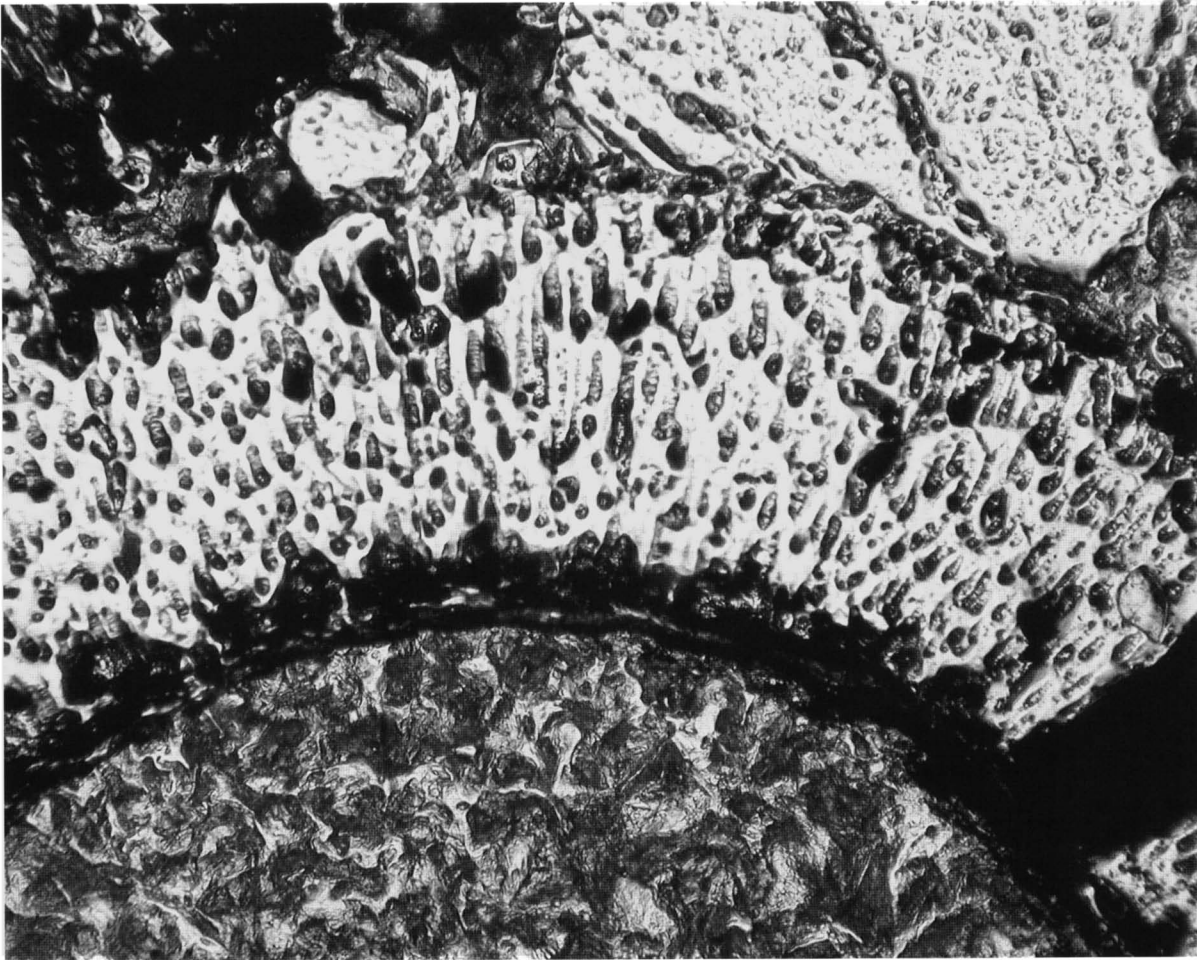
(Afb. 14). De conservering is meestal veel minder goed dan die in de schors, hetgeen wijst op een minder solide structuur. Vaak worden dan ook exemplaren van *Pachytheca* gevonden, waarvan de kern helemaal leeg of met sediment gevuld is. De buisjes in de kern vertonen ook een dwarse streping, maar de richeltjes zijn in dit geval zeer onregelmatig verdeeld. De buisjes zelf zijn wat dunner dan die in de schors: 9 tot 12 micrometer. Sommige buisjes bevatten ook een kolige (algen)draad.

In de schors zit in het algemeen meer kolige substantie tussen de buisjes dan in de kern. Daaruit is wel geconcludeerd dat de ruimte tussen de buisjes van de schors opgevuld was met een slijmachtige substantie (die later dus omgevormd is in kool), terwijl dat in de kern niet het geval was.

Over de overgangszone tussen de kern en de schors is veel geschreven. C.A. Barber (1889) nam in deze zone ovale lichaampjes waar met een diameter van 50 tot 70 micrometer. Deze 'oval bodies of Barber' blijken echter niet te bestaan, maar berusten op gezichtsbedrog. In de over-

*Afbeelding 9.*  
Doorsnede van *Pachytheca* van Lac de la Gileppe. Diameter 1,8 mm. De 'oval bodies of Barber' rond de kern berusten op gezichtsbedrog (zie de tekst). Het donkere 'kanaal' door de schors zou overeen kunnen komen met het kanaal in de reconstructie van afb. 14, maar waarschijnlijk is dit toeval. Peel: H. Hass. Foto H. de Kruyk.





Afbeelding 10.  
Detail van afb. 9. In de buisjes is (met wat goede wil) de dwarsstreping van de buisjes te zien. Foto H. de Kruyk.

gangszone gaan de sterk gebogen buisjes van de kern via een soort netwerk over in de radiaal gerichte buisjes van de schors. De 'mazen' van dit netwerk wekken de indruk kleine donkere objecten te zijn. In afbeelding 9 is dit goed te zien.

Bij jonge, onrijpe exemplaren is de doorsnede van de kern ongeveer even groot als de dikte van de schors. De verhouding van de kern tot de schors is 1 : 1. Bij toenemende rijpheid neemt deze verhouding toe tot ongeveer 2 : 1.

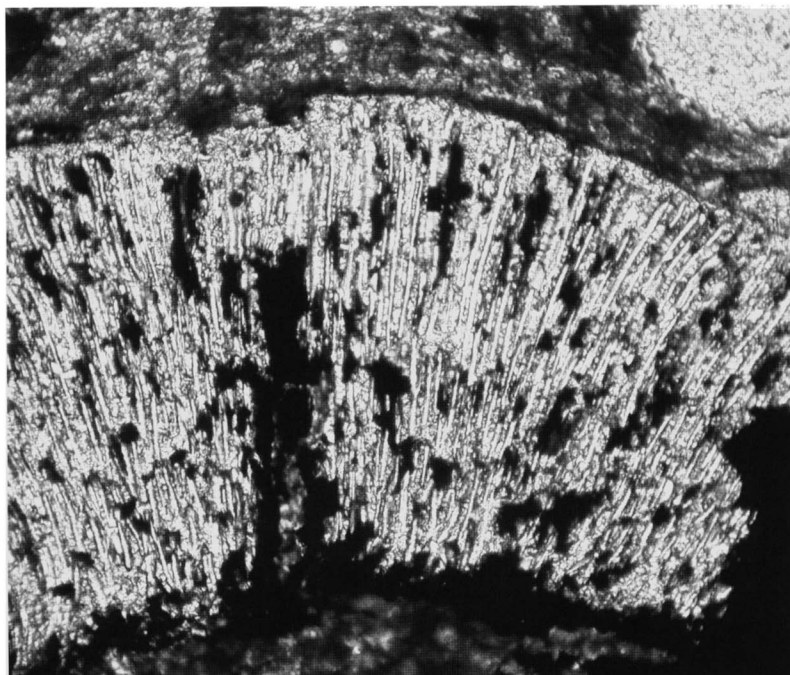


Afbeelding 11.  
SEM-foto van een los buisje uit de schors waarin een algendraadje te zien is. Lengte van het buisje 130 µm. Foto P. Gerrienne. Uit Gerrienne 1991.

### Voortplanting

De voortplanting van *Pachytheca* is nog steeds in nevelen gehuld. Soms worden de fossielen geïsoleerd gevonden, maar in andere gevallen in grote clusters, zoals bij Lac de la Gileppe (Afb. 13). Dit laatste zou kunnen wijzen op een snelle voortplanting. Er zijn enkele meldingen van een kanaal dat van de kern door de schors naar buiten loopt (o.a. Lang 1937). In de reconstructie van afbeelding 14 is dit gegeven verwerkt. Volgens Schweitzer (1983) ontstond dit kanaal bij rijpheid van het organisme en had dit een functie in de voortplanting.

Volgens Schweitzer vinden in *Pachytheca* veranderingen plaats bij de overgang van het jeugd- naar het volwassen stadium. De kern breidt zich dan uit ten koste van de schors. De kern wordt dan groter terwijl de schors dunner wordt.



Afbeelding 12.  
Stuk schors met buisjes van *Pachytheca* van Lac de la Gileppe. Peel H. Hass. Foto H. de Kruyk.



Afbeelding 13.  
Cluster van  
*Pachytheca*'s van Lac  
de la Gileppe.  
Diameter van één  
exemplaar ongeveer 2  
mm. Foto H. Steur.



*Pachytheca* wordt heel vaak samen met de eveneens enigmatische plant *Prototaxites* gevonden. Daarom is het begrijpelijk dat er vaak aan een verband tussen deze twee planten gedacht is. *Pachytheca* zou dan een orgaan van *Prototaxites* zijn dat voor de voortplanting zorgde.

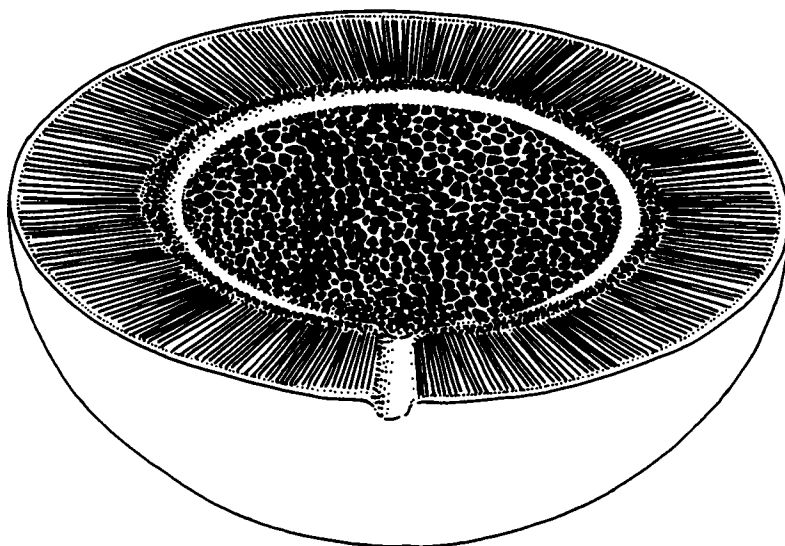
*Prototaxites* treedt in dit soort afzettingen op in de vorm van platgedrukte 'takjes' van enkele millimeters

tot enkele decimeters groot. Ze hebben een inwendige structuur die bestaat uit twee soorten buisjes: dunne en zeer dunne. Ook dit feit zou kunnen wijzen op verwantschap met *Pachytheca*, omdat ook de laatste plant uit buisjes bestaat. Er waren echter in het Laat-Siluur en het Vroeg-Devoon meer planten met een buisjesstructuur. *Nematothallus* is daar een voorbeeld van (Steur en Van der Bruggen 1998). Deze 'buis-



Afbeelding 15.  
Bolletje met een kern van calciet en een relatief dunne schors met uitsteekseltjes. Brecon Beacons (Wales). Onder-Devoon. Diameter 7 mm. Foto H. Steur.

Afbeelding 14.  
Reconstructie van  
*Pachytheca* naar T.N.  
Taylor (1988).



jesplanten' worden gezien als een pioniergroep bij de 'verovering' van het land. Al deze planten zijn in het Devoon uitgestorven. Tegen het éénplantmodel pleit het feit dat ze nooit aan elkaar vastgehecht gevonden zijn. Algemeen wordt aangenomen, dat de planten wel eenzelfde biotoop hadden, maar niet verwant waren.

In dezelfde lagen als *Pachytheca* zijn ook wel bolvormige fossielen gevon-

den, die óf groter zijn, óf een andere structuur hebben. Welke organismen dat zijn, is niet bekend. Zo vonden wij in de Brecon Beacons in Wales het bolletje van afbeelding 15. Het is 7 millimeter in doorsnede en heeft over het hele oppervlak papillen. Zou dit (zonder gekheid) een zeer rijpe *Pachythea* kunnen zijn?

#### Dank

Prof. dr. H. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelms-universiteit te Münster dank ik hartelijk voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel. De heer H. Hass van hetzelfde instituut dank ik voor de peels van *Pachythea*, die hij mij een aantal jaren geleden heeft gegeven. Dr. P. Gerrienne van de Universiteit Sart-Tilman te Luik dank ik voor het beschikbaar stellen van de prachtige SEM's van de af-

beeldingen 7, 8 en 11. Verder dank ik Hans de Kruyk uit Leerdam voor het maken van een groot aantal foto's en Nico Taverne uit Mill voor zijn medewerking bij het maken van een aantal foto's.

#### Literatuur

Gerrienne, P., 1991. Les *Pachythea* de la Gileppe et de Nonceveux (Devonien inférieur de Belgique). Ann. Soc. Géol. Belg., T. 113 (f. 2), p. 267 - 285.

Lang, W.H., 1937. On the plant remains from the Downtonian of England and Wales, Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 227, p 245 - 291.

Niklas, K.J., 1976. Morphological and ontogenetic reconstructions of *Parka decipiens* and *Pachythea* from the Old Red Sandstone, Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinb. 69: p. 483 - 499.

Schweitzer H.-J., 1983: Die Unterdevonflora des Rheinlandes, 1. Teil. Palaeontographica, 189, p. 1-138.

Schweitzer, H.-J., 1990. Pflanzen erobern das Land. Kleine Senckenberg-Reihe Nr. 18, Frankfurt am Main.

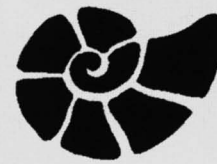
Steur H. en Van der Bruggen W., 1998. Nematohallus, een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon. Grondboor & Hamer, 1998-2, p. 28-35.

F. Stockmans, Y. Willièrè, 1938. Une couche à *Pachythea* et à *Prototaxites* dans le Devonien Inférieur de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. T. XIV, nr. 55, p. 2 - 5.

Taylor T.N., 1988: The origin of land plants: some answers, more questions. Taxon 37 (4): 805 - 833.



# Henskens Fossils®



DIGGING - PREPARATIONS - WHOLE SALE - EXHIBITIONS  
—— Int. Dinosaur Digging Team® ——

Eikenboomgaard 11-13, 5341 CT Oss (The Netherlands)

Telefoon +31 (0) 412 634669

www.henskensfossils.nl e-mail: theo@henskensfossils.nl

Showroom geopend: za. 10.00 - 14.00 u. Verder bezoek op afspraak

# SENANG

Optical & Material Solutions

Prinses Beatrixlaan 22  
4001 AH Tiel  
tel.0344610020  
e-mail:info@senangoms.nl  
www.senangoms.nl

Uw partner op het gebied van **microscopen,**  
**slijp-, polijst- en**  
**inbedmachines**

www.senangoms.nl



# *Parka decipiens*

## een onbegrepen plant uit Laat-Siluur en Vroeg-Devoon

Hans Steur

H. Steur, Laan van Avegoor 15, 6955 BD Ellecom.

In het Laat-Siluur, zo'n 410 miljoen jaar geleden, begonnen de eerste hogere planten het land te bedekken. Het waren eenvoudige, rechtopstaande plantjes, zonder blaadjes. *Cooksonia* is er het bekendste voorbeeld van. Maar er was toen ook al een andersoortige landflora ontstaan, bestaande uit kleine, vlakke of bolvormige organismen. *Nematothallus* (mogelijk een korstmos: zie Grondboor & Hamer 1998 nr. 2) was met zijn plakkaatvormig thallus een element van deze flora. In het algemeen kan gezegd worden dat de planten van deze bijzondere flora nog steeds niet met zekerheid geplaatst kunnen worden. In dit artikel wordt een andere plant uit dit gezelschap besproken: *Parka decipiens*. Vooral in de omgeving van Forfar ten noorden van Dundee (Schotland) komt deze soort veel voor en is hij goed geconserveerd.

### Forfar

In het gebied tussen Forfar, Arbroath en Brechin liggen verschillende oude groeves, waarin het Vroeg-Devoon is ontsloten (afb. 1). In het algemeen is het zoeken naar fossielen in dit gebied tamelijk ontmoedigend, maar als je weet waarnaar je zoekt, *Parka* bijvoorbeeld, dan zijn er toch heel interessante dingen te vinden. Zo brachten mijn vrouw en ik in de

zomer van 1997 een heel mooie collectie van deze enigmatische plant bij elkaar. Alle in de literatuur beschreven eigenschappen konden we aan onze eigen exemplaren waarnemen. In het onderstaande wordt de plant nauwkeurig beschreven, maar de verklaring laat nog even op zich wachten.

### *Parka decipiens*

De plant heeft een vlak thallus dat variabel is van vorm en afmeting. Meestal is de vorm ongeveer cirkelvormig tot ovaal, maar gelobde en volstrekt onregelmatige *Parka*'s komen ook voor. De afmetingen variëren volgens de literatuur van 0,5 tot 7 cm, maar wij vonden een exemplaar met een grootste diameter van 7,5 cm (afb. 2). Bij gave exemplaren is een duidelijke rand met een breedte van 0,2 tot 1,2 mm aanwezig (afb. 3). Het meest opvallende kenmerk van *Parka* wordt gevormd door de netvormige structuur op het oppervlak. Bij goede conservering worden de 'mazen' van het net opgevuld door ongeveer 2 mm grote ellipsvormige schijfjes (afb. 4). Deze schijfjes worden sporangia genoemd omdat ze gevuld zijn gemiddeld zo'n 35.000 sporenachtige lichaampjes met een doorsnede van gemiddeld 35 µm (afb. 5, 6 en 7). Of het echt sporen zijn, is nog niet uitgemaakt, omdat er geen trileet merk

aanwezig is, dat op echte sporen meestal wel te zien is. Een trileet merk is een Y-vormig litteken dat aangeeft hoe de vier sporen van een tetraede aan elkaar hebben gezeten en waarlangs de spore zich bij kieming opent. In de meeste gevallen zijn deze sporangia echter verdwenen bij de fossielen en blijft er een netvormige structuur over. In de gevallen dat de sporangia wel bewaard zijn gebleven, zijn ze omgeven door een kolige laag. De sporen zelf zijn echter nooit verkoold, waardoor ze in microscopische preparaten als doorschijnende objecten te zien zijn. Ze zijn plat, maar ze zullen destijds wel een bollere vorm gehad hebben.

Bij sommige *Parka*-fossielen kunnen nog andere kenmerken worden waargenomen. Zo hebben sommige fossielen een soort voetje, dat wel 'holdfast' wordt genoemd, omdat men aanneemt dat de plant hiermee aan de ondergrond bevestigd was (afb. 8 en 9). Slechts een klein percentage van de fossielen heeft dit kenmerk, maar het is wel onmiskenbaar. Een ander verschijnsel bij sommige *Parka*'s is een waaier van lijnen, die uitgaat van een centrum. Zie afbeelding 10 en 11. Men vermoedt dat de radialen de onderkant van het fossiel aangeven en dat ze iets te maken hebben met de aanhechting aan de ondergrond.

### Historie

De plant is het eerst beschreven door dr. J. Fleming in 1831 aan het eind van een artikel over visschubben. Hij gaf de plant zijn naam en veronderstelde dat het ging om een bloeiwijze van een rus of een egelskop. De gedachte aan een plantaardige oorsprong werd versterkt doordat *Parka* vaak gevonden wordt tussen grasachtige stengels, waarvan nu bekend is dat om de plant *Zosterophyllum myretonianum* gaat. De geoloog Lyell dacht in 1841 dat *Parka* een pakketje eieren van een slak was en Hugh Miller stelde in 1842 dat het om kikkerdril ging. In 1855 veranderde hij van mening en zei, dat het wel een braamachtige vrucht zou zijn. In 1864 schreef J. Powrie dat *Parka* zijns inziens een eierpakket van de zeeschorpioen *Pterygotus* was en deze visie werd toen algemeen aanvaard.



Afb. 1. Een van de oude groeves ten n.o. van Forfar.



Afb. 2. Zeer groot exemplaar van *Parka decipiens*. Grootste lengte 7,5 cm. Forfar.

## Onderzoek

De eerste serieuze poging om achter de ware aard van *Parka* te komen, was die van Dawson en Penhallow (1891). Zij kookten de schijfjes in salpeterzuur en ontdekten dat er sporen in zaten. Daarmee was aangetoond dat het om een plant ging. Verder zaten de heren er flink naast, want ze dachten dat het een kruipende plant was met stengel en bladeren, waarvan *Parka* een verzameling sporangia was. Ook hier speelde het samengaan van *Zosterophyllum* met *Parka* een belangrijke rol.

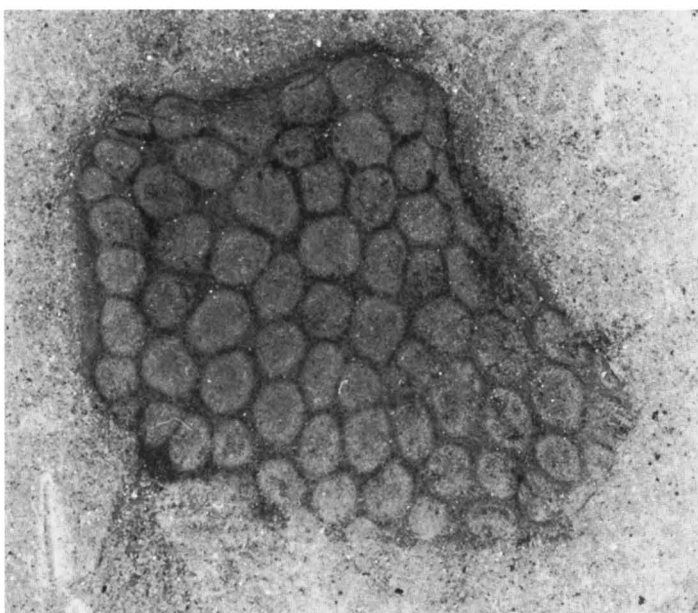
In 1917 verscheen een uitgebreide studie van de hand van Don en Hickling. Zij gaven een uitgebreide beschrijving van de voorgeschiedenis en vooral van hun eigen onderzoek. Bovendien probeerden ze de plant zo goed mogelijk te reconstrueren.

Ze ontdekten dat er twee soorten weefsel op de plant voorkomden:

- 1) weefsel met grote rechthoekige cellen (gemiddeld 85 bij 50  $\mu\text{m}$ ), die bovendien in rechte lijnen liggen;
- 2) weefsel met kleinere (gemiddeld 35  $\mu\text{m}$ ) veelhoekige cellen.

Zij namen aan dat de cellagen met kleine cellen de wanden van de sporangia vormden en dat de grootcellige lagen de plant aan de onder- en de bovenzijde bedekten, zodat de sporangia helemaal ingesloten waren door weefsel.

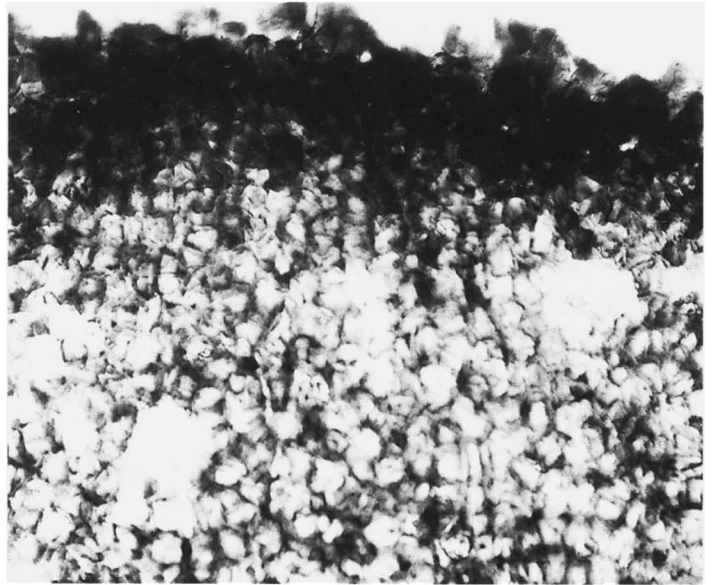
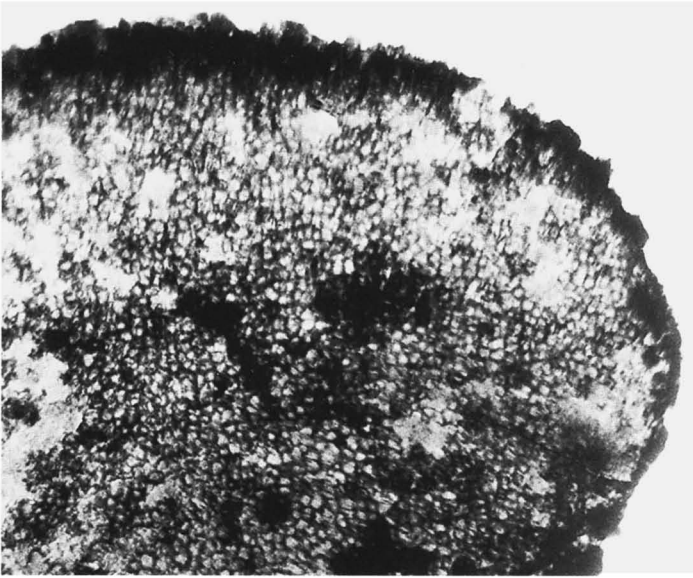
Niklas (1976a) toonde aan, dat dit beeld niet helemaal klopte. De laag met rechthoekige cellen ligt alleen aan de onderzijde van de plant. Daarop liggen de sporangia die inderdaad bedekt zijn met de kleincellige lagen. Niklas noemt de basislaag een pseudoparenchym omdat deze volgens hem niet op de gewone wijze door celdeling ont-



Afb. 3. *Parka decipiens* met rand. Grootste diameter 2,1 cm. Forfar.



Afb. 4. *Parka decipiens* met enkele kolige sporangia. Clockbridge. Diameter 2,1 cm.



Afb. 5. Sporenmassa van *Parka decipiens*. Breedte foto 1 mm. Clockbridge.

Afb. 6. Detail van afb. 5. Diameter van een spore gemiddeld 35  $\mu$ m.

staan kan zijn. Pseudoparenchym komt bijvoorbeeld ook voor in korstmossen waarin schimmeldraden een celstructuur vormen. De op lijnen liggende rechthoekige cellen waaieren uit vanuit een centrum. In de gevallen dat er een 'holdfast' aanwezig is kan vastgesteld worden dat dit het centrum is.

Over de sporangia merkten Don en Hickling op dat ze door de rand gevormd werden en meteen op ware grootte verschenen (zie afb. 12). Niklas bevestigt dit zeer eigenaardige groei-proces.

De afbeeldingen 13 en 14 geven de reconstructie van het groeipatroon van *Parka* door Taylor (1988). In afb. 13 is de vorming van een sporangium door de rand goed te zien.

De sporangia lagen in verdiepingen van het thallus en doordat er nog een soort kraag van kleincellig weefsel om elk sporangium werd gevormd, ontstond de netvormige structuur.

Waarschijnlijk zijn de sporen rijp geworden nadat de sporangia aan de rand gevormd waren. De sporen (afb.

6 en 7) worden, zoals bij alle andere vroeg-devonische planten, plat en tegen elkaar geperst gevonden. Ze vertonen relatief weinig plooiën en vouwen. De sporangia overlappen elkaar nooit, waaruit geconcludeerd moet worden dat ze niet heel dik geweest zullen zijn. Anders zouden er door het platdrukken bij de fossilisatie zeker overlappingen zijn opgetreden.

Hemsley (1990) heeft de sporen aan een nauwkeurig elektronen-microscopisch onderzoek onderworpen. Hij stelt vast dat de sporen ook bij sterke vergroting een glad oppervlak hebben en dat de wand van de sporen een gelaagde structuur heeft. Dit laatste is belangrijk omdat dit verschijnsel zich bij groene algen niet voordoet, maar bij sporen van levermossen wel.

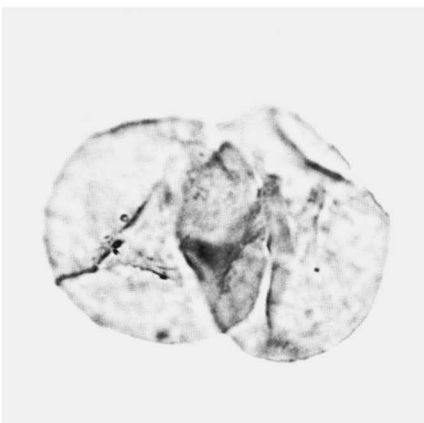
### Meningen, mogelijkheden en speculaties

Het wordt algemeen aanvaard dat *Parka* een plant is. De 'sporen' wijzen

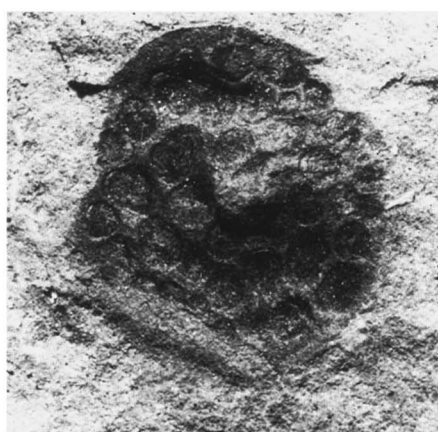
daar onmiskenbaar op. Of het echte sporen zijn (die door reductiedeling in tetraden gevormd worden) is onzeker, omdat ze geen trileet merk vertonen. Sommige levermossoorten hebben echter ook sporen zonder trileet merk terwijl die toch in tetraden gevormd zijn. Deze sporen zijn in een zo vroeg stadium van elkaar los geraakt, dat er geen merkteken is ontstaan. Ook de gelaagde sporenwanden, ontdekt door Hemsley, wijzen in de richting van een levermos.

Door Taylor (1982) is nog een andere mogelijkheid geopperd: wellicht is er sprake van een bevruchte eicel (zygote), die zich vele malen heeft gedeeld. Een 'sporangium' zou dan vol met bevruchte eicellen zitten. Zoiets komt in de bekende flora niet voor, maar het is zeker niet ondenkbaar. Voor de plant zou het voordeel hebben: zoiets als een zaadje dat zichzelf vermenigvuldigt.

De geleerden zijn het er wel over eens dat de plant een onder- en een boven-



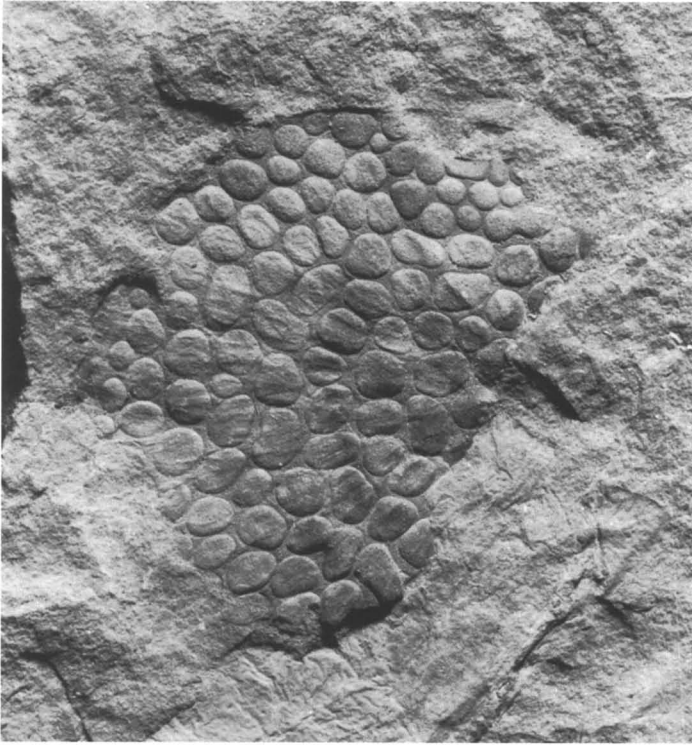
Afb. 7. Sporen van *Parka decipiens* met barstjes en plooiën. Diameter spore 35  $\mu$ m.



