

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.

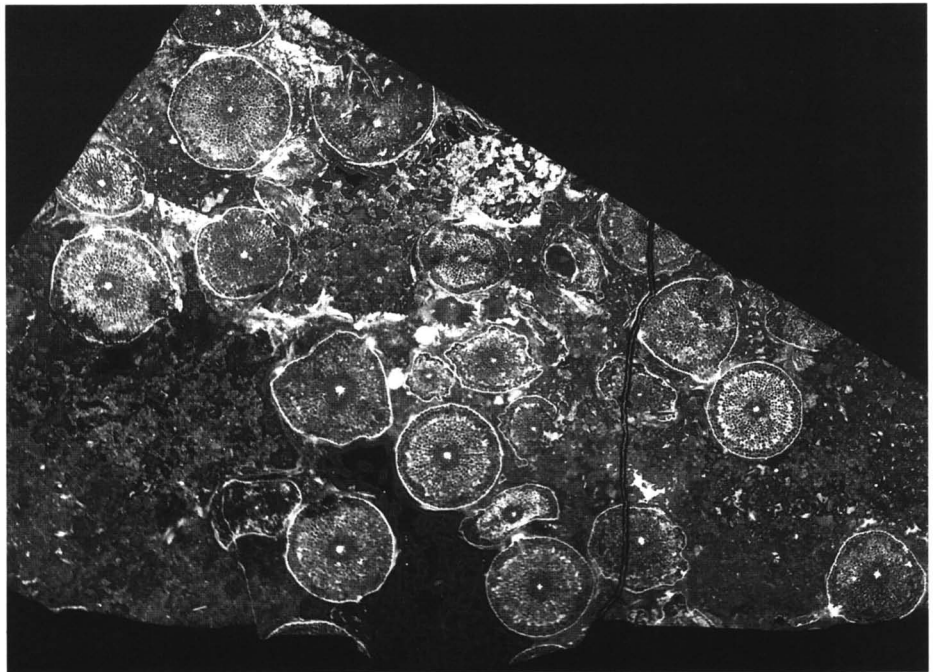


Fig.2. Een 'fotogram' van een preparaat met *Rhynia gwynne-vaughanii*. Het slijpplaatje is als negatief gebruikt. Breedte: 12 mm.

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

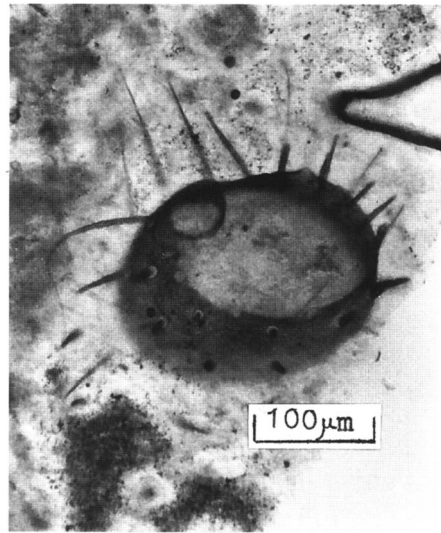


Fig. 3. Deel van een pootvormig aanhangsel van een diertje, waarschijnlijk een mijt.

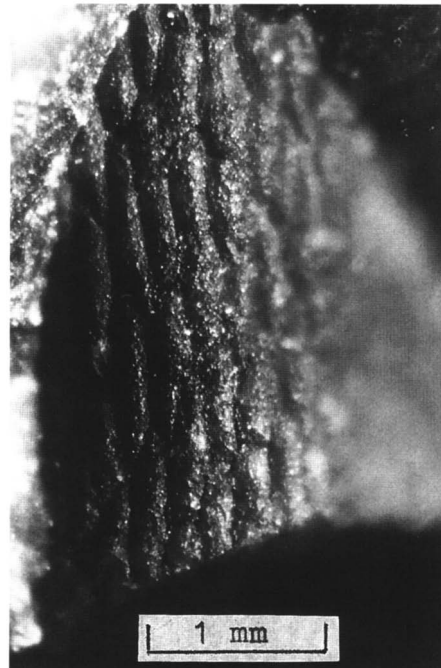


Fig. 4. Opperhuidcellen van een stengel van Rhynia, zichtbaar geworden door een breuk in de chert.

