

# 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 dompelen 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-Devon) 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.

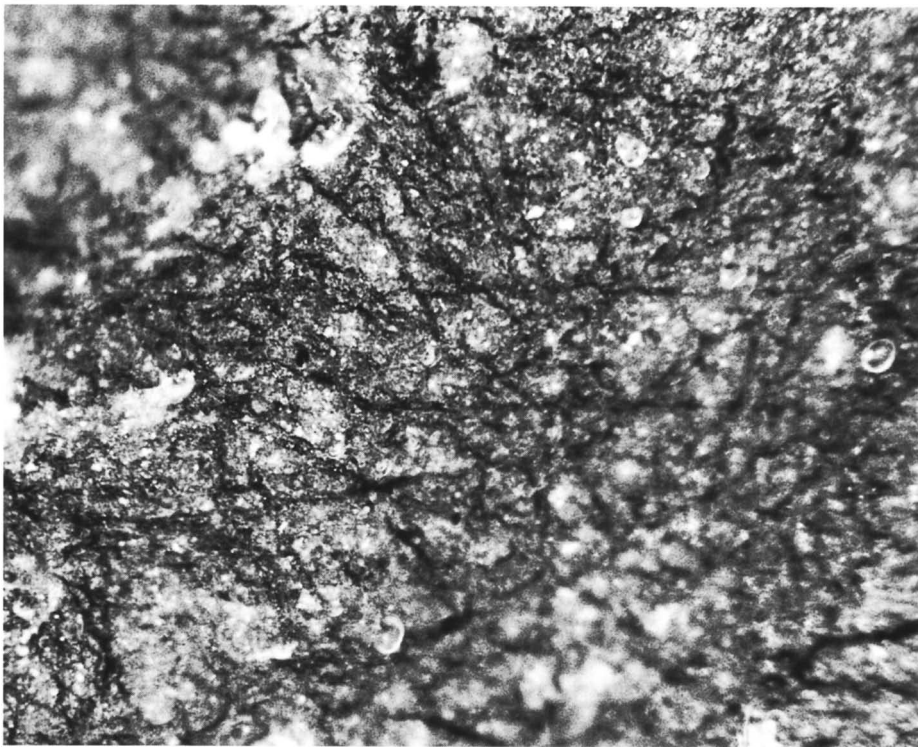
Andere planten zijn ook nog te vinden, zoals *Prototaxites*, *Zosterophyllum* sp. en *Dawsonites* sp.

Aan de basis van de grijsgroene zandsteenlagen liggen conglomeraten. 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. pseudovascularia* 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.

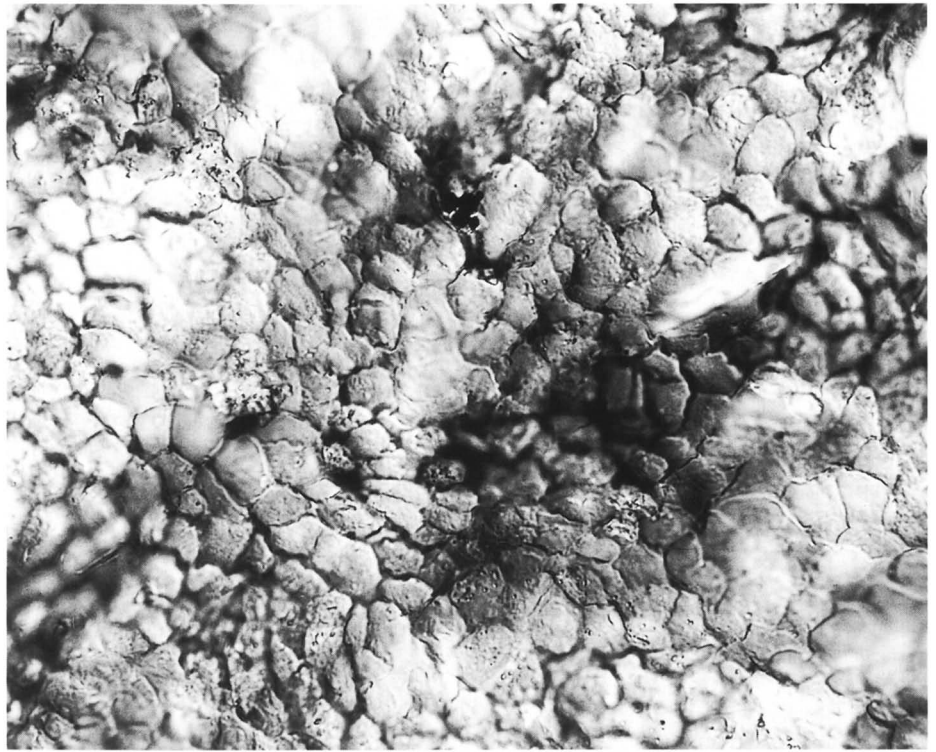
Wij troffen de matjes alleen aan in de zwarte plakaten, hetgeen wijst op het bij elkaar horen van plakkaatjes en matjes. Van *Nematothallus*-fossielen met dradenweefsel konden in het algemeen drie of vier maal 'filmpulls' met matjes gemaakt worden. Daarna was het aantal draadjes te verwaarlozen.

