



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 ^{12}C en ^{13}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.

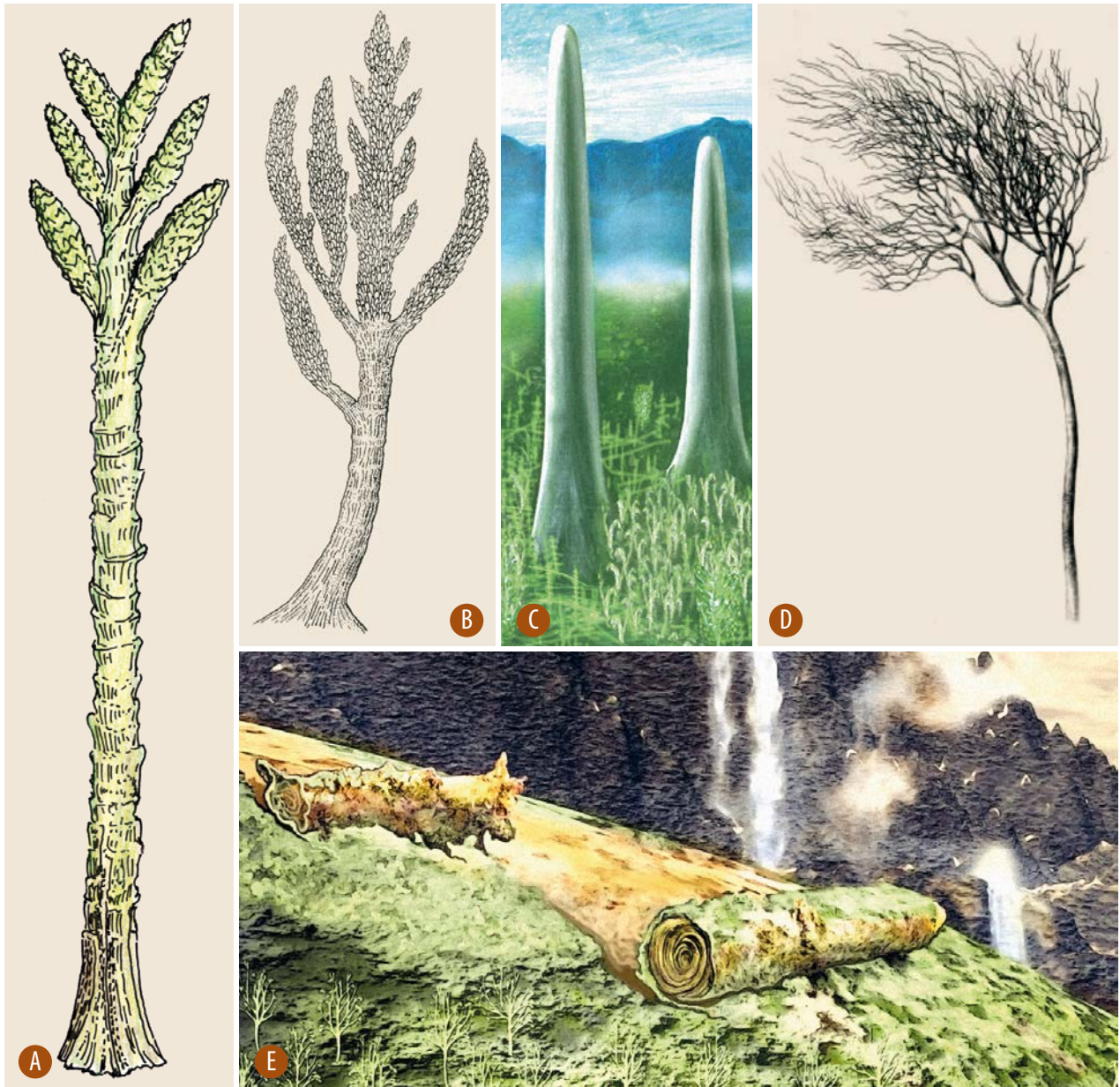


AFBEELDING 2. | Peel van een stam van *Prototaxites*. Onder-Devoon van Dalhousie, New Brunswick, Canada. Let op de interessante onregelmatigheden links onder. Diameter 18 cm. Foto en peel: Hans Kerp. (Een peel is een afdruk van een gepolijst oppervlak op cellulose-acetaat folie).

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 maten 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 maten 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.

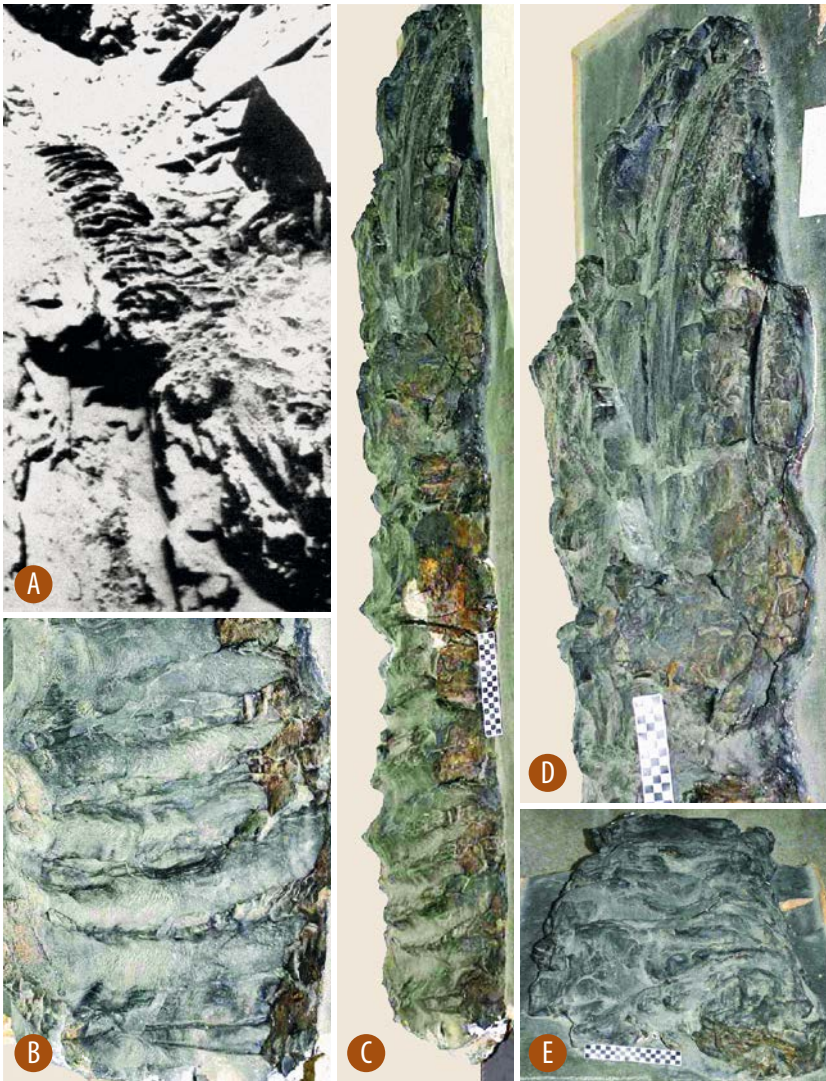
De door hen beschreven stam is een compleet fossiel van *Prototaxites loganii* uit het Midden-Devoon (ca. 386 miljoen jaar), dat tegen het einde van de 19e eeuw gevonden is in een kleine groeve in de staat New York (Afb. 4 en 5). De stam ligt onder naam Schunemunk Tree in het New York State

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 μm) 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 μm . 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 μm , terwijl die van algen juist kleiner dan 10 μm 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) aantoonde dat het om een heterotroof organisme ging. Er bleven echter toch een aantal twijfelpunten 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 onderzocht door het model dat Retallack & Landing (2014) schetsen. De fotosynthese zorgt voor de bijvoeding van de zwamcomponent en een groter oppervlak levert voordeel bij het opvangen van licht. Erg overtuigend dus. Nu maar afwachten of de korstmushypothese bevestigd wordt door andere onderzoekingen.

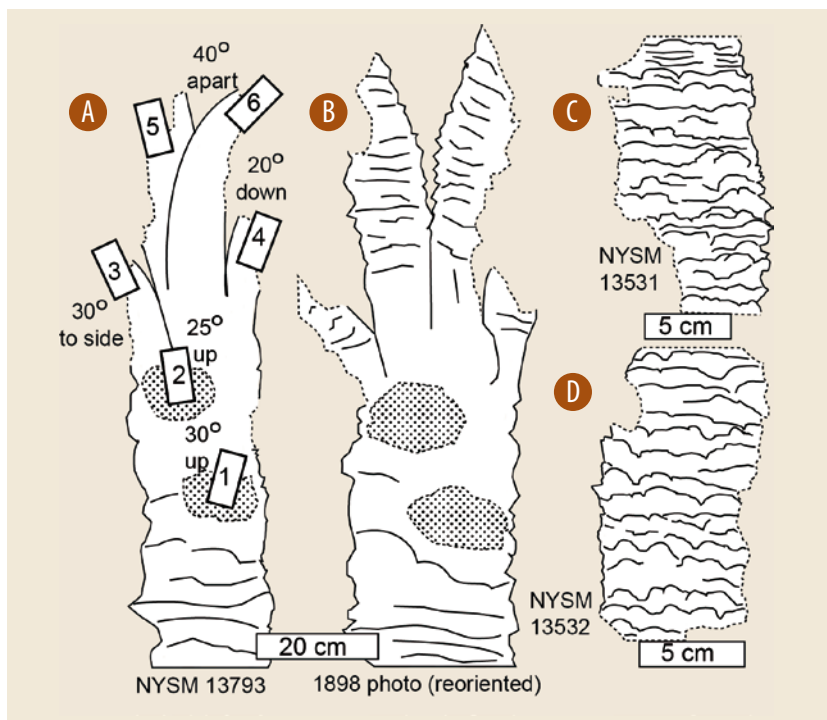
Leuk, zo'n superraadsel!

Dankwoord

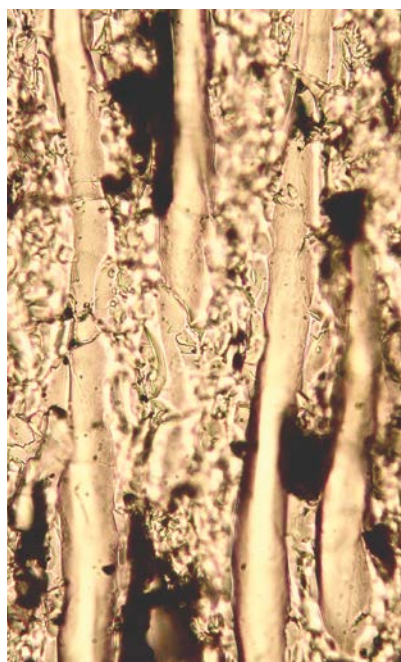
Ik wil Prof. Dr. Hans Kerp van de Forschungsstelle für Paläobotanik te Münster hartelijk danken voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel, en voor Afbeelding 2.

Verder dank ik het blad *Mycologia* voor de toestemming voor het gebruik 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.

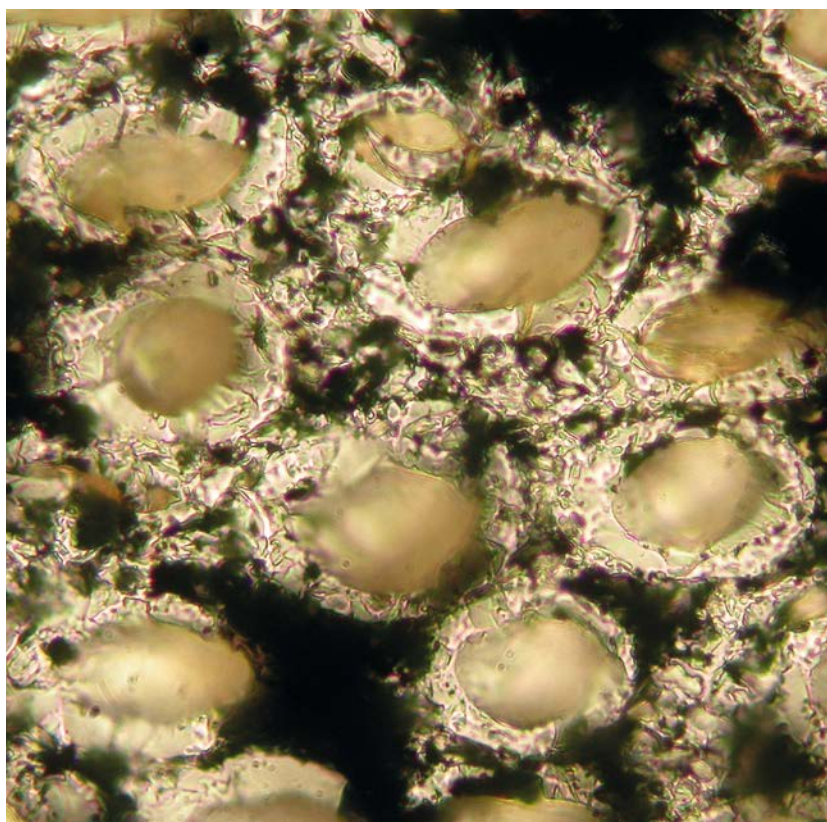
De Afbeeldingen 3, 4, 5, 8, 9 en 10 zijn met toestemming van de *Mycological Society of America* overgenomen uit Retallack & Landing (2014). Afbeelding 2 is van Hans Kerp, de Afbeeldingen 6 en 7 zijn van Hans Steur.



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*.

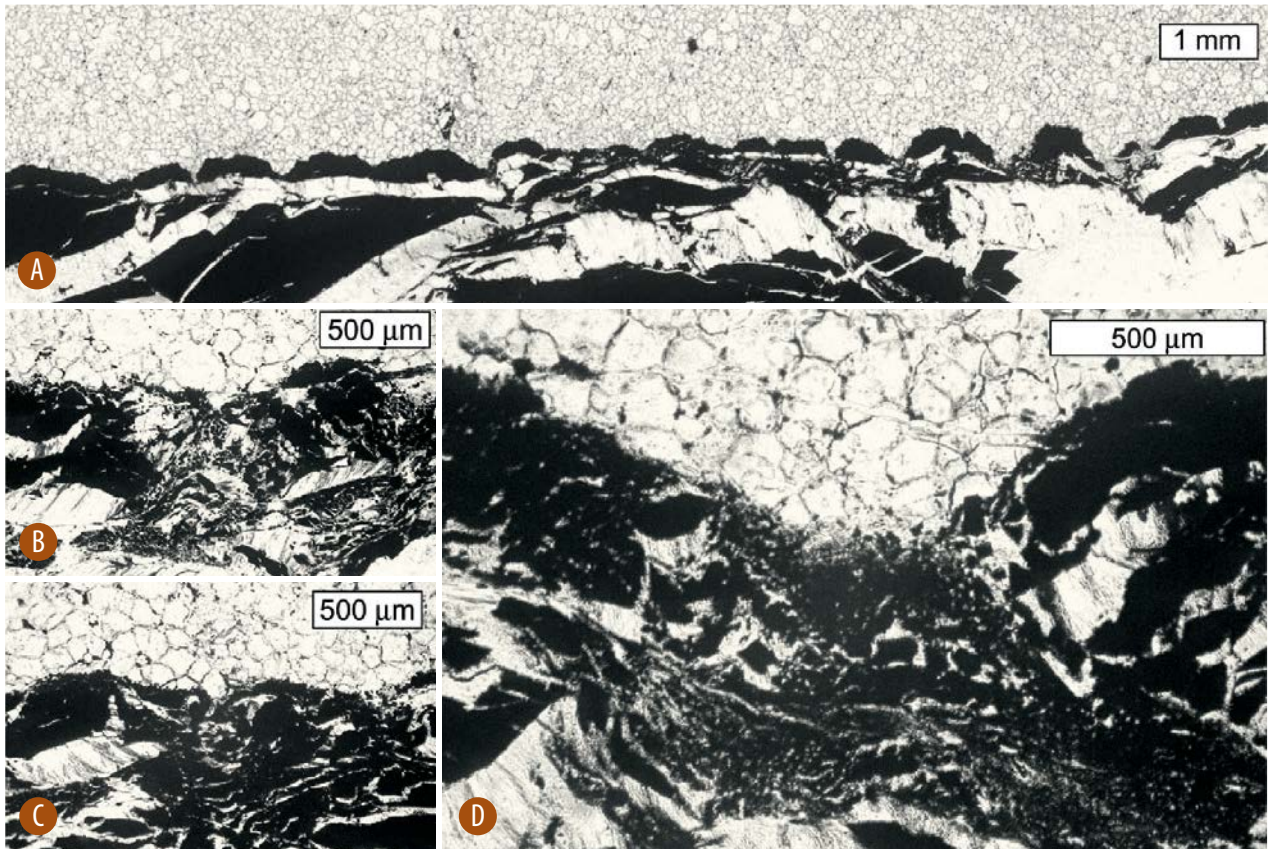


AFBEELDING 6. | Microfoto van een peil met een lengtedoorsnede van Prototaxites van Lac de la Gilleppe, België. Er zijn dikke hyphen (diameter rond 30 µm) en dunne, zeer kronkelige hyphen (diameter rond 2 - 5 µm).

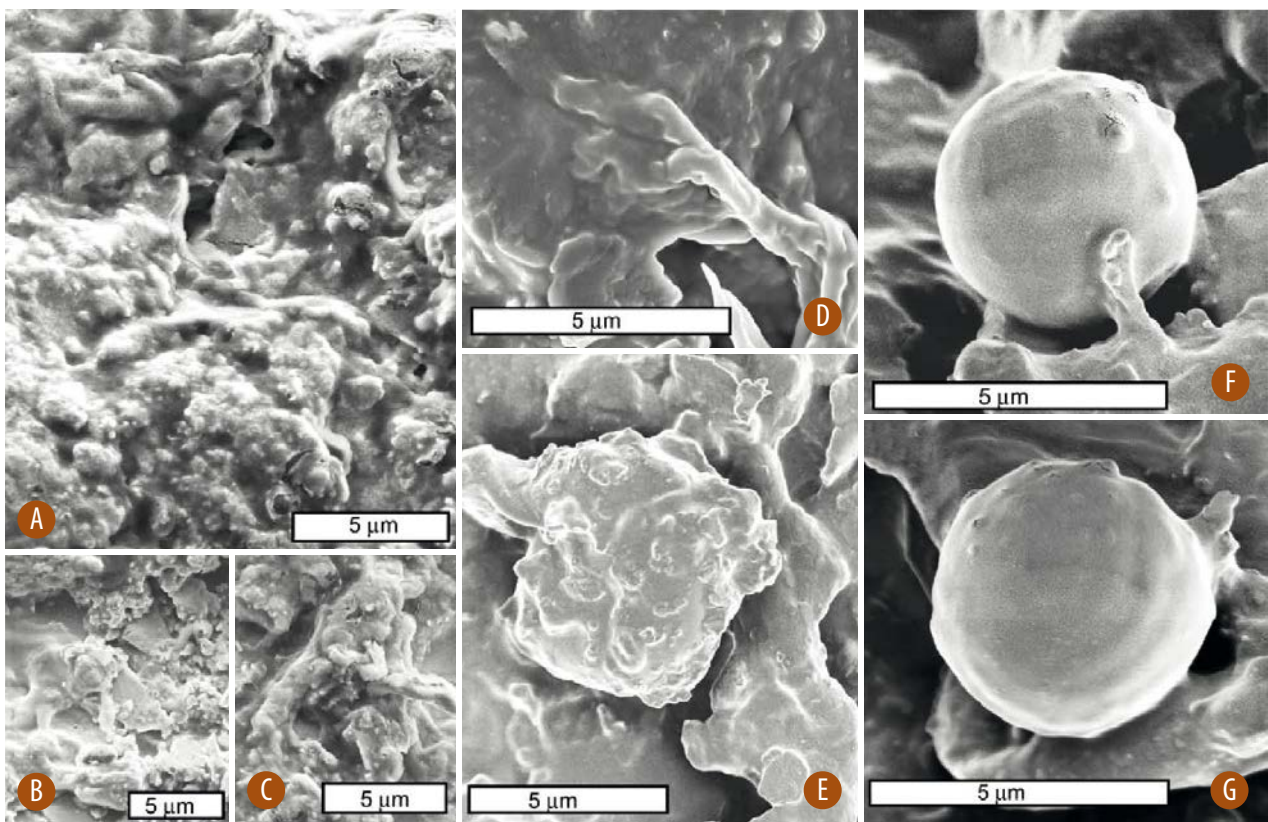


AFBEELDING 7. | Dwarsdoorsnede in dezelfde peil. De grote gaten zijn de dikke hyphen. De dunne hyphen zitten vooral geconcentreerd rond de dikke.

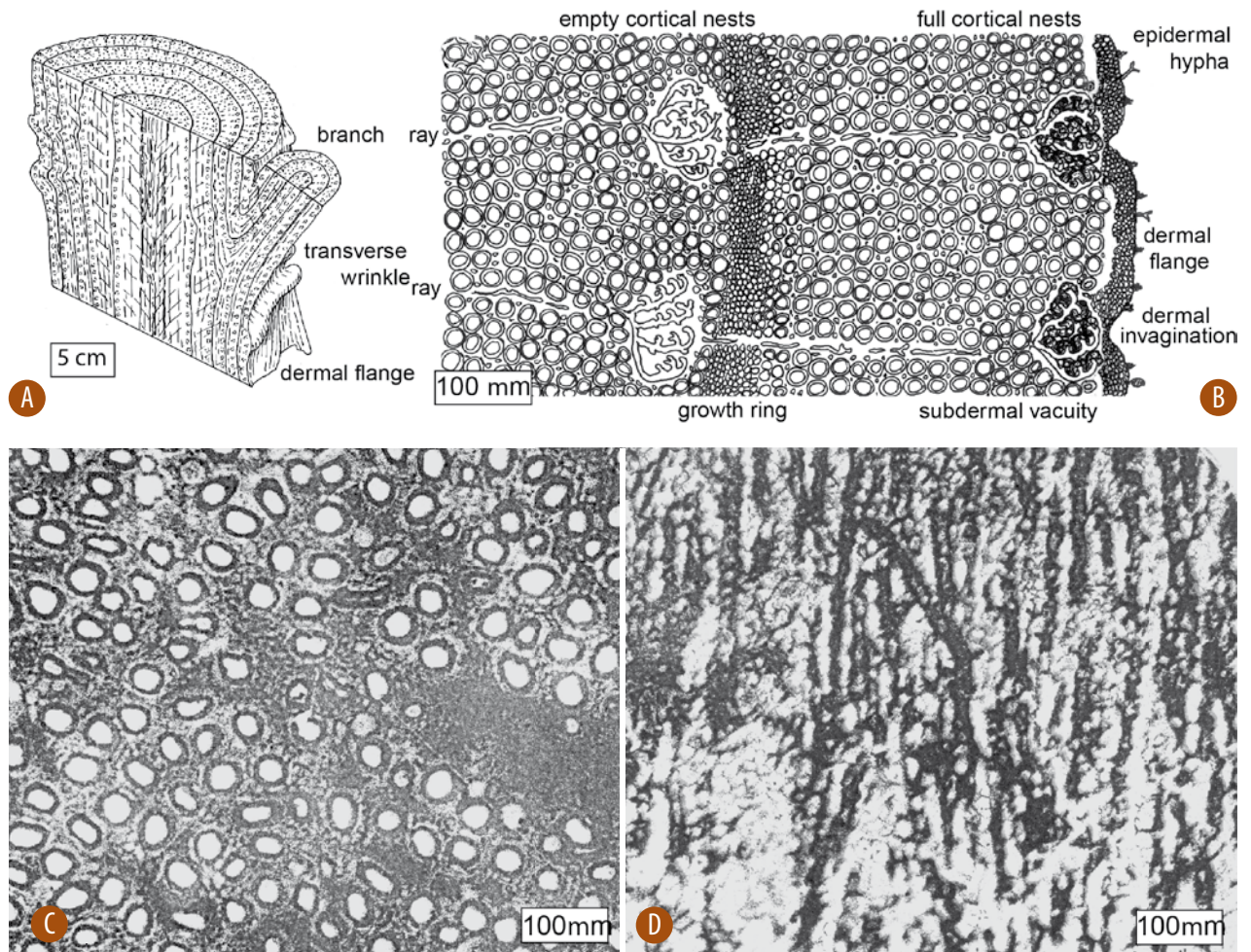




AFBEELDING 8. | Slijplaatjes van de kolige buitenlaag van de stam. A. Geribbelde buitenkant met daaronder een lang-gerekte holte, die hier en daar onderbroken is bij instulpingen tussen twee ribbels. B, C en D. Nesten van hyphen met daarin slecht geconserveerde bolletjes. Deze zijn beter te zien in Afbeelding 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 Unterdevonfloren 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.