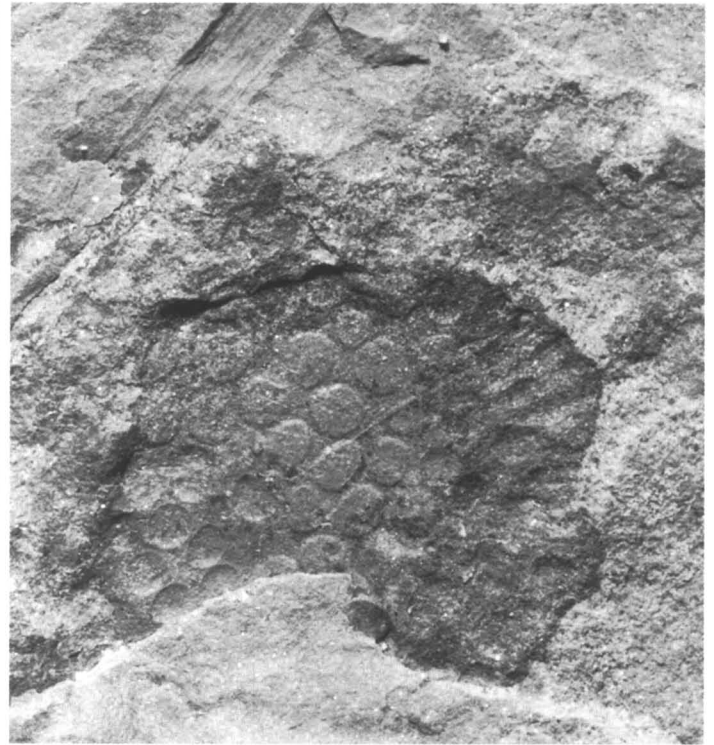
Afb. 8. *Parka* met 'holdfast'. Diameter 1 cm. Forfar.



Afb. 9. *Parka* met onregelmatige vorm. Holdfast aanwezig. Diameter 1,9 cm. Clockbridge.



Afb. 10. *Parka* met radialen. Diameter 2,5 cm. Forfar.



Afb. 11. *Parka* met radialen. Diameter 2,3 cm. Redfort.

kant gehad heeft: de onderkant is de kant is de kant met de 'holdfast' (indien aanwezig) en de kant met de radiale streping (indien aanwezig).

Het thallus groeide vanuit een centrum en bestond uit pseudo-parenchymatische, rechthoekige cellen, die radiaals-gewijs groeiden. De 'sporangia' werden op ware grootte in de rand gevormd. Daarna raakten ze gevuld met elliptoïdische sporen. De sporangia

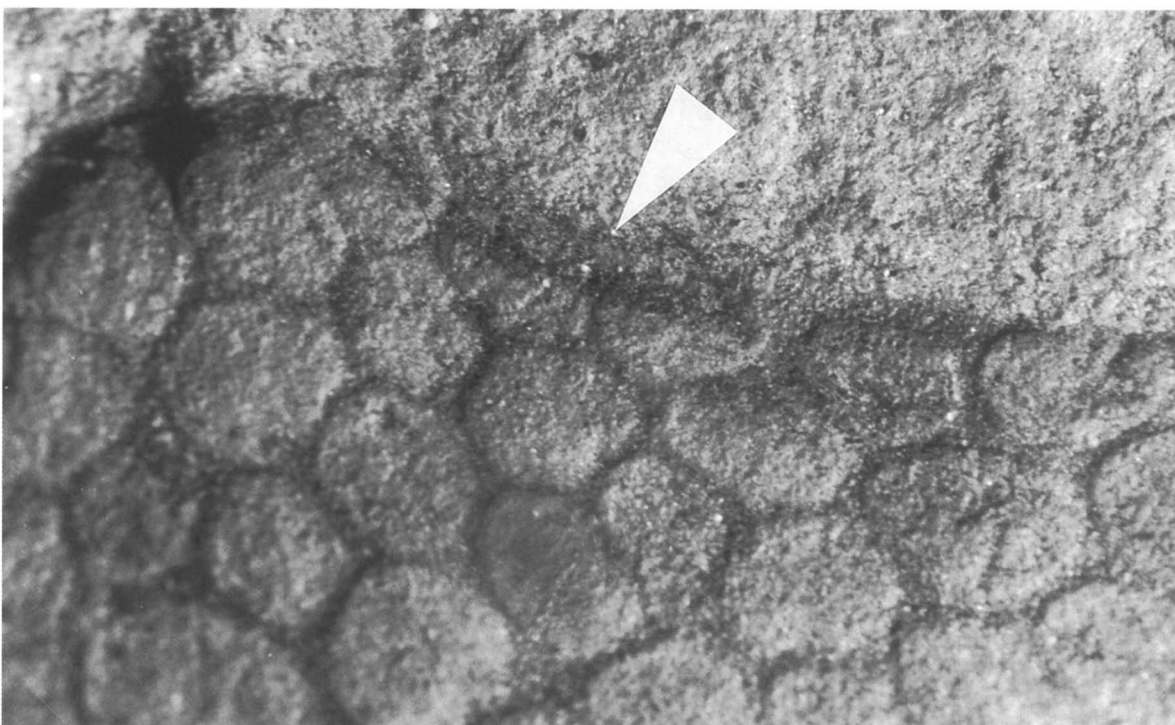
zelf hadden een wand van kleinere, veelhoekige cellen. Deze wand is in de fossielen verkoold. De sporen zijn dat niet.

Don en Hickling achtten het waarschijnlijk dat *Parka* een algachtige plant was, die groeide op vaak overstroomde modder- en zandbodems. Door snelle sedimentatie kon de plant zo goed fossiliseren. Zij dachten ook aan de mogelijkheid van een drijvende

plant.

Niklas zag veel overeenkomsten met de groeipatronen in enkele recente groene algen, in het bijzonder met coleochaeten, een algengroep die nogal eens genoemd wordt als mogelijke voorouder van de hogere landplanten. Deze coleochaeten groeien met een kleine 'holdfast' op onder water staande stengels van andere planten. Het is onwaarschijnlijk dat *Parka* op de stengels van

*Zosterophyllum* zou hebben gegroeid, omdat de *Zosterophyllum*-planten duidelijk van elders zijn aangevoerd. Ze zijn meestal zwaar beschadigd. Niklas is ervan overtuigd dat *Parka* leefde in een afwisselend natte en droge omgeving. Hemsley achtte het mogelijk dat *Parka* verwant is aan een thallematous levermos als *Riccia*. Hij vond het echter niet waarschijnlijk dat de plant een voorouder is van *Coleochaete*. Al met al is het raadsel dus nog niet opgelost.



Afb. 12. Detail van afb. 3 waarbij sporangia te zien zijn die door de rand gevormd worden.

## Dankwoord

Graag wil ik prof. H. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelmsuniversität in Münster danken voor het kritisch doorlezen van het concept van dit artikel.

Alle foto's zijn van de auteur.  
Alle fossielen zijn uit de verzameling van de auteur.

## Literatuur

Dawson W. & D.P. Penhallow, 1891. *Parka decipiens*, notes on specimens from the collections of James Reid. Trans. Roy. Soc. Canada, IX, sect. IV, p. 3.

Don, A.W.R. & G. Hickling, 1917. *Parka decipiens*. Quart.Journ.Geol.Soc. 71 (4): 648-666.

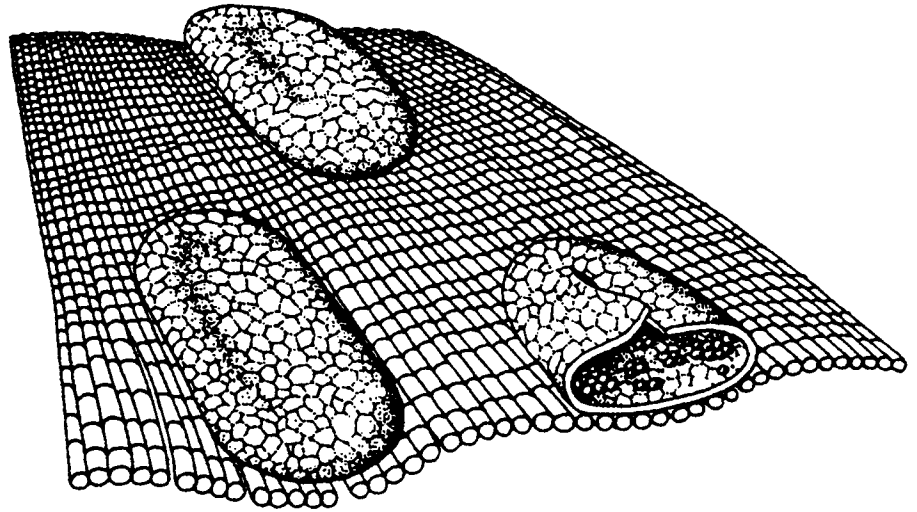
Hemsley, A.R., 1990. *Parka decipiens* and land plant spore evolution. Hist. Biol. 4: 39-50.

Hemsley, A.R., 1989. The ultrastructure of the spores of the Devonian plant *Parka decipiens*. Ann. of Bot. 64: 359-367.

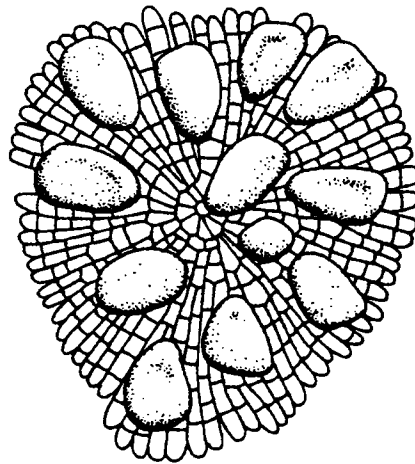
Niklas, K.J., 1976a. Morphological and ontogenetic reconstructions of *Parka decipiens* and *Pachytheca* from the Lower Old Red Sandstone, Scotland. Trans.Roy.Soc.Edinb. 69, 21: 483-499.

Niklas, K.J., 1976b. The chemotaxonomy of *Parka decipiens* from the Lower Old Red Sandstone, Scotland (U.K.). Rev. Palaeob. Palyn. 21: 205-217.

Taylor, T.N., 1982. The origin of land plants: a paleobotanical perspect. Taxon 31 (2): 155-177.



Afb. 13. Deel van het thallus van *Parka* met twee complete sporangia en één opengeknijpt sporangium, tijdens het vormingsproces. Naar Taylor 1982.



Afb. 14. Schematisch bovenaanzicht van *Parka*. Naar Taylor 1982.

# PROTOTAXITES, EEN REUZENZWAM VAN 400 MILJOEN JAAR OUD? OF EEN KORSTMOS?

Al 150 jaar wordt het Devonische fossiel *Prototaxites* verzameld en bestudeerd en nog steeds weet men niet zeker wat het is. De Amerikaan J.W. Dawson, die het als eerste beschreef, dacht in 1859 dat het verrot coniferenhout was, verwant aan de *Taxus*. Vandaar de naam, die hij het gaf. Aan het einde van de negentiende eeuw won de overtuiging veld dat het om een alg ging, met name een bruine alg, en deze opvatting is daarna ingeburgerd en in alle boeken terecht gekomen.

Totdat in 2001 Francis Hueber, een Amerikaans paleobotanicus, na 20 jaar studie een doorwrocht artikel publiceerde waarin hij verdedigde dat *Prototaxites* het vruchtlichaam van enorme zwam is geweest...

En nu is daar weer Marc-André Selosse uit Parijs, die met goede argumenten de mogelijkheid oppert, dat het om een reuzenkorstmos gaat. Hoog tijd om de zaken eens op een rijtje te zetten.



Afbeelding 1.  
Francis M. Hueber op een congres  
in Münster in 1994.

## Het fossiel

*Prototaxites* lijkt op fossiel hout. Het wordt gevonden in de vorm van stammen of delen daarvan en deze vertonen altijd min of meer duidelijke ringen die aan jaarringen doen denken. Op een strand in Saudi-Arabië ligt een in stukken gebroken stam, die 5,3 m lang is en die aan de basis 1,37 m dik is en aan het andere uiteinde 1,02 m. In New York State is een stam van 8,83 m gevonden met een doorsnede van slechts 34 cm aan het ene uiteinde en 21 cm aan het andere. Dawson beschreef een stuk van Gaspé (Canada) dat 2,13 m lang was bij een maximale doorsnede van 91 cm. Al deze stammen zijn verkiezeld.

In Nederland is *Prototaxites* niet zeldzaam tussen de zwerfstenen die in de groeves in het oosten van het land en bij de zuiggaten gevonden worden. Ook hier gaat het om verkiezeld stukken die altijd min of meer duidelijke ringen vertonen. Ze worden bovendien gekenmerkt door een matglanzend oppervlak. Meestal gaat het om kleine stukken van 3 tot 12 cm groot (Afb. 2), maar soms komen er grotere stukken omhoog, zoals die van de afbeeldin-



Afbeelding 2.  
Vier stukken *Prototaxites* van Wissel bij Kal-  
kar uit de collectie  
van Hans de Kruijk.  
Linksonder een stuk  
met krimpstrepen.  
Diameter van het  
stuk rechtsboven  
10 cm.



Afbeelding 3.  
Stammetje van *Prototaxites* van Lathum uit de collectie van Gerrit Goorman, Wilp. Lengte 16 cm.



Afbeelding 4.  
*Prototaxites* van Lathum met volledige concentrische ringen. De centrale holte is waarschijnlijk een verweringsverschijnsel. Lathum. Coll. Hans de Kruyk, Leerdam. Diameter 12 cm, hoogte 10 cm.



Afbeelding 5.  
*Prototaxites* van Eibergen. Coll. Huis Bergh, 's Heerenbergh. Grootste afmeting 12 cm.



gen 3 en 4. Beide stukken zijn in de zuigerij van Lathum gevonden en beide vertonen volledige concentrische ringen. Het tweede stuk laat ook nog een centrale holte zien, maar deskundigen denken dat dat een verwerings-effect is. Een heel mooi stuk is ook dat uit Kasteel Huis Bergh met zeer duidelijke gelaagdheid (Afb. 5).

*Prototaxites* had zijn 'bloeitijd' in het Vroeg-Devoon en stierf uit in het Laat-Devoon.

### Platgedrukt

In Onder-Devonische lagen in Schotland, Wales en Duitsland wordt *Prototaxites* in een andere vorm gevonden, namelijk platgedrukt en (soms) verkoold. De 'stammetjes' liggen dan vaak in één vlak met landplan-



Afbeelding 6. Plaat met veel stukken platgedrukte *Prototaxites* van Carmyllie, Schotland. Afgebeelde breedte: 34 cm.

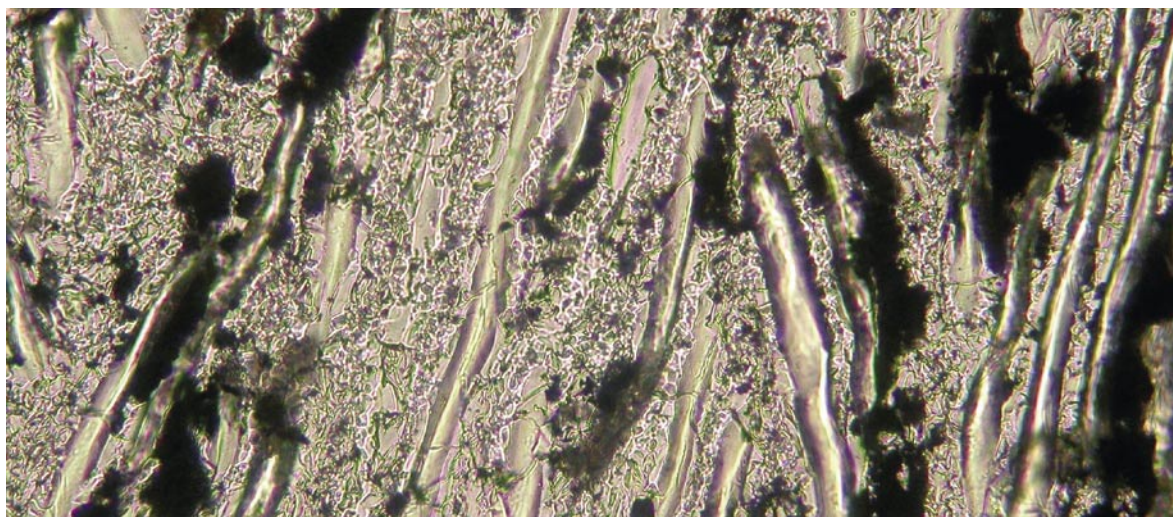


Afbeelding 7. Stukje platgedrukte *Prototaxites* van groeve Wilwerath, Duitsland. Lengte 12 cm.

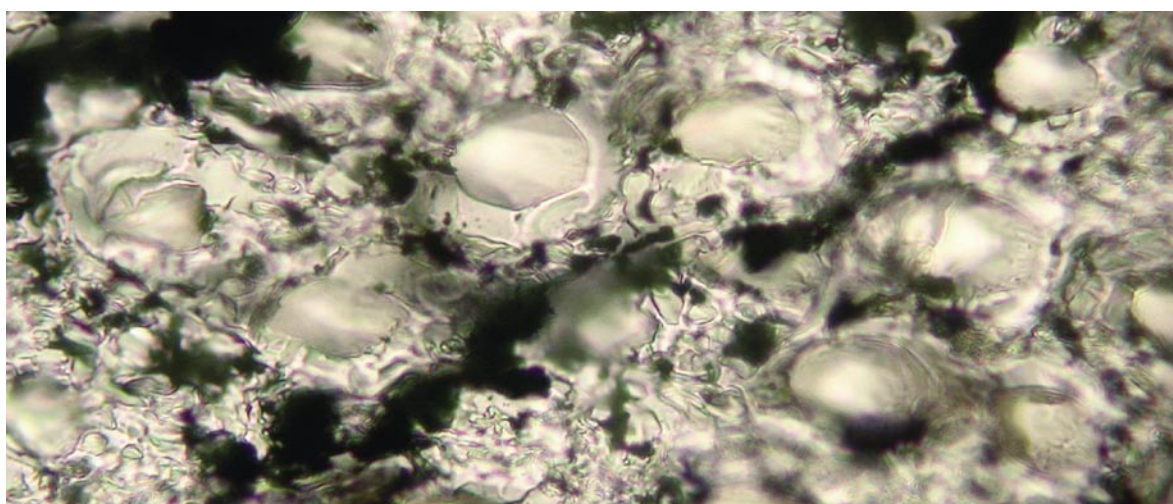
ten als *Zosterophyllum* en *Pachytheca* en vallen op door hun breedte. Ze doen ook in dit geval denken aan fossiel hout, maar de ringvormige structuren zijn niet te zien. De stammen zijn klaarblijkelijk bij transport door de rivieren in kleine delen uiteen gevallen. De afmetingen variëren van millimetermaat tot 30 cm lang en 15 cm breed. Op sommige vindplaatsen in Schotland is het oppervlak van het gesteente bezaaid met zulke stukken *Prototaxites* (Afb. 6) Het fossiel is met geen ander landorganisme te verwarren omdat in het Onder-Devoon geen plant een stam of stengel had die dergelijke afmetingen kon bereiken.

In afbeelding 7 is een stukje *Prototaxites* te zien uit de groeve bij Wilwerath in de Eifel.

Bij het Lac de la Gileppe bij Luik in België komt een gesteente voor waarin heel kleine stukjes *Prototaxites* zitten. Meestal is de lengte van deze stukjes kleiner dan 1 cm. Door transport in rivieren moeten de meestal forse stammen van *Prototaxites* tot het formaat van stukjes lucifer teruggebracht zijn. Het bijzondere van deze afzetting is dat de inwendige structuur van het fossiel buitengewoon goed bewaard is gebleven. Van de heer Hagen Hass uit Münster heb ik 'peels' van dit gesteente gekregen waarop deze structuur heel goed te zien is. (Een peel wordt gemaakt door een gepolijst oppervlak te etsen met een zuur en er vervolgens, na wassen en drogen, aceton over te gieten en cellulose-acetaatfolie op te drukken. Na droging kan de folie eraf getrokken worden waarbij organische resten van de steen op de folie blijven zitten. Onder de microscoop kunnen deze resten bestudeerd worden). De microfoto's van de afbeeldingen 8 en 9 zijn van deze peels gemaakt.



Afbeelding 8.  
Microfoto van een peel met een lengtedoorsnede van *Prototaxites* van Lac de la Gilleppe, België. De dikke buisjes zijn skelethyfen, de dunne, zeer kronkelige buisjes zijn bindhyfen. Maatstreef is 50  $\mu\text{m}$ .



Afbeelding 9.  
Dwarsdoorsnede in dezelfde peel. De grote gaten zijn de skelethyfen. De bindhyfen zitten vooral geconcentreerd rond de skelethyfen. Maatstreef is 40  $\mu\text{m}$ .

## De inwendige structuur

De stukken *Prototaxites* uit Gaspé, die Dawson in 1859 gebruikte voor zijn beschrijving en waarvan er één ook door Hueber is gebruikt (de andere zijn verdwenen), hebben een uitzonderlijk goed bewaard gebleven inwendige structuur. *Prototaxites* is niet opgebouwd uit cellen zoals landplanten (en dus ook hout), maar uit *buisjes*. Tot voor kort onderscheidde men twee soorten buisjes: dikke met een doorsnede van 18 – 50  $\mu\text{m}$  en dunne met een diameter van 2 – 6  $\mu\text{m}$ .

In een preparaat van het gesteente van Lac de la Gilleppe zijn ze goed te zien (Afb. 8).

De dikke buisjes hebben een dikke wand (2 – 6  $\mu\text{m}$ ), ze vertakken zich niet en ze hebben geen tussenschotten (septen). Ze zijn lang maar doordat ze enigszins flexueus zijn, lopen ze uit de slijpplaatjes en daardoor weet men niet wat de maximale lengte is. Stukken van 2,5 mm zijn waargenomen.

De dunne buisjes vormen een wirwar rond de dikke (zie de dwarsdoorsnede in Afb. 9). Ze hebben septen, waardoor ze in cellen van 15 – 54  $\mu\text{m}$  verdeeld zijn. Ze vertakken zich frequent in alle richtingen.

Hueber heeft in zijn studie nog een derde soort beschreven, die overigens minder vaak voorkomt. Het gaat om dikke buisjes (15 – 45  $\mu\text{m}$ ), maar in tegenstelling tot de eerste soort vertakken deze zich vaak, zijn ze bochtig, hebben ze dunne wanden en bezitten ze septen. Bovendien zit in zo'n septe een porie. Op sommige plaatsen vertakken deze buisjes zich zo vaak dat er een cluster gevormd wordt, dat op een gepolijst oppervlak als een afwijkende vlek kan worden waargenomen.

## Vergelijking met paddenstoelen

Paddenstoelen zijn opgebouwd uit buisjes, *hyfen* genaamd. Er bestaan drie soorten hyfen: *skelethyfen*, *bindhyfen* en *generatieve hyfen*. De meeste paddenstoelen bestaan uit één van deze soorten (nl. de generatieve hyfen), maar er zijn er ook met twee of drie. De skelethyfen zijn (meestal) recht, stijf en ze hebben dikke wanden. Ze komen voor bij sommige houtbewonende zwammen. De bindhyfen kronkelen tussen de andere hyfen door, ze hebben septen en hebben, zoals de naam al zegt, een bindende functie. De generatieve hyfen hebben een functie in de voortplanting: zij vormen de structuren waaraan uiteindelijk de sporenvormende cellen ontstaan. Ze zijn dunwandig, hebben septen en ze vertakken zich vaak.

Het is dus begrijpelijk dat Hueber deze termen gebruikt bij zijn beschrijving van de structuur van *Prototaxites*.

De dikke, onvertakte buisjes zonder septen zijn volgens hem skelethyfen: zij gaven stijfheid aan het organisme. De dunne, kronkelende buisjes zijn bindhyfen: zij hielden de skelethyfen bij elkaar en droegen zo bij aan de stevigheid van het geheel.

De dikke, vertakkende buisjes met septen zijn generatieve hyfen.

Een verschil tussen *Prototaxites* en recente paddenstoelen is dat de skelethyfen van *Prototaxites* relatief veel dikker zijn: gemiddeld zo'n 30  $\mu\text{m}$  tegen 5 – 10  $\mu\text{m}$  bij de recente paddenstoelen. Bindhyfen daarentegen zijn zowel fossiel als recent van dezelfde orde: rond 3  $\mu\text{m}$ . De generatieve hyfen zijn bij *Prototaxites* weer veel dikker dan die bij recente paddenstoelen. Zie Afb. 10 voor skelethyfen en bindhyfen van de Echte Tondelzwam (*Fomes fometarius*)

Afbeelding 10. Skelethyfen en bindhyfen van de Echte Tondelzwam. Maatstreep is 50 µm. De hyfen zijn bij het maken van het preparaat uit hun verband gerukt.



Afbeelding 11. Echte Tondelzwam met groeizones aan een beuk bij Ellecom. Breedte 42 cm.

De zwammen kunnen in vele groepen verdeeld worden. Hiervan zijn er twee het bekendst: de Ascomyceten of zakjeszwammen en de Basidiomyceten of steeltjeszwammen. Bij de eerste ontstaan de sexuele sporen in langgerekte zakvormige cellen, bij de tweede worden ze gevormd aan de top van kleine steeltjes die uit speciale cellen (basidia) groeien. Deze zakvormige cellen en basidia zitten gewoonlijk op een kiemvlies (hymenium), dat bij rijpheid op speciale organen van de paddenstoel, b.v. buisjes of lamellen, gevormd wordt. Bij de steeltjeszwammen worden de sporen afgeschoten als ze rijp zijn. Hueber heeft in zijn preparaten structuren gevonden die enigszins doen denken aan basidia en hij veronderstelt dan ook dat *Prototaxites* bij de steeltjeszwammen hoort (hoorde).

### Ontstaan van de ringen

De aanwezigheid van ringen in de stammen van *Prototaxites* kan verklaard worden door aan te nemen dat van tijd tot tijd een nieuwe groeifase optrad. Dat gebeurt bij recente houtige paddenstoelen ook. Zo vertoont de Echte Tondelzwam (Afb. 11) niet alleen aan de buitenkant groeilijnen, maar ook op doorsnede (Afb. 12). Het kiemvlies zit bij deze paddenstoel in de buisjes aan de onderkant: daar worden dus de sporen gevormd en afgeschoten. Na verloop van tijd wordt een nieuwe laag buisjes gevormd met nieuw kiemvlies (zie pijltjes aan de onderkant). Hetzelfde geldt voor lagen steriel weefsel (pijltjes aan de bovenkant). Per jaar kunnen meerdere lagen gevormd worden en omdat de houtige paddenstoelen vaak meerjarig zijn, kan zo een flink aantal lagen afgezet worden.

Hueber concludeert aan de hand van microscopisch onderzoek dat het kiemvlies bij *Prototaxites* de hele buitenkant van het vruchtlichaam bedekte. Dat komt onder de recente paddenstoelen onder andere voor bij de Reuzenknotszwam (*Clavariadelphus pistillaris*). Van tijd tot tijd werd er aan de buitenkant een nieuwe weefsel laag gevormd, die voornamelijk uit skelethyfen en bindhyfen bestond maar waarin ook generatieve hyfen voorkwamen. Op zeker moment begonnen de generatieve hyfen zich sterk te vertakken en vormden een nieuw kiemvlies aan de buitenkant. Een dergelijke combinatie van alzijdig kiemvlies en periodieke laagvorming komt bij de huidige paddenstoelen niet voor, maar de afzonderlijke verschijnselen dus wel.

Het groeimodel dat Hueber gemaakt heeft (Afb. 13) aan dit proces verduidelijken.

### Vlekken

Op gepolijste doorsneden worden in het goedgeconserveerde Amerikaanse materiaal soms vrij regelmatig verdeelde, enigszins spoelvormige vlekken waargenomen, die een beetje aan mergstralen doen denken. In mijn eigen materiaal heb ik ze niet gezien, maar dat kan aan de conservering liggen. Slijpplaatjes tonen aan dat dat plekken zijn waar de generatieve hyfen zich plotseling zeer sterk gaan vertakken en clusters vormen. Omdat zulke clusters ook bij de Tolzwam (*Coltricia perennis*) voorkomen, spreekt Hueber van 'coltricioide clusters'. De afwijkende kleur kan veroorzaakt zijn doordat op deze plaatsen afscheiding van slijm of iets dergelijks plaats vond. In afbeelding 13 zijn deze vlekken met zwart aangegeven.

### Gespen en doliporen

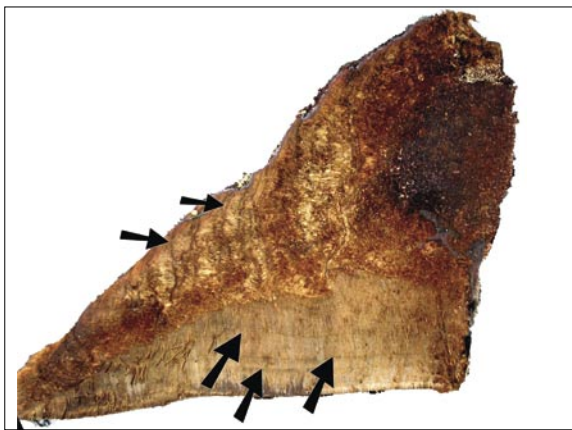
Kenmerkend voor generatieve hyfen in moderne paddenstoelen is gespvorming. Die treedt op als er nieuwe cellen gevormd worden. De gesp ziet eruit als een boogvormige verdikking bij een dwarswand in een hyfe (Afb. 14). Het gaat te ver om hier diep op in te gaan, maar het komt erop neer dat gespvorming bij de celdeling zorgt voor een goede verdeling van de celkernen over de cellen. In de dwarswand van de hyfen zit een klein kanaaltje (dolipore genaamd), dat uitwisseling van plasma tussen de cellen mogelijk maakt.

In de generatieve hyfen van *Prototaxites* heeft Hueber enkele gespen, of liever restanten van gespen, aangetroffen (Afb. 15). Ze zijn echter heel zeldzaam en een complete gesp (met buisje buitenom) is niet gevonden. Hueber heeft ook doliporen in tussenschotten van generatieve hyfen gefotografeerd (Afb. 16 en 17). Deze poriën waren al eerder door Schmid (1976) beschreven.

Het verschil tussen *Prototaxites* en recente 'houtige' zwammen is dat het vruchtlichaam van *Prototaxites* onbeperkt doorgroeide. Daardoor kon het vruchtlichaam zo groot worden. De enige beperking lag volgens Hueber in de vraag of het mycelium voor voldoende voedsel en water kon zorgen en in invloeden van buitenaf, zoals stormen.

Recente houtige zwammen kunnen trouwens ook flinke afmetingen bereiken: paddenstoelen tot 1 meter lang zijn waargenomen.