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-

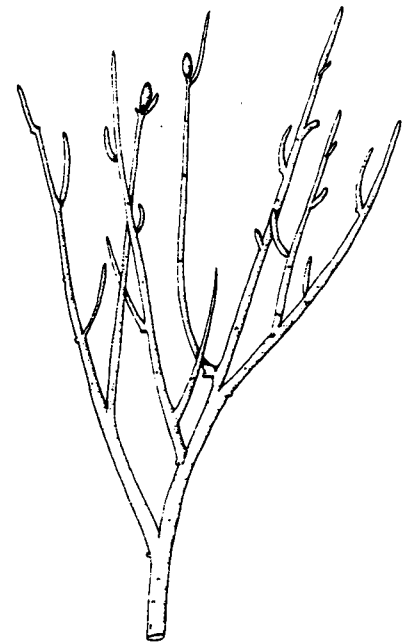


Fig. 5. Reconstructie van Rhynia gwynne-vaughanii door D.S. Edwards (1980). Hoogte: 20 cm.

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:

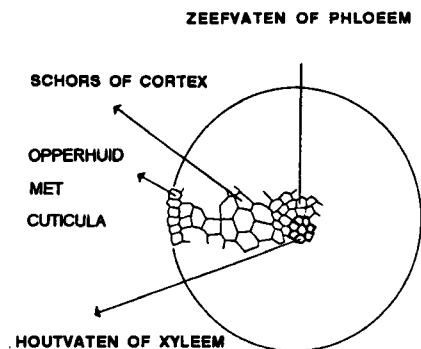


Fig.8. Schematische stengeldoorsnede van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

