

In de buurt van het Schotse dorpje Rhynie (Afb. 1), circa 50 kilometer ten noordwesten van Aberdeen, ontdekte de arts en geoloog dr. William Mackie in 1912 tijdens karterwerkzaamheden een merkwaardig gesteente. Na onderzoek van slijpplaatjes bleek het een kiezelig gesteente met veel plantenresten te zijn. Dit gesteente is niet aan de oppervlakte ontsloten. Aan de hand van de uit losse stenen opgestapelde muurtjes (grenzen van de verschillende percelen) bleek het toch vrij gemakkelijk om het voorkomen te lokaliseren. Voor nader onderzoek werden enkele sleuven gegraven, waarin vast gesteente werd aangetroffen. Dit gesteente werd later bekend als de Rhynie Chert. Het materiaal uit deze sleuven vormde samen met losse, omhooggeploegde blokken de basis voor de eerste studies over de fossiele planten en dieren van de Rhynie Chert.

## De Onder-Devonische Rhynie Chert

het oudste en meest compleet bewaard gebleven terrestrische ecosysteem

Hans Kerp en Hagen Hass

*Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Hindenburgplatz 57, 48143 Münster, Duitsland*

De eerste publicaties over de Rhynie Chert waren een ware sensatie, aangezien ze handelden over excellent gepreserveerde vroege landplanten (Mackie, 1916; Kidston & Lang, 1917 - 1921). Het waren allemaal nieuwe soorten, die niet tot één van de tot dusverre bekende plantengroepen gerekend konden worden. De dierlijke resten waren al even opzienbarend. De Rhynie Chert bevat naast planten namelijk ook één van de oudst bekende landfauna's. Het is daarom niet verwonderlijk dat de Rhynie Chert in talloze leerboeken uitvoerig gememoreerd wordt en dat Rhynie door diverse palaeontologen als één van de belangrijkste fossielvindplaatsen van Groot-Britannië wordt beschouwd (Cleal & Thomas,

1985). In het weiland waar deze cherts voorkomen is nu niets meer ontsloten. Vorig jaar werd ten behoeve van wetenschappelijk onderzoek een nieuwe sleuf gegraven (Afb. 2). Deze heeft veel nieuw materiaal opgeleverd en is na een week weer dichtgemaakt. Het perceel werd in de zestiger jaren aangekocht door de palaeobotanicus dr. Geoffrey Lyon, die het later overdroeg aan de Scottish National Heritage Trust. De lokaliteit is nu een *Site of Special Scientific Interest*, waar verzamelen strikt verboden is. Lange tijd kende men alleen het door Mackie ontdekte voorkomen. Enkele jaren geleden werden ook op een ander veld in de buurt dergelijke fossielhoudende cherts gevonden.

**Geologie, afzettingmilieu en ouderdom van de Rhynie Chert**  
Bij Rhynie is een 2 à 3 kilometer smalle, circa 15 kilometer lange NNE-SSW georiënteerde strook sedimenten ontsloten. Deze Onder-Devonische sedimenten zijn omgeven door kristallijne gesteenten uit het Laat-Proterozoïcum en het Ordovicium (Afb. 4). Het door Mackie ontdekte chert-voorkomen ligt ten westen van het dorp. Een aantal in de zestiger en negentiger jaren gegraven tijdelijke sleuven leverden belangrijke informatie op omtrent de laterale verbreiding van de cherts. De dikte van de cherts en van de chert-houdende sedimenten, en de stratigrafische opvolging waren lange tijd onbekend. In 1988 en 1997 zetten geologen van de Universiteit van Aberdeen een aantal kernboringen. Hieruit bleek dat de chert-houdende sedimenten uit het Devooon plaatselijk ruim 200 meter dik zijn. De successie bestaat overwegend uit zandstenen en schalies, met enkele grofklastischere inschakelingen. In de bovenste 50 meter komen de cherts voornamelijk voor als lensvormige lagen, die tot 1 meter dik kunnen zijn. De boringen geven een goede indruk van de verticale opvolging binnen de individuele chertlagen en de successies van de in de chert gepreserveerde levensgemeenschappen (Powell *et al.*, 2000). Een chert-laag bestaat doorgaans uit meerdere horizonten, waarvan de dikte meestal niet meer 10 à 12 cen-