Omdat er vrijwel nooit vertakte stukken zijn gevonden, komt Hueber tot de conclusie dat *Prototaxites* een



Afbeelding 12. Doorgezaagde Echte Tondelzwam. De onderste pijlen wijzen de groeizones van de (fertiele) buisjeslagen aan, de bovenste pijlen wijzen de steriele groeizones aan.

pilaarvormig vruchtlichaam van een enorme zwam geweest moet zijn, dat tot 8 m hoog kon worden. Waarschijnlijk hebben wortelachtige structuren (*rhizomorfen*) voor de verankering in de bodem gezorgd. Afbeelding 18 is de mooie reconstructie die in zijn artikel staat. *Prototaxites* moet verreweg het grootste element in het landschap van het Onder-Devoon geweest zijn. Planten werden toen niet veel hoger dan zo'n 50 cm en de stammen/stengels niet dikker dan enkele centimeters.

### Of toch een alg?

De Engelsman William Carruthers publiceerde in 1872 een venijnig commentaar op de mening van Dawson dat *Prototaxites* verstaend coniferenhout was. Hij opperde zelf drie mogelijkheden: een korstmoss, een zwam of een alg, maar was er van overtuigd dat het een alg was en gaf het fossiel een andere (ongeldige) naam: *Nematophycus*, wat dradenplant betekent.

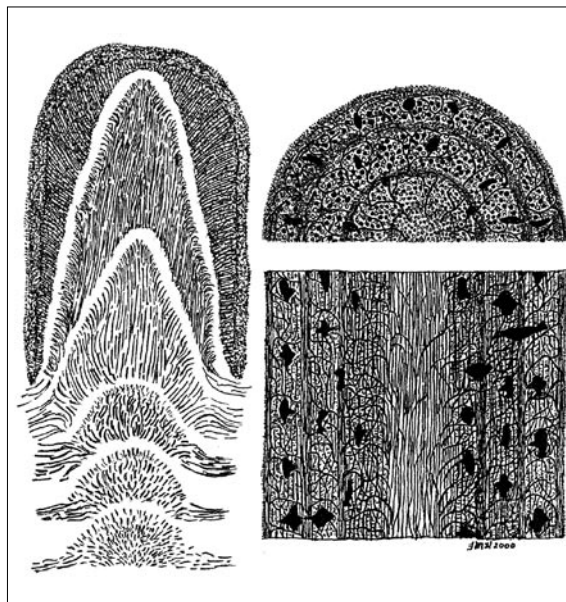
Op intuïtieve gronden is *Prototaxites* vooral geplaatst bij de bruine algen, met name in de buurt van de *Laminaria*-achtigen ofwel kelp. Deze alg kan reusachtig groot worden (tot 70 m) en groeit vaak in de vorm van onderzeese wouden. In dit geval ontwikkelt de plant een soort stam (die *cauloïde* wordt genoemd) met aan de top bladachtige structuren (*phylloïden*). De alg is aan de bodem vastgehecht met wortelachtige structuren die *rhizoïden* worden genoemd.

Kräusel en Weyland beschreven in 1930 bladachtige structuren, die aan een stammetje van *Prototaxites* zaten. Jammer genoeg hebben zij ze niet afgebeeld en verder zijn de fossielen in de oorlog verloren gegaan. Wel heeft men in Duitsland 'phylloïden' gevonden in dezelfde laag als stukken *Prototaxites* maar dan los van elkaar. Onze landgenoot Jonker beschrijft in 1979 ook aan stammen vastgehechte bladeren, maar daarvan is aangetoond dat het om schijnfossielen ging, nl. om sedimentlaagjes.

Samenvattend kan gezegd worden dat er geen overtuigende bewijzen zijn dat er bladachtige structuren aan stammen van *Prototaxites* hebben vastgezeten.

Ook is wel geopperd dat het raadselachtige organisme *Prototaxites* (Steur & et al., 1998) dat uit zwarte plakkaatjes met een dradenmatje eronder bestaat, een soort bladachtige structuur van *Prototaxites* geweest is. Maar ook deze plant is nooit verbonden met *Prototaxites* aangetroffen.

De belangrijkste verdediger van de algtheorie op dit



Afbeelding 13. Groeimodel van *Prototaxites* volgens Hueber (2001). Links van opzij gezien: de verschillende fasen zijn door witte tussenruimten gescheiden. Aan de buitenkant zit steeds het kiemvlies of hymenium. Daaronder zit het steriele weefsel. Rechts onder: de doorsnede van een stam van opzij gezien: De zwarte vlekken zijn de 'coltricioïde clusters' waar de generatieve hyfen zich zeer sterk vertakken. Rechtsboven: een halve dwarsdoorsnede van de stam waarin de groeizones met de ringen te zien zijn.

moment is Dr. H.J. Schweitzer uit Bonn. Hij heeft een plant die in 1974 beschreven is als *Mosellophyton hefteri*, omgedoopt tot *Prototaxites hefteri*. Deze plant heeft zweepachtige uitlopers en groeide in zee in de getijdenzones. Hij is vooral gevonden in de groeves van Alken en Waxweiler. Afbeelding 19 is de reconstructie van deze plant door Schweitzer.

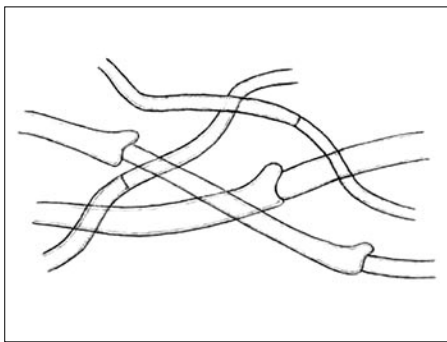
Het is opmerkelijk dat Schweitzer deze plant bij *Prototaxites* rekent omdat verder bijna nooit vertakkingen gevonden worden. Hij gaat echter vooral af op het van dwarsrimpelingen voorziene oppervlak van de plant, een eigenschap die ook 'echte' prototaxiten uit het Eifelgebied bezitten. Jammer genoeg gaat het om min of meer platgedrukte stammetjes zonder bewaard gebleven inwendige structuur.

In 2000 beschreef hij de vondst van een vertakt stuk *Prototaxites* in de groeve van Waxweiler in de Eifel, dat hij interpreteerde als een stuk van het 'wortel'-stelsel van de alg *Prototaxites*. Inderdaad lijkt het op het rhizoïdenstelsel van een kelpplant zoals die in de Noordzee voorkomt.

### Actie!

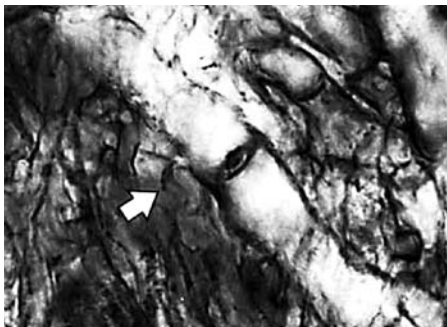
In een poging het raadsel op te lossen zijn mijn vrouw en ik naar Waxweiler gegaan en hebben we verzameld in de Onder-Devonische lagen van de groeve (Afb. 20). Tot onze spijt hebben we echter geen *Prototaxites*-achtig fossiel gevonden (wel een eurypterusje van 1,5 cm!). Joost van Leusen had echter kort daarna meer succes. Hij vond een 40 cm lange tak met zweepachtige uitlopers, die onmiskenbaar van de omstreden plant was. In de afbeeldingen 21 en 22 zijn twee delen van dit fossiel weergegeven waarbij de pijlen uitlopers aanwijzen. De oplossing is waarschijnlijk dat deze plant inderdaad een alg is. Dr. Wutke van het pas geopende museum over de verovering van het land in Waxweiler, vertelde dat hij de aanduiding '*Mosellophyton hefteri*' zal gebruiken. Schweitzer heeft steeds verondersteld dat *Prototaxites* in zee groeide, maar intussen is wel duidelijk geworden dat het een landbewoner was. In de meeste gevallen wordt het fossiel gevonden in rivier- of delta-afzettingen. Meestal zijn de stammen bij het transport in stukken en stukjes uiteengevallen. De Taunus- en Emskwartsiet, waarin ook (echte) stukken *Prototaxites* gevonden worden, is een zandige, kustnabije afzetting. De prototaxiten worden daarin geconcentreerd op sommige plaatsen gevonden, terwijl ze elders niet aanwezig zijn. Schweitzer trekt daaruit de conclusie dat *Prototaxites* in de vorm van onderzeese wouden langs de kust groeide, maar heel

Afbeelding 14.  
Generatieve hyfen  
van een recente pad-  
destoel met littekens  
van gespen. Tekening  
Hans van Essen.



Afbeelding 15.  
Litteken van een  
gesp in een prepa-  
raat van *Prototaxites*.  
Uit Hueber (2001).

Afbeelding 16.  
Generatieve hyfe van  
*Prototaxites* waarbij  
in het tussenschot  
een porie (dolipore)  
is te zien. Dikte van  
het buisje 15 µm.  
Het pijltje wijst  
naar bindhyfen met  
septen. Uit Hueber  
(2001).



Afbeelding 17.  
Idem van opzij  
gezien. Diameter  
septu 15 µm. Het  
pijltje wijst naar een  
tussenschot in een  
bindhyfe. Uit Hueber  
(2001).

goed denkbaar is ook dat het om gebieden gaat waar rivieren in zee uitmondden.

Hueber laat in zijn artikel zien dat de celstructuur van een kelplant op doorsnede heel anders is dan die van *Prototaxites*. Bij de alg liggen de 'cellen' netjes geordend in radiale rijen en kan een onderscheid gemaakt worden tussen merg, schors en opperhuid, terwijl de hyfen bij *Prototaxites* over de hele doorsnede op willekeurige wijze verspreid liggen.

De opvatting dat *Prototaxites* een alg was, kan dus gerust terzijde geschoven worden.

leven. *Prototaxites* daarentegen lijkt een ongeveer even grote massa te hebben gehad als de laag waarop hij leefde.

3. *Prototaxites* stierf uit in het Laat-Devoon. Hueber zegt dat dat wellicht veroorzaakt werd door vraat van dieren en door de concurrentie van bomen en struiken. Dat laatste klopt echter niet, want schimmels en planten zijn geen voedselconcurrenten en een paddenstoel is niet afhankelijk van licht. Planten brengen alleen maar meer voedsel aan voor schimmels.

### Of is *Prototaxites* een korstmoss?

Selosse (2002) toont veel waardering voor het werk van Hueber, maar heeft daarnaast toch ernstige twijfels. En wel op drie punten.

1. De resten van voortplantingsorganen, die Hueber beschrijft, zijn niet overtuigend en erg onvolledig. En het is vreemd dat er geen sporen zijn aangetroffen, ook niet in de directe omgeving van ingebedde stukken *Prototaxites*. Dat is ook jammer want sporen van steeltjeszwammen zijn gemakkelijk herkenbaar aan een klein aanhangsel.
2. Het enorme formaat van de paddenstoel is niet goed te verklaren. Organismen worden groot door concurrentie met andere organismen, maar de planten werden in het Vroeg-Devoon niet veel hoger dan 50 cm. Het is bovendien twijfelachtig hoe de reuzenpaddenstoel aan zijn voedsel moest komen. Een vuistregel is dat de biomassa in bossen op een bepaald niveau van de voedselketen maximaal ongeveer 10% is van die van de laag eronder. De schimmels hebben een massa van zo'n 10% van de humuslaag waarin zij

Selosse denkt dat deze bezwaren ondervangen kunnen worden door aan te nemen dat *Prototaxites* een korstmoss (lichen) was, dat wil zeggen een samenlevingsvorm van een schimmel en een alg, waarvan beide voordeel hebben (symbiose). Schimmels kunnen met hun mycelium mineralen en water uit de bodem halen, terwijl algen met hun bladgroen uit koolzuurgas en water voedingsstoffen kunnen maken. Bovendien bieden alg en schimmel elkaar bescherming in moeilijke omstandigheden.

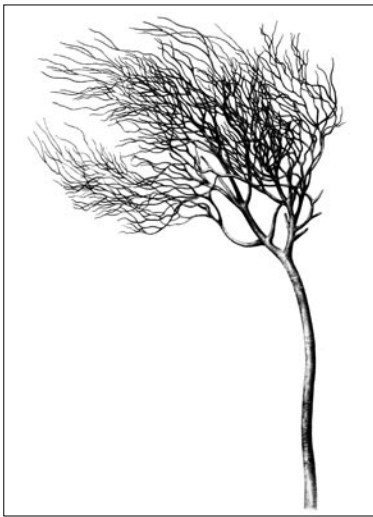
De alg zou volgens Selosse aan de buitenkant van de jongste groeilaag van de *Prototaxites*stam gezeten hebben, omdat daar het licht opgevangen kon worden. De binnenin gelegen algen zouden afgestorven zijn bij gebrek aan licht, maar de buisjes bleven intact en door hun stevige structuur boden ze stevigheid aan het geheel. De zg. skelethyfen zouden volgens Selosse de algen zijn geweest. Er bestaan ook nu nog algen die buisjes vormen zonder septen. De groei is daarbij geconcentreerd in de punt en om het teruglopen van het protoplasma te voorkomen, vormt zich een tijdelijk tussenschot. De rest van de buis is leeg. Het is denkbaar dat de alg van dit type was. Groene algen kunnen ook chemische stoffen vormen die de wand stevig maken.

De grootte van het organisme kan te maken hebben met het voordeel dat een groter oppervlak biedt voor de voedselproductie door de alg. Selosse noemt ook concurrentie met andere planten maar dat geldt m.i. niet voor het Vroeg-Devoon.

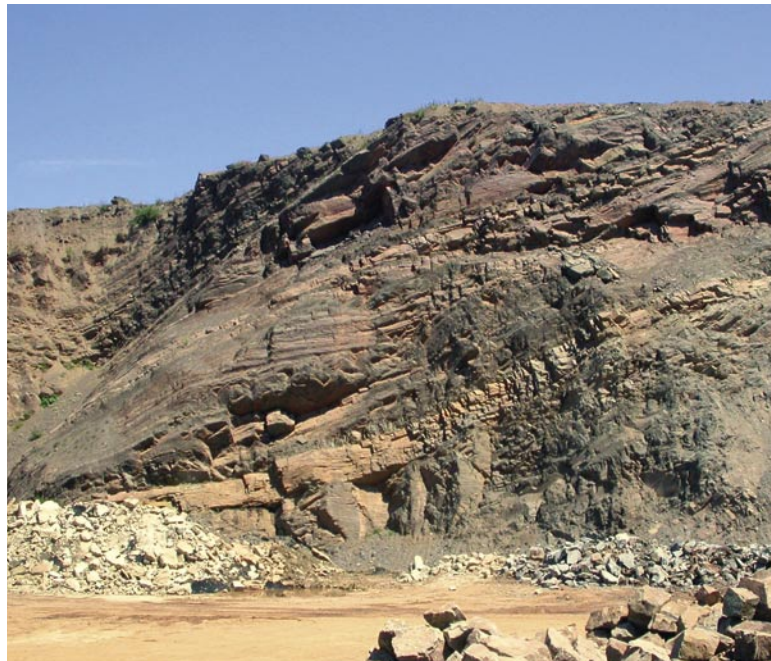
Het ontbreken van voortplantingsstructuren kan verklaard worden door aan te nemen dat *Prototaxites* zich vegetatief voorplante, hetgeen ook bij recente korstmossen voorkomt. Bijvoorbeeld doordat loslatende stukjes zich tot nieuwe individuen kunnen ontwikkelen.

Afbeelding 18.  
Reconstructie van een  
landschap met  
*Prototaxites* in het  
Vroeg-Devoon. Uit  
Hueber (2001).





Afbeelding 19. Reconstructie van "Prototaxites" hefteri volgens Schweitzer (1983).



Afbeelding 20. Onder-Devonische afzettingen in de groeve van Waxweiler.

Het uitsterven kan in dit geval wèl uit de concurrentie met de steeds dichter wordende begroeiing verklaard worden.

#### TENSLOTTE

Al met al kan geconcludeerd worden dat we er nog niet uit zijn. *Prototaxites* zal geen alg zijn, maar misschien is het een reuzenzwam, en wie weet ligt de waarheid in het midden en is het een combinatie van een alg en een zwam, namelijk een reuzenkorstmos.

Het is even wennen aan het idee, maar libelles met een spanwijdte van 70 cm en dinosauriërs van 35 m vinden we nu toch ook acceptabel. En een tijdsverschil van 400 miljoen jaar met het heden is geen kleinigheid.

#### DANKWOORD

Veel mensen hebben mij op een of andere manier bijgestaan bij het maken van dit 'multidisciplinaire' artikel. Ik heb een warm gevoel overgehouden van de behulpzaamheid, die ik heb ontmoet.

In het bijzonder wil ik mijn dank uitspreken aan Dr. Peter-Jan Keizer, mycoloog van Rijkswaterstaat. Door zijn inbreng heeft het artikel meer diepgang gekregen en is de kwaliteit sterk verbeterd.

Prof. Dr. Hans Kerp van de Forschungsstelle für Paläobotanie van de Wilhelms Universität te Münster ben ik zeer dankbaar voor het kritisch doorlezen van het artikel.

De heer Hagen Hass van dezelfde afdeling dank ik voor de peels met resten van *Prototaxites* uit het gebied van Lac de la Gileppe. Zonder deze peels was het niet mogelijk geweest foto's van de inwendige structuur te laten zien.

De volgende 'paddenstoelenmensen' hebben mij geholpen om deze, voor mij nieuwe, wereld te ontsluiten: Jan Dieker (Zutphen), Jo Pijnenburg (Dieren), Elly Dogger (Ellecom), Chris van der Wilde (Arnhem). Allen hartelijk dank.

Verder dank ik de stenenverzamelaars Hans van Essen (Dieren), Gerrit Goorman (Wilp), Kees van Oorde (Arnhem) en Hans de Kruyk (Leerdam) voor het aanleveren van stukken *Prototaxites* en de laatste tevens voor het maken van het slijpplaatje van afbeelding 24.

Ik dank Jan Drent (Doetinchem) voor de mogelijkheid die hij me heeft gegeven om stukken uit de collectie van

#### Bijzonderheden

- Verschillende fossielen van *Prototaxites* vertonen krimp-scheuren (Afb. 1 en 23). Dit verschijnsel is nog niet verklaard.
- Het is jammer dat de verkieselde prototaxiten in Europa zo slecht geconserveerd zijn. In de meeste gevallen hebben de kwartskristallen de inwendige structuur verwoest. Soms is zelfs een structuur van pseudocellen ontstaan, waarbij de donkere organische resten de scheiding vormen tussen kwartskristallen (Afb. 24). Hoogstens zijn soms nog wat vage lijntjes te zien waar de skelethyfen hebben gelopen. In prototaxiten uit de Taunuskwartsiet zijn op doorsnede in een enkel geval nog wel de skelethyfen te zien.
- In 2003 is uit onderzoek te voorschijn gekomen dat de chemische samenstelling van *Prototaxites* in de richting van een zwam wijst (Boyce et al., 2003). Dit hoeft niet in tegenspraak met de korstmestheorie te zijn omdat daarbij ook een schimmelcomponent is.
- In Australië is een stuk *Prototaxites* is gevonden waarin resten van vaatplanten zijn ingebed, die helemaal zijn doortrokken van hyfen. Dit zou opgevat kunnen worden als een deel van het mycelium van *Prototaxites* (Hueber, 2001).
- Er zijn enkele meldingen van (aanwijzingen voor) vertakkingen. Zo beschrijft Altmeyer (1973) structuren die lijken op littekens van zijtakken. Heidtke (2006) meldt aanwijzingen voor vertakkingen binnen de concentrische structuren in doorgesneden stukken *Prototaxites* uit een groeve bij Birkenfeld in de Hunsrück.

Huis Bergh te 's Heerenbergh te fotograferen. Paul Floor (Zwolle), Joost van Leusen (Oegstgeest) en Erna de Graaff (Pesse) ben ik dankbaar voor hun (succesvolle) poging om in de groeve van Waxweiler het fossiel *Mosellophyton hefteri* te vinden. Joost dank ik voor het ter beschikking stellen van het fossiel voor nadere bestudering.

De afbeeldingen 14, 15, 16 en 17 zijn gereproduceerd uit het in de literatuur genoemde artikel van Hueber (2001) met toestemming van Elsevier.

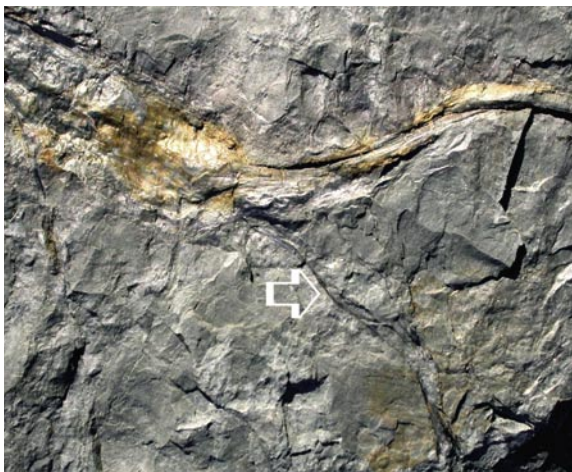
#### FOTOGRAFIE

De foto's zijn van de auteur, tenzij anders vermeld staat.

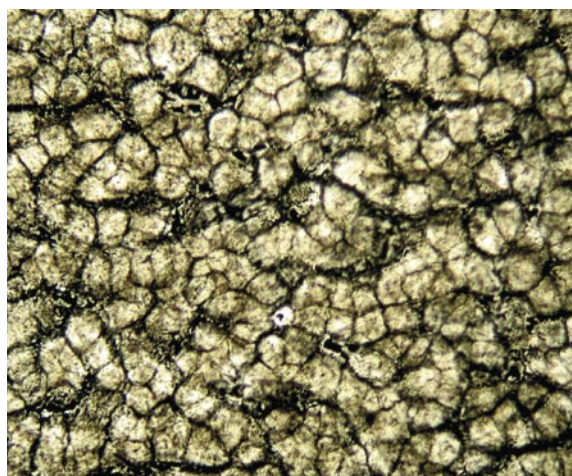
Afbeelding 21. *Mosellophyton* ("Prototaxites") hefteri uit de groeve bij Waxweiler. De pijl wijst een zijtak aan. Breedte van de foto 15 cm. Coll. Joost van Leusen.



Afbeelding 22. Idem. Afgebeelde breedte: 20 cm.



Afbeelding 23. *Prototaxites* met krimpscheuren en volledige ringen. Vindplaats Bienen bij Kleef. Coll. Huis Bergh, 's Heerenbergh. Grootste afmeting: 27 cm.



Afbeelding 24. Pseudo-celstructuur in *Prototaxites*. De 'cellen' zijn kwartskristallen, de donkere kleur van de 'celwanden' wordt veroorzaakt door organische resten. Preparaat en foto: Hans de Kruyk.

#### LITERATUUR

Altmeyer H., 1978, 1979. Die Prototaxiten von Arenrath, im Taunusquarzit, im Ems-Quarzit. Grondboor & Hamer, jg. 32-1, 32-4, 33-5.

Altmeyer H., 1973. Astnarben an Prototaxiten? Der Aufschluss, vol. 24, pp. 350-356.

Boyce, C.K., Hotton, C., Fogel, M., Cody, G.D., Hazen, R.M. & Knoll, A.H., 2003. Comparative geochemistry suggests *Prototaxites* was a gigantic fungus [Abstract]. Geological Society of America Meeting, Abstracts with Programs. 34(7): pp. 587.

Heidtko H.J., 2006. *Prototaxites*: Ist der 400 Mill. Jahre alte "Monsterbaum" ein Pilz? Pollichia-Kurier 22(1), pp. 16 - 17.

Hueber F.M, 2001. Rotted wood – alga – fungus: the history and life of *Prototaxites*. Rev. Palaeobot. Palyn. 116, pp. 123 – 158.

Jonker F.P., 1979. *Prototaxites* in the Lower Devonian. Palaeontographica, Abt. B, Band 171, pp. 19 – 56.

Kräusel R., 1964. Rätsel um *Prototaxites*, Fortschr. Geol. Rheinld. und Westf. 12, pp. 25 – 38.

Kräusel R. en Weyland H., 1930. Die Flora des Deutschen Unterdevons. Berlin

Schaarschmidt, F., 1974. *Mosellophyton hefteri*, ein sukkulenter Halophyt aus dem Unterdevon von Alken an der Mosel. Palaeontologische Zeitschrift, Band 48, Heft 3/4 . pp. 188-204.

Schmid R., 1976. Septal pores in *Prototaxites*, an enigmatic plant. Science, 191, pp. 287-288.

Schweitzer H.-J., 1983: Die Unterdevonflora des Rheinlandes. Palaeontographica, Abt. B, Band 189, pp. 1 – 138.

Schweitzer H.-J, 1990. Pflanzen erobern das Land. Kleine Senckenberg-Reihe Nr. 18, Frankfurt am Main.

Schweitzer H.-J., 2000. Neue Pflanzenfunde im Unterdevon der Eifel (Deutschland). Senckenbergiana lethaea, Band 80, pp. 371 – 395.

Selosse M.-A., 2002: *Prototaxites*: a 400 MYR old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? Mycological Research 106: pp. 642-644. Als pdf van internet te downloaden.

Steur H., Bruggen W. van der, 1998. *Nematothallus*, een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon. Grondboor & Hamer, 1998-2, pp. 28-35



AFBEELDING 1. | *Stam van Prototaxites van Lathum.*  
Coll. Gerrit Goorman. Diameter 10 cm.

# *Prototaxites*, toch een korstmoss!

HANS STEUR  
H. STEUR  
LAAN VAN AVEGOOR 15  
6955 BD ELLECOM  
STEURH@XS4ALL.NL  
WWW.FOSSIELEPLANTEN.NL

In het Rijn- en Maasgrind komen met regelmaat stukken van het Silurisch-Devonische fossiel *Prototaxites* voor (Afb. 1). Tot zelfs op het strand: zie het artikel van Raymond van der Ham in Grondboor & Hamer 67/2013-6. In Noord-Amerika worden stammen van dit fossiel gevonden met zeer goed bewaard gebleven inwendige structuur (Afb. 2). Vanwege de concentrische lagen worden ze vaak voor versteend hout gehouden. Dat deed John W. Dawson, de eerste beschrijver van dit fossiel, in 1859 ook: hij dacht dat het afkomstig was van een boom die verwant was met de conifeer *Taxus* en gaf het de naam *Prototaxites*. Zie Afbeelding 3B voor zijn reconstructie van de boom.



De Engelsman William Carruthers toonde in 1872 aan dat de inwendige structuur niet overeen kwam met die van een conifeer en stelde dat het fossiel afkomstig was van een groene alg. Wat later werd een bruine alg (een kelpachtige: Afb. 3D) waarschijnlijker geacht. Deze overtuiging heeft heel lang stand gehouden, totdat Francis Hueber in 2001, na vele jaren onderzoek, een uitgebreid artikel publiceerde waarin hij op grond van de microscopische structuur van het fossiel verdedigde dat het om een reuzenzwam ging (Afb. 3C). In een artikel in Grondboor & Hamer (Steur, 2006) heb ik zijn argumentering samengevat.

Vervolgens verscheen als reactie op het stuk van Hueber in 2002 een artikel van de Fransman Marc-André Selosse. Hij betoogde daarin dat het onwaarschijnlijk is dat *Prototaxites* het vruchtlichaam van een zwam was, onder meer omdat er in of bij het fossiel nooit bijbehorende sporen gevonden zijn. Bovendien is het haast niet voor te stellen dat zo'n groot lichaam (een stam tot 8 m lang en meer dan 1 m dik) als schimmel voldoende voedsel kon halen uit een in die tijd (Siluur/Devoon) nog karige vegetatie van primitieve landplanten, algen en bacteriënmaten. Een schimmel is heterotroof, dat wil zeggen dat hij zijn voedsel haalt uit organisch materiaal. De biomassa van een grote stam was echter veel groter dan die van de wijde omgeving. Normaal is die biomassa ongeveer 10% van het gebied waaruit de zwam zijn voedsel haalt. Selosse stelde dat een symbiose van een schimmel en een alg of cyanobacterie (een korstmos dus: zie het kader) een betere verklaring van het raadsel *Prototaxites* zou zijn. De fotobiont (de alg of de cyanobacterie) zorgt dan voor de aanmaak van suikers, zodat de zwam met minder organisch materiaal kan leven.

In 2006 kwam een publicatie van Boyce *et al.* uit die bevestigde dat *Prototaxites* verwant was met schimmels. Daarin werd gebruik gemaakt van de isotopenverhouding van <sup>12</sup>C en <sup>13</sup>C. De grote spreiding van dit getal voor *Prototaxites* bewijst dat het organisme zijn voedsel uit vergaan organisch materiaal haalde, zoals een schimmel dat doet. Aangezien een korstmos ook een schimmelcomponent

## KORSTMOS

Korstmossen of lichenen zijn een symbiose van een schimmel en een alg of cyanobacterie. Een symbiose is een samenlevingsvorm van twee (of meer) organismen die wederzijds voordeel hiervan hebben. De individuele partners zijn echter niet afhankelijk van deze symbiose; ze zijn ook in staat solitair te leven. In het geval van een korstmos zorgt de schimmel voor de opname van water en voedingsstoffen, met name stikstof, en biedt deze een beschermende omgeving voor de alg/cyanobacterie. Daarnaast scheidt hij zuren af, die een grote rol spelen bij de afbraak van mineralen. De alg/cyanobacterie zorgt op zijn beurt voor de aanmaak van suikers uit koolzuurgas en water door middel van fotosynthese. Deze component van het korstmos wordt wel de *fotobiont* genoemd.

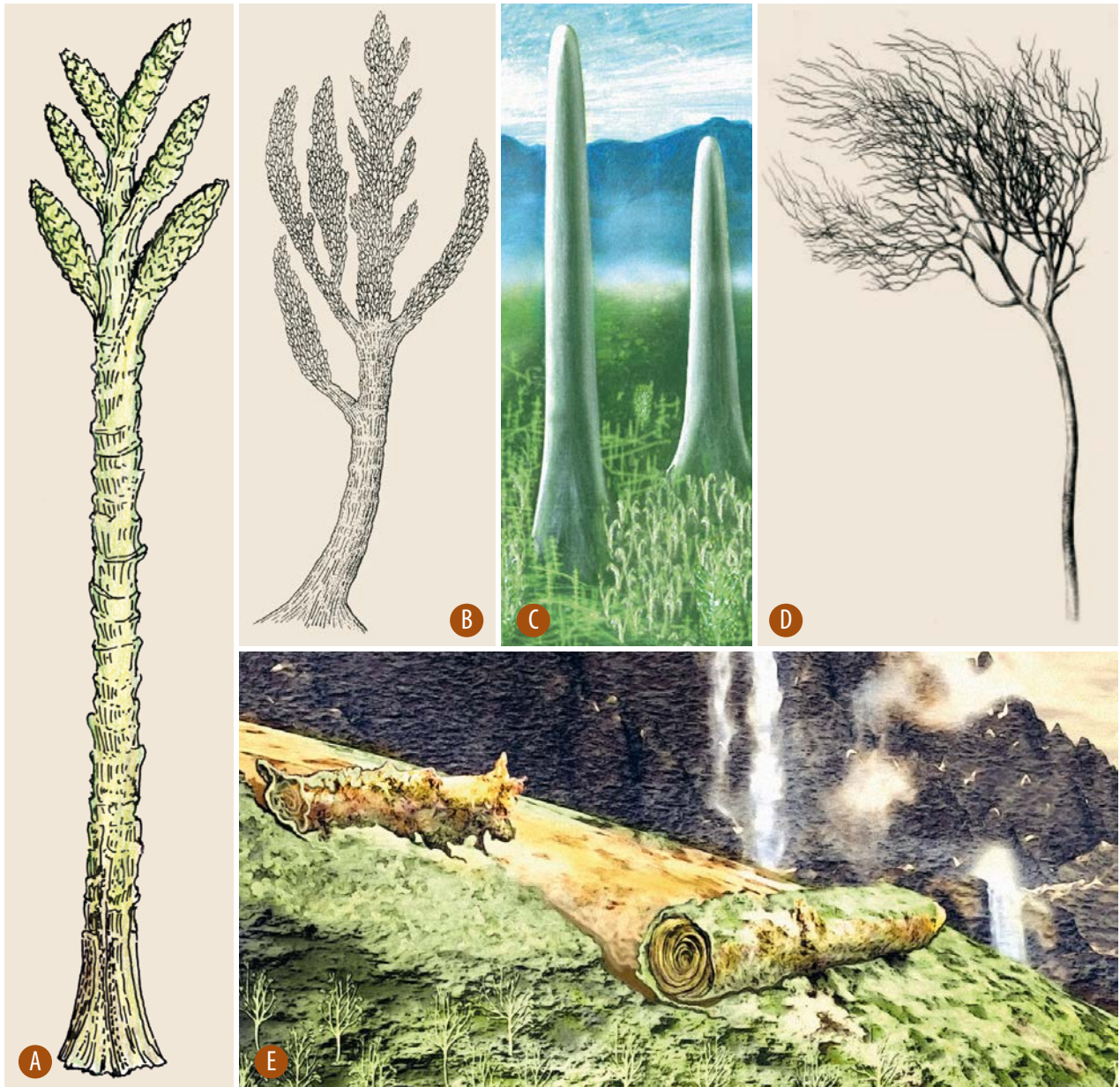
Door de samenwerking zijn korstmossen in staat te leven in een omgeving waar andere organismen dat niet zouden kunnen, bv. op kale rotsen. De schimmel en de fotobiont zouden afzonderlijk op zulke plekken niet kunnen bestaan. Er is overigens discussie gaande over de vraag of de alg/cyanobacterie wel echt altijd voordeel heeft aan de samenwoning. Het zou ook kunnen zijn dat deze als een soort slaaf wordt gehouden door de schimmel.