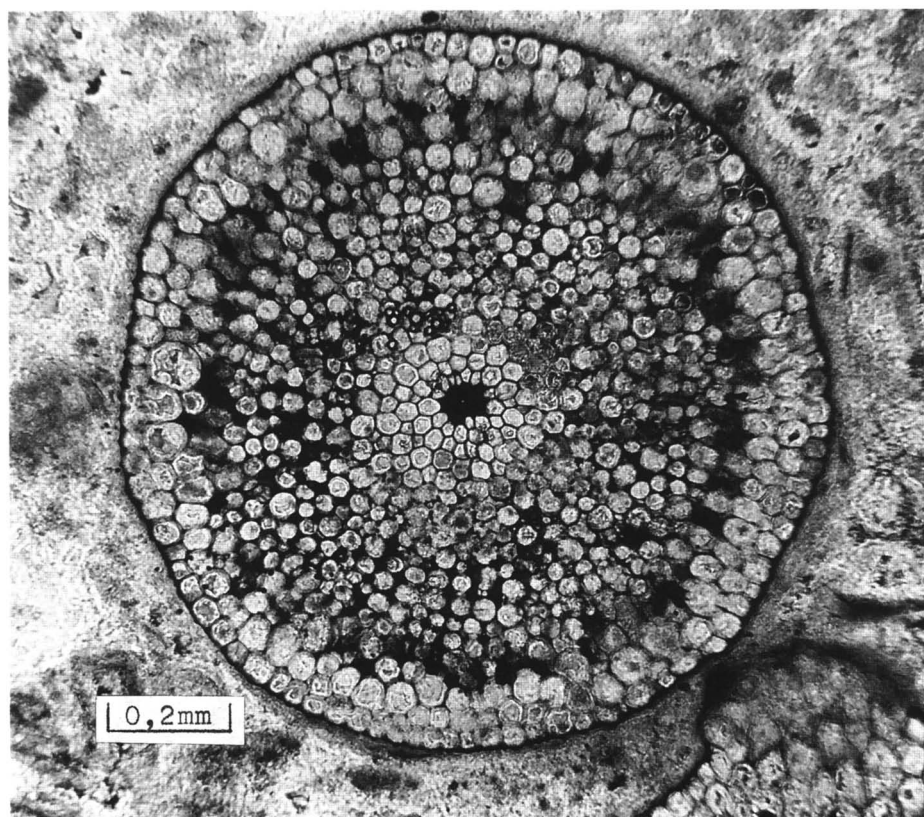


Fig.7. Stengeldoorsnede van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

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.

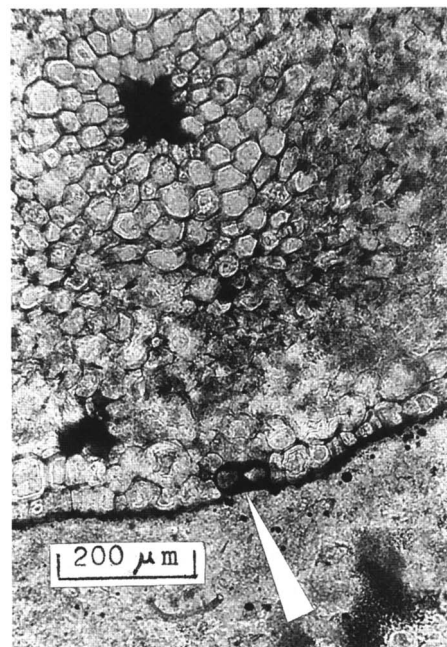


Fig.9. Huidmondje van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

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-organen 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-

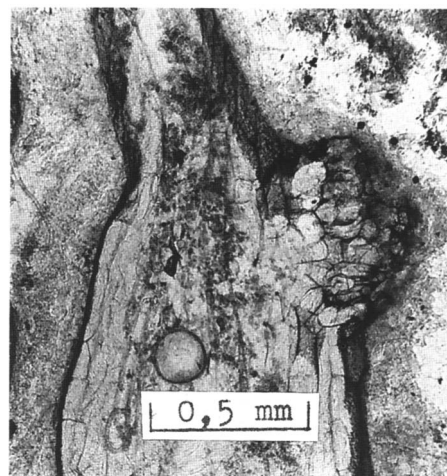


Fig.6. Knobbeltje op de stengel van *Rhynia gwynne-vaughanii*.

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-vaugh-*



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

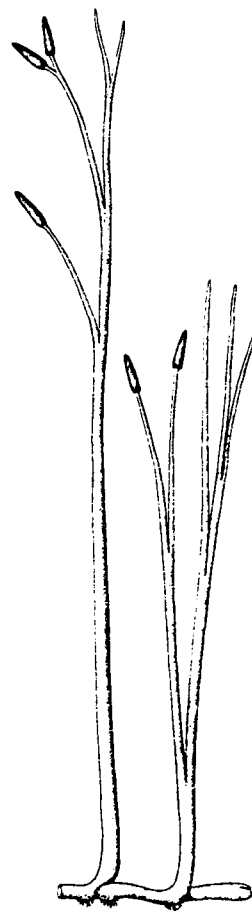


Fig.11. Reconstructie van '*Rhynia major*' door Kidston en Lang (1918). Hoogte van de plant: 50 cm.

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

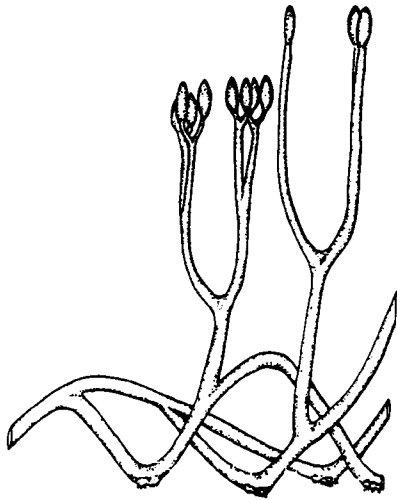


Fig.12. Reconstructie van *Aglaophyton major* door D.S.Edwards (1986). Hoogte van de plant: 18 cm.

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

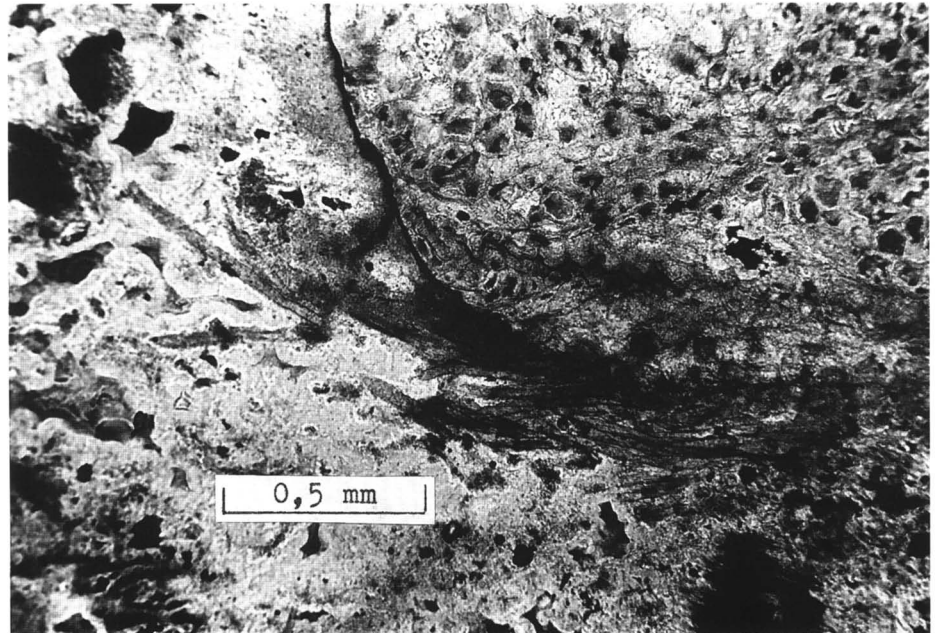


Fig.13. Deel van het knolvormig rhizoom van *Horneophyton lignieri* met rhizoïden ('wortelharen').



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-

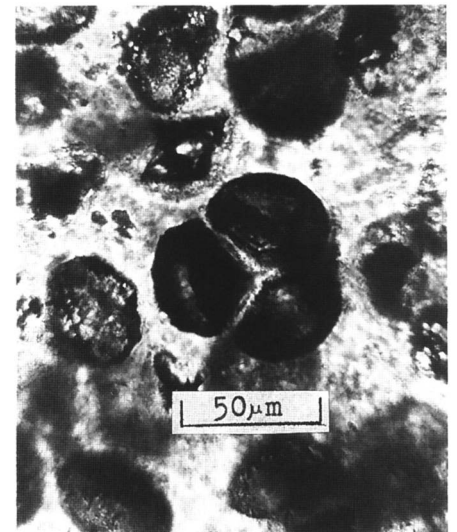


Fig.15. Sporentetrade van *Horneophyton lignieri*.

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-

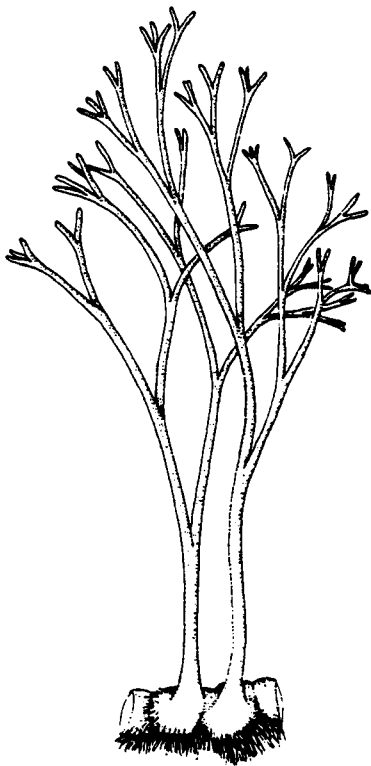


Fig. 16. Reconstructie van *Horneophyton lignieri* (naar Eggert 1974). Hoogte: 20 cm.



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-

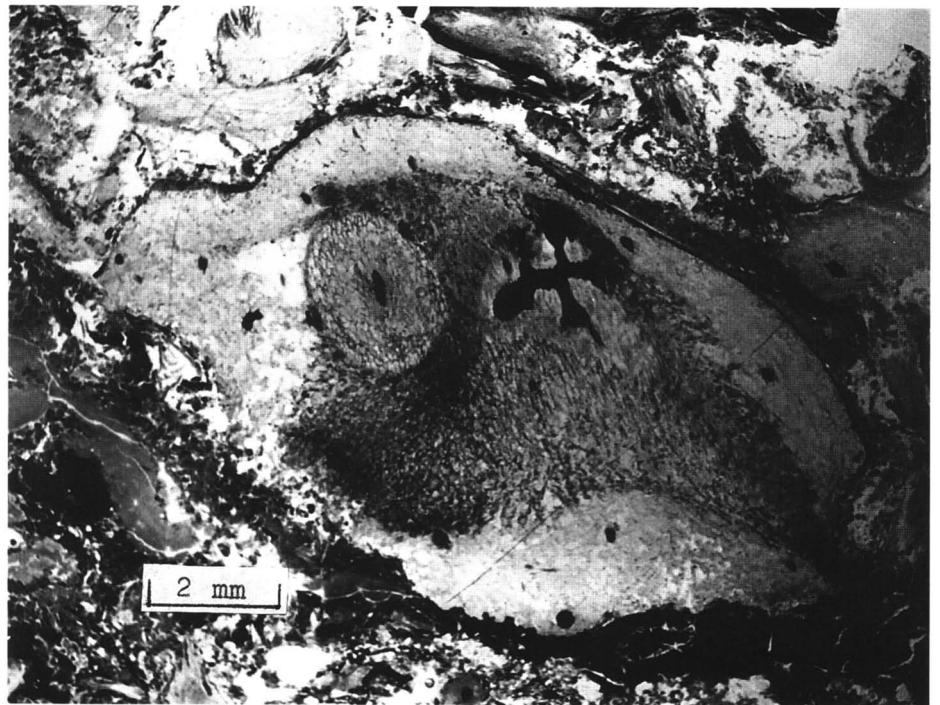


Fig. 17. Stengeldoorsnede van *Asteroxylon mackiei*. Let op de stervormige vaatbundel. De zwarte stippen zijn doorsneden van houtvaten naar de blaadjes. Het ronde stengeltje is een rhizoom dat door de grote stengel heengroeit.



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 sporophyt.

Gametophyten; speculaties

Alle hiervoor beschreven hogere planten zijn sporophyten. In twee stukken Rhynie Chert hebben Prof.W. Remy en H. Hass van de Universiteit van Münster talrijke exemplaren van diverse gametophyten 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 gametophyten zelfs gekoppeld worden aan de voorkomende sporophyten. Dit betekent dat de sporophyten en de gametophyten uit het Vroeg-Devoon gelijkwaardige, ongeveer even grote, planten waren. Bij de mossen is echter de gametofyt het belangrijkste en bij de varens en de andere hogere planten de sporofyt. 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 haarmosl!). 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-mossen nog niet is opgetreden, verklaart vele eigenaardigheden bij de planten van de Rhynie

