

HANS STEUR

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

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 (Afb. 1), een Amerikaans paleo-botanicus, 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 verkiezelde 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 10 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 krimpscheuren.
Diameter van het
stuk rechtsboven is
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.

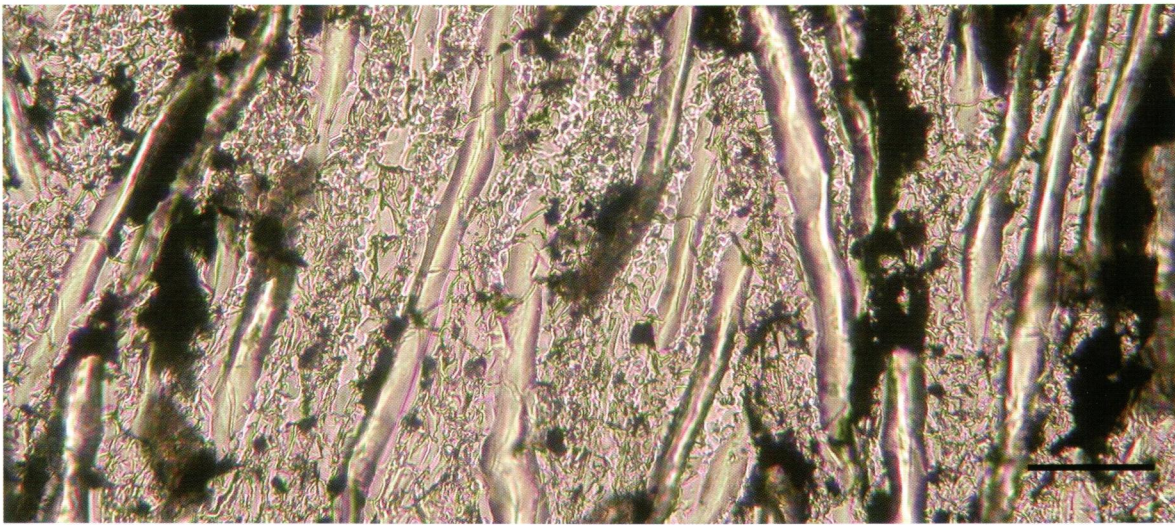


Afbeelding 7. Stukje platgedrukte *Prototaxites* van groeve Wilwerath, Duitsland. Lengte 12 cm.

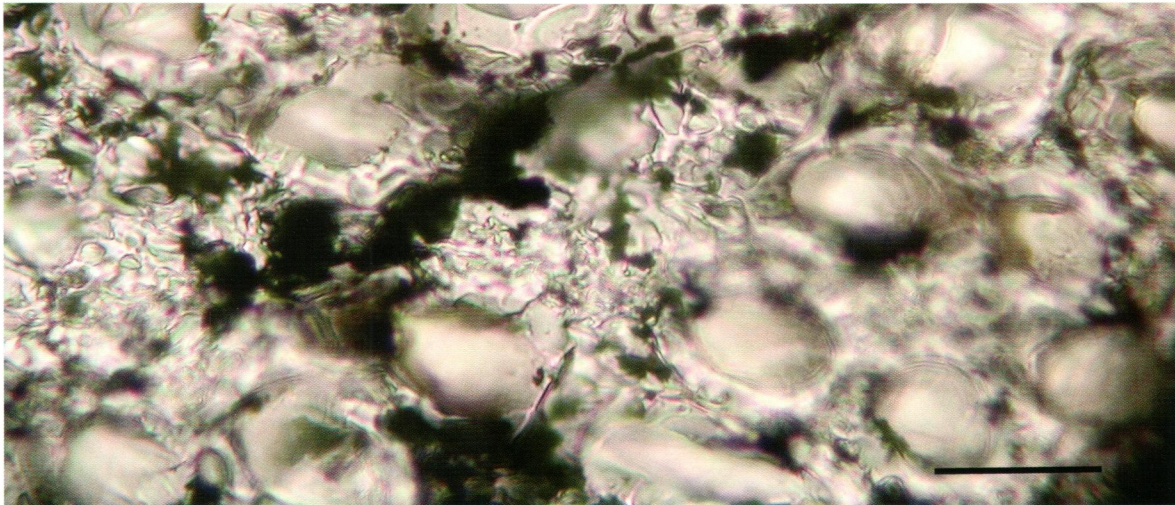
ten als *Zosterophyllum* en *Pachytheca* en vallen op door hun breedte. Ze doen ook in dit geval denken aan fossiel hout, maar de ringvormige structuren zijn niet te zien. De stammen zijn klaarblijkelijk bij transport door de rivieren in kleine delen uiteen gevallen. De afmetingen variëren van millimeterformaat 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. Maatstreek is 50 μm .



Afbeelding 9.
Dwarsdoorsnede in dezelfde peel. De grote gaten zijn de skelethyfen. De bindhyfen zitten vooral geconcentreerd rond de skelethyfen. Maatstreek is 40 μm .

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 μm en dunne met een diameter van 2 – 6 μm .

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 μm), 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 μm 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 μm), 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 μm tegen 5 – 10 μm bij de recente paddenstoelen. Bindhyfen daarentegen zijn zowel fossiel als recent van dezelfde orde: rond 3 μm . 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.

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

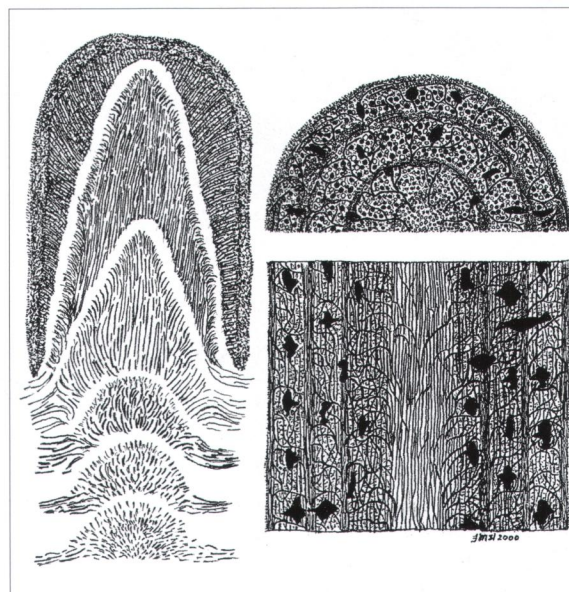


De zwammen kunnen in vele groepen verdeeld worden. Hiervan zijn er twee het bekendst: de Ascomyceten of **zakjeszwammen** en de Basidiomyceten of **steeltjeszwammen**. Bij de eerste ontstaan de seksuele sporen in langgerekte zakvormige cellen, bij de tweede worden ze gevormd aan de top van kleine steeltjes 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 bui-



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.

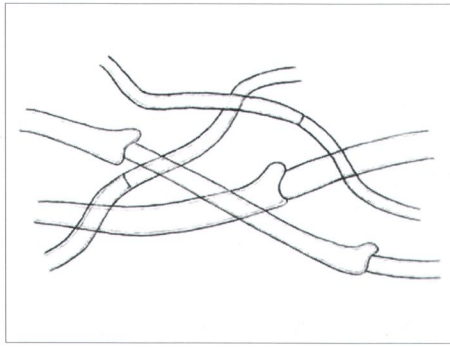
Rechtsonder: de doorsnede van een stam van opzij gezien. De zwarte vlekken zijn de 'coltricioide clusters' waar de generatieve hyfen zich zeer sterk vertakken.

Rechtsboven: een halve dwarsdoorsnede van de stam waarin de groeizones met de ringen te zien zijn.

tenkant 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 weefsellaag 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) kan dit proces verduidelijken.

Afbeelding 14.
Generatieve hyfen
van een recente
paddestoel met lit-
tekens van gespen.



Afbeelding 15.
Littoken van een gesp
in een preparaat
van *Prototaxites*. Uit
Hueber (2001).

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 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* versteend 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 cauloid 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.

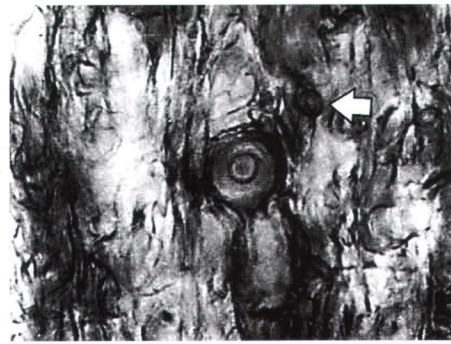
Onze landgenoot Jonker beschrijft in 1979 ook aan stammen vastgehechte bladeren, maar daarvan is aangetoond dat het om schijnfossielen ging, nl. om sedimentlaagjes. Samenvattend kan gezegd worden dat er geen overtuigende bewijzen zijn dat er bladachtige structuren aan stammen van *Prototaxites* hebben vastgezeten. Ook is wel geopperd dat het raadselachtige organisme *Nematothallus* (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 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.

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 septe 15 µm. Het pijltje wijst naar een tussenschot in een bindhyfe. Uit Hueber (2001).

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. Wuttke 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 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.

Of is *Prototaxites* een korstmos?

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 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.

Selosse denkt dat deze bezwaren ondervangen kunnen worden door aan te nemen dat *Prototaxites* een **korstmos** (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.

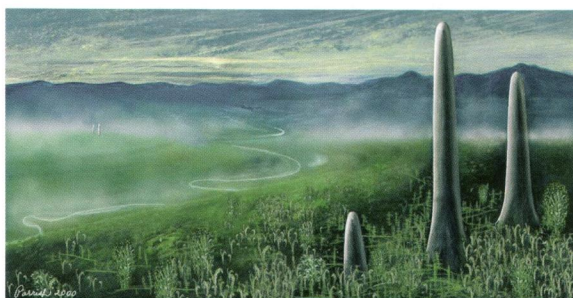
De alg zou volgens Selosse aan de buitenkant van de jongste groeilaag van de *Prototaxites*stam gezeten hebben, omdat daar het licht opgevangen kon worden. De binnenin gelegen algen zouden afgestorven zijn bij gebrek aan licht, maar de buisjes bleven intact en door hun stevige structuur boden ze stevigheid aan het geheel.

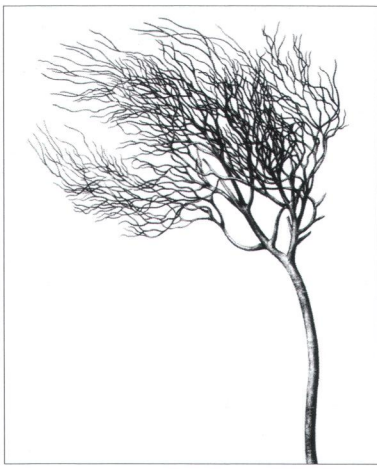
De zg. skelethyfen zouden volgens Selosse de algen zijn geweest. Er bestaan ook nu nog algen die buisjes vormen zonder septen. De groei is daarbij geconcentreerd in de punt en om het teruglopen van het protoplasma te voorkomen, vormt zich een tijdelijk tussenschot. De rest van de buis is leeg. Het is 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*

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.

zich vegetatief voorplantte, hetgeen ook bij recente korstmossen voorkomt. Bijvoorbeeld doordat loslatende stukjes zich tot nieuwe individuen kunnen ontwikkelen. 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 reuzenkorstmoss.

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 van de Nederlandse Mycologische Vereniging. 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

Bijzonderheden

- Verschillende fossielen van *Prototaxites* vertonen kripscheuren (Afb. 2 en 23). Dit verschijnsel is nog niet verklaard.
- Het is jammer dat de verkiezelde 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 korstmos-theorie 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 doorsneden stukken *Prototaxites* uit een groeve bij Birkenfeld in de Hunsrück.

die hij me heeft gegeven om stukken uit de collectie van 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. Ik dank Dr. Michael Wuttke van het museum te Waxweiler voor het verschaffen van informatie. De afbeeldingen 13, 15, 16, 17 en 18 zijn gereproduceerd uit het in de literatuur genoemde artikel van Hueber (2001) met toestemming van Elsevier.

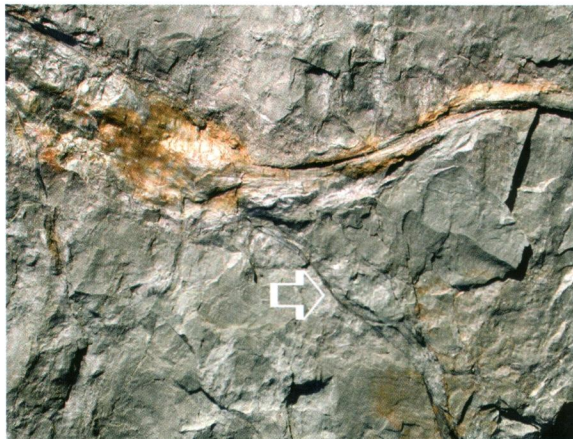
FOTOGRAFIE

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

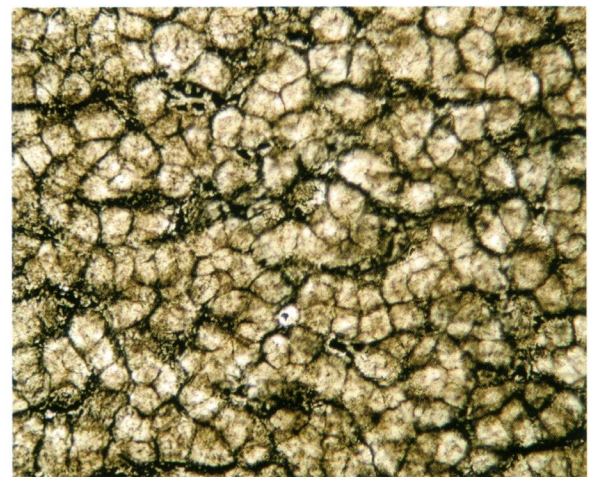
Afbeelding 21. Mosellophyton ('Prototaxites') hefteri uit de groeve bij Waxweiler. De pijl wijst een zijtak aan. Afgebeelde breedte: w 15 cm. Coll. Joost van Leusen.



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. Rheinl. und Westf. 12, pp. 25 - 38.

Kräusel R. & 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. Nematohallus, een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon. Grondboor & Hamer, 1998-2, pp. 28-35