AFBEELDING 2. | Peel van een stam van *Prototaxites*. Onder-Devoon van Dalhousie, New Brunswick, Canada. Let op de interessante onregelmatigheden links onder. Diameter 18 cm. Foto en peel: Hans Kerp. (Een peel is een afdruk van een gepolijst oppervlak op cellulose-acetaat folie).

heeft, geeft dit gegeven echter nog geen uitsluitsel over de vraag of *Prototaxites* een zwam dan wel een korstmos was.

In 2010 werd door Graham *et al.* een wel heel opvallende theorie over de aard van *Prototaxites* geponeerd. De stammen zouden matten van levermossen (zoals *Marchantia*) zijn, die als tapijten opgerold waren (Afb. 3E). Deze levermossen zouden in heuvelachtige landschappen over grote oppervlakten de bodem bedekt hebben. Vervolgens zouden deze matten losgeraakt zijn van de bodem en van hellingen naar beneden gerold zijn, daarbij netjes oprollend als een tapijt of een pannenkoek. Diverse auteurs, onder andere Taylor *et al.* (2010) hebben in snelle maar doeltreffende reacties deze theorie naar de prullenbak verwezen. Dit alles bewijst evenwel hoe zeer wetenschappers altijd door het raadsel *Prototaxites* geïntrigeerd geweest zijn. Zie ook het artikel van Louis Verhaard in Grondboor & Hamer 2013-6, waarin hij opgerolde algenmatjes beschrijft.



AFBEELDING 3. | *Reconstructies van Prototaxites. A. Retallack & Landing (2014). B. Dawson (1888). C. Hueber (2001). D. Schweitzer (1983). E. Graham et al. (2010).*

### Raadsel opgelost?

Misschien is nu toch het definitieve antwoord gevonden. Retallack & Landing hebben in 2014 een publicatie het licht doen zien, waarin zij aan de hand van een stam met zijtakken en resten van het oppervlak van de buitenkant aantonen dat *Prototaxites* een korstmoss moet zijn geweest.

De door hen beschreven stam is een compleet fossiel van *Prototaxites loganii* uit het Midden-Devoon (ca. 386 miljoen jaar), dat tegen het einde van de 19e eeuw gevonden is in een kleine groeve in de staat New York (Afb. 4 en 5). De stam ligt onder naam Schunemunk Tree in het New York State

Museum in Albany. Hij is 8,83 m lang en heeft in het bovenste deel zes zijtakken, die elk ongeveer 1 m lang en 9 cm dik zijn. Afbeelding 3A geeft een reconstructie van de stam.

De stam is verkiezeld en hij vertoont op slijpplaatjes hetzelfde beeld van dikke en dunne buisjes als andere exemplaren van *Prototaxites*. Zie de Afbeeldingen 6 en 7 die gemaakt zijn van kleine stukjes *Prototaxites* van Lac de la Gileppe in België en vergelijk de Afbeeldingen 10C en D. Deze buisjes worden door Hueber 'hyphen' genoemd, een term die gebruikt wordt voor zwammen en die ik hier ook zal gebruiken.

De zijtakken zijn niet verkiezeld maar bestaan uit koolhoudend materiaal. De stam is al in 1898 verzameld, maar de takken heeft men destijds in de groeve laten liggen. Er zijn wel foto's van gemaakt. De bases van de zijtakken zijn goed bewaard gebleven. In 2011 zijn nog koolhoudende resten van drie van de zijtakken geborgen. Zie Afbeelding 3A voor de reconstructie, die Retallack & Landing hebben gemaakt naar aanleiding van dit fossiel. Op de stam en de takken zitten onregelmatige grove rimpels.



AFBEELDING 4. | *De Schunnemunk Tree: Prototaxites loganii*.  
 A. Foto van de vertakte top uit de tijd van de opgraving in 1898;  
 B. De gerimpelde stam bij de top.  
 C. Bovenste stuk van de stam.  
 D. Detail van de bases van de zijtakken.  
 E. Los gevonden deel. Reprinted with permission from *Mycologia*.  
 ©The Mycological Society of America.

## De buitenlaag

Op sommige plekken aan de basis van de stam is de koolhoudende buitenkant vrij gaaf bewaard gebleven. Daarop zijn heel kleine instulpingen te zien die ongeveer 1 mm van elkaar liggen.

De nieuwe informatie komt uit de koolhoudende buitenlaag. Men heeft deze onderzocht met behulp van slijpplaatjes en door elektronenmicroscopische opnamen (SEM's) te maken van breukvlakken in de koollaag. De conservering van de koolhoudende laag is slecht, maar toch zijn er enkele belangrijke waarnemingen gedaan. Onder het hele oppervlak bleek een smalle holte (rond 25  $\mu\text{m}$ ) te zitten, die alleen onderbroken wordt bij de kleine instulpingen (Afb. 8A). Hoe breed die holte oorspronkelijk was, is niet te zeggen. Uit de slijpplaatjes (Afb. 8B, C, D) en de SEM's van breukvlakken (Afb. 9) bleek dat onder instulpingen nesten met kleine bolletjes zaten. De bolletjes zitten in clusters van sterk vertakte hyphen. De doorsnede van zo'n bolletje is rond de 6  $\mu\text{m}$ . Sommige bolletjes zijn gaaf, andere zijn misvormd door de hyphen. De onderzoekers denken dat deze bolletjes de resten zijn van de fotobiont. Ook in moderne korstmossen wordt de fotobiont omringd en gepenetreerd

door de hyphen. Aangezien deze alg of cyanobacterie licht nodig had, zat hij noodzakelijkerwijze aan de buitenkant van de stam. De dikke en dunne hyphen zijn onderdeel van de schimmelcomponent. Op de concentrische lagen zijn plekken met vertakkende hyphen (Hueber, 2001) aangetroffen, maar daarin ontbreken de bolletjes. Retallack & Landing denken dat dit oude holten van de fotobiont zijn, waaruit de alg/cyanobacterie is verdwenen.

Verder zijn er een soort radiaal verloopende structuren aangetroffen, die van de inwendig gelegen nesten naar de buitenlaag lopen. Retallack & Landing speculeren dat de fotobiont via deze weg naar buiten is gemigreerd. Afbeelding 10A en B geeft een beeld van hun idee van de structuur van een stam van *Prototaxites*.

Ook over de groeilaag hebben de schrijvers een idee. Deze zou als een omhullende cilinder van onder naar boven gevormd zijn. De basis van de stam zou een soort pseudocambium zijn (hypothallus genoemd) van waaruit regelmatig een nieuwe ring ontstond. Deze ring breidde zich naar boven toe uit compleet met instulpingen en nestjes met de fotobiont tot een alles overdekkende nieuwe groeilaag. In feite ging dat op dezelfde manier als die waarop een recent korstmos zich uitbreidt over een rots of baksteen. In dit proces werden daarbij oneffenheden als littekens van vroegere zijtakken overgroeid. Op deze manier konden ook resten van landplanten, zoals die zijn waargenomen, in stammen terecht komen.

Op grond van de diameter van de bolletjes denken Retallack & Landing dat de fotobiont een alg is geweest. De doorsnede van cyanobacteriën in recente korstmossen is in het algemeen groter dan 10  $\mu\text{m}$ , terwijl die van algen juist kleiner dan 10  $\mu\text{m}$  is. De grove rimpels op de stam zijn te verklaren als vergroting van het assimilierende oppervlak.

## Tot besluit

Is het raadsel *Prototaxites* nu definitief opgelost? Dat gevoel had ik al toen ik het artikel van Hueber (2001) bestudeerd had, waarin hij betoogde dat het om een reuzenzwam ging. En dat gevoel werd nog versterkt toen Boyce

et al. (2006) aantoonden dat het om een heterotroof organisme ging. Er bleven echter toch een aantal twijfel-punten prikken, zoals de vraag hoe zo'n reusachtig organisme zich kon voeden met een in die tijd heel karige vegetatie. En waarom was die stam zo groot? Deze bezwaren worden onder-vangen door het model dat Retallack & Landing (2014) schetsen. De foto-synthese zorgt voor de bijvoeding van de zwamcomponent en een groter op-ervlak levert voordeel bij het op-vangen van licht. Erg overtuigend dus. Nu maar afwachten of de korst-moshypothese bevestigd wordt door andere onderzoekingen.

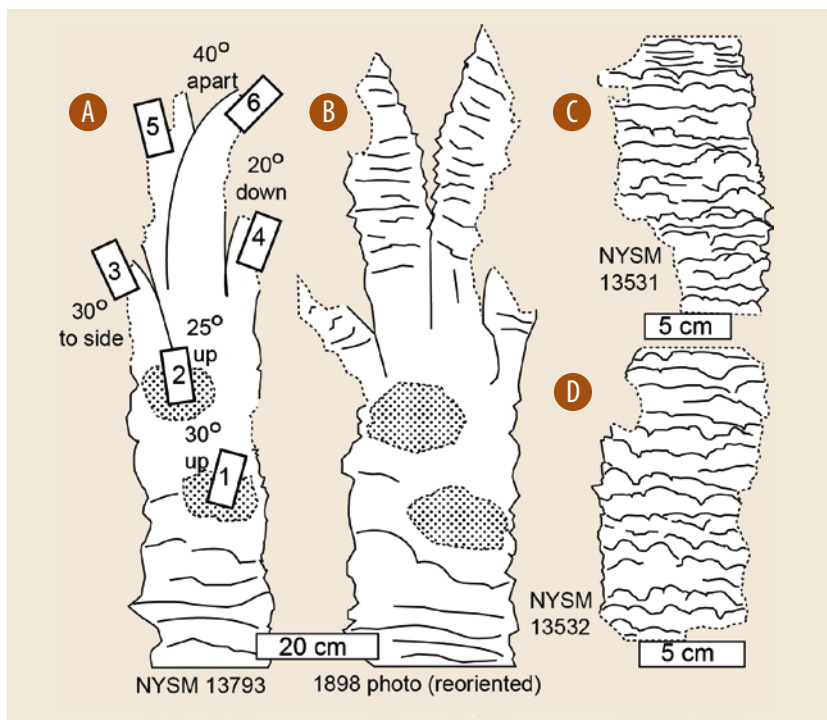
Leuk, zo'n superraadsel!

### Dankwoord

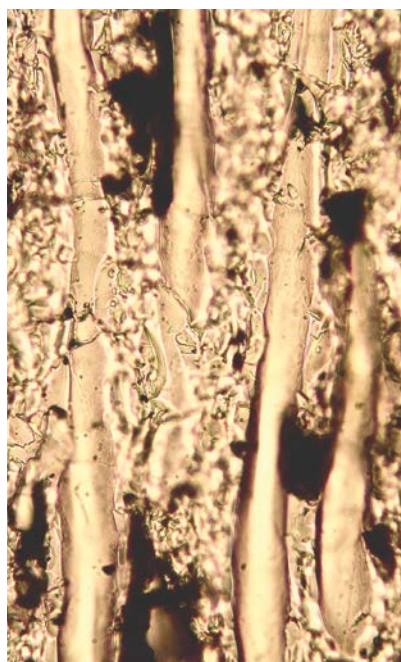
Ik wil Prof. Dr. Hans Kerp van de Forschungsstelle für Paläobotanik te Münster hartelijk danken voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel, en voor Afbeelding 2.

Verder dank ik het blad *Mycologia* voor de toestemming voor het ge-bruik van de Afbeeldingen 3, 4, 5, 8, 9 en 10, en Prof. G. Retallack voor het verschaffen van versies in hoge resolutie van deze afbeeldingen.

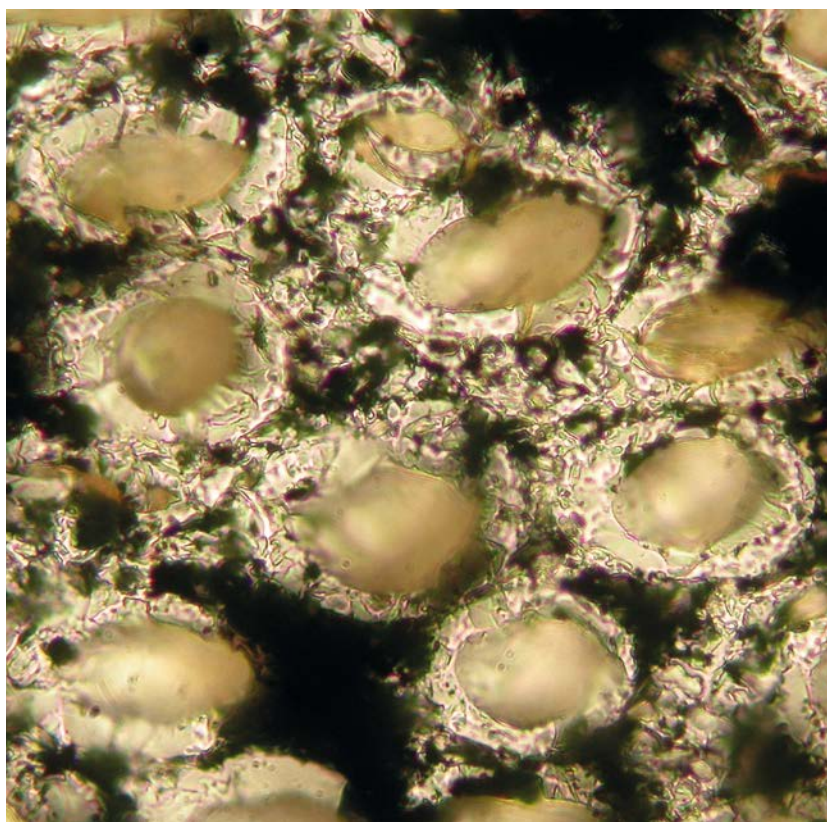
De Afbeeldingen 3, 4, 5, 8, 9 en 10 zijn met toestemming van de *Mycological Society of America* overgenomen uit Retallack & Landing (2014). Afbeelding 2 is van Hans Kerp, de Afbeeldingen 6 en 7 zijn van Hans Steur.



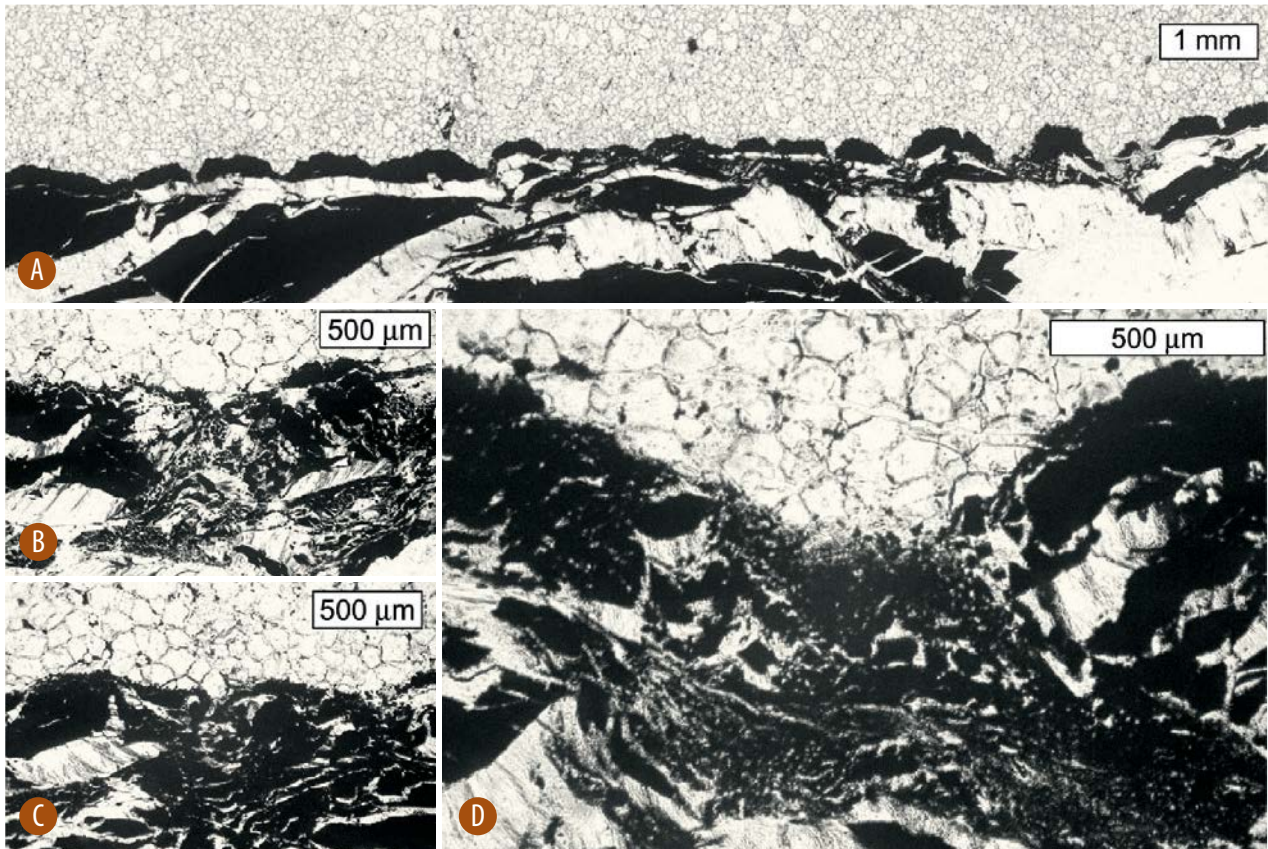
AFBEELDING 5. | Schetsen van de vondst. A. De stam zoals hij nu in het museum ligt. B. De stam zoals bij in 1898 gefotografeerd is. C. Fossiele takken, gevonden in 2011. Reprinted with permission from *Mycologia*. ©The *Mycological Society of America*.



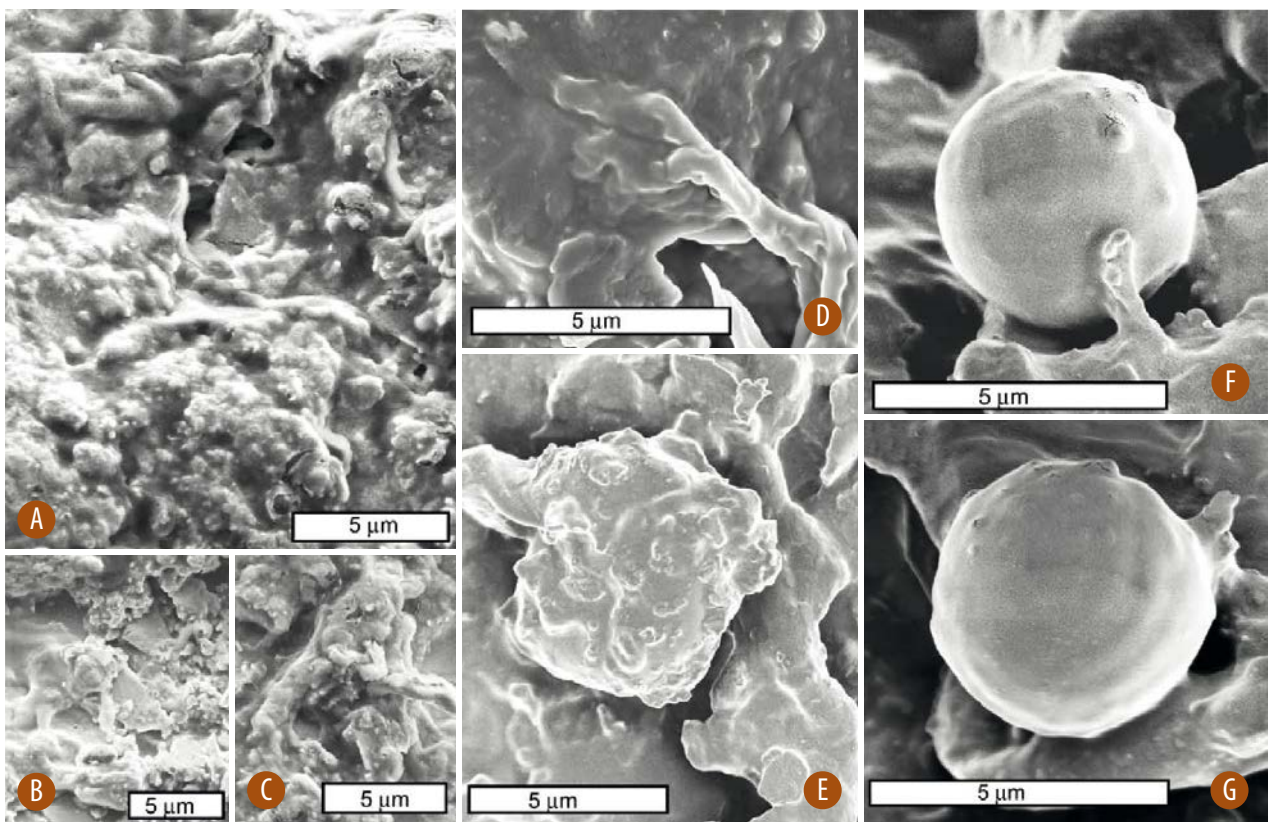
AFBEELDING 6. | Microfoto van een peel met een lengtedoorsnede van Prototaxites van Lac de la Gilleppe, België. Er zijn dikke hyphen (diameter rond 30 μm) en dunne, zeer kronkelige hyphen (diameter rond 2 - 5 μm).



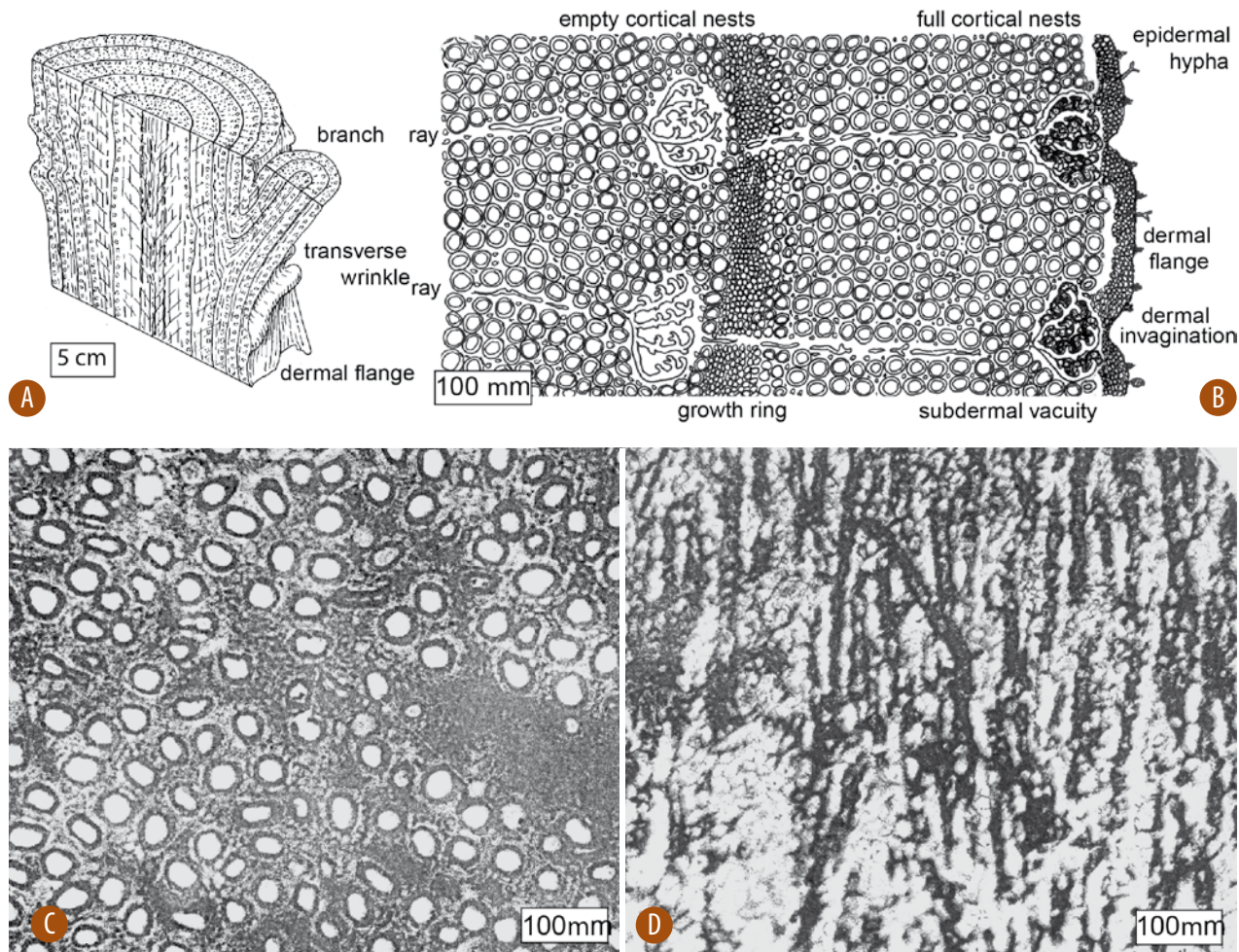
AFBEELDING 7. | Dwarsdoorsnede in dezelfde peel. De grote gaten zijn de dikke hyphen. De dunne hyphen zitten vooral geconcentreerd rond de dikke.



AFBEELDING 8. | Slijplaatjes van de kolige buitenlaag van de stam. A. Geribbelde buitenkant met daaronder een lang-gerekte holte, die hier en daar onderbroken is bij instulpingen tussen twee ribbels. B, C en D. Nesten van hyphen met daarin slecht geconserveerde bolletjes. Deze zijn beter te zien in Afbeelding 9. Reprinted with permission from *Mycologia*. ©The Mycological Society of America.



AFBEELDING 9. | Elektronenmicroscopische foto's van clusters van bolvormige cellen omgeven en soms gepenetreerd door hyphen. Deze bolletjes zouden de fossiele fotobiont zijn. Reprinted with permission from *Mycologia*. ©The Mycological Society of America.



AFBEELDING 10. | A. Schets van de stamstructuur met zijtak en ribbels. B. Schematische tekening van de dwarse doorsnede van de buitenste groeizone van de stam. C. Dwarse doorsnede van de verkieselde stam met hyphen. D. Lengtedoorsnede met hyphen. Vergelijk met de Afbeeldingen 6 en 7. Reprinted with permission from *Mycologia*. ©The Mycological Society of America.

## LITERATUUR

- Altmeyer, H., 1973. *Astnarben an Prototaxiten? Der Aufschluss*, 24: pp. 350-356.
- Boyce, C.K., C. Hotton, M. Fogel, G.D. Cody, R.M. Hazen & A.H. Knoll, 2003. *Comparative geochemistry suggests Prototaxites was a gigantic fungus [Abstract]*. *Geological Society of America Meeting, Abstracts with Programs*. 34(7): p. 587.
- Graham, L. E., M.E. Cook, D.T. Hanson, K.B. Pigg & J.M. Graham, 2010. *Structural, physiological, and stable carbon isotope evidence that the enigmatic Paleozoic fossil Prototaxites formed from rolled liverwort mats*. *American Journal of Botany* 97: pp. 268-275.
- Ham, R. van der, 2013. *Devonisch raadselfossil: Prototaxites, op het strand bij Hoek van Holland*. *Grondboor & Hamer* 2013-6: pp. 206-208.
- Heidtke, H.J., 2006. *Prototaxites: Ist der 400 Mill. Jahre alte "Monsterbaum" ein Pilz? Pollichia-Kurier* 22(1): pp. 16-17.
- Hueber, F.M., 2001. *Rotted wood – alga – fungus: the history and life of Prototaxites*. *Review of Palaeobotany and Palynology* 116: pp. 123-158.
- Retallack, G.J. & E. Landing, 2014. *Affinities and architecture of Devonian trunks of Prototaxites loganii*. *Mycologia* 106(6): pp. 1143-1158. *Te downloaden*.
- Schweitzer, H-J., 1983. *Die Unterdevonflore des Rheinlandes*. *Palaeontographica* B189: pp. 1-38.
- Selosse, M.-A., 2002. *Prototaxites: a 400 MYR old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? Mycological Research* 106: pp. 642-644. *Te downloaden*.
- Steur, H., 2006. *Prototaxites, een reuzenzwam van 400 miljoen jaar oud? Of een korstmos? Grondboor & Hamer* 2006-2, pp. 21 – 28. *Te downloaden*.
- Taylor, T.N., E.L. Taylor, A.L. Decombeix, A. Schwendemann, R. Serbet, I. Escapa & M. Krings, 2010. *The enigmatic Devonian fossil Prototaxites is not a rolled-up liverwort mat: Comment on the paper by Graham et al. American Journal of Botany* 97: pp. 268 – 275. *Te downloaden*
- Verhaard, L., 2013. *Het genus Prototaxites, roodalgen (?) uit het Devoon*. *Grondboor & Hamer* 2013-6: pp. 208-209.

# Onderdevonische planten uit de Rhynie Chert

H.Steur

Foto's en preparaten: H.de Kruijk

**Tijdens het Siluur was het land nog kaal en leeg. Het landschap bestond uit rotsen en verweringsprodukten, zonder begroeiing, afgezien van mogelijk wat algen en korstmossen op vochtige plaatsen. In zeeën, rivieren en meren tierde het leven welig, maar buiten bereik van het beschermende water konden de planten (lees: de algen) geen stand houden. Omdat hogere planten ontbraken, vond er ook geen bodemvorming plaats zoals wij die nu kennen.**

Vanaf het Boven-Siluur zijn er fossielen bekend van landplanten. Dat zijn dan draaddunne, vorkvormig vertakte plantjes van 2 tot 5 cm hoog. Ook in het allervroegste Onder-Devoon zijn de landplanten nog zeer primitief. Pas later in het Onder-Devoon lijken de beginproblemen van de landplanten overwonnen te zijn en zet een snelle ontwikkeling in. In het Boven-Devoon heeft zich al een rijke, gevarieerde flora ontwikkeld waarin o.m. zaadvarens voorkwamen.

Op vele plaatsen in de wereld, o.a. in België (Ardennen), Duitsland (Rijndevoon), Groot-Britannië (Wales, Schotland), China en Canada zijn planten-fossielen uit het Onder-Devoon gevonden. Doordat het meestal platgedrukte, verkoolde planten betrof, konden vele vragen omtrent de inwendige structuur van deze oudste hogere planten niet beantwoord worden. Van deze vragen waren vooral de volgende belangrijk. Hadden de planten een cuticula, een beschermende laag om zich tegen uitdroging te beschermen? Hadden ze huidmondjes om de gasuitwisseling te regelen? Hoe zat het vaatbundelsysteem in elkaar? Hadden ze versterkte houtvaten, zg. tracheïden? Hoe geschiedde de voortplanting? Hadden de planten wortels om zich vast te hechten en om water en voedingsstoffen uit de bodem te kunnen halen?

Een flinke tip van de sluier werd opgelicht met de ontdekking rond 1910 van een verkiezeld Onderdevonisch moerasje in het Schotse plaatsje Rhynie, niet ver van Aberdeen. Dit bleek uitmuntend geconserveerde plantenresten te bevatten waardoor men van de daarin voorkomende planten een vrijwel volledig beeld kon krijgen.

Ik was van deze feiten op de hoogte toen ik in 1983 in Schotland op vakantie was. Daarom ben ik, op een zondagmorgen, naar Rhynie gegaan in de hoop wat van de beroemde fossielen in de wacht te kunnen slepen. Na enig



Fig.1. De landelijke omgeving van het plaatsje Rhynie.

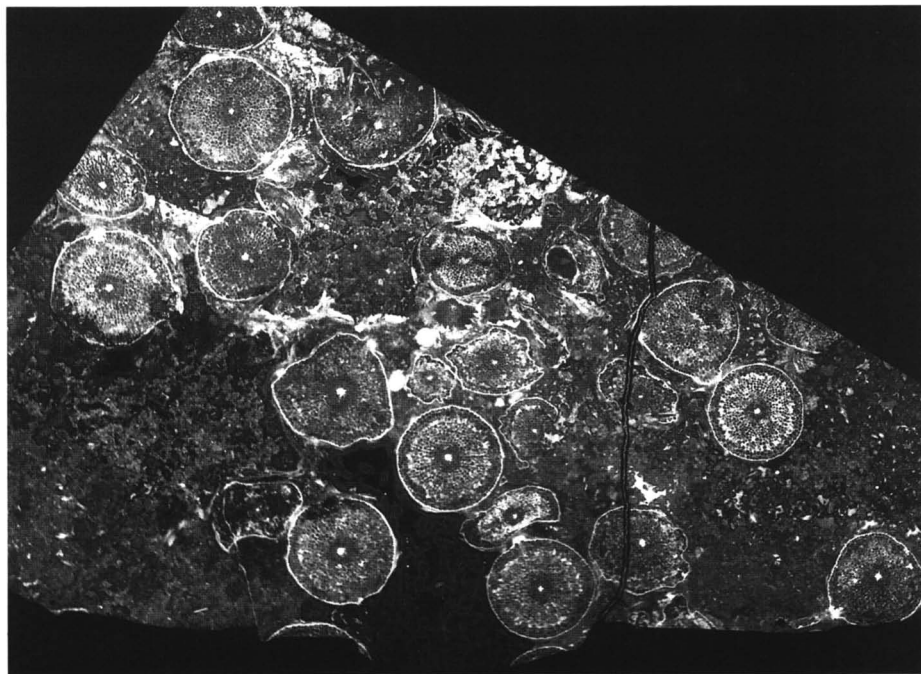


Fig.2. Een 'fotogram' van een preparaat met *Rhynia gwynne-vaughanii*. Het slijpplaatje is als negatief gebruikt. Breedte: 12 mm.

vragen kwam ik terecht bij Dr. Lyon aldaar, die naar mij later is gebleken, de grote stimulator en coördinator van het Rhynie-onderzoek was en nog steeds is. Hij heeft zelf ook vele publicaties op zijn naam staan.

Hij liet mij door de loupe een groot gepolijst stuk Rhynie Chert zien en vertelde dat er geen ontsluiting meer bestond. De laag kon alleen bereikt worden door graafwerk te verrichten, waarvoor natuurlijk toestemming nodig was. Hij gaf mij een viertal stukjes steen met de verzekering dat er wel iets in zou zitten. Een aantal jaren later heeft iemand deze kostbare stukjes gezaagd en gepolijst en inderdaad bleken er mooie stengeldoorsneden van tenminste twee 'oerplanten' in te zitten, Rhynia en Asteroxylon. Daarvan maakte ik microfoto's met opvallend licht.

Toen ik deze foto's bij een lezing voor de afdeling Utrecht vertoonde, bood Hans de Kruijk, lid van de afdeling, aan er slijpplaatjes van te maken. Het resultaat overtrof alle verwachtingen: schitterende stengeldoorsneden van Rhynia, waarvan elke cel te zien was, stengels van Asteroxylon met zijn stervormige vaatbundel en zijn mooie met ringen en spiralen versterkte houtvaten, sporenkapsels van Horneophyton en zelfs vele schimmelsoorten.

Een wereld ging voor ons open: de Onderdevonische van een moeras van primitieve hogere planten.

### Historie van het onderzoek

In 1912 ontdekte de geoloog Dr. W. Mackie zeer fijne plantenfossielen in brokken steen in een muurtje bij Rhynie en daarna ook in stukken steen op het land. In een notitie maakte hij in datzelfde jaar de ontdekking bekend en in 1914 verscheen een uitgebreid artikel over de geologie van de omgeving van Rhynie. Daaraan gekoppeld was een korte beschrijving van twee fossiele planten, die hij echter nog geen naam gaf. De verdere bestudering liet hij over aan de paleobotanici Dr. R. Kidston en Dr. W. H. Lang. Beiden hebben van 1917 tot en met 1921 in vijf afleveringen een uitgebreide beschrijving gegeven van de voorkomende planten, inclusief de schimmels. De afbeeldingen en de gegevens uit deze klassiek geworden artikelenreeks zijn daarna in alle handboeken voor paleobotanie overgenomen.

Pas na de Tweede Wereldoorlog is de studie van het Rhynie-materiaal weer ter hand genomen en verschenen er nieuwe publicaties. Zo toonde Dr. Lyon in 1964 in een kort artikel in Nature aan dat de sporenkapsels van Asteroxylon, in tegenstelling tot wat Kidston en Lang vermoedden, zijstandig en niet eindstandig waren (fig. 19). Daarmee

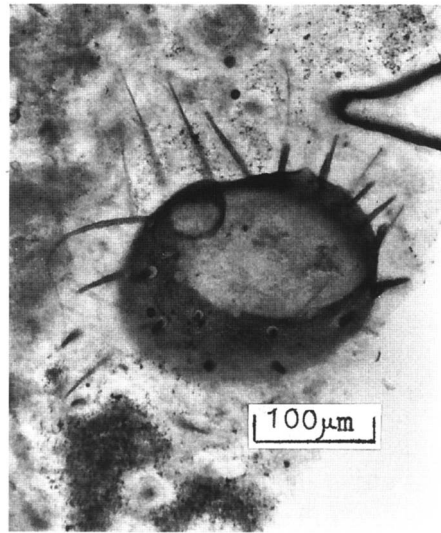


Fig. 3. Deel van een pootvormig aanhangsel van een diertje, waarschijnlijk een mijt.

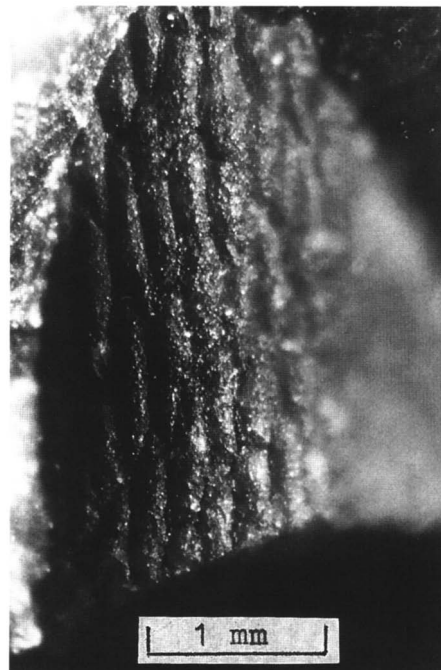


Fig. 4. Opperhuidcellen van een stengel van Rhynia, zichtbaar geworden door een breuk in de chert.

kwam de Asteroxylon bij de Wolfsklawen terecht. Ook werd en wordt veel studie gedaan naar de schimmels en algen in de Rhynie Chert. Op het Paleobotanisch Instituut van de Universiteit van Münster wordt veel onderzoek verricht naar de gametofyten van de voorkomende planten. In de laatste paragraaf wordt hierop nader ingegaan.

### Geologie

Oorspronkelijk dacht men dat de Rhynie Chert geplaatst moest worden in het Midden Old Red Sandstone (de 'Old Red' is de continentale faciës van het Devoon in Engeland en valt vrijwel

samen met het Devoon). Momenteel neemt men aan dat de afzetting tot het Onder Old Red behoort en wel tot het Siegenien. De fossielen zijn dus zo'n 400 miljoen jaar oud.

Door sleuven te graven heeft men het vaste gesteente bereikt en daarbij is gebleken dat de afzetting ongeveer 2½ meter dik is. De Chert is opgebouwd uit verkiezelde lagen veen van ongeveer 3 tot 30 cm dikte, afgewisseld door verkiezelde zandlaagjes. Kidston en Lang beschrijven al in 1917 de wijze waarop de lagen ontstaan kunnen zijn: er was ter plaatse een moeras waarin Rhynia en andere plan-

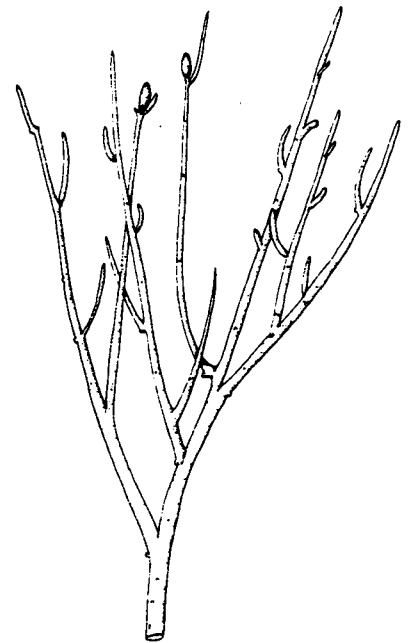


Fig. 5. Reconstructie van Rhynia gwynne-vaughanii door D.S. Edwards (1980). Hoogte: 20 cm.

ten groeiden. De ondergrondse delen en de afstervende planten vormden een veenlaag. Van tijd tot tijd werd dit veen overstroomd en bedekt met een laagje zand. Doordat er tengevolge van vulkanisme ook kiezelzuur in het water zat, veranderde de veenlaag in een laag kiezel waarin de aanwezige planten- en dierenresten buitengewoon goed zijn geconserveerd. De kleur van de Rhynie Chert is meestal zwart of donker grijs, maar er is ook een witte laag gevonden. De chert is vrij sterk verbroken waardoor soms plantenstengels op de breukvlakken vrij komen te liggen. Zo is in fig. 4 de buitenkant van een stengel van Rhynia te zien.

### Beschrijving van de flora

De hogere planten (Cormophyta) worden verdeeld in twee hoofdgroepen:



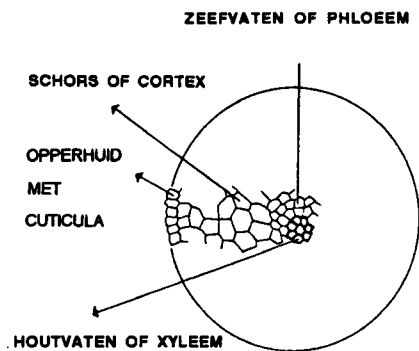


Fig.8. Schematische stengeldoorsnede van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

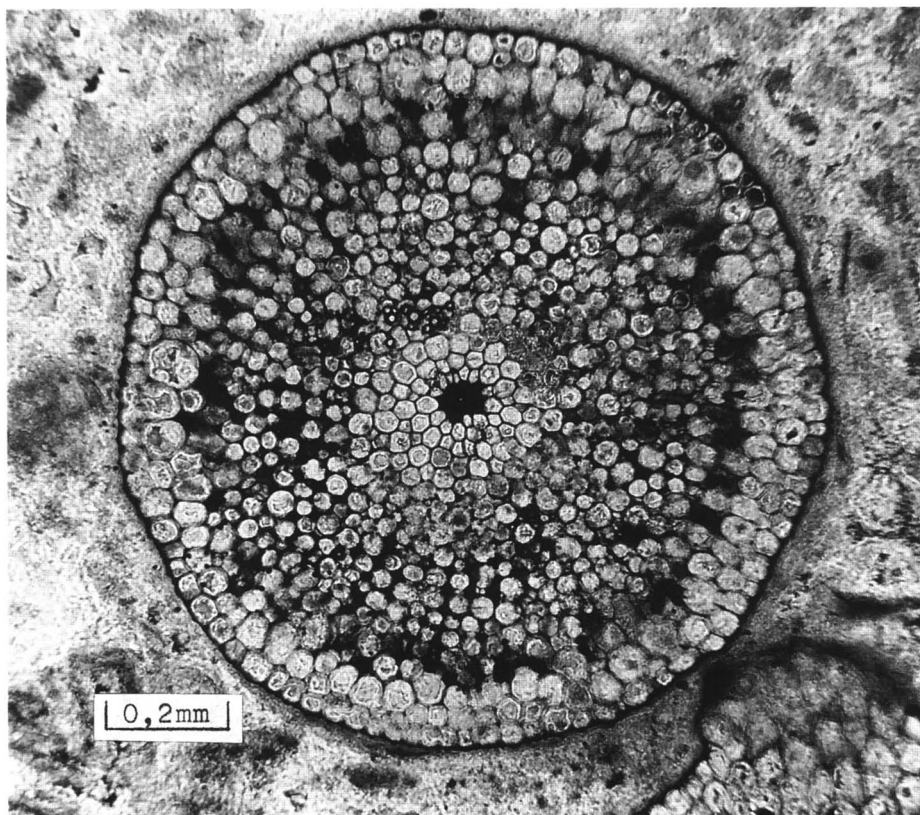


Fig.7. Stengeldoorsnede van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

de mossen (Bryophyta) en de vaatplanten (Trachaeophyta). Niet alle hogere planten die in de Rhynie Chert voorkomen kunnen eenduidig bij één van deze hoofdgroepen worden gerekend omdat sommige planten kenmerken van beide groepen vertonen.

### Eerst wat plantkundige termen

*Rhizomen* zijn ondergrondse of op de grond liggende stengels, die de functie van wortels hebben.

*Rhizoïden* zijn eencellige aanhangsels van een rhizoom. Ze hebben de functie van wortelharen.

*Houtvaten* bestaan uit langwerpige, met ringen en spiralen versterkte cellen, waarvan de uiteinden geheel of gedeeltelijk zijn verdwenen. De bundel

houtvaten wordt xyleem genoemd. Door de houtvaten wordt water omhoog getransporteerd. De houtvaten zorgen verder voor de stevigheid van de plant. Zie fig. 8 en fig. 18. Mossen hebben geen echte houtvaten, de andere hogere planten wel.

*Zeefvaten* bestaan uit cellen waarvan de uiteinden poreus zijn. Door de zeefvaten vindt de voedselstroom omlaag plaats. De bundel zeefvaten wordt floëem genoemd.

De *opperhuid* of *epidermis* is de buitenste laag cellen van een stengel of blad. Deze cellen zijn aan de buitenkant verdikt.

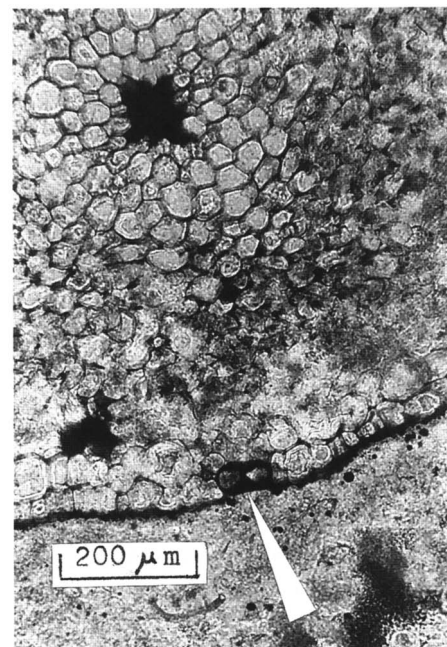


Fig.9. Huidmondje van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

### *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston & Lang

Dit is de meest voorkomende plant. Hij bereikte een hoogte van maximaal 20 cm en de doorsnede van de verticale stengels varieerde van 1 tot 3 mm. Deze stengels waren onbebladerd en vertakten zich enkele malen vorkvormig (fig. 5). De sporenkapsels stonden recht op aan het eind van de stengels. De sporen hadden een doorsnede van ongeveer 40 μm. Eigenaardig zijn de op de stengels zittende knobbeltjes. Men neemt aan dat dit een soort reserve-organaties waren waaruit rhizoïden konden groeien als zij op de grond kwamen, maar waaruit ook een nieuwe stengel kon komen. Het rhizoom droeg aan de onderzijde hier en daar rhizoïden. In een perfecte doorsnede als in fig. 7 is de opbouw van een verticale stengel goed te zien. In het midden zitten de doorsneden van de houtvaten, donkere cellen vanwege de verdikte wanden. Op de houtvaten sluiten de zeefvaten aan. In de doorsnede zijn deze vaten te zien als lichte, op elkaar aansluitende, dunwandige cellen. Helemaal aan de buitenkant zit een laag van tamelijk kleine cellen met een verdikte buitenkant, de opperhuid. Daarop is aan de buitenzijde de cuticula te zien als een donker laagje. Soms zijn in de opperhuid huidmondjes aanwezig (fig. 9). De opperhuidcellen waren langwerpige van vorm (fig. 4). Het weefsel tussen de opperhuid en de zeefvaten heet cortex of schors en deze is te verdelen in de buitenschors en de binnenschors. De buitenschors bestaat uit 2 tot 4 lagen grote cellen en de binnenschors uit vele cellen met intercellulaire

ruimten, die als donkere vlekken te zien zijn. Deze holten hadden waarschijnlijk een functie bij de gasuitwisseling.

In fig. 6 is één van de knobbeltjes te zien die verspreid over de stengel voorkomen. Er is geen houtweefsel in aanwezig en meestal zit er één huidmondje op.

De sporenkapsels zijn zeldzaam en in onze 72 preparaten niet aanwezig. Zij meten ongeveer 3 bij 1,5 mm.

In fig. 5 is de reconstructie van de plant weergegeven zoals die gemaakt is door David Edwards (1980).

*Aglaophyton major* (Kidston & Lang)  
D.S. Edwards

Deze plant is door Kidston en Lang onder de naam *Rhynia major* beschre-

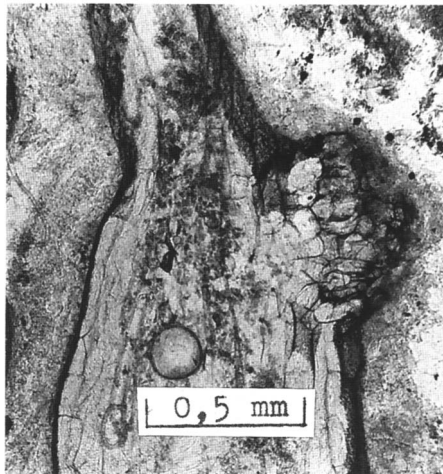


Fig.6. Knobbeltje op de stengel van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

ven, maar D.S. Edwards toonde in 1986 aan dat hij ondanks gelijkenis met *Rhynia gwynne-vaughanii* tot een ander geslacht gerekend moet worden. Zelfs liet Edwards zien dat de plant niet bij de vaatplanten hoort, omdat hij geen echte houtvaten bezat. Daarmee komt hij dicht bij de mossen dan bij de vaatplanten te staan.

Hoewel de plant zeer algemeen in de Rhynie Chert is, was hij niet in onze 4 stukjes aanwezig. In ruil voor preparaten met bijzondere schimmels kreeg ik van de heer Hass o.m. een slijpplaatje met *Aglaophyton major* (fig. 10). Daarop zijn doorsneden van stengels te zien met sterk vervallen weefsels. Doorsneden met gave weefsels zijn vrij zeldzaam. *Aglaophyton major* leek in veel opzichten op *Rhynia gwynne-vaughanii*, maar alle afmetingen waren groter. Zo varieerde de stengeldoorsnede van 1½ tot 6 mm en waren de sporenkapsels 12 bij 5 mm. De sporen waren gemiddeld 65 µm in doorsnede. De centrale vaatbundel bevatte veel meer cellen dan die van *Rhynia gwynne-vaug-*



Fig.10. Doorsnede van enkele gedeeltelijk vervallen stengels van *Aglaophyton major*.

*hanii*. Bovendien hadden de cellen van deze vaatbundel dus geen ring- of spiraalvormige verdikkingen, die kenmerkend zijn voor echte houtvaten. Daardoor kan de plant niet tot de vaatplanten gerekend worden. *Aglaophyton major* had een rhizoom met hier en daar verdikkingen waaruit rhizoïden groeiden. Kidston en Lang schatten de hoogte van de plant op 60 cm (zie fig. 11), maar D.S. Edwards heeft een andere reconstructie gegeven (fig. 12) en schat de hoogte op 18 cm.

*Horneophyton lignieri* (Kidston & Lang)  
Barghoorn en Darrah

Van dit ongeveer 20 cm hoge plantje zijn vooral de rhizomen en de sporenkapsels bewaard gebleven. De maximaal 2 mm dikke stengels zijn slechts zelden goed geconserveerd, waarschijnlijk doordat ze sneller verteerden. Deze stengels waren onbebladerd, vertakten zich vrij vaak vorkvormig en leken in doorsnede op die van *Rhynia gwynne-vaughanii*. Verschillen zijn: een dunne cuticula, geen duidelijk verschil tussen binnen- en buitenschors en houtvaten met twee soorten cellen: kleine in het midden en grotere daaromheen.

Verder heeft *Horneophyton* als enige plant in de Rhynie Chert kliercellen.

De rhizomen waren min of meer knolvormig, soms lobbig, en droegen vele rhizoïden aan de onderkant (fig. 13). De sporenkapsels worden veel gevonden en deze hadden een columella zoals bij de mossen. De bovenkant van het sporenkapsel was vaak afgeplat en zelfs verbreed, zoals in fig. 14 te zien is. Vaak zijn ook de sporen bewaard gebleven, soms in tetraden (4 sporen in

piramidevorm aan elkaar zittend; zie fig. 15). Zo'n tetrade ontstond door twee achtereenvolgende delingen uit één cel.

De afzonderlijke sporen vertonen een driestralig litteken, een zg. trileet merk. In fig. 16 is een reconstructie van *Horneophyton lignieri* weergegeven.

*Asteroxylon mackiei* Kidston & Lang  
De stengels van deze plant konden een doorsnede van 1 cm bereiken en daarmee was *Asteroxylon* de grootste plant in de Rhynie Chert.

Het is met *Rhynia gwynne-vaughanii* ook de meest voorkomende.

In het midden van de stengel zat een karakteristieke, stervormige vaatbundel (fig. 17), die bestond uit houtvaten met duidelijke spiraalvormige en ringvormige verdikkingen (fig. 18). In de ruimten tussen het houtweefsel zaten de zeefvaten waarvan de cellen meestal niet meer te zien zijn. Dat geldt ook voor het schorsweefsel dat daaromheen zit. Aan de buitenkant zaten

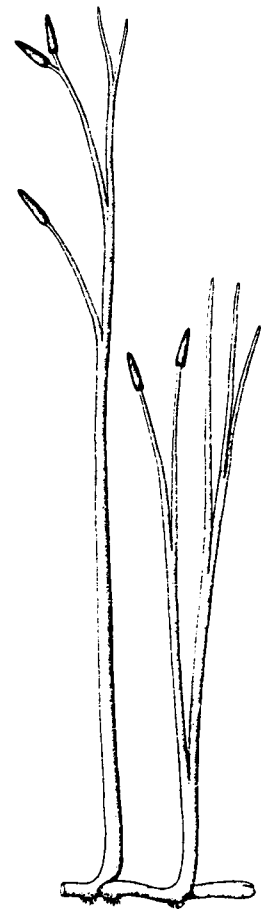


Fig.11. Reconstructie van '*Rhynia major*' door Kidston en Lang (1918). Hoogte van de plant: 50 cm.

de opperhuid en de cuticula. De stengels waren dicht bebladerd met kleine langwerpige blaadjes. Van de houtvaten van de stengel takte voor ieder blaadje een bundeltje houtvaten

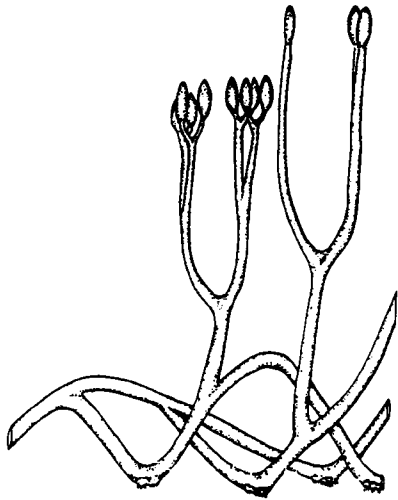


Fig.12. Reconstructie van *Aglaophyton major* door D.S.Edwards (1986). Hoogte van de plant: 18 cm.

af, dat echter niet verder ging dan de voet van het blaadje. In de doorsnede van fig. 17 zijn deze houtvaten als zwarte vlekjes te zien. Op of onder de grond groeiden de min of meer horizontale rhizomen: ronde stengels met een elliptische vaatbundel, zonder rhizoïden. Vaak groeiden rhizomen door verticale stengels en andere rhizomen heen. Zie fig. 17. Aan de bovenkant van de rhizomen zijn vaak huidmondjes te vinden. Als enige plant in de Rhynie Chert had *Asteroxylon* wortels, die vanuit de rhizomen naar beneden groeiden. Deze zijn te onderscheiden van de rhizomen doordat de vaatbundel rond i.p.v. elliptisch was. De in 1964 door Lyon ontdekte sporenkapsels zitten zijdelings aan de stengels, tussen de blaadjes. Dit wijst op verwantschap met de Wolfsklauwachtigen. Ook de habitus van de plant is die van een Wolfklauwachtige. In fig. 19 is de reconstructie van een takje met sporenkapsels weergegeven.

*Nothia aphylla* Lyon, ex Høeg Kidston en Lang vonden *Asteroxylon* stengels samen met onbebladerde stengels die sporenkapsels droegen. Zij spraken het vermoeden uit dat dit de sporenkapsels van *Asteroxylon* waren. Toen Lyon in 1964 de echte sporenkapsels van *Asteroxylon* vond, werd tevens bewezen dat er nog een andere plant in de Rhynie Chert aanwezig was. Lyon noemde deze plant *Nothia aphylla*. Het is een vrij zeldzame plant en de foto (fig. 20) is van een gereuild preparaat.

De *Nothia* had stengels met een doorsnede van maximaal 2½ mm en vaten zonder ring- of spiraalvormige verdikkingen. De stengel wordt gekenmerkt door eigenaardige golfvormige verdikkingen. De sporenkapsels waren 3 mm

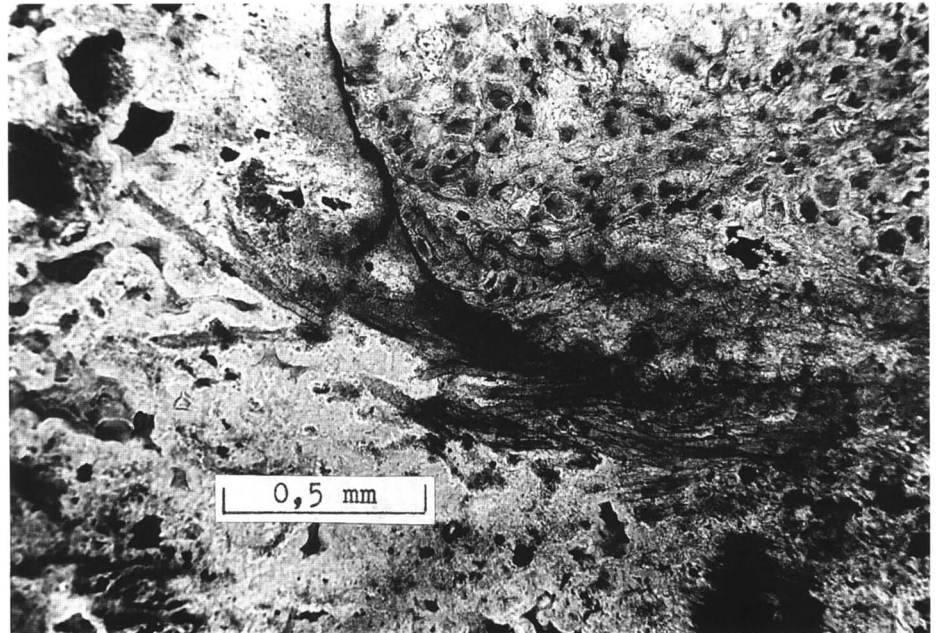


Fig.13. Deel van het knolvormig rhizoom van *Horneophyton lignieri* met rhizoïden ('wortelharen').



Fig.14. Opengesprongen sporenkapsel van *Horneophyton lignieri*. Let op de afgeplatte top en de vele sporen.

lang en konden tot 5000 sporen bevatten met een doorsnede van 65 µm.

N.B. In 1991 is de vondst van nog een plant gepubliceerd door A.G.Lyon en Dianne Edwards. Deze plant heeft stekels op de stengel.

### Schimmels en algen

Schimmels zijn zeer algemeen in de Rhynie Chert. Meestal gaat het om schimmels die betrokken zijn bij de afbraak van aanwezige planten. In de meeste stengels van de hiervoor beschreven planten treft men zg. rustspo-

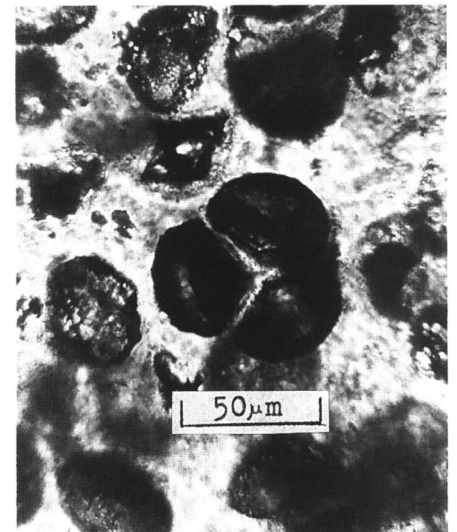


Fig.15. Sporentetrade van *Horneophyton lignieri*.

ren van schimmels aan: ronde of ovale lichaampjes, die te onderscheiden zijn van de sporen van de hogere planten doordat ze een dunnere wand en geen trileet merk hebben.

Ze treden soms in grote massa's op en kunnen bijv. een hele stengel opvullen. Sommige geïsoleerd voorkomende sporen kunnen zeer groot worden: tot ½ cm. Ze kunnen een enkele of een dubbele wand hebben. Soms vullen kleine sporen een grote rustspore op. Zie de figuren 21, 22 en 23. Vaak zijn ook de schimmeldraden (hyphae), waaruit die sporen gevormd zijn, aanwezig, zoals in fig. 24. In zeldzame gevallen zijn de voortplantingsorganen aan de schimmeldraden te zien. Kidston en Lang beschreven in 1921 al een vijftiental schimmels die zij num-

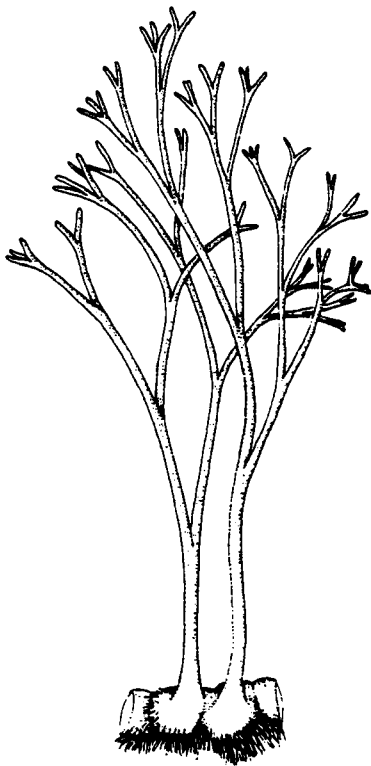


Fig. 16. Reconstructie van *Horneophyton lignieri* (naar Eggert 1974). Hoogte: 20 cm.



Fig. 18. Bundel houtvaten met ring- en spiraalvormige verdikkingen van *Asteroxylon mackiei*.

merden en ten dele van een naam voorzagen. Al deze soorten rekenden zij tot het geslacht *Palaeomyces*. Nog steeds worden nieuwe soorten in de Rhynie Chert ontdekt. Algen zijn veel zeldzamer in de Rhynie Chert. Het betreft meestal eencellige of draadvormi-

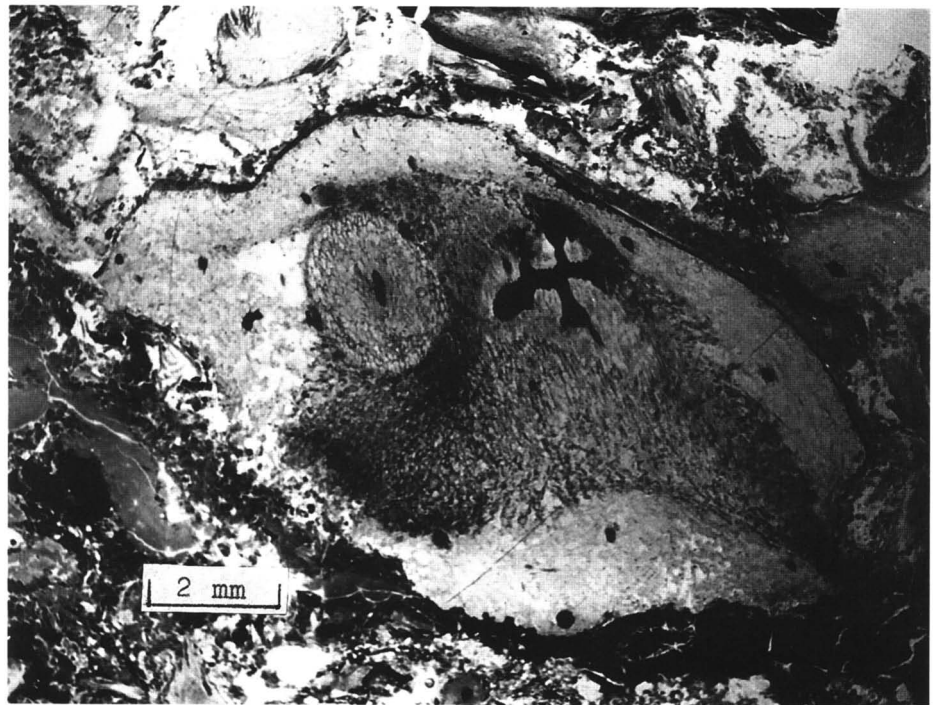


Fig. 17. Stengeldoorsnede van *Asteroxylon mackiei*. Let op de stervormige vaatbundel. De zwarte stippen zijn doorsneden van houtvaten naar de blaadjes. Het ronde stengeltje is een rhizoom dat door de grote stengel heengroeit.



Fig. 19. Model van een stengeltop met zijstandige sporenkapsels van *Asteroxylon mackiei* (naar Chaloner en Macdonald 1980).

ge blauwalgen en enkele groene algen.

### Nog wat plantkunde

Een varen heeft twee generaties: de ene is de varenplant zelf met zijn sporendosjes, de andere is het prothallium, een onaanzienlijk, levermosachtig plantje waarop de mannelijke en vrouwelijke voortplantingscellen (de gameten) worden gevormd. De varenplant zelf heet de sporophyt, het prothallium



Fig. 20. Stengel van *Nothia aphylla*. Let op de golfvormige verdikkingen.

de gametophyt. Ook naakt- en bedektzadigen hebben twee generaties, maar daarbij is het prothallium verder gereduceerd tot een aantal cellen in de stuifmeelkorrel en in het vruchtbegin-sel. De plant is ook hier in feite de sporophyt.

Bij mossen daarentegen worden de gameten gevormd op de hoofdplant en leeft de sporophyt (het sporenkapsel) als een parasiet op de mosplant. Bij de mossen domineert dus de gametophyt, bij de andere hogere plan-



Fig.21. Massa schimmelsporen van *Palaeomyces agglomerata* in een vergane stengel van *Rhynia*.

ten de sporofyten.

### Gametofyten; speculaties

Alle hiervoor beschreven hogere planten zijn sporofyten. In twee stukken Rhynie Chert hebben Prof.W. Remy en H. Hass van de Universiteit van Münster talrijke exemplaren van diverse gametofyten gevonden. Zij konden daarin zelfs eicellen en spermatozoiden aantonen. Het gaat hierbij steeds om gesteelde beker- of schotelvormige organen (zie fig.25). Door vergelijking van bouw en structuur konden deze gametofyten zelfs gekoppeld worden aan de voorkomende sporofyten. Dit betekent dat de sporofyten en de gametofyten uit het Vroeg-Devoon gelijkwaardige, ongeveer even grote, planten waren. Bij de mossen is echter de gametofyten het belangrijkste en bij de varens en de andere hogere planten de sporofyten. Het voorgaande zou kunnen betekenen dat de splitsing in mossen (Bryophyta) en vaatplanten (Trachaeophyta) nog niet had plaatsgevonden. Het feit dat *Aglaophyton* geen echte houtvaten had, terwijl het toch erg lijkt op *Rhynia*, wijst ook in deze richting, want mossen hebben evenmin echte houtvaten (uitgezonderd haarmos!). Ook het feit dat het sporenkapsel van *Horneophyton lignieri* een columella heeft, iets wat bij mossen steeds en bij de andere hogere planten uiterst zelden voorkomt, pleit ervoor. Samenvattend: de aanname dat de splitsing van de hogere planten in mossen en niet-mosses nog niet is opgetreden, verklaart vele eigenaardigheden bij de planten van de Rhynie

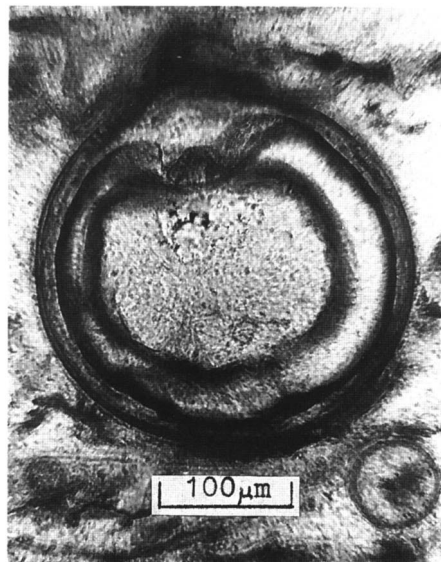


Fig.22. Rustspore van de schimmel *Palaeomyces gordonii*. De dubbele wand is één van de kenmerken.

Chert. Een vraag blijft wel waarom zoveel sporofyten en zo weinig gametofyten gevonden zijn. Misschien was het optreden van de gametofyten massaal en kortstondig en hadden zij zachtere weefsels waardoor zij minder gemakkelijk fossiliseerden. Het kan ook heel goed zijn dat de gametofyten over het hoofd gezien worden.

Zoals de Burgess Shale in Canada een beeld geeft van de beginfase van de evolutie van het dierenrijk, zo gunt de Rhynie Chert ons een blik in een zeer vroege fase van de ontwikkeling van de hogere planten. Als ergens een antwoord kan worden gevonden op de vele vragen hierover, dan is dat bij het kleine Schotse plaatsje Rhynie.

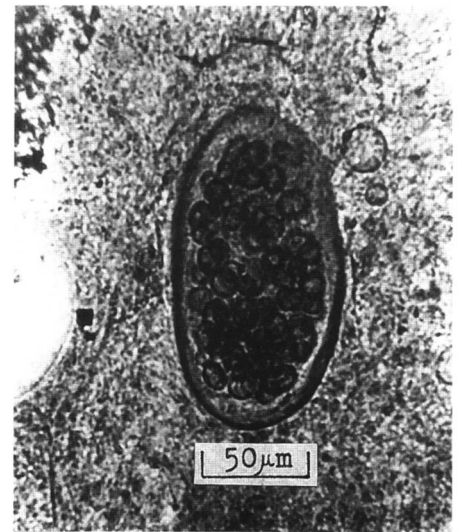


Fig.23. Grote schimmelspore gevuld met kleine schimmelsporen.



Fig.25. *Kidstonophyton discoides*, één van de door Remy en Hass (1991) gevonden gametofyten. Vergroting 6:1.

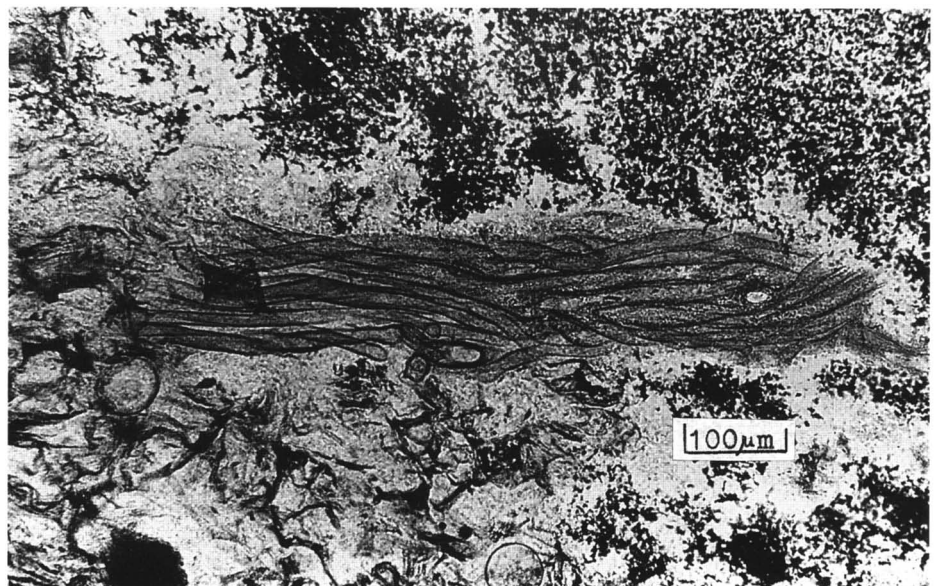


Fig.24. In elkaar gevlochten bundel schimmeldraden van *Palaeomyces* sp.

## Dankwoord

Graag wil ik mijn hartelijke dank uitspreken voor de hulp die Prof. Dr. J.H.F. Kerp en de heer H. Hass van de afdeling Paleobotanie van de Universiteit van Münster mij bij het schrijven van het artikel hebben gegeven. Verder dank ik Prof. Dr. W. Remy hartelijk voor het beschikbaar stellen van een originele foto van *Kidstonophyton discoïdes*. Astrid en Kees Visser te Dieren dank ik voor hun bijdrage aan de verhoging van de leesbaarheid van dit artikel.

Adres van de auteur  
Laan van Avegoor 15  
6955 BD Ellecom (Gld)

Adres van de fotograaf  
Hoffmanstraat 14  
4143 BE Leerdam

## Literatuur

- Chaloner W.G. en Macdonald P., 1980. Plants invade the land. Edinburgh.
- Gensel P.G. en Andrews H.N., 1984. Plant life in the Devonian. New York: Praeger.
- Kidston R. en Lang W.H., 1917-1921. On Old Red Sandstone plant showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, delen I tot en met V.
- Lyon A.G., 1964. The probable fertile region of *Asteroxylon mackiei*. Nature 203:1082-83.
- Remy W., 1982. Lower Devonian Gametophytes: Relation to the phylogeny of land plants. Science 215:1625-27.
- Remy W. en Remy R., 1980. Devonian gametophytes with anatomically preserved gametangia. Science 208:295-96.
- Remy W. en Hass H., 1991. *Kidstonophyton discoïdes*, ein gametophyt aus dem Chert von Rhynie, Argumenta Palaeobotanica, Münster.

- Remy W. en Hass H., 1991. Gametophyten und Sporophyten im Unterdevon, Fakten und Spekulationen, Argumenta Palaeobotanica, Münster
- Edwards D.S., 1986. *Aglaophyton major*, a non-vascular landplant from the Devonian Rhynie Chert. Bot. Journ. Linn. Soc. 93: 173-204.
- Stewart W.N., 1983. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge.
- Lyon A.G. en Edwards Dianne, 1991. The first zosterophyll from the Lower Devonian Rhynie Chert, Edinburgh.

In alle handboeken voor paleobotanie wordt de flora van de Rhynie Chert beschreven.

---

# Stuwingsverschijnselen in de rug Sibculo-Kloosterhaar

Martin Rappol

**In 1959 beschreef W.F. Anderson in dit tijdschrift een gestuwd profiel bij Sibculo, waaruit blijkt dat de afzettingen hier uit een oostelijke richting moeten zijn opgedrukt. Bij reconstructies van de Saalien-landijsbedekking in Nederland wordt echter uitgegaan van stuwung uit het noordwesten. Hoe zit dat?**

De afgravingen en zandzuigerijen in de omgeving van Westerhaar-Sibculo-Kloosterhaar (fig. 1) zijn bekend vanwege de vele vondsten van verkiezelde fossielen, vooral sponzen, waarover veelvuldig ook in dit tijdschrift is gepubliceerd (o.a. Krul, 1954; recenter Egink, 1991). Deze zwerfsteenfossielen zijn afkomstig uit grindrijke afzettingen van de Formatie van Enschede. De formatie is afgezet in het Midden-Pleistoceen (Menapien-Cromerien: 900.000 - 350.000 jaar geleden) door een riviersysteem waarvan het drainagegebied in Noord-Duitsland en Scandinavië lag. Deze rivierafzetting ligt op Tertiaire afzettingen (Pliocene, Formatie van Scheemda), waarin ook schelplagen zijn aangetroffen (Anderson, 1959b). Op de grens met het Tertiair en ingeschakeld in de Formatie van Enschede bevinden zich de zogenaamde Hattemlagen, waarin het grofste materiaal van de afzetting is geconcentreerd; Anderson (1959b) vond een blok met een diameter van 80 cm. Er wordt aangenomen dat dergelijke grote zwerfblokken met ijsschotsen door de rivier zijn verplaatst (Zandstra, 1971). In de Ankergroeve, waar eind 1992/begin

1993 de beste ontsluitingen waren, volgt op de Formatie van Enschede nog een meegestuwd fijnzandig pakket (fig. 2). Het is soms een dekzandachtige afzetting met bioturbatieverschijnselen, maar op andere plaatsen gaat het duidelijk om een in water afgezette laminatie; deze afzetting dateert mogelijk uit het Vroeg-Saalien (Formatie van Eindhoven) of werd gevormd tijdens een nog oudere koude tijd.

Op de gestuwde afzettingen liggen vormingen van Laat-Weichselien-ouderdom (Formatie van Twente). Aan de basis hiervan bevindt zich een lemig/grindrijk laagje, plaatselijk met windkanters (equivalent van de Laag van Beuningen). Daarop volgt eerst een gebleekte zone met soms een dunne veenrest, vermoedelijk van Allerød ouderdom. Daarop nog een pakket dekzand met enkele grind-snoertjes. Onder de Laag van Beuningen is het gestuwde pakket vaak gevormd door grootschalige krypturbaties en bevinden zich vorstwiggen van enkele meters lengte.

In reconstructies van de landijsbedekking wordt de rug Sibculo-Klooster-

haar steeds aangegeven als zijnde ontstaan door stuwung vanuit het noordwesten (o.a. Maarleveld, 1953, Ter Wee, 1962, Jelgersma & Breeuwer, 1975, Van den Berg & Beets, 1987). De stuwwal, tezamen met de aansluitende stuwwallen van Itterbeck-Uelsen-Ootmarsum en Oldenzaal, wordt verondersteld te zijn gevormd tijdens de zogenaamde Rehburger fase; hierbij rukte het landijs op vanuit een noordelijke richting tijdens een vroege fase van de landijsbedekking, daarbij een reeks stuwwalbogen vormend, die vervolgens door het landijs werden overreden (Van der Wateren, 1987, 1992).

Het eerste dat opvalt bij een bezoek aan de nu nog aanwezige ontsluitingen, is de vrijwel horizontale ligging van de sedimentlagen, soms ogenschijnlijk ongestoord (fig. 3). Alleen in de groeve Roelofs werden steil, onder een hoek van 45°, naar het noordwesten hellende lagen waargenomen. Ook Maarleveld (1953: fig. 1) geeft een meting van naar het noordwesten vallende lagen. Maar in het algemeen helt de gelaagdheid minder dan 10°, met de helling vaak in een noordwestelijke



AFBEELDING 1. | *Gosslingia breconensis* met sporangia en spiraalvormig opgerolde stengeltoppen. Brecon Beacons (Wales). Onder-Devoon. Breedte van de foto: 8 cm.

# Vier heel oude planten:

## *Gosslingia, Sawdonia, Drepanophycus en Zosterophyllum*

HANS STEUR  
LAAN VAN AVEGOOR 15, 6955 BD  
ELLECOM  
STEURH@XS4ALL.NL,  
WWW.FOSSIELEPLANTEN.NL

De planten uit het Vroeg-Devoon (410 – 380 miljoen jaar geleden) bereikten nog maar een geringe hoogte. Veel verder dan zo'n 50 cm kwamen ze niet. Toch waren ze al aanmerkelijk gecompliceerder dan de Silurische planten zoals *Cooksonia*. Deze laatste plant was meestal veel minder dan 10 cm hoog, had geen blaadjes, vertakte zich vorkvormig en had sporangia aan de top van de stengeltjes. De Onder-Devonische planten die ik hier wil presenteren vertonen daarentegen al heel wat meer differentiatie. Er zijn maar weinig planten uit die tijd waarvan ik aan de hand van mijn zelfgevonden fossielen een goed beeld kan geven. Voor de vier in de titel genoemde planten lukt dat tot op zekere hoogte wel.

Devonische planten zijn in verreweg de meeste gevallen slechts fragmentarisch bewaard gebleven. Dat komt enerzijds door de ouderdom en anderzijds doordat de fossilisatie-omstandigheden meestal slecht waren. Als er op een bepaalde plek al veel plantenresten gevonden worden, dan is dat meestal in de vorm van “haksel” (resten die door het transport in het water gefragmenteerd zijn). Dat geldt heel sterk voor de eerste plant, die aan de orde komt.

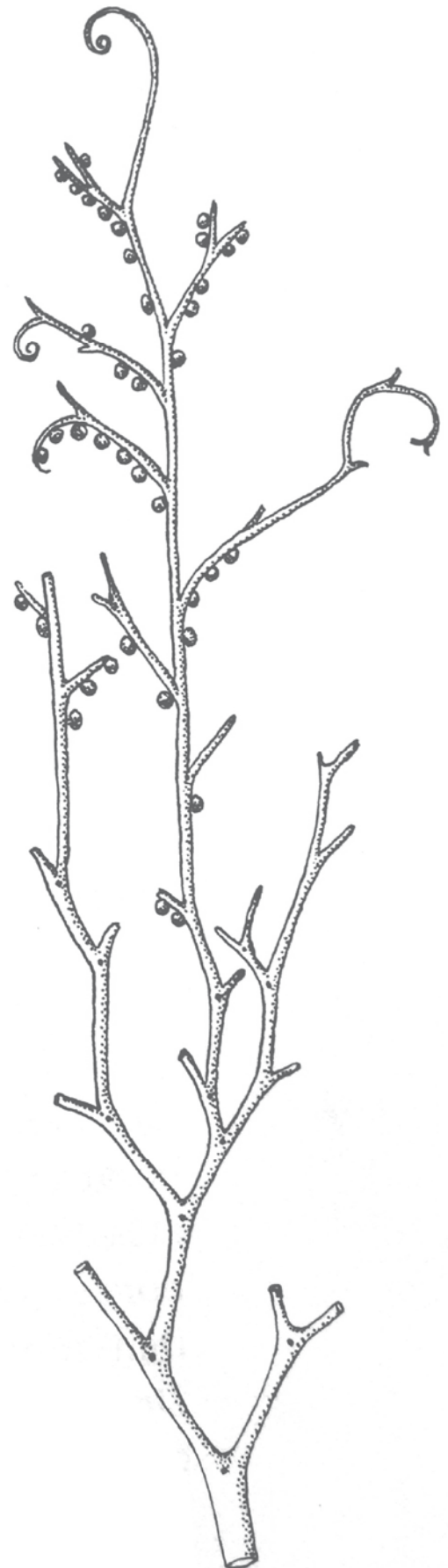
### *Goslingia breconensis*

Deze plant wordt gevonden op diverse plekken in de wereld, en is in 1927 door Heard beschreven naar aanleiding van vondsten in een groeve in de Brecon Beacons (Wales), waar de soortnaam van is afgeleid. In 1970 heeft prof. Dianne Edwards van de Universiteit van Cardiff dat nog eens dunnetjes overgedaan. Het woord dunnetjes betekent in dit geval: met de uitvoerige precisie, die haar werk kenmerkt. Mijn vrouw en ik zijn ook enkele keren in deze groeve geweest en we konden daar vaststellen dat het wemelt van de plantenresten, maar dat er bijna geen stukken bij zitten die een zekere structuur vertonen, zoals vertakkingen, laat staan sporangia. Het zijn bijna allemaal dunne stengels met een maximale lengte van zo'n 20 cm. Vaak liggen ze wel min of meer evenwijdig, wat op stromend water wijst tijdens de inbedding. Enkele malen vonden we toch vertakte stengels en ook vonden wij enkele spiraalvormig opgerolde stengeltoppen. Maar de fel begeerde sporangia, die voor de determinatie van Devonische planten zo noodzakelijk zijn, bleven uit. Afbeelding 2 geeft de reconstructie van Edwards in 1970. Daarop is te zien dat de sporangia verspreid langs de stengels zitten. De hoogte van de plant wordt geschat op maximaal 50 cm.

Bij het opnieuw doorspitten van de kratten met fossielen uit deze groeve kwamen echter stukken te voorschijn die ik meegenomen had omdat ze er kansrijk uitzagen. In deze stukken heb ik al splijtend twee heel mooie exemplaren gevonden, compleet met sporangia en spiraaltjes. Zie de afbeeldingen 1 en 3. Toen ik die aan prof. Edwards toonde, zei ze dat het exemplaar van afbeelding 1 eigenlijk mooier was dan haar eigen stuk, aan de hand waarvan ze de reconstructie had gemaakt. De kwaliteit is niet vergelijkbaar met bijvoorbeeld de steenkolenplanten maar naar Onder-Devonische maatstaven is het fossiel heel

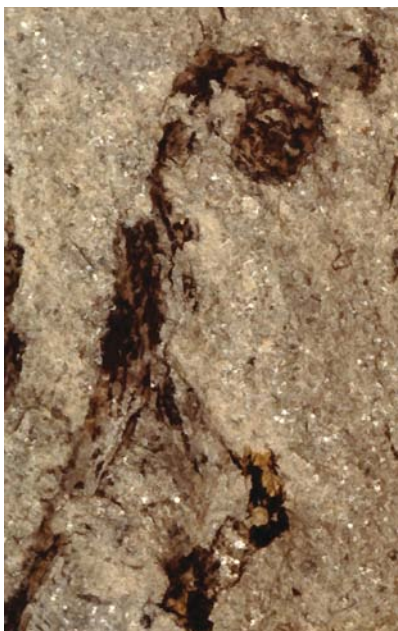


AFBEELDING 3. | *Goslingia breconensis* met sporangia en spiraaltjes. Brecon Beacons (Wales). Onder-Devon. Breedte van de foto: 8 cm.



AFBEELDING 2. | Reconstructie van *Goslingia breconensis*. Naar Edwards (1970).





AFBEELDING 5. | Opperolde groeitop van *Sawdonia ornata*. Glasgow (Schotland). Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 6 cm.

compleet. Duidelijk zijn de sporangia langs de stengels zichtbaar en ook enkele gekrulde uiteinden (een kenmerk van veel primitieve planten) zijn aanwezig.

De stengels vertakten zich 'pseudomonopodiaal', d.w.z. vorkvormig, waarbij afwisselend de linker- en de rechter zijtak dikker is dan de andere. Daardoor ontstaat er een soort hoofdstengel. Dit is te beschouwen als een overgang tussen de vorkvormige vertakking (b.v. *Cooksonia*) en de hoofdas met zijtakken. Details die niet in de afbeeldingen te zien zijn, maar die Edwards heeft beschreven zijn onder meer:

- de sporangia zijn bol- tot niervormig en zitten op kleine steeltjes. Aangenomen wordt dat de bolle sporangia onrijp en de niervormige rijp zijn. De sporangia spleten bij rijpheid open als een kokkel.
- de inwendige structuur van de stengels is ook bekend doordat sommige stukjes stengel gepyritiseerd zijn. Daarvan kunnen doorsneden gemaakt worden, die de bouw duidelijk maken.
- onder elke vertakking bevindt zich een knobbeltje op de hoofdas, waarvan de functie niet duidelijk is.
- in sommige sporangia zijn nog sporen gevonden.

Voor zover mij bekend, zijn op andere vindplaatsen (o.a. in België) alleen maar minder complete fossielen van deze plant gevonden. De ouderdom van de planten is Siegenien (rond 400 miljoen jaar).

### *Sawdonia ornata*

Deze plant heb ik leren kennen in een verlaten groeve nabij Glasgow. Deze groeve is nu beschermd gebied, maar was dat destijds (gelukkig) nog niet. Het was er erg nat en overgroeid, maar er was een verticale wand waar het gesteente toegankelijk was. Deze wand brokkelde af onder invloed van regen (in Schotland geen zeldzaam weertype), waardoor geregeld stukken zandsteen naar beneden kwamen. In die doorweekte stukken zaten zwarte stengels met stekels. Deze bleken van de soort *Sawdonia ornata* te zijn.

Ook dit fossiel heeft een verleden. Dawson heeft de plant in 1871 *Psilophyton princeps* var. *ornata* genoemd omdat hij dacht dat het een gestekelde vorm van *Psilophyton princeps* was. Deze laatste plant heeft sporangia in paren aan het eind van de stengels. Toen later ontdekt werd dat de sporangia van de 'stekelplant' niet eindstandig waren maar opzij aan een stengel zaten (in de vorm van een losse aar), heeft Hueber in 1971 de plant een nieuwe genusnaam gegeven en werd het *Sawdonia ornata*.



AFBEELDING 4. | *Sawdonia ornata* met de karakteristieke dunne stekels en de alternerende vertakkingen. Glasgow (Schotland). Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 14 cm.



AFBEELDING 6. | Sporenaren van *Sawdonia ornata*. De zwarte vlekjes aan weerszijden van de assen zijn de sporangia. Glasgow (Schotland). Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 9,5 cm.

Afbeelding 4 toont mijn beste stuk. De opbouw van de plant is daaraan goed te zien. De stengels zijn 3 – 10 mm breed (meestal 5 mm of minder) en ze vertonen, evenals de vorige plant, een pseudomonopodiale vertakking. De zijassen splitsen om beurten links en rechts van de hoofdas af, waarbij ze onder een vrij scherpe hoek met de hoofdas groeien om daarna direct bijna parallel aan die as te gaan lopen. Opvallend is dat de hoofdas en alle zijassen in één vlak liggen. Dat is te zien omdat nooit een zijas gedeeltelijk over de hoofdas heen ligt. De zijassen zijn wel dunner dan de hoofdas. De stekels zijn in het algemeen dun met soms een iets bredere basis. De functie van die stekels is niet duidelijk. Misschien hadden ze een afwerende functie tegen geleedpotigen, die toen al aanwezig waren. Het kan ook zijn dat de planten met de stekels dauw konden vasthouden.

De uiteinden van de stengels, de groeipunten dus, waren spiraalvormig opgerold (Afb. 5). Tussen de fossielen van gestekelde assen worden af en toe zulke spiralen gevonden. Men heeft ze nog nooit vast aan de stengels gevonden, maar uit de celstructuur van de cuticula, het wasachtige laagje dat de plant beschermt, kan opgemaakt worden dat ze wel degelijk bij deze soort horen. Sporangia van deze plant zijn zeldzaam: Rayner (1983) schrijft dat er tot dan in deze groeve vier exemplaren van *Sawdonia ornata* met sporangia zijn gevonden. Toen ik dat las, was ik verrast want ik dacht dat ze in Schotland niet voorkwamen.

Ik ben toen mijn eigen kratten met deze plant nog eens gaan doorzoeken en bij het eerste het beste exemplaar was het al raak. Zie afbeelding 6. Een stengel met aan weerszijden zwarte vlekjes. Dat is een typische sporenaar. De conservering is niet best, maar dat was bij de planten van Rayner niet anders. Ondanks de snelle vondst, bleken er geen andere exemplaren met sporangia in mijn kisten te zitten.

De sporangia zijn rond of ovaal en zitten, evenals de zijassen, om en om aan weerszijden van de hoofdas. De slechte conservering is waarschijnlijk te wijten aan het grove basismateriaal waaruit de zandsteen in de groeve bestaat. Waarschijnlijk zat de plant met ondergrondse stengels (rhizomen)



AFBEELDING 7. | Reconstructie van de plant *Sawdonia ornata*. Naar Gensel & Andrews (1984).

aan de bodem vast. Er zijn zg. K- of H-vormige vertakkingen gevonden (zie afb. 14 voor een K-vormige vertakking bij een andere soort), die daarop wijzen. Afbeelding 7 is een mooie reconstructie van de plant. *Sawdonia ornata* wordt ook op veel andere plaatsen gevonden, maar niet vaak zo compleet als op deze vindplaats. De ouderdom is Emsien (395 miljoen jaar).



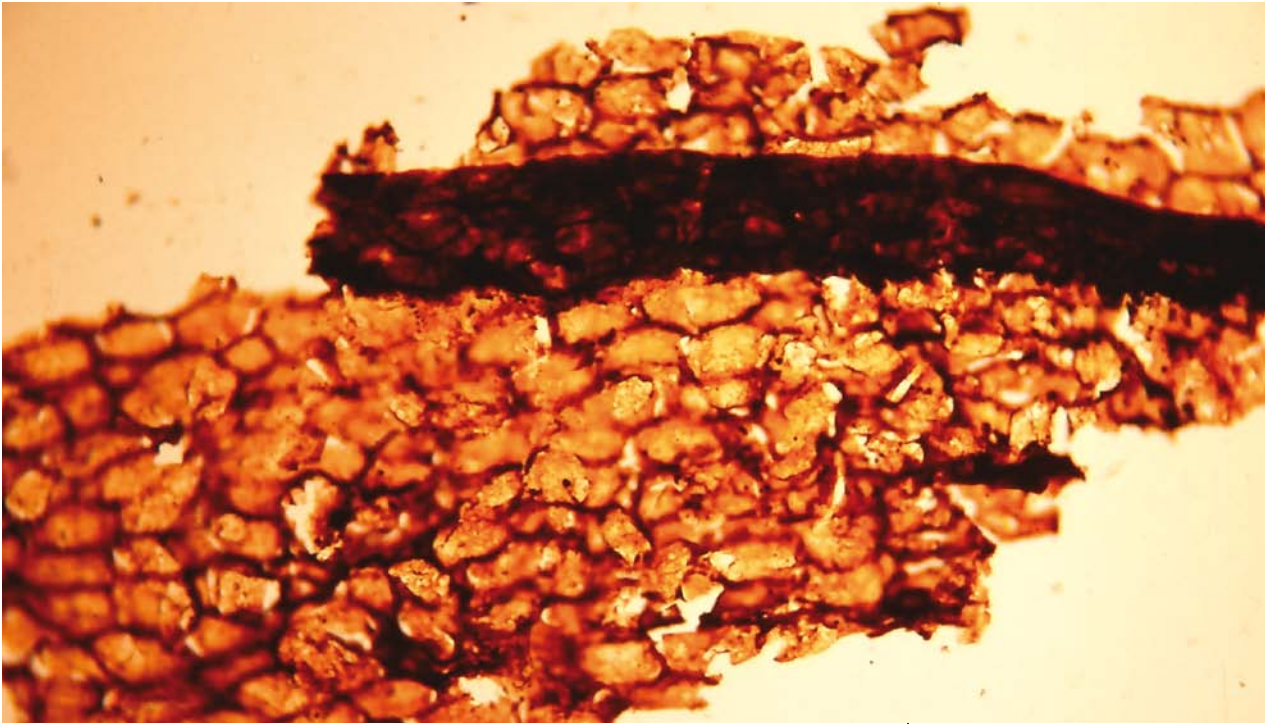
AFBEELDING 8. | Stamtje van *Drepanophycus spinaeformis* met de karakteristieke stekels met brede basis. Vaak zijn ze iets gebogen. Glasgow (Schotland). Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 10 cm.

### *Drepanophycus spinaeformis*

Dit is ook een 'stekelplant', net als *Sawdonia*, maar toch is er een verschil. Bij *Drepanophycus* spreekt men niet van stekels maar van blaadjes. De reden hiervoor is dat er een vaatbundel doorheen loopt. Door de hoofdas loopt, zoals bij alle vaatplanten, een dikkere vaatbundel en daarvan splitsen steeds dunne bundeltjes af die naar de blaadjes gaan. Die vaatbundels in de blaadjes zijn maar in een paar gevallen waargenomen, maar dat was voldoende om zeker te zijn van hun aanwezigheid. De 'stekels' zijn trouwens anders van vorm dan die van *Sawdonia*: ze zijn breed aan de basis en worden naar de punt toe geleidelijk dunner en ze zijn vaak wat gebogen (min of meer sikkelvormig). Ze kunnen tot 2 cm lang worden, maar meestal zijn ze 1 cm (Afb. 8).



AFBEELDING 9. | Brede stam van *Drepanophycus spinaeformis*. De stekels zijn niet bewaard gebleven. Glasgow (Schotland). Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 6 cm.



AFBEELDING 10. | Stukje cuticula met celstructuur van *Drepanophycus spinaeformis*. Breedte van de foto: 1 mm.

Jammer genoeg zijn in zeer veel gevallen de blaadjes in de fossielen afwezig (Afb. 9). Dat heeft te maken met de omstandigheden bij het fossiliseren. Op sommige vindplaatsen, zoals in New Brunswick in Canada, bij Dave in België en in de eerder genoemde groeve bij Glasgow, zijn echter mooie, completere exemplaren gevonden. Fossielen met sporangia zijn voor deze plant daarentegen buitengewoon zeldzaam.

Er worden ook assen gevonden zonder blaadjes of met kleine blaadjes. Men neemt aan dat dit rhizomen waren: horizontale stengels die op of net onder de grond lagen en die als wortels dienden. De rechtopstaande stengels vertonen veel minder vertakkingen dan die van *Sawdonia*, maar de rhizomen vertakken vaker.

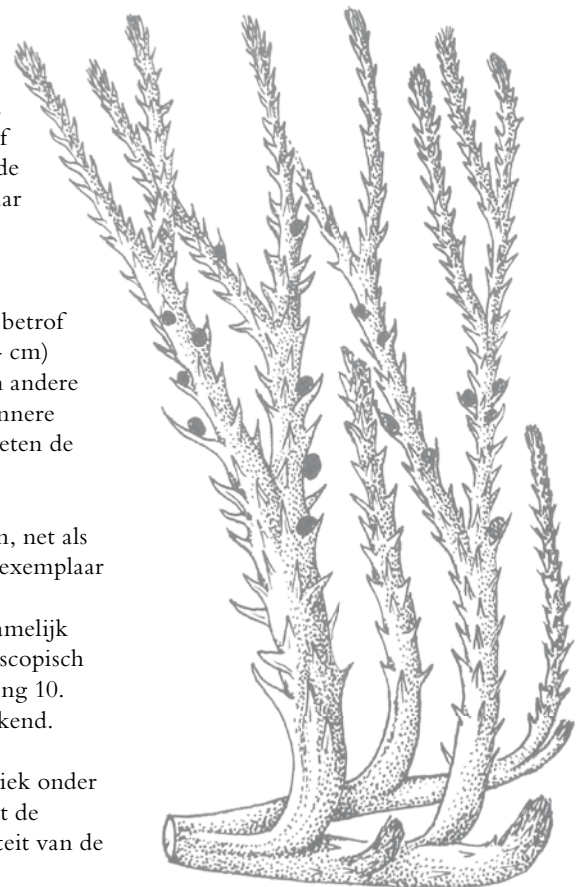
Wij hebben *Drepanophycus spinaeformis* op diverse plaatsen in België, Groot-Brittannië en Duitsland gevonden, maar in de meeste gevallen betrof dat alleen de hoofdas. Die is te herkennen aan zijn diameter (tot wel 4 cm) en aan zijn onregelmatig gebobbelde oppervlak. Er zijn eigenlijk geen andere planten uit het Onder-Devoon, die deze kenmerken vertonen. Bij dunnere assen is verwarring met *Sawdonia* heel goed mogelijk. In dat geval moeten de eventueel aanwezige stekels opheldering geven.

De sporangia zitten op een klein steeltje direct aan de stam. Ze gingen, net als bij de vorige soort, open in twee kleppen. Echter het vinden van een exemplaar met sporangia is als het winnen van de jackpot in een loterij.

In de groeve bij Glasgow wonnen we niettemin een kleiner prijsje, namelijk een stukje cuticula. Na chemische behandeling heb ik daar een microscopisch preparaat van gemaakt waarop de celstructuur goed te zien is afbeelding 10. Jammer genoeg zaten er geen huidmondjes op. Die zijn echter wel bekend.

Waarschijnlijk groeide deze plant op vlakten langs rivieren die periodiek onder water kwamen te staan. Op sommige plaatsen zijn er aanwijzingen dat de vegetaties in situ zijn gefossiliseerd. Juist in zulke gevallen is de kwaliteit van de fossielen vaak erg goed.

Er is veel gediscussieerd over de vraag waar deze plant ingedeeld moet worden, maar nu wordt aangenomen dat het een vroege wolfsklauw is. Afbeelding 11 laat een reconstructie van deze plant zien.

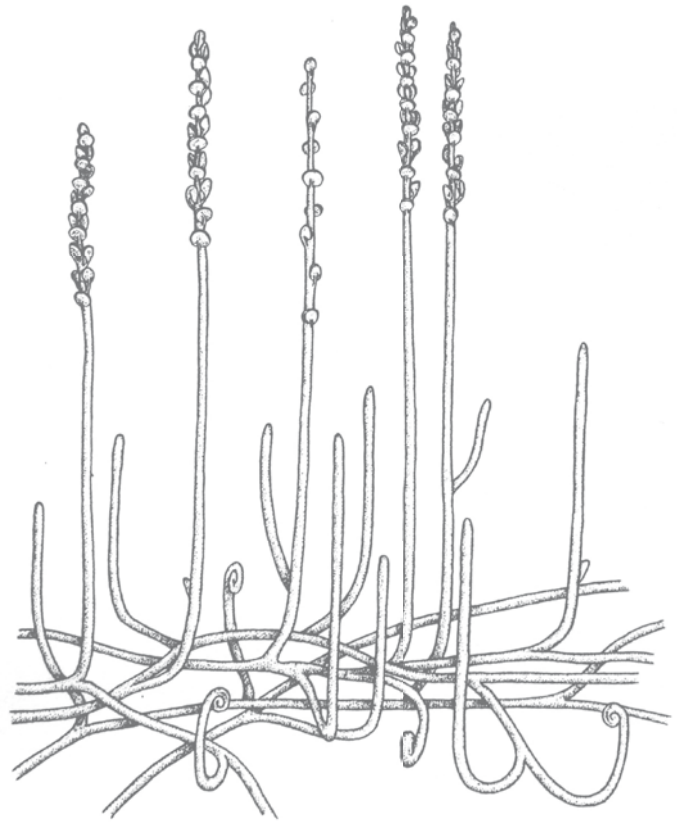


AFBEELDING 11. | Reconstructie van *Drepanophycus spinaeformis*. Naar Stewart & Rothwell (1993).

### *Zosterophyllum myretonianum*

Het genus *Zosterophyllum* staat voor een grote groep planten, de *Zosterophyllum*-achtigen, waartoe ook de eerste twee behandelde planten, *Gosslingia* en *Sawdonia*, behoren. Deze groep bestond van het Laat-Siluur tot het Laat-Devoon. De groep is weer nauw verwant met de wolfsklauwachtigen, waartoe onder meer *Drepanophycus* gerekend wordt. Een belangrijk kenmerk van de *Zosterophyllum*-achtige planten is dat de sporangia zijdelings aan de stengels zitten (en niet aan het eind zoals bij *Cooksonia*). In veel gevallen vormen ze een soort aar. Verder zijn de stengeltoppen vaak spiraalvormig opgerold, zoals te zien is in de reconstructie in afbeelding 12.

De naam *Zosterophyllum* werd door Penhallow in 1892 gegeven aan plantenresten die hem deden denken aan zeegras, dat de Latijnse naam *Zostera* draagt. De naam betekent dus: plant met zeegras-achtige bladeren.



AFBEELDING 12. | Reconstructie van *Zosterophyllum myretonianum*.  
Naar Gensel & Andrews (1984).



AFBEELDING 13. | Sporenaren van *Zosterophyllum myretonianum*.  
Forfar (Schotland), Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 12 cm.

Onze eigen vondsten hebben we vooral gedaan in oude groeves in de buurt van Forfar in Schotland. Daar zit het gesteente vol met lange slierten van plantenstengels. Soms zijn ze min of meer evenwijdig, maar meestal liggen ze kriskras door elkaar. Er is weinig structuur in te ontdekken en vertakkingen zie je maar heel weinig. Uit de literatuur weet ik dat het de plant *Zosterophyllum myretonianum* betreft, maar hem zelf te kunnen determineren is bijna onmogelijk. Zoals zo vaak bij Onder-Devonische planten moeten de wetenschappers het hebben van de zeer zeldzame, complete exemplaren die gevonden zijn. Daarom was ik heel gelukkig met de vondst van de sporenaren van afbeelding 13. Deze was niet erg duidelijk, maar d.m.v. contrastvergroting kon er toch een presentabele foto van gemaakt worden. Hij komt goed overeen met de sporenaren in de reconstructie van afbeelding 12. De opgerolde einden van de takken ben ik alleen als losse spiraaltjes tegengekomen. Opvallend zijn de H- en K-vormige vertakkingen (Afb. 14). Hiervan wordt aangenomen dat ze onderdeel zijn van een netwerk van op de grond liggende stengels, die met wortelharen in de grond vastzitten. Zulke vertakkingen zul je bij omhooggroeiende stengels niet aantreffen. De opgaande stengels vertakken trouwens



AFBEELDING 14. | K- (of H)-vormige vertakking van het rhizoom van *Zosterophyllum myretonianum*. Forfar (Schotland), Onder-Devoon. Hoogte van de foto: 4 cm.

maar zelden. Binnen het geslacht *Zosterophyllum* is een achttal soorten beschreven, die op details van elkaar verschillen.

### Slotwoord

Reconstructies van Onder-Devonische planten zijn in het algemeen maar moeizaam tot stand gekomen omdat de gevonden fossielen meestal slechts fragmenten zijn. Vaak hebben veel paleobotanici zich ermee bemoeid en zijn de inzichten in de loop van zo'n 150 jaar fors veranderd of in ieder geval gepreciseerd. Het verzamelen van dit soort planten is moeilijk en tijdrovend, maar daardoor geeft het ook veel bevrediging als je een beeld kunt krijgen van de complete plant. Je kunt een blik werpen in een plantenwereld die er totaal anders uitzag dan de huidige.

### Dankwoord

Ik dank prof. dr. Hans Kerp van de Forschungsstelle für Paläobotanik van de Wilhelms Universität te Münster hartelijk voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel. Dr. Johan van der Burgh van het Laboratorium voor Paleobotanie en Palynologie te Utrecht dank ik voor het tonen van de collectie fossielen.

### LITERATUUR

- Edwards D., 1970.  
Further observations in Lower Devonian plant: *Goslingia breconensis* Heard. *Phil. Trans. Royal Society London, Series B – Biological Sciences*, 258 (821): pp. 225–243.
- Cheng-Sen Li, Hueber, F.M. & Hotton, C.L., 2000.  
A neotype for *Drepanophycus spineaeformis* Göppert 1852. *Can. J. Bot* 78: pp. 889–902.
- Gensel, P.G. & Andrews, H.N., 1984.  
*Plant Life in the Devonian*. Praeger, New York, 380 pp.
- Rayner, R.J., 1983.  
New observations on *Sawdonia ornata* from Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sciences*, 74: pp. 79–93.
- Rayner, R.J., 1984.  
New finds of *Drepanophycus spineaeformis* Göppert from the Lower Devonian of Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sciences*, 75: pp. 353–363.
- Stewart W.N. & Rothwell, G.W., 1993.  
*Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, 521 pp.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L. & Krings, M., 2009.  
*Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants* [2nd Ed]. Academic Press, New York, 1230 pp.

# Een wisseling van de wacht

Cees Ehlers, voorzitter Nederlandse Geologische Vereniging

Sommigen weten het, maar de meeste lezers van dit blad hebben nauwelijks gemerkt dat er een nieuwe redactie aan het werk is. Het is ook niet te zien aan het uiterlijk en de inhoud van ons blad: wie de jaargang '95 van Grondboor & Hamer naast de nu verschenen nummers van '96 legt, merkt geen verschil. Dat is een compliment voor de "oude" en de "nieuwe" redactie, die in eendrachtige samenwerking erin zijn geslaagd, een vloeiende en geruisloze overgang te bewerkstelligen.

Toch is het goed om even stil te staan bij deze wisseling van de wacht, ook al was hij dan zo moeilijk op te merken. Het gaat immers niet alleen om ons tijdschrift, maar in dit geval vooral om de mensen die achter het blad zitten. Iedereen vindt het de normaalste zaak van de wereld, dat Grondboor & Hamer op geregelde tijden in de bus ploft en dat de inhoud veelzijdig en boeiend is. Dat vanzelfsprekende vertrouwen wordt wel eens beschaamd, want het is en blijft mensenwerk, maar altijd kon het resultaat alleen ontstaan, doordat een aantal mensen zich ver-

antwoordelijk voelt voor ons tijdschrift.

De "oude" ploeg neemt nu gedeeltelijk afscheid. Dit team had als aanvoerder Cees Laban. In de ruim tien jaar, waarin hij als hoofdredacteur de leiding in handen had, is ons blad sterk gemoderniseerd, fraaier geworden in zijn zwartwit-foto's, is er kleur geïntroduceerd en is het formaat totaal gewijzigd. Een kleine revolutie, maar die werd stap voor stap ontwikkeld en uitgevoerd. Cees wist, werkend vanuit zijn redactionele achtergrond bij "Mens en Wetenschap", in de meeste gevallen zijn mederedactieleden en het bestuur te overtuigen met zijn denkbeelden over verandering. Ook slaagde hij erin, het eeuwige probleem van kopijgebrek op te lossen. Terugkijkend zien we dan ook een glanzende "loopbaan". Hier en nu is het het juiste moment om te zeggen: Cees, heel hartelijk bedankt voor alles wat je voor ons blad en de vereniging hebt gedaan. Het resultaat van je inzet was elke keer weer te zien.

Zoals eerder opgemerkt: het redactiewerk was geen éénmansbedrijf, en

daarom past ook een woord van dank aan degenen die gemeend hebben bij deze belangrijke wisseling met het redactiewerk te moeten stoppen. Zonder iemand tekort te willen doen, mag hier Harry Huisman genoemd worden. Hij is bekend geworden door de uitstekende invulling van de rubriek Geovaria, waarvan bekend is, dat deze graag werd gelezen.

Een nieuw team neemt de werkzaamheden nu over. Enkele redactieleden zijn gebleven, Cees Laban doet ook nog mee als "gewoon" redactielid, en er zijn drie nieuwe gezichten. Marianne Duyvestijn uit Den Haag en Fred Rabe uit Deventer zijn enthousiast aan de uitdaging begonnen en zij hebben gezelschap gekregen van Peter Venema uit Hengelo als hoofdredacteur. Hij heeft de kennis en de ervaring om ons blad zijn vooraanstaande plaats te laten behouden en de ingezette ontwikkeling verder gestalte te geven.

Het bestuur wenst de nieuwe redactie een goede toekomst toe met veel arbeidsvreugde.

---

## Rhacophyton, een interessante plant uit het Laat-Devoon

Hans Steur

'Devonische planten zijn weerbarstig. Devonische planten moeten veroverd worden.' Dat werd mij enige jaren geleden gezegd door iemand die er ervaring mee had. Nu ik mij ook enige tijd met devonische plantenfossielen heb beziggehouden, kan ik deze uitspraak alleen maar beamen.

Er zijn twee factoren die het verzamelen van en werken met deze fossielen moeilijk maken.

In de eerste plaats zijn fossielen van goed bewaard gebleven devonische planten zeldzaam. Lagen met zg. haksel, onbepaalde plantendelen,

komen vrij vaak voor, maar herkenbare planten zijn niet algemeen. Bovendien is het voorkomen vaak beperkt van omvang. Sommige groeves zijn beroemd door de planten die er gevonden zijn, maar bij nadere studie blijkt dat deze alleen in een laag van enkele centimeters dik voorkwamen of in een lens die slechts eenmalig ontsloten was. Een heel andere situatie dus dan bij Carboonplanten, die in grote hoeveelheden boven de kolenlagen aanwezig zijn.

In de tweede plaats zijn devonische planten nog weinig gedifferentieerd en

daardoor vaak onopvallend en moeilijk te determineren. Blaadjes kom je bijvoorbeeld bijna niet tegen. De meeste planten bestaan uit een as, die zich meerdere keren vertakt. De laatste en fijnste vertakkingen zou je in sommige gevallen blaadjes kunnen noemen, maar de 'verweving' van die laatste vertakkingen tot echte blaadjes met een bladschijf en nerven is bij maar weinig devonische planten echt tot stand gekomen. Sommige planten hebben stekels die wat houvast geven bij de determinatie. De voortplanting geschiedde in vrijwel alle gevallen via

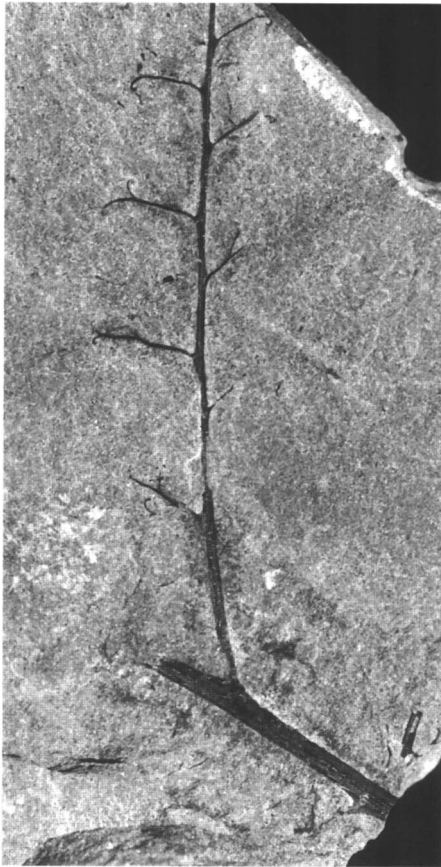


Fig. 1. As van de voorlaatste orde met 'blaadjes' van *Rhacophyton condrusorum*. Groeve z.o. van Luik. Coll. H. Steur. Lengte tak: 9 cm.



Fig. 2. As met drie clusters sporangia van *R. condrusorum*. Groeve z.o. van Luik. Coll. H. Steur. Lengte as: 8 cm.

## De vondsten

Mijn eerste vindplaats van goed geconserveerde devonische planten heb ik te danken aan Carlos Huyser, die als lid van Speleo Nederland op plekken komt, die niet door veel mensen worden betreden. Hij maakte me attent op een gebied met oude groeves ten zuiden van Luik aan de Amblève. Deze groeves werden rond 1925 ontgonnen voor dakleien. Ze zijn nu voor een groot deel overgroeid, maar ze worden begrensd door verticale rots wanden waarin het gesteente nog goed ontsloten is. Eén van deze wanden zat vol met plantenfossielen (fig. 4). Bij onderzoek bleek dat vrijwel alle planten van dezelfde soort waren. Slechts enkele blaadjes van een andere soort kwamen op één plek voor. Stengels liepen kriskras door elkaar en hier en daar waren de haakvormige laatste vertakkingen ook duidelijk te zien (fig. 7). Hoe we echter ook zochten, sporangia vonden we niet.

Bij informatie bij deskundigen bleek het om de in het Luikse gebied relatief veel voorkomende soort *Rhacophyton condrusorum* te gaan. Toen ik later in stukken steen uit een groeve ten zuid-

sporen die gevormd werden in sporangia (in enkele gevallen in het Laat-Devoon via zaden). Deze sporangia zijn voor een goede determinatie onmisbaar. Bij de meeste soorten zijn fossielen van sporangia echter zeldzaam of moeilijk waar te nemen. Doordat er zo weinig morfologische kenmerken zijn, heeft men voor de bepaling van de soort vaak ook anatomische kenmerken nodig, zoals de celstructuur van de opperhuid, die soms in de cuticula bewaard blijft, en de structuur van de houtvaten in de stengel, het xyleem, dat in zeldzame gevallen gemineraliseerd is. Samengevat: Devoonplanten zijn maar zelden goed geconserveerd en bovendien zijn ze moeilijk te herkennen en te determineren, doordat ze zo weinig gedifferentieerd zijn.

Dit zijn echter ook factoren die het bezig zijn met deze fossielen boeiend maken. Daarbij komt dat deze planten soms kenmerken hebben die uniek zijn in het plantenrijk en die licht kunnen werpen op de vroege fasen van de evolutie van de hogere planten.



Fig. 3. Cluster sporangia van *R. condrusorum*. Tegenstuk van bovenste cluster van fig. 2. Coll. H. Steur. Doorsnede cluster: 2,5 cm.





Fig. 4. Deel van wand met *R. condrusorum* in groeve bij de Amblève, z. van Luik.

oosten van Luik prachtige sporangia vond, en in een oude ontsluiting bij Huy dikke vertakte stengels, was de tijd rijp voor dit artikel.

#### ***Rhacophyton condrusorum***

De plant komt voor in de lagen van het Midden-Famenien. Deze behoren tot de bovenste etage van het Laat-Devoon. Het was F. Crépin die in 1875 de plant zijn naam gaf. De soortnaam 'condrusorum' is afgeleid van de streek Condroz in België, waar de eerste fossielen gevonden zijn.

Stockmans gaf een uitgebreidere beschrijving van de soort in 1948 en Schultka gaf in 1978 een gewijzigde beschrijving. De plant kon een hoogte van ongeveer 1 meter bereiken. De 'stam'-(hoofdas) stond rechtop en had een doorsnede van maximaal 2 cm (fig. 5). De 'zijtakken' (de assen van de

eerste orde) zaten in twee rijen aan de stam maar waren direct aan de voet vorkvormig vertakt. Daardoor lijkt het, alsof ze in vier rijen staan. Deze zijtakken dragen zelf weer zijtakjes (assen van de tweede orde). Deze staan meestal alternerend en liggen in één vlak (fig. 1). Aan deze zijtakjes zitten 'blaadjes' in de vorm van zijtakjes die dichotoom vertakt zijn. De laatste, heel fijne, takjes zijn vaak haakvormig gekromd (fig. 6). Zie fig. 8 voor een reconstructie van een andere *Rhacophyton*-soort die de takken dichter bij elkaar had staan en die niet-gebogen laatste vertakkingen had. Aan de sterk verdikte voet van de zijtakken zaten vaak aanhangsels, die erg lijken op de echte 'blaadjes', maar die driedimensionaal vertakt zijn.

In feite is *Rhacophyton condrusorum* nog niet goed vergelijkbaar met moderne planten, waarbij begrippen als stam, zijtak en blad duidelijk gedefinieerd kunnen worden.

De sporangia zitten in clusters; twee van zulke clusters zitten aan de voet van een zijtak. Een cluster van sporangia bestaat uit een basissteeltje dat zich verschillende malen dichotoom deelt. Daardoor ontstaat een dichte

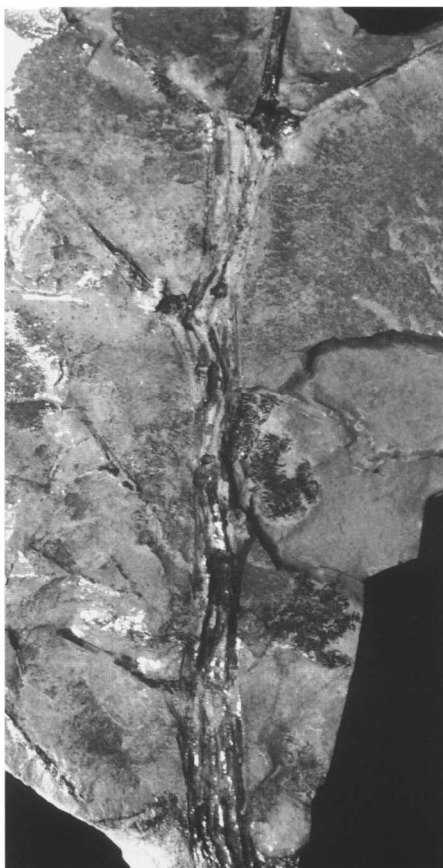


Fig. 5. Hoofdas met zijtakken en kluwens sporangia van *R. condrusorum*. Amblève. Coll. RU Utrecht. Hoogte 25 cm.

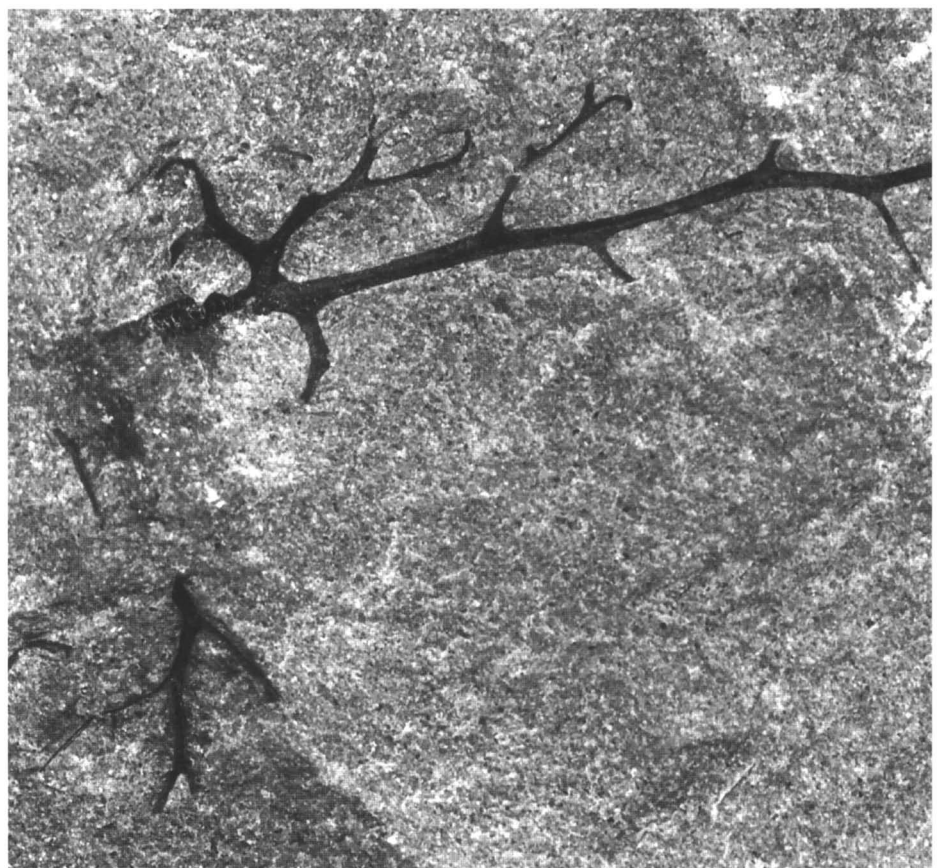


Fig. 6. 'Blaadje' van *R. condrusorum*. Groeve z.o. van Luik. Coll. H. Steur. Lengte 2 cm.

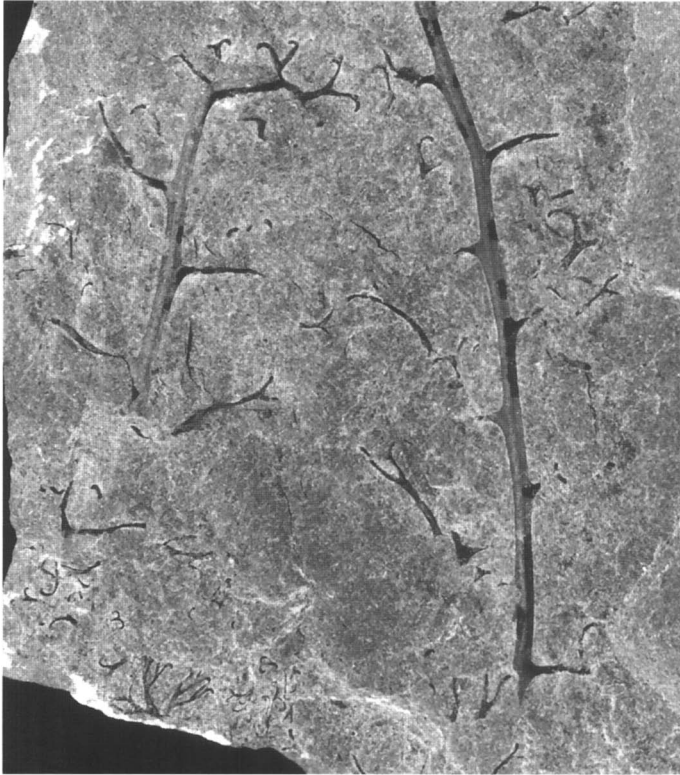


Fig. 7. Laatste vertakkingen van *R. condrusorum*. Groeve z. van Luik. Coll. H. Steur. Lange tak: 6 cm.

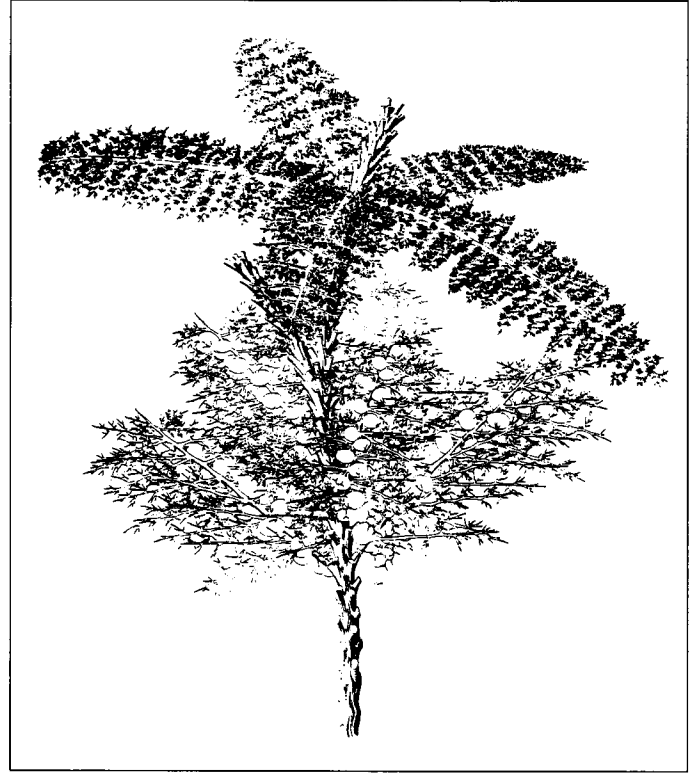


Fig. 8. Reconstructie van *R. ceratangium* (naar Andrews en Phillips, 1968). Deze plant lijkt op *R. condrusorum*, maar heeft de zijtakken veel dichter bij elkaar staan. De kleine ellipsen stellen clusters van sporangia voor.

bolvormige structuur van ongeveer 2,5 cm in doorsnede. Aan de naar binnen gerichte vertakkingen zitten de spoelvormige, spitse sporangia. Deze zijn tot 2,0 mm lang en tot 0,4 mm breed. Ze eindigen in een lang uitgetrokken spitse punt. Ze sprongen bij rijpheid in de lengte open. De foto's van fig. 2 en fig. 3 geven een prachtig beeld van sporangia-clusters. Fig. 10 is een reconstructie van de sporangia van de verwante soort *R. ceratangium*. De hoek die een zijtak met de stam maakt is variabel, maar meestal rond 45 graden. De hoek van een zijtak van de tweede orde met een zijtak van de eerste orde is groter: 60 tot 90 graden. Daarom is ook bij takken zonder 'loof' meestal vast te stellen, van welke orde de zijtak is.

#### De stengeldoorsnede

De structuur van het houtweefsel in de assen van *Rhacophyton condrusorum* is zeer karakteristiek. Hans de Kruijk uit Utrecht heeft van veelbelovende stengels uit de vindplaats aan de Amblève slijpplaatjes gemaakt. De conservering van de fossielen was echter niet goed genoeg: in de enigszins rechthoekige doorsnede was wel enige celstructuur te zien, maar toch

onvoldoende. Van dr. S. Schultka uit Münster, die in 1978 een artikel over *Rhacophyton condrusorum* publiceerde, kreeg ik een aantal stukken steen met gepyritiseerde stengels van de plant. De fossielen zijn afkomstig uit een groeve bij Walheim (ten zuiden van Aken). In de slijpplaatjes daarvan zijn de kenmerkende eigenschappen wel te zien. Doordat de stengels gepyritiseerd zijn, is het niet mogelijk, de preparaten met doorvallend licht onder de microscoop te bekijken. De foto van fig. 9 is dan ook gemaakt met òpvallend licht. De dwarsdoorsnede van de stengel is langgerekt. In het centrum zit een eveneens op doorsnede langgerekte bundel houtvaten: dat is het donkere deel op de foto. De cellen daaromheen vormen het bastweefsel. Schultka heeft aangetoond dat in de hoofdasen ook secundair hout met mergstralen aanwezig is. Dit wil zeggen dat de plant secundaire diktegroei vertoonde, een eigenschap die *Rhacophyton condrusorum* gemeen heeft met bomen.

#### Andere *Rhacophyton*-soorten

Er zijn nog enkele andere soorten van het genus *Rhacophyton* bekend. Van *Rhacophyton ceratangium* zijn zeer

goed geconserveerde fossielen gevonden in West-Virginia in de VS. De plant lijkt erg veel op *Rhacophyton condrusorum*, maar heeft zijtakken die veel dichter bij elkaar staan (fig. 8 en fig. 10).

Dat geldt ook voor *Rhacophyton zygopteroides*, die in zeer goede conditie op één lokatie in België is gevonden. Van deze plant is de vaatbundel sterfvormig in plaats van langwerpig. Ook staan de zijtakken in een spiraal aan de stam en niet in vier rijen. Zowel bij *R. ceratangium* als bij *R. zygopteroides* zijn luchtwortels gevonden. Verder zijn er nog kleine verschillen tussen de drie genoemde soorten, zoals de vorm van de sporangia en van de blaadjes.

#### De systematische plaats van *Rhacophyton*

Het is erg moeilijk, het genus *Rhacophyton* een plaats in het systeem te geven omdat de soorten zowel kenmerken van naaktzadigen als van varenachtigen vertonen. Zo is de aanwezigheid van veel secundair hout een kenmerk van de naaktzadigen. Anderzijds lijken de zijtakken en de 'blaadjes' van *Rhacophyton* op een voorstadium van een echt varenblad.

Ook de sporangia zijn varenachtig. In de meeste boeken en publicaties wordt *Rhacophyton* bij de varenachtigen ingedeeld.

Waarschijnlijk hebben zich uit *Rhacophyton* noch de naaktzadigen, noch de varens ontwikkeld, maar maakte hij deel uit van een aparte ontwikkelingslijn met eigenschappen van beide groepen.

### Dankwoord

Graag wil ik prof. dr. J.H.F. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Universiteit van Münster danken voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel en dr. S. Schultka van dezelfde afdeling voor het beschikbaar stellen van gepyritiseerde stengeltjes. Verder dank ik de Vakgroep voor Paleobotanie en Palynologie van de Rijksuniversiteit te Utrecht in de persoon van dr. J. v.d Burgh voor de medewerking bij het maken van de foto van fig. 5.

### Summary

It is rather difficult to make a study of Devonian plants. Their fossils are un-

common and rarely well-preserved. If one wants to determine them, one has to examine not only their stems and leaves but also the sporangia and some anatomical features. So thin sections of mineralized stems are sometimes required.

This is also the case with the described genus *Rhacopython*, that lived during the Upper-Devonian (Famennian). The author collected some nice specimens in the neighbourhood of Liège. Most common there is *Rhacophyton condrusorum*.

Like other Devonian plants *Rhacophyton* had no clear distinguishable stems, branches and leaves. The most important characteristics are clusters of sporangia and the elongated or starlike cross-sections of the woodvessels. Some features connect them with Gymnosperms, others with ferns. Despite this, *Rhacophyton* is considered to have belonged to a different line of evolution.

### Adres van de auteur:

Laan van Avegoor 15  
6955 BD Ellecom

De foto's zijn van de auteur.

### Literatuur

- Andrews H.N. & T.L. Phillips, 1968. *Rhacophyton* from the Upper Devonian of West Virginia. J. Linnean Soc. London Botan. 61: 384, 37-64, London.
- Cornet, B., T.L. Phillips & H.N. Andrews, 1976. The morphology and variation in *Rhacophyton ceratantium* from the Upper Devonian and its bearing on frond evolution. *Palaeontographica*, B, 158, 5/6, 105-129, Stuttgart.
- Dittrich H.S., L.C. Matten & T.L. Phillips, 1983. Anatomy of *Rhacophyton ceratantium* from the Upper Devonian of West Virginia. *Rev. Palaeob. Palyn.* 40, 127-147, Amsterdam.
- Leclercq, S., 1951. Etude morphologique et anatomique d'une fougère du Dévonien supérieur, le *Rhacophyton zygopteroides*. *Ann. Soc. Géol. Belg. Mém. in 4*, 9, 3-62, Liège.
- Schultka S., 1978. Beiträge zur Anatomie von *Rhacophyton condrusorum*. *Argumenta Palaeobotanica* 5: 11-22, Münster.
- Stockmans F., 1948. Végétaux du Dévonien Supérieur de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* 110, 3-85, Bruxelles.
- Taylor T.N. & E.L. Taylor, 1993. The biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, New Jersey.

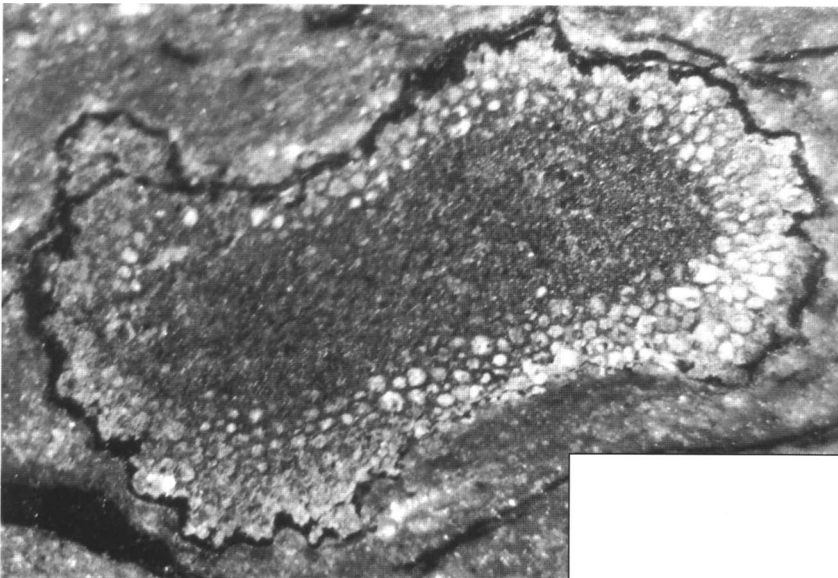


Fig. 9. Doorsnede van gepyritiseerde zijtak van *R. condrusorum*. De bastcellen zijn zichtbaar. Het donkere gedeelte in het midden is het hout. Walheim bij Aken. Grootste doorsnede: 1,9 mm.



Fig. 10. Reconstructie van sporangia en steriele blaadjes van *R. ceratantium*. Goed vergelijkbaar met *R. condrusorum*. (Naar Andrews en Phillips, 1968).

# Moresnetia, een zeer oude zaadplant uit het Laat-Devoon

Hans Steur

In België komt één van de oudste fossiele zaadplanten voor: *Moresnetia zaleskya*. Hij wordt gevonden in het Laat-Devoon en wel in het Famennien. Slechts twee andere fossiele zaadplanten zijn tot nu toe bekend die nog (iets) ouder zijn.

Tijdens een excursie van de Europese Paleobotanische en Palynologische Conferentie in Heerlen in september 1994 kreeg ik de gelegenheid in de Belgische Ardennen een aantal fossielen van deze plant te verzamelen<sup>1</sup>. Deze waren van zeer goede kwaliteit (naar devonische maatstaf). Later vond ik de plant ook in een groeve ten zuidoosten van Luik. Bij elkaar was dit voldoende materiaal om iets te schrijven over deze belangrijke en interessante plant.

## *Moresnetia zaleskya* STOCKMANS 1948

Stockmans gaf de plant in 1946 zijn naam: de genusnaam naar de vindplaats Moresnet (België), de soortnaam naar de Russische paleobotanicus M.D. Zalesky (1877-1946). Hij gaf pas in 1948 een uitgebreide beschrijving, waardoor dit laatste jaartal bij de naam van de plant hoort.

Stockmans heeft aangenomen dat het niet om een zaadplant ging: hij dacht dat de plant 'boeketjes' van kleine driehoekige, dubbelgevouwen blaadjes had met lang uitgetrokken punten (fig. 1).

Intussen zijn er op diverse plaatsen in de wereld in lagen van ongeveer gelijke ouderdom of iets jongere nogal wat zaadplanten ontdekt, waarbij de zaden in zg. cupula's zitten. Een cupula is een structuur die één of meer zaden geheel of gedeeltelijk omhult. Het napje van de eikel en het omhulsel van het beukenootje zijn voorbeelden van een cupula.

Fairon-Demaret en Scheckler (1987) hadden het vermoeden dat ook *M. zaleskya* een zaadplant was en daarom besloten zij de duizenden fossielen die Stockmans van deze plant verzameld had, nog eens onder de loep te nemen. Doordat er intussen ook nog exemplaren van betere kwaliteit waren gevonden, konden deze onderzoekers vaststellen dat *M. zaleskya* inderdaad een naaktzadige plant is en dat de 'boeketjes' van Stockmans in werkelijkheid cupula's zijn.

## De stengels

De vruchtdragende stengels splitsen zich enkele malen vorkvormig (fig. 2). Onderaan onder een grote hoek, naar boven toe onder een steeds kleinere.

Bladeren ontbreken geheel. Als de stengel een zekere lengte heeft, ontwikkelen zich aan één van beide vertakkingen cupula's, terwijl de andere tak doorgroeit en zich opnieuw splitst in een cupula-dragende tak en een doorgroeiende. Zie fig. 3 voor een reconstructie van de fertiele stengels. De tros die zo ontstaat, bevat 5 tot 15 cupula's.

Meestal zitten er drie cupula's bij elkaar aan één twijgje, soms twee. Men moet zich de vertakkingen driedimensionaal voorstellen: ze lagen niet in één vlak, zoals de fossielen vaak wel suggereren. Doordat de ene vertakking altijd langer is dan de andere, zijn de stengels sterk overtopt. Bij steriele takken is de overtopping minder duidelijk. Zo is het fossiel in fig. 4 waarschijnlijk een steriele tak. In de literatuur zijn steriele takken nog niet beschreven.

## Het zaad

Een zaad bestaat uit een kern (de nucellus), die omhuld is door één of twee zaadhuiden (integumenten). In het zaad bevindt zich een bevruchte eikel (embryo). Als de bevruchting nog niet heeft plaatsgevonden, heet het geheel van kern, eikel en zaad- huid(en) een ovulum. Aangezien bij fossielen vrijwel nooit kan worden vastgesteld of de eikel bevrucht is of

niet, worden de begrippen zaad en ovulum in de paleontologie door elkaar gebruikt.

De zaden van *M. zaleskya* variëren in grootte tussen 2,5 en 4 mm (soms nog iets groter of kleiner) en zitten op een heel kort steeltje. Om een zaad zit een halfopen zaad- huid met 8 tot 10 smalle lobben (tanden). Zie fig. 5 en 6. Bij modernere zaadplanten omhult de zaad- huid het zaad helemaal, met een kleine opening aan de top om de bevruchting mogelijk te maken. Het feit dat de zaad- huid nog niet volledig is, is voor Stewart en Rothwell (1993) reden om niet van een ovulum maar van een pre-ovulum te spreken. *M. zaleskya* is de plant met het primitiefste stadium van vergroeiing van de zaad- huid: de tanden zijn alleen onderaan met elkaar verbonden. Op de top van de kern van het zaad zit een kegelvormig uitgroei- sel met een opening voor de bevruchting.

## De cupula

De cupula's van *M. zaleskya* zitten meestal in drietallen bij elkaar na een vorkvormige splitsing (fig. 7). Aan de ene tak zit één cupula, aan de andere, die de eerste overtopt, zitten er twee vlak boven elkaar (soms één). De bouw van een cupula is door Fairon-Demaret en Scheckler op zeer fraaie wijze ontraadseld. Zie fig. 8 voor een schematisch beeld van de bouw. Aan de basis treedt een vorkvormige vertakking op (I), gevolgd door nog zo'n vertakking voor beide takken (II). De vier lobben die zo zijn ontstaan, omhullen een



Fig. 1: Vertakking van *M. zalesskya* met cupula's. Lengte tak 4 cm.



Fig. 2: Fertiele takken van *M. zalesskya*. Hoogte fossiel 9 cm.

centrale ruimte waarin de zaden komen te zitten. De vier lobben vertakten zich daarna nog één- of tweemaal. Na vertakking III kan zich een zaad vormen dat in plaats komt van nog een vertakking. Als zich geen zaad vormt, ontstaan er 16 punten. Is er één zaad, dan zijn er 2 punten minder, dus 14. Enzovoort. Het meest voorkomende aantal zaden is 3, het waargenomen maximum is 4. In de fossielen is altijd maar een deel van de zaden en lobben te zien doordat de cupula's een driedimensionale structuur hadden. Door prepareren zijn meer zaden vrij te maken. Ongeprepareerde cupula's zijn meestal 4 - 8 mm breed, vrijgeprepareerde kunnen wel 12 mm breed zijn. De zaden zitten meestal in een schuin omhoog lopende rij aangehecht waarbij het bovenste zaad het kleinste en het onderste het grootst is. Bij het kleinste zaadje wijken de lobben van de zaadhuid sterker uiteen dan bij de andere zaden. Misschien heeft dat iets te maken met de mate van rijpheid of

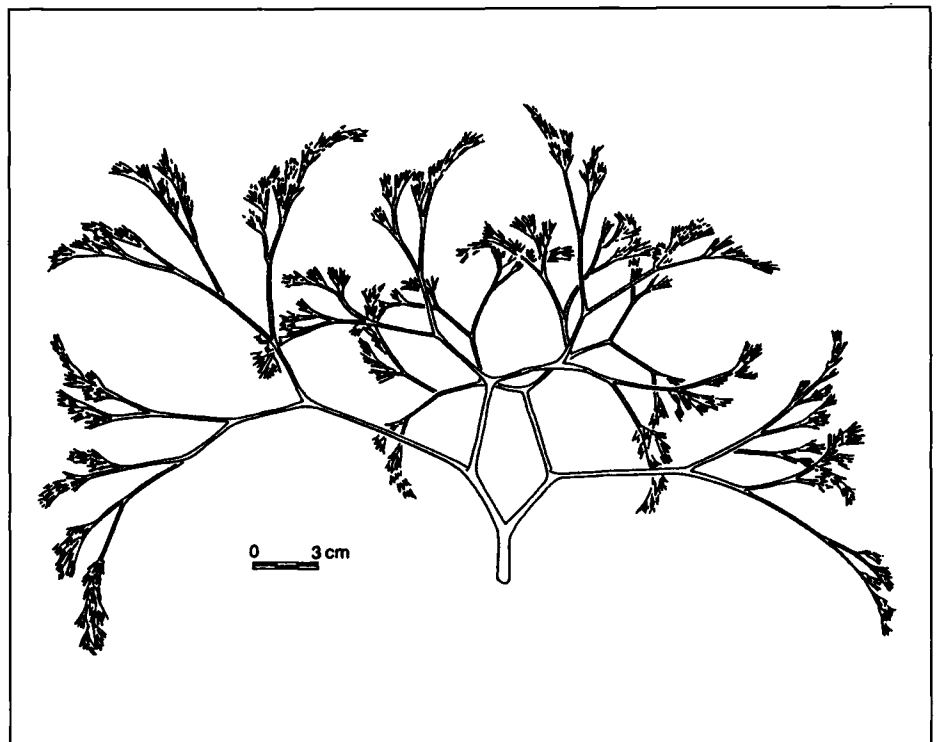


Fig. 3: Reconstructie van een fertiele tak van *M. zalesskya*. Fairon-Demaret en Scheckler, 1987.



Fig. 4: Steriele tak van *M. zalesskya*.  
Lengte tak 12 cm.

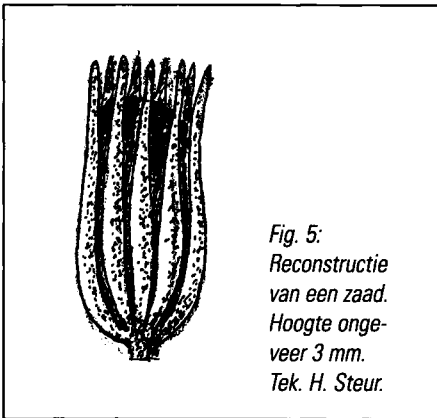


Fig. 5:  
Reconstructie  
van een zaad.  
Hoogte onge-  
veer 3 mm.  
Tek. H. Steur.

Fig. 6: Reconstructie van een cupula met één zaad.  
Fairon-Demaret en Scheckler, 1987.

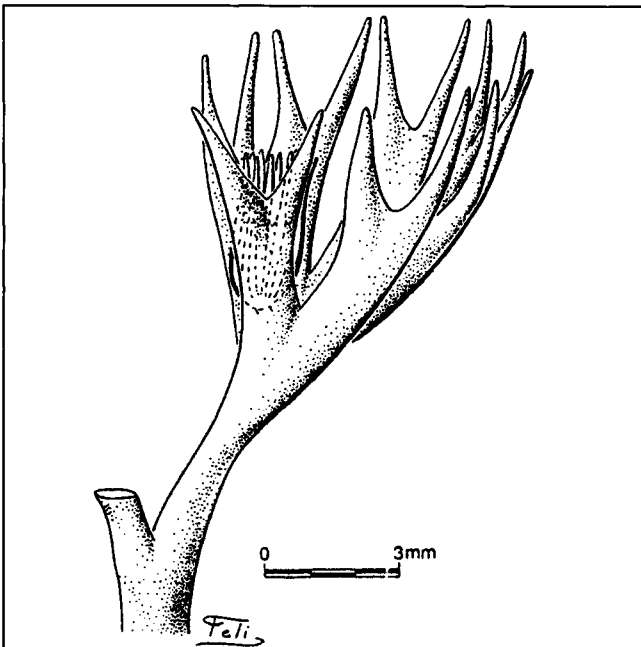
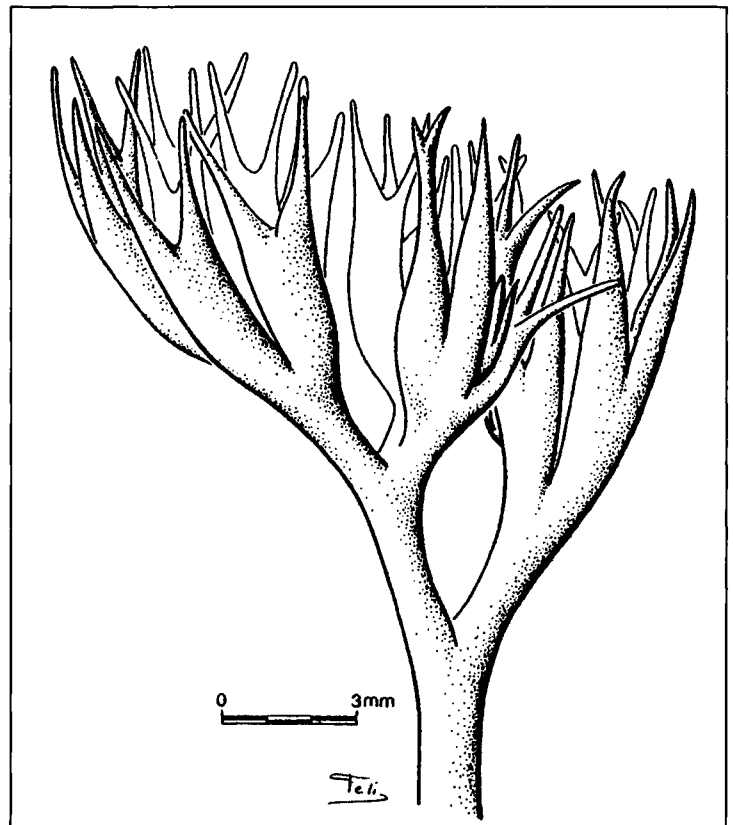


Fig. 7: Reconstructie  
van een cluster van  
drie cupula's.  
Fairon-Demaret en  
Scheckler, 1987.



met het nog niet bevrucht zijn. De zaden zijn meestal te onderscheiden doordat de punten van het omhulsel van het zaad smaller zijn en meer evenwijdig lopen dan de lobben van de cupula's. Zie fig. 9, 10 en 11. Volgens Fairon-Demaret en Scheckler vond bij *M. zalesskya* windbestuiving plaats. De vorm van de trossen cupula's is daar een aanwijzing voor.

### Evolutie van de zaadplanten

Om het ontstaan van de zaadplanten te kunnen begrijpen, is het nodig terug te gaan in de geschiedenis van de planten. De voortplanting van de vroegste hogere planten geschiedde door middel van vrije sporen. Omdat deze sporen onderling weinig of niet verschillen, spreekt men van isosporen. Uit de sporen groeiden gametofyten: kleine plantjes waarop zich mannelijke en vrouwelijke voortplantingsorganen ontwikkelden. De bevruchting vond plaats in een waterig milieu en uit de bevruchte eicel groeide de nieuwe sporendragende plant (de sporofyt). De recente varens, wolfsklauwen en paardestaarten behoren tot deze groep. Ook de mossen zijn sporenplanten met isosporen maar hierbij is de gametofyt de hoofdplant.

Al vrij snel in het Devoon ontwikkelden zich planten die twee soorten sporen hadden: grote of macrosporen en kleine of microsporen. Uit de grote sporen ontwikkelden zich (op de grond of aan

de plant) een gametofyt met alleen vrouwelijke voortplantingsorganen en uit de kleine sporen ontstond een zeer kleine gametofyt die mannelijke cellen produceerde. Men spreekt hier van heterosporie.

Algemeen wordt aangenomen dat de zaadplanten zich uit de groep van de heterospore planten hebben ontwikkeld.

Dit zou als volgt gegaan kunnen zijn. Er ontstonden soorten waarbij de macro-sporangia niet afvielen maar aan de plant bleven zitten. Daarin werden eicellen geproduceerd die bevrucht werden door microsporen die door de lucht getransporteerd werden. Uit de bevruchte eicel ontwikkelde zich, nog steeds aan de plant, een embryo. Toen om het macrosporangium heen nog een omhulsel ontstond, was het zaad 'geboren'.

*Moresnetia zalesskya* vertegenwoordigt een tamelijk vroeg stadium in deze ontwikkeling, hetgeen blijkt uit het feit dat de zaadhuid nog niet tot één afsluitend omhulsel is uitgegroeid. De microsporen van zaadplanten worden stuifmeel of pollen genoemd. Van *M. zalesskya* zijn de microsporangia niet bekend.

Momenteel zijn slechts twee zaadplanten bekend die nog iets ouder zijn dan *M. zalesskya*. Dat zijn *Elkinsia polymorpha* en *Archaeosperma arnoldii*, beide uit het Famennien van de

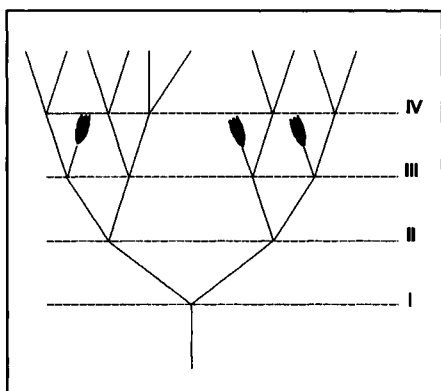


Fig. 8: Schematische voorstelling van de vertakkingen in een cupula met drie zaden. Tek. H.Steur.

Verenigde Staten. Bij allebei de planten zitten de zaden in cupula's die sterk lijken op die van *M. zalesskya*. De laatste tijd worden steeds meer vergelijkbare zaadplanten gevonden in iets jongere lagen.

In het Carboon ontwikkelden de naaktzadigen zich verder en vormden ze weldra een belangrijk deel van de flora (bijv. de zaadvarens). Vanaf het Perm spelen de zaadplanten een dominerende rol.

<sup>1</sup> In verband met de kwetsbaarheid van de vindplaatsen worden slechts globale plaatsaanduidingen gegeven.

## Dankwoord

Graag wil ik prof. dr. H. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Universiteit van Münster danken voor het kritisch doorlezen van het artikel. Ik dank dr. M. Fairon-Demaret van de Universiteit van Luik en het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen vriendelijk voor de toestemming om de reconstructies in de figuren 3, 6 en 7 over te nemen uit het Bulletin.

## Adres van de auteur

H. Steur  
Laan van Avegoor 15  
6955 BD Ellecom

## Literatuur

- Fairon-Demaret M. & S.E. Scheckler, 1987. Typification and redescription of *Moresnetia zalesskya* Stockmans, 1948, an early seed plant from the Upper Famennian of Belgium. Bull. Kon. Belg. Inst. Nat., Aardwet. 57: 183-199.
- Pettitt, J.M. & C.B. Beck, 1968. *Archaeosperma arnoldii* - a cupulate seed from the Upper Devonian of North America. Contr.



Fig. 9: Cupula's van *M. zalesskya*. De pijltjes wijzen zaden aan. Lengte tak 3,2 cm.

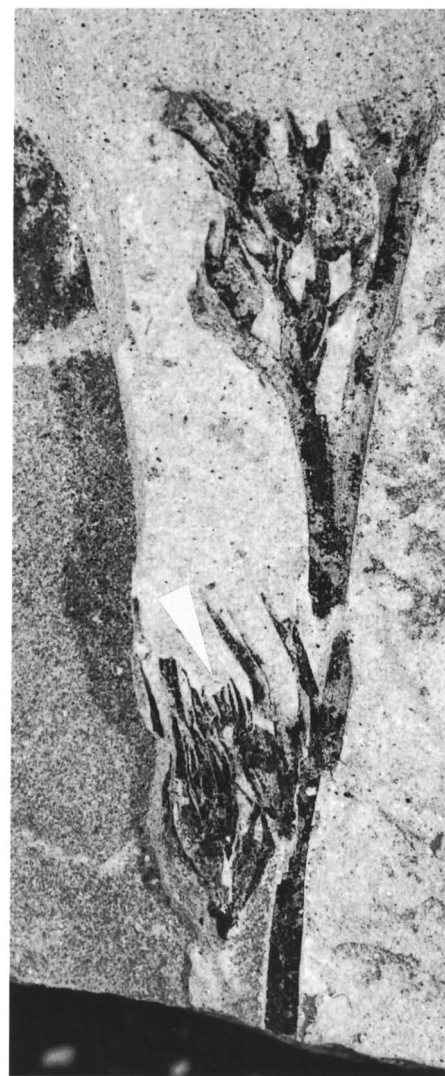


Fig. 10: Cupula's van *M. zalesskya*. Het pijltje wijst zaden aan. Lengte tak 3,3 cm.

- Mus. Paleont. Univers. Mich. 22: 139-154.
- Rothwell, G.W. & R. Serbet, 1992. Pollination Biology of *Elkinsia polymorpha*, Implications for the origin of Gymnosperms. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 147: 225-231.

- Stewart, W.N. & G.W. Rothwell, 1993. Paleobotany and the evolution of plants. University Press, Cambridge.

- Stockmans, F., 1946. Tour d'horizon paléobotanique en Belgique. Bull. mens. Naturalistes Belges: 82-87, Bruxelles.

- Stockmans, F., 1948. Végétaux du Dévonien Supérieur de la Belgique. Mem. Musée Roy. Hist. Nat. Belg. 110, 3-85, Bruxelles.

- Taylor, T.N. & E.L. Taylor, 1993. The biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, New Jersey.

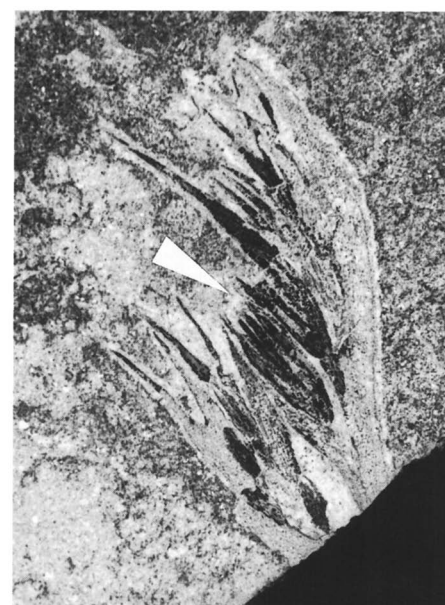


Fig. 11: Cupula's met twee zichtbare zaden. Hoogte fossiel 1,5 cm.

De foto's zijn van de auteur. De cupula's zijn met gepolariseerd licht gefotografeerd terwijl ze ondergedompeld

waren in alcohol.