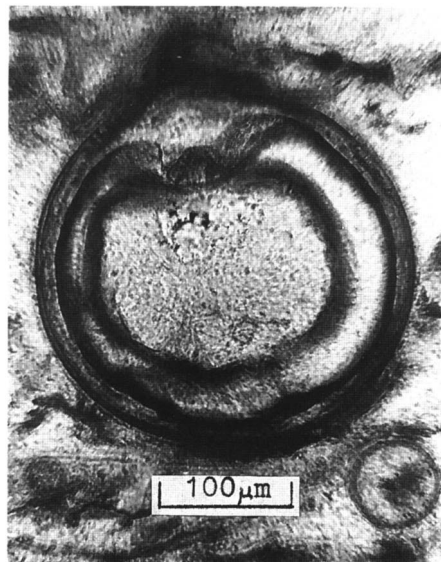


Fig.22. Rustspore van de schimmel *Palaeomyces gordonii*. De dubbele wand is één van de kenmerken.

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

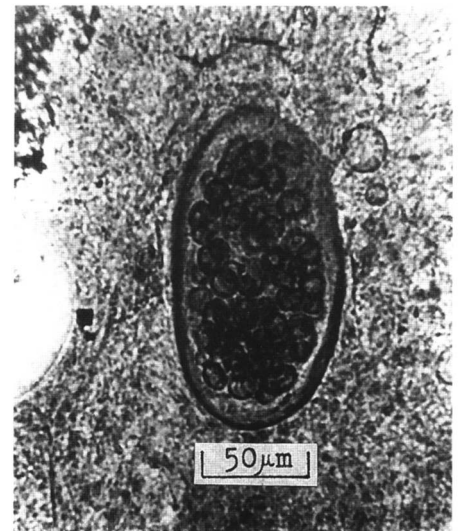


Fig.23. Grote schimmelspore gevuld met kleine schimmelsporen.



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

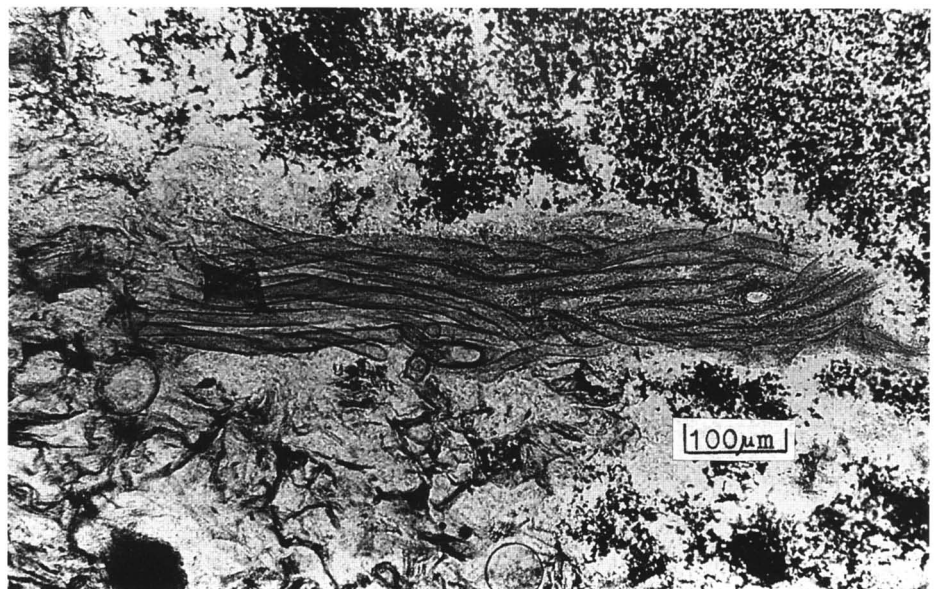


Fig.24. In elkaar gevlochten bundel schimmeldraden van *Palaeomyces* sp.

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 rivierstelsel 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 IJterbeck-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