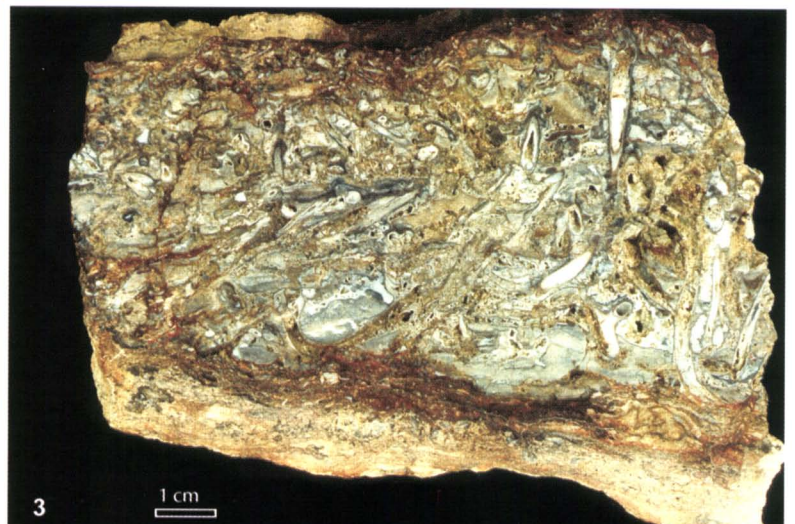
Afbeelding 3

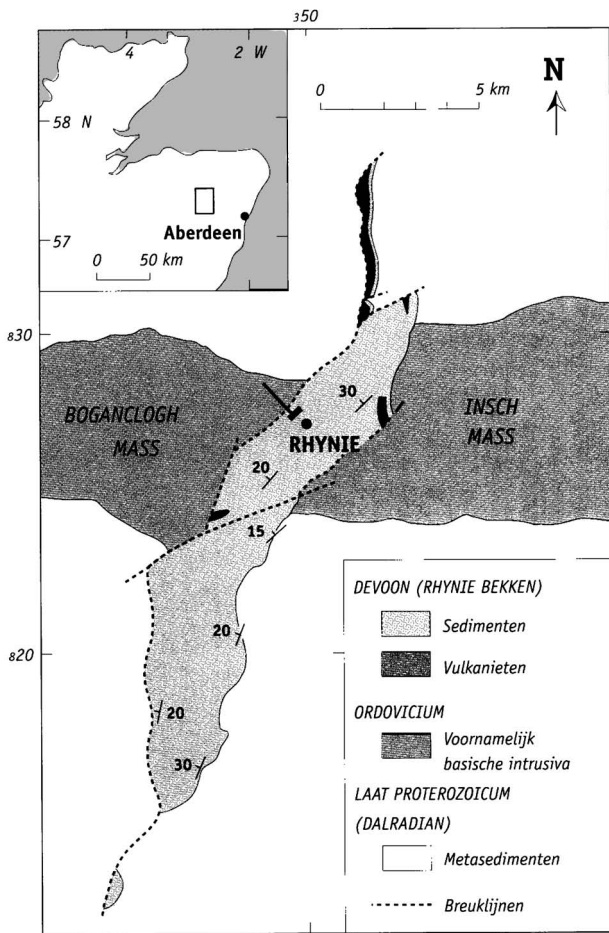
Een blok sinterchert met in levenspositie bewaard gebleven exemplaren van *Aglaophyton*; let ook op de U-vormig gebogen, op de bodem liggende stengel rechts. De chert is afgezet op een zandige bodem.

Afbeelding 1  
Het dorp Rhynie met de Rhynie chert lokaliteit. De vindplaats ligt enkele honderden meters ten westen van het dorp (links op de foto).



Afbeelding 2  
In september 2003 werd een tijdelijke, ruim dertig meter lange en twee meter diepe sleuf gegraven. Het was de eerste keer sinds 1964 dat de chert ontsloten was.





Afbeelding 4  
De geologie van het gebied rondom Rhynie.

timeter bedraagt. Deze verschillende horizonten zijn vaak goed van elkaar te onderscheiden.

Het meest recente overzicht van de geologie van de Rhynie Chert en de genese van deze afzettingen is van Rice *et al.* (2002). De cherts bevatten een relatief hoog goudgehalte, al gaat het hierbij geenszins om winbare hoeveelheden. Radiometrische dateringen wijzen uit dat de Rhynie Chert een ouderdom van  $396 \pm 8$  miljoen jaar heeft. Deze ouderdom komt overeen met dateringen aan de hand van fossiele sporen uit de tussen de cherts liggende kleiige sedimenten.

In Rhynie komen diverse chert-typen voor, variërend van donkere massieve cherts tot lichtere, sterk poreuze sinterachtige cherts (Afb. 3) en ook chert-breccies. Deze cherts zijn gevormd in kiezelzuurrijke heetwaterbronnen. Dergelijke bronnen met kiezelzuur-afzettingen komen voor in vulkanisch actieve gebieden, tegenwoordig onder meer in het Yellowstone National Park (USA) en Rotorua (Nieuw-Zeeland). Vergelijkend onderzoek aan deze recente kiezelzuurrijke heetwaterbronnen heeft veel bijgedragen aan een

goed inzicht van de vorming van de Rhynie Chert.

Het in deze bronnen uittredende water is verzadigd met kiezelzuur, dat bij afkoeling neerslaat. Het kiezelzuur is aanvankelijk gelvormig, maar kan snel in vaste vorm overgaan. In enkele gevallen kon in Rhynie zelfs de positie van de zogenaamde vents, de plekken waar het hete water uitstroomde, gelokaliseerd worden. Deze worden gekarakteriseerd door het voorkomen van zogenaamde geysierieten, gesteenten met een onregelmatige, druiventrosachtige oppervlaktestructuur. In recente milieus blijkt, dat het water rond de vents relatief snel afkoelt. Op weinige meters afstand van de uitstroomopening is het vaak nog slechts handwarm. Daar kan zich dan een normale flora en fauna ontwikkelen, zowel in de kleinere, na een overstroming nog resterende poeltjes, als ook op de reeds drooggevalen kiezel-sinteroppervlakken. Het in sommige oudere publicaties naar voren gebrachte argument, dat het bij de Rhynie Chert-flora en -fauna gaat om aan extreme condities aangepaste vormen, is derhalve niet steekhoudend. Ook het feit dat de door de Rhynie Chert-planten geproduceerde, zeer karakteristieke, sporentypes ook elders zeer wijd verbreid zijn en in diverse afzettingstypen gevonden worden, spreekt dit tegen.