#### ***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.

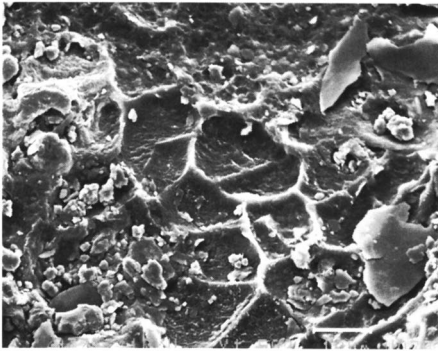
Het Laboratorium voor Paleobotanie en Palynologie te Utrecht heeft op zijn verzoek een aantal stukjes steen uit de Capel Horeb-groeve opgelost in fluorwaterstof (HF). Dit is een buitengewoon agressieve stof, die alleen in laboratoriumomstandigheden gebruikt dient te worden en die de eigenschap heeft 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-



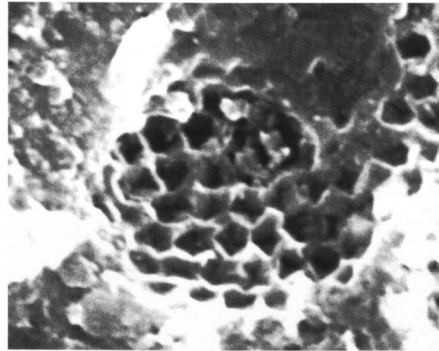
Afb. 5 Cuticula van *N. pseudovascularosa* van afb. 2. Breedte van het beeld 210  $\mu\text{m}$ . Foto H. Kerp.



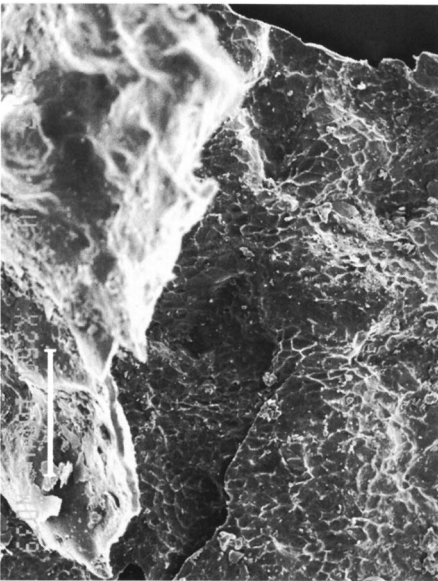
Afb. 6. Cuticula van *N. pseudovascularosa* van afb. 2. Breedte van het beeld 50  $\mu\text{m}$ . Foto H. Kerp.



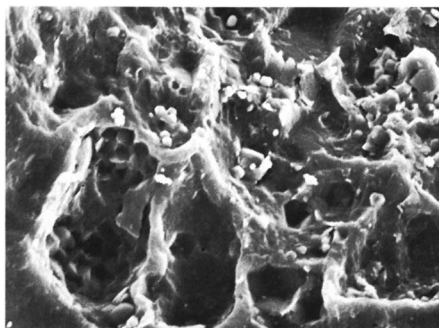
Afb. 7. SEM-opname van *N. pseudovascuosa* van Auchensail. Maatstreep = 10 µm. Foto A. Marks.



Afb. 10. Cluster gaatjes bij sterke vergroting. Doorsnede van één gaatje is ongeveer 1 µm. SEM-opname. Foto A. Marks.



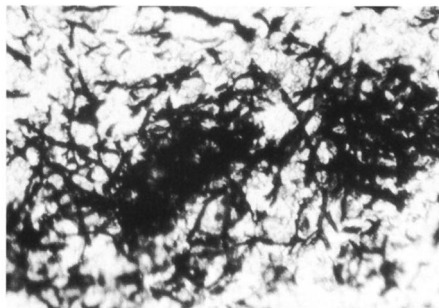
Afb. 8. SEM-opname van een dubbelgevouwen cuticula van *N. pseudovascuosa* van Auchensail. Maatstreep = 100 µm. Foto A. Marks.



Afb. 11. Cuticula van Auchensail met clusters gaatjes. SEM-opname. Breedte van het beeld 45 µm. SEM-opname. Foto A. Marks.



Afb. 9. Clusters gaatjes in cuticula van *N. pseudovascuosa* van Auchensail. Foto A. Marks. Maatstreep = 10 µm. SEM-opname. Foto A. Marks.



Afb. 12. Dradenmatje van *Nematothallus* sp. van Freshwater East. Breedte van het beeld 200 µm. Foto H. Hass.



Afb. 13. Dradenmatje van *Nematothallus* sp. van Freshwater East. Breedte van het beeld 200 µm. 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.

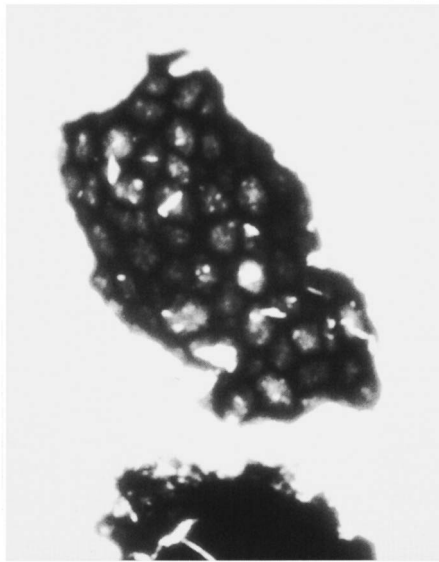
## Het onderzoek van Strother

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.

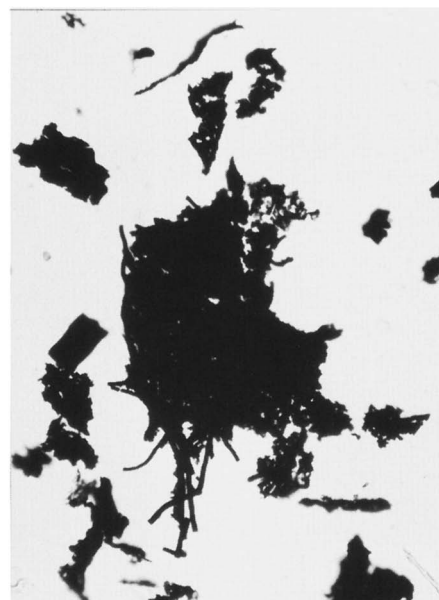
Hij is er wel van overtuigd dat de niet-gestructureerde (amorphe) verkoolde plakkaatjes iets te maken hebben met de onderliggende matjes, maar wat het verband is, is onduidelijk. De vorm van de matjes komt nooit precies overeen met de zwarte koolachtige massa of de cuticula. In verreweg de meeste gevallen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

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.

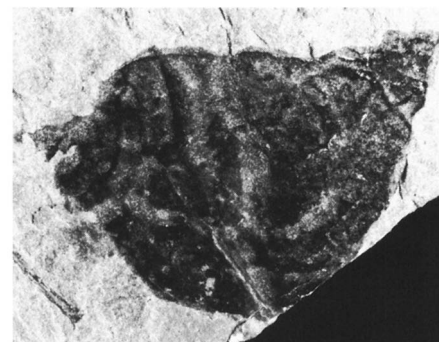
Bij het opnieuw onderzoeken van de preparaten van Lang vond Strother ook vele exemplaren waarvan de matjes uit buisjes van één type bestonden.



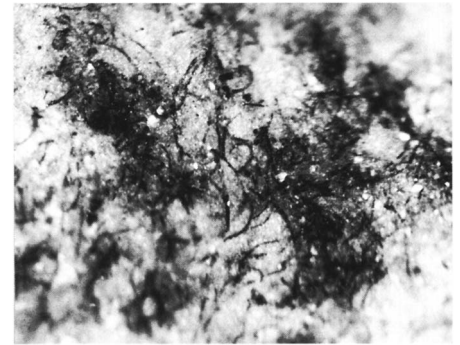
Afb. 14. Stukje cuticula van *N. pseudovasculariosa* uit steen van de groeve in Capel Horeb. Grootste lengte 100  $\mu\text{m}$ . Onderaan is nog een stukje cuticula zonder cellen te zien. Foto H. Hass.



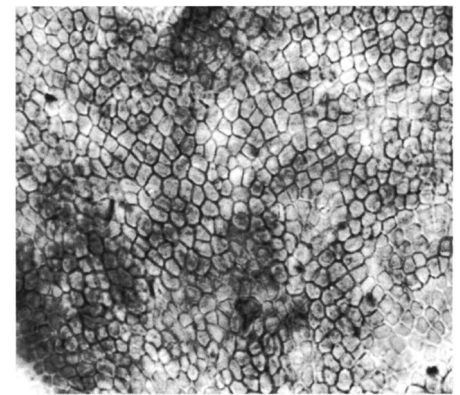
Afb. 15. Cuticula met draadjes uit steen van Capel Horeb. Hoogte 350  $\mu\text{m}$ . Foto H. Hass.



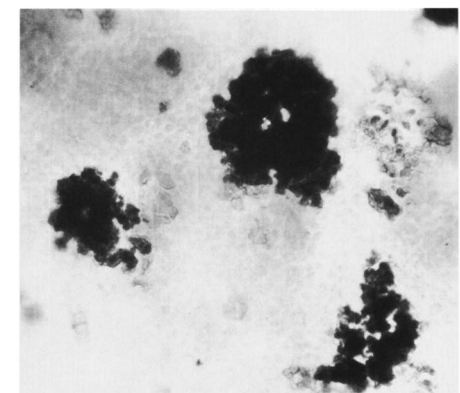
Afb. 16. Groot exemplaar van *Nematohallus* uit de Brecon Beacons. Grootste doorsnede 5 cm. Foto H. Kerp.



Afb. 17. Dradenmatje uit het exemplaar van afb. 18. Breedte van het beeld 250  $\mu\text{m}$ . Foto H. Kerp. Het fossiel is ondergedompeld in alcohol.



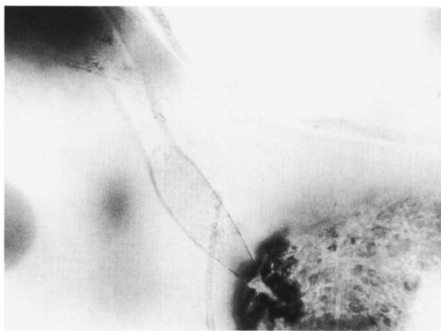
Afb. 18. Paraplectenchym van het korstmoss *Leptogium tenuissimum* uit Noord-Zweden. Gemiddelde celddoorsnede 8  $\mu\text{m}$ . Coll. en foto M. Krings.



Afb. 19. Parasietreacties in het paraplectenchym van *L. rivulare* uit Estland. Doorsnede grootste donkere plek 100  $\mu\text{m}$ . 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 thalussdelen 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 vertering 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

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

The discovery of well-preserved cuticles of the enigmatic landplant *Nematothallus* 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 *Nematothallus* 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.

*Nematothallus* 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.

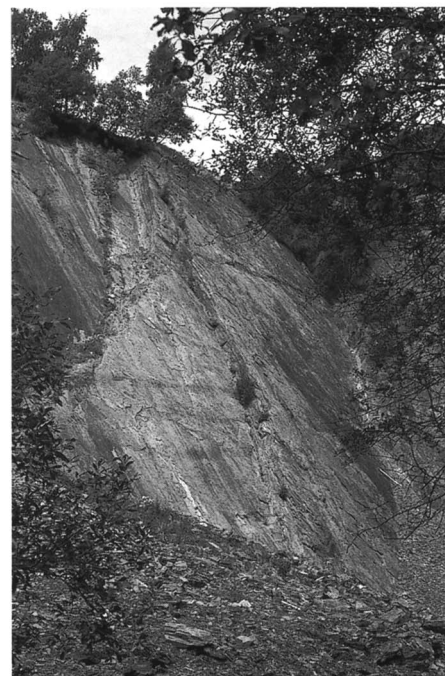
## Adres van de auteurs

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 *Nematothallus*: 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 *Nematothallus* from the Silurian Bloomsburg Formation of Pennsylvania. *J.Paleont.* 62 (6), 967-982.
- Strother, P.K., 1993. Clarification of the genus *Nematothallus* 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.