Het ontstaan van de diverse chert-typen is terug te voeren op verschillen in afzettingmilieu. Cherts met nog rechtop staande plantenstengels (Afb. 5) zijn ontstaan gedurende korte episodische overstromingen met kiezelzuurrijk water. Elke individuele cherthorizont representeert een overstroming. In sommige stukken worden meerdere chert-horizonten door ruim twee decimeter lange, nog rechtop staande stengels van *Rhynia* doorsneden. Kennelijk werden planten reeds tijdens hun leven omkorst met kiezel, maar groeiden ze daarna gewoon verder. Dit kon zich blijkbaar meerdere malen herhalen. De overstromingsniveaus zijn herkenbaar aan de donkere lagen, die door micro-organismen (algen en cyanobacteriën) gevormd zijn. Dit zelfde ziet men ook in vergelijkbare, recente afzettingmilieus. Een kortstondige overstroming met kiezelzuurrijk water leidde dus niet altijd onmiddellijk tot het afsterven van de vegetatie. Zandigere horizonten met

veel donker, organisch materiaal duiden op bodemvorming. Het zijn de oudste voorbeelden van bodems, waarbij de rol van landplanten bij de vorming duidelijk aantoonbaar is. De uitstekend geconserveerde plantenstengels worden vaak doorsneden door spleten en scheuren. Deze zijn vervolgens opgevuld met humus van de slechts weinige millimeters erboven liggende bodemhorizont. Dit duidt erop dat de cherts snel uithardden en een vaste ondergrond vormden. Andere cherts zijn in poeltjes afgezet, wat blijkt uit de aanwezigheid van aquatische organismen, zoals bepaalde algen, kreeftachtigen en cyanobacteriën. Cherts met nog rechtop staande kranswieren zijn in een zeer rustig milieu afgezet, terwijl sommige cherts met matten van cyanobacteriën op stromend water zouden wijzen.

De preservatie van de plantenresten varieert sterk, van uitzonderlijk goed tot vrij slecht. Bij goed bewaard materiaal is vaak nog elke cel te zien en niet zelden zijn ook nog fijnere details zichtbaar (Afb. 6). In andere gevallen was het grootste deel van de teedere weefsels reeds voor de inbedding in kiezelzuur vergaan. Dan zijn alleen de zeer resistente cuticulae en tracheïden van het vaatbundelsysteem nog aanwezig (Afb. 7-9). Schimmels, bacteriën en ook detritus-etende dieren speelden een belangrijke rol bij de biologische afbraak van het organisch materiaal. Planten die op iets drogere standplaatsen groeiden, zijn meestal minder goed gepreserveerd dan planten uit vochtiger milieus. Van planten die op drogere standplaatsen groeiden zijn vaak zelfs alleen de basale delen bewaard gebleven. Minder goed bewaarde resten vertonen vaak krimpverschijnselen als gevolg van vochtverlies na het afsterven van de plant. De stengeldoorsneden vertonen dan een (zeer) onregelmatige omtrek en het schorsweefsel kan dan scheuren vertonen, die meestal radiaal gericht zijn (Afb. 8-9). Bij aanvankelijk incomplete verkiezeling werd alleen aan de buitenzijde een kiezelzuurkorst gevormd. De afgestorven planten verschrompelden. De tussen de gemummificeerde plantenrest en de oorspronkelijke kiezelzuurkorst ontstane holtes werden naderhand opgevuld met secundair afgezet kiezelzuur. Hierbij werden dan ook de eventuele nog resterende weefsels geconserveerd. Ook bij sommige dierlijke res-

ten zijn dergelijke verschijnselen zichtbaar.

### Onderzoeksmethoden

Het onderzoek van het Rhynie Chert-materiaal geschiedt aan de hand van slijpplaatjes. Eigenlijk wordt nu nog steeds dezelfde methode toegepast als zo'n 80 jaar geleden. Natuurlijk zijn de huidige zaagapparatuur en microscopen wel beter dan die uit de begintijd van het Rhynie Chert-onderzoek. Toch wil ik hierbij opmerken, dat een aanzienlijk deel van de hier gepresenteerde foto's met een bijna 40 jaar oude microscoop zijn gemaakt.

Andere technieken, zoals de in de palaeobotanie vaak gebruikte cellulose-acetaat-peels van met zuur aangeëtste gesteente-oppervlakken, blijken geen goede resultaten op te leveren. Het gehalte aan organisch materiaal in de cherts is relatief gering. Alleen zeer dikwandige cellen en structuren zijn dan zichtbaar, bij planten vaak alleen de cuticula en resten van het vaatbundelsysteem. Slijpplaatjes tonen echter zeer veel

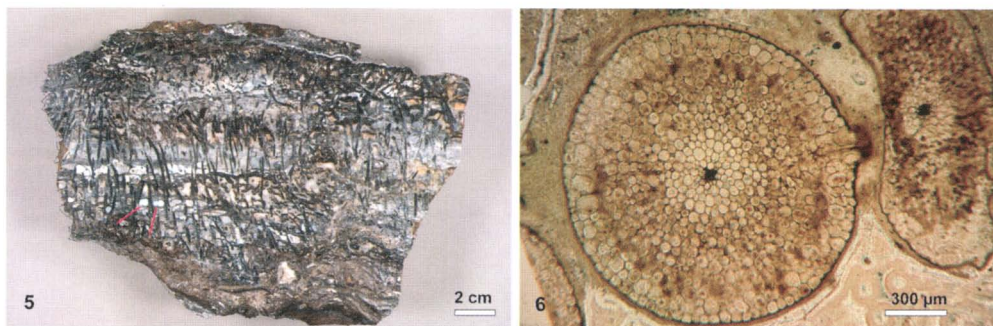
details. Zelfs zeer delicate structuren zoals kiemende sporen zijn vaak nog uitstekend bewaard gebleven. Het enige nadeel is dat slijpplaatjes slechts een tweedimensionaal beeld opleveren, terwijl we ook graag een ruimtelijk beeld hebben. Series van opeenvolgende slijpplaatjes vormen de basis voor driedimensionale reconstructies.

De uitsnedes waarvan slijpplaatjes gemaakt worden, zijn zorgvuldig geselecteerd door minutieus onderzoek van aangeslepen chert-blokken onder het binoculair. Rhynie Chert-slijpplaatjes zijn meestal aanzienlijk dikker dan normale slijpplaatjes. Ze zijn doorgaans zo'n 100 tot 150 micrometer dik (de dikte van normale slijpplaatjes is meestal slechts 25 à 30 micrometer). Zulke dikke slijpplaatjes hebben het voordeel dat tenminste nog iets van de driedimensionale structuren zichtbaar is. Dit is vooral van belang bij iets grotere objecten, zoals arthropoden (geleedpotigen). In te dunne slijpplaatjes zijn deze organismen vaak niet eens als zodanig te herkennen.

Indien gewenst zijn ook dunnere slijpplaatjes gemaakt. Dit is vaak nodig als het om zeer kleine objecten gaat, die anders niet goed gefotografeerd kunnen worden. De slijpplaatjes worden dan behoedzaam verder afgeslepen. De gesteenteplakjes zijn met thermoplastische kit op de objectglasjes vastgehecht. Hierdoor kunnen deze na verwarmen weer voorzichtig losgemaakt, omgedraaid en opnieuw vastgekit worden. Zo kunnen ze ook aan de andere kant verder afgeslepen worden. Op deze manier zijn bepaalde objecten heel doelgericht voor verder microscopisch onderzoek geprepareerd. Sommige slijpplaatjes met kleinere objecten, zoals bijvoorbeeld mijten, zijn meerdere malen - sommige zelfs vijf tot zeven maal - omgedraaid en verder afgeslepen, totdat exact het juiste niveau en de juiste dikte bereikt was. Al met al is dit een zeer bewerkelijke en tijdrovende preparatiemethode, maar het loont wel. Het spreekt uiteraard voor zich, dat het maken van goede slijpplaatjes van deze zeer harde gesteenten niet alleen speciale apparatuur en een

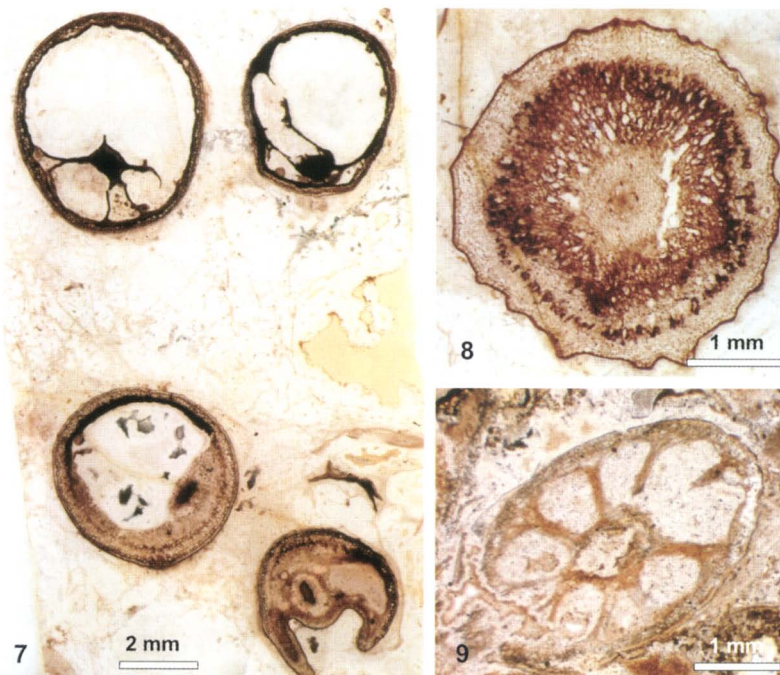
Afbeelding 5

Een groot blok met rechtop staande stengels van *Rhynia gwynne-vaughanii*. De horizontale donkere lagen zijn matten die gevormd zijn door micro-organismen (cyanobacteriën en algen) en duiden de verschillende overstromingsniveaus aan. De lichte ronde tot ellipsvormige structuren (zie pijlen), zijn luchtballen die in de microbiële matten zijn blijven steken. Department of Geology and Petroleum Geology, University of Aberdeen.



Afbeelding 6

Een dwarsdoorsnede door een stengel van *Rhynia gwynne-vaughanii*. Duidelijk herkenbaar zijn (van buiten naar binnen) de cuticula (het donkere buitenste laagje), de daaronder liggende cellaag die epidermis genoemd wordt, de schors en de vaatbundel in het centrum. In de buitenste schors ligt een zone met mycorrhizae (schimmels), herkenbaar aan de donkerdere kleur. Slijpplaatje en foto: Hans Steur en Hans de Kruyk.



Afbeelding 7

Verskillende slecht bewaard gebleven stengels van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 8

Een stengel van *Aglaophyton major* met uitdrogingsverschijnselen.

Afbeelding 9

Een stengel van *Aglaophyton major* waarvan de schors zeer sterk samengeschrompeld is.

grote technische vaardigheid, maar ook een bijzonder grondige kennis van de organismen in de chert vereist. De *Forschungsstelle für Paläobotanik* in Münster heeft inmiddels een collectie Rhynie Chert slijpplaatjes van ruim 5000 stuks.

Het microscopisch onderzoek geschiedt met doorvallend en met opvallend licht, al naar gelang de dikte van de slijpplaatjes en het contrast van de objecten. Bij dikkere slijpplaatjes en met name bij weefsels met hele dunne celwanden is opvallend licht vaak beter dan doorvallend licht. Ook bij zijdelings op- en doorvallend licht zijn vaak details te zien die normaliter onopgemerkt blijven. Het gebruik van olie-immersie-objectieven is voor vergrotingen van 250x, 400x en 500x sterk aan te bevelen.

### Het vroege onderzoek van de Rhynie Chert flora en fauna

Al snel na de ontdekking van de Rhynie Chert werd het wetenschappelijk onderzoek gestart door de palaeobotanici dr. Robert Kidston en dr. William H. Lang. Het eerste deel van hun inmiddels klassieke, in vijf delen gepubliceerde studie, verscheen reeds vijf jaar na de ontdekking van de Rhynie Chert. In 1921 werd het laatste deel van deze monografie gepubliceerd, waarin een vijftal hogere landplanten, enkele algen en een groot aantal schimmels beschreven werden. Het waren de eerste publicaties over anatomisch bewaard gebleven resten van zeer vroege landplanten. Kidston en Lang plaatsten de meeste hogere landplanten in de door hen nieuw gedefinieerde groep der Psilophyten. Deze groep wordt tegenwoordig niet meer gebruikt. De ontdekking van de Rhynie Chert-flora vergemakkelijkte ook de de duiding van reeds uit het Onder-Devoon bekende plantenafdrukken.

Na Kidston en Lang hebben diverse andere palaeobotanici aan Rhynie Chert gewerkt. Toch zijn de belangrijkste ontdekkingen van vrij recente datum. Vanaf de vroege tachtiger jaren beschreven prof. dr. Winfried Remy en zijn medewerkers een aantal gametofyten uit de Rhynie Chert. Dit zijn de oudste en tot dusverre enige, volledig anatomisch bewaard gebleven voorbeelden van vrijlevende gametofyten van fossiele planten. In de laatste jaren zijn nog twee nieuwe soorten landplanten beschre-

ven, alsmede een groot aantal schimmels, algen en ook het oudst bekende korstmoss.

De eerste dierlijke resten werden in 1923 beschreven (Hirst, 1923). In de loop van de twintiger, dertiger en veertiger jaren zijn nog diverse nieuwe soorten gepubliceerd, waaronder trigonotarbiden (spinachtigen), kreeftachtigen, springstaarten en mijten. Daarna werd het een beetje stil rond de fauna van de Rhynie Chert. Tot begin jaren negentig concentreerde het meeste onderzoek zich nog op materiaal dat in de beginperiode was verzameld.

Door het beschikbaar komen van nieuw materiaal, deels uit nieuw gegraven sleuven en deels nog nooit uitgepakt materiaal van vroegere opgravingen, is ook het onderzoek van de fauna de laatste jaren in een stroomversnelling terecht gekomen. Dit onderzoek heeft diverse nieuwe soorten en genera opgeleverd. Omdat deze echter grotendeels nog on gepubliceerd zijn, worden ze hier slechts kort aangestipt. Tot de voornaamste nieuwe diersoorten behoren onder meer enkele kreeftachtigen, de oudst bekende hooiwagen en de oudst bekende glas-aaltjes.

Tabel 1 - De flora van de Rhynie chert

<b>Cyanobacteriën (Cyanobacteria)</b>	
<i>Archaeothrix contexta</i>	Kidston & Lang 1921
<i>Archaeothrix oscillatoriformis</i>	Kidston & Lang 1921
<i>Kidstoniella fritschii</i>	Croft & George 1959
<i>Langiella scourfeldii</i>	Croft & George 1959
<i>Rhyniella vermiformis</i>	Croft & George 1959
<i>Rhyniococcus uniformis</i>	Edwards & Lyon 1983
<b>Schimmels (Fungi)</b>	
<i>Allomyces</i> sp.	(Taylor, Remy & Hass 1994) [Blastocladales]
<i>Glomites rhyniensis</i>	Taylor, Remy, Hass & Kerp 1995 [Glomaceae]
<i>Lyonomyces pyriformis</i>	Taylor, Hass & Remy 1992
<i>Krispiromyces discoïdes</i>	Taylor, Hass & Remy 1992 [Plasmidiophoromycetes?]
<i>Milleromyces rhyniensis</i>	Taylor, Hass & Remy 1992 [Plasmidiophoromycetes?]
<i>Palaeoblastocladia milleri</i>	Taylor, Remy & Hass 1994 [Blastocladales]
<i>Palaeomyces agglomerata</i>	Kidston & Lang 1921*
<i>Palaeomyces asteroxylii</i>	Kidston & Lang 1921*
<i>Palaeomyces gordonii</i>	Kidston & Lang 1921*
<i>Palaeomyces horneae</i>	Kidston & Lang 1921*
<i>Palaeomyces simpsonii</i>	Kidston & Lang 1921*
<i>Palaeomyces vestita</i>	Kidston & Lang 1921*
De oudste Ascomyceten	(Taylor, Hass & Kerp 1999)**
Diverse nog niet gepubliceerde Chytridiomycetes**	
Diverse nog niet beschreven andere fungi**	
<b>Korstmossen (Lichenen)</b>	
<i>Winfrenatia reticulata</i>	Taylor, Hass & Kerp 1997
<b>Nematofyten</b>	
<i>Nematophyton taitii</i>	Kidston & Lang 1921
<i>Nematoplexus rhyniensis</i>	Lyon 1962
<b>Algen sensu lato (Algae)</b>	
<i>Mackiella rotundata</i>	Edwards & Lyon 1983
<i>Palaeonitella cranii</i>	(Kidston & Lang 1921) Pia 1927
<i>Rhynchertia punctata</i>	Edwards & Lyon 1983
<i>Rhyniococcus uniformis</i>	Edwards & Lyon 1983
<b>Vaatplanten: sporofyten (Tracheophyten)</b>	
<i>Aglaophyton major</i>	(Kidston & Lang 1917) Edwards 1986
<i>Asterxylon mackieii</i>	Kidston & Lang 1920
<i>Horneophyton lignieri</i>	(Kidston & Lang 1920) Barghoorn & Darrah 1938
<i>Nothia aphylla</i>	(Kidston & Lang 1920) El-Saadawy & Lacey 1979
<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>	Kidston & Lang 1917
<i>Trichopherophyton teuchansii</i>	Lyon & Edwards 1991
<i>Venturura lyonii</i>	Powell, Edwards & Trewin 2000
<b>Vaatplanten: gametofyten (Tracheophyten)***</b>	
<i>Langiophyton mackieii</i>	Remy & Hass 1991
<i>Lyonophyton rhyniensis</i>	Remy & Remy 1980
<i>Kidstonophyton discoïdes</i>	Remy & Hass 1991
* Deze soorten zijn vanwege het ontbreken van informatie m.b.t. de reproductiecyclus niet te classificeren	
** Nog niet gepubliceerd	
*** Voor verdere informatie over nieuwe, nog niet gepubliceerde gametofyten zie Tabel 3.	

De nieuwe ontdekkingen, zowel wat de flora als wat de fauna betreft, laten zien, dat de Rhynie Chert, zelfs negentig jaar na haar ontdekking, nog steeds geheimen prijs geeft. Van diverse groepen organismen zijn de oudste vertegenwoordigers uit de Rhynie Chert beschreven. Niet alleen het vinden en beschrijven van nieuwe soorten is van belang. Vooral het verkrijgen van een beter inzicht in de groei- en leefwijzen van de Rhynie Chert-organismen, hun relatie tot hun leefmilieu en het ontstaan van dit bijzondere fossiel voorkomen neemt binnen het huidige onderzoek een centrale positie in.

### De flora en fauna van de Rhynie Chert

Overzichten van de tot dusverre uit de Rhynie Chert beschreven soorten worden gepresenteerd in tabellen 1 en 4. Binnen dit korte bestek is het niet mogelijk om alle soorten uitvoerig te behandelen. Daarom wil ik hier met slechts enkele soorten volstaan en met name op hun levenswijze en ecologie ingaan.

### De flora

Naast cyanobacteriën (vroeger ten onrechte ook wel blauwalgen genoemd), groenalgen, een korstmoss

en diverse soorten schimmels zijn er tot op heden zeven soorten hogere landplanten beschreven uit de Rhynie Chert. De oudste landplanten zijn zo'n 420 miljoen jaar oud en stammen uit het Midden-Siluur (Wenlock) (Edwards *et al.*, 1998). De Rhynie Chert-planten zijn de oudst bekende volledig anatomisch bewaard gebleven landplanten.

### De hogere landplanten

De meeste landplanten uit de Rhynie Chert hadden onbebladerde vorksgewijs vertakte stengels. Alleen *Asteroxylon* had kleine bladachtige structuren. Bij *Trichopherophyton* waren de stengels bezet met kleine dunne stekels.

### *Aglaophyton* en *Rhynia*

De meest eenvoudig gebouwde planten uit de Rhynie Chert zijn *Aglaophyton major* en *Rhynia gwynnevaughanii*. Behalve in grootte, verschillen ze ook in de bouw van het vaatbundelsysteem. *Aglaophyton* werd circa 30 centimeter hoog terwijl de maximale hoogte van *Rhynia* niet meer dan 18 centimeter bedroeg. *Aglaophyton* had een vrij losse groei-vorm, terwijl *Rhynia* een veel compactere habitus met zeer dicht opeenvolgende stengels had. Een dergelijke

compacte groeiwijze heeft als voordeel, dat alleen de stengels aan de buitenzijde in het volle zonlicht staan. Dit reduceert het gevaar van onnodig vochtverlies door excessieve transpiratie.

*Aglaophyton* (Afb. 12-20) en *Rhynia* (Afb. 6, 10, 11) hadden geen wortels, maar langgerekte, uit een enkele cel bestaande haarvormige uitgroeisels. Deze vormden zich waar de op de bodem liggende stengels het vochtige substraat raakten. Deze zogenaamde rhizoïden (Afb. 13) dienden voor de opname van water en voedingsstoffen. Bij *Aglaophyton* groeiden de stengels aanvankelijk verticaal, totdat ze te lang werden en hun eigen gewicht niet meer konden dragen. Daardoor bogen ze weer naar beneden totdat ze de bodem raakten. Het resultaat is een plant met U-vormige stengels die aan de basis op de bodem liggen (Afb. 5). Dat ook de basale, liggende stengels oorspronkelijk rechtop stonden, is af te leiden uit het feit dat ze rondom huidmondjes bezitten, hetgeen bij primair liggende stengels niet voorkomt. Bij *Rhynia* komen rhizoïden niet alleen op de liggende, maar ook op de rechtopstaande stengels voor. Typisch voor *Rhynia* zijn verder de vele knopvormige verdikkingen aan de hoofdasen, die vaak ook met rhizoïden bezet zijn. Deze knopvormige verdikkingen zijn te interpreteren als jonge nog niet uitgegroeide zijstengels. Mogelijk plantte *Rhynia* zich ook vegetatief voort, door het afwerpen van zulke knoppen en/of jonge zijstengels.

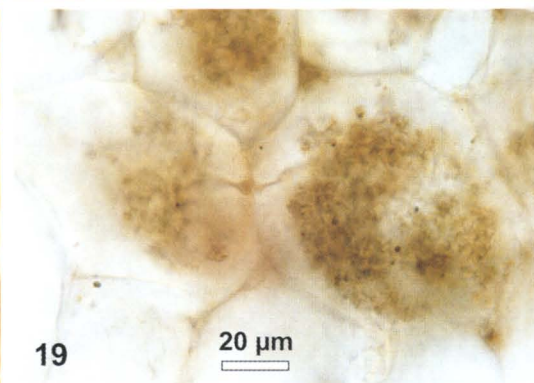
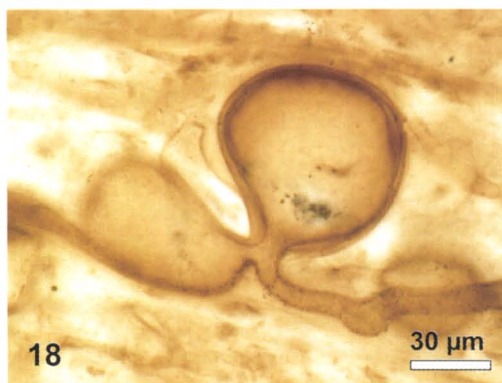
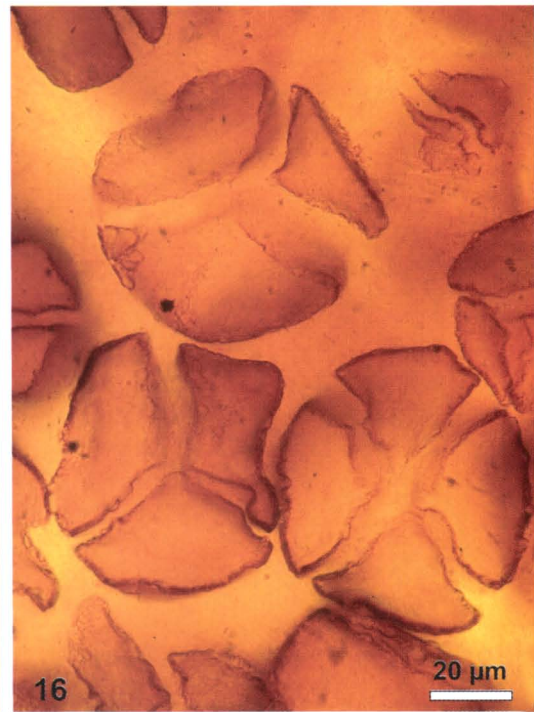
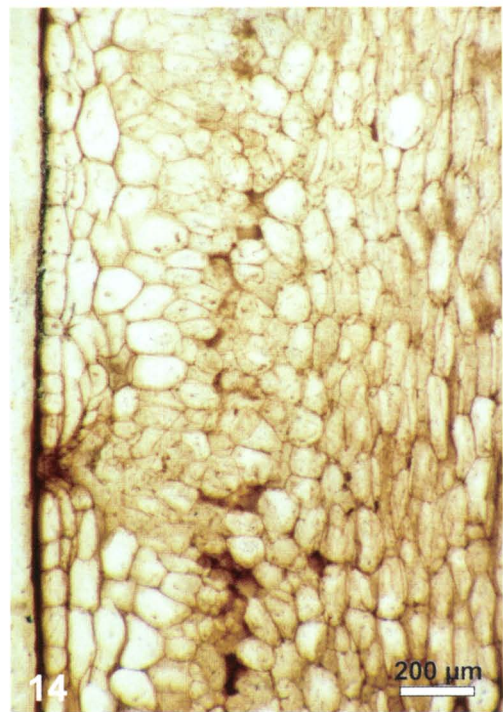
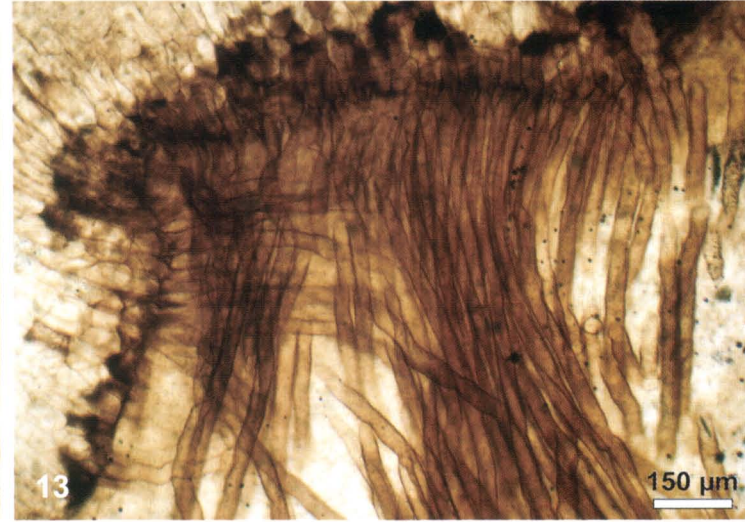
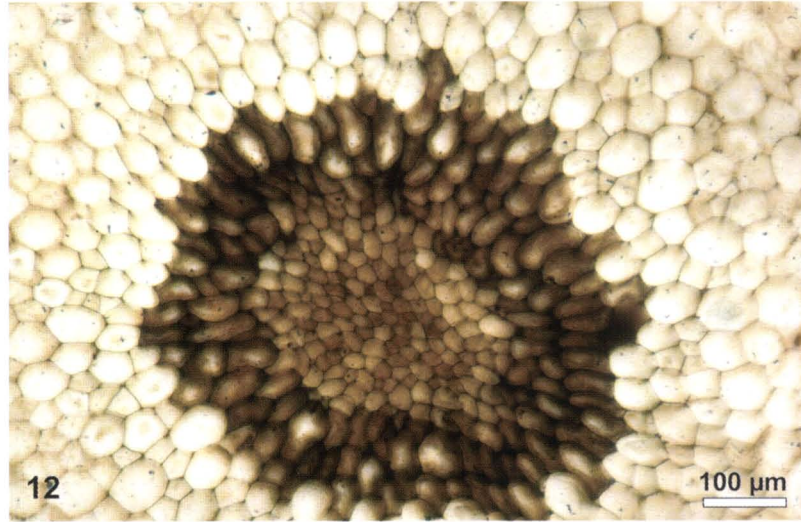
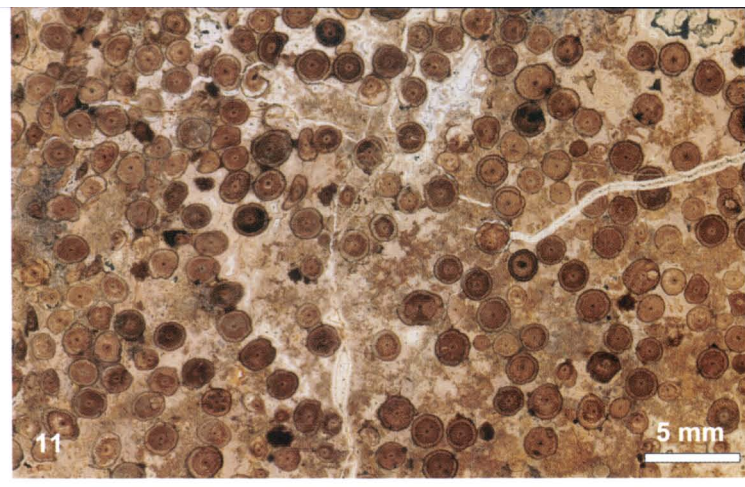
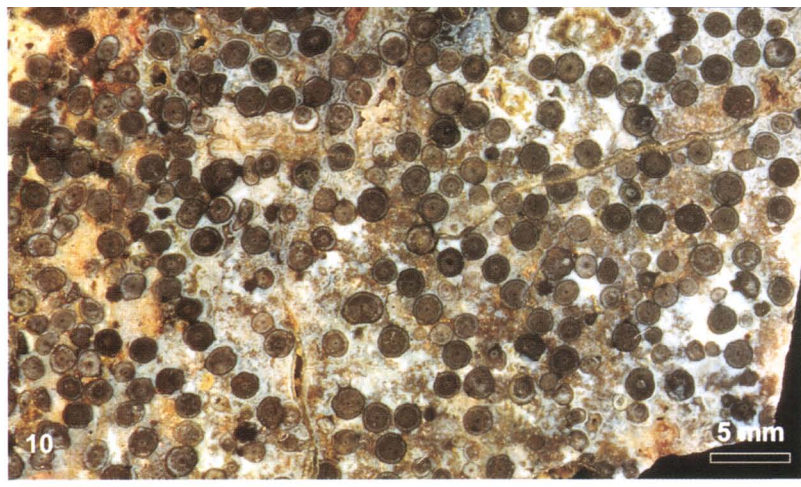
De wateropnamecapaciteit van de rhizoïden van *Aglaophyton* en *Rhynia* was gering, waarschijnlijk volledig ontoereikend, zeker bij planten die direct op harde en kale sinter- en chert-oppervlakken groeiden. Dit probleem werd opgelost door een symbiose met een schimmel, die een belangrijke rol speelde bij de opname van water en voedingsstoffen. Een symbiose is een samenlevingsvorm, waarvan beide deelnemers profijt hebben. In dit geval verleent de plant onderdak aan de schimmel en neemt via de schimmel water en voedingsstoffen op, terwijl de schimmel op haar beurt ook voedingsstoffen aan de gastplant onttrekt. Dergelijke schimmels heten mycorrhiza-schimmels en zijn ook bij recente planten wijd verbreid. Vele planten, bijvoorbeeld orchideeën, zijn vaak hun hele leven afhankelijk van dergelijke my-

### De oudste landplanten: aanpassingen aan een terrestrisch leefmilieu

Hoewel de eerste levensvormen al bijna 3,5 miljard jaar oud zijn, duurde het zo'n drie miljard jaar totdat het eerste landleven zich ontwikkelde. Het land is een veel levensbedreigender milieu dan het water. Vooral uitdroging en UV-straling vormen problemen, waarmee aquatische organismen niet te kampen hebben. Ook een rechtopgaande groeiwijze vereist bijzondere aanpassingen. Om op het land te kunnen overleven, zijn een aantal aanpassingen nodig. Dit zijn:

1. Een vaatbundelsysteem om zowel het opgenomen water met de daarin opgeloste voedingsstoffen als ook de door de plant gevormde assimilatieproducten (suikers) te kunnen transporteren. Het vaatbundelsysteem bestaat uit twee verschillende weefsels: het uit dode, dikwandige cellen (tracheïden) bestaande, goed fossiliseerbare xyleem (Afb. 12, 40, 42), en het levende uit dunwandige cellen bestaande floëem. Een vaatbundel is niet alleen een efficiënt transportsysteem, maar biedt de plant ook de nodige stevigheid.
2. Een cuticula om de plant tegen uitdroging, UV-straling en mogelijke andere schadelijke invloeden van buiten (b.v. stof, aantasting door andere organismen) te beschermen. Deze cuticula is een vrijwel ondoordringbare niet-cellulaire laag, die de buitenste cellaag (epidermis) bedekt. Om toch gasuitwisseling (opname van kooldioxide en afgifte van zuurstof) mogelijk te maken, heeft de cuticula openingen, de zogenaamde huidmondjes, die naar believen geopend of gesloten kunnen worden (Afb. 15). De beschermende functie van de zeer resistente cuticula is te vergelijken met die van onze eigen huid. Behalve bescherming geeft de cuticula de plant ook nog enige stevigheid.
3. Reproductie met behulp van in sporangia gevormde sporen (Afb. 16, 20). Deze sporen hebben een zeer resistente wand, waardoor de kwetsbare celinhoud beschermd wordt. Sporen maken een efficiënte en wijde verbreiding mogelijk.

Deze drie kenmerken zijn essentieel voor het herkennen van hogere landplanten. Hoewel mossen ook op het land leven, worden ze niet tot de hogere landplanten gerekend, omdat zij geen echt vaatbundelsysteem hebben en ook geen cuticula.



Afbeelding 10

*Rhynia gwynne-vaughanii*, aangeslepen stuk chert.

Afbeelding 11

Slijpplaatje van hetzelfde stuk chert als afbeelding 5.

Afbeelding 12

Vaatbundel van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 13

Rhizoïden van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 14

Lengtedoorsnede van een stengel van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 15

Huidmondje van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 16

Sporen-tetraden van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 17

Schorsweefsel van *Aglaophyton major*; in de buitenste schors zijn de intercellulaire holtes vrijwel geheel opgevuld met schimmelhyphen.

Afbeelding 18

Vesicula van *Glomites*, een mycorrhiza-schimmel in de schors van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 19

Arbusculae in cellen van *Aglaophyton major*. Dit is waar de uitwisseling tussen de schimmel en de levende plant plaats vindt. Arbusculae hebben slechts een zeer beperkte levensduur, hetgeen wijst op een zeer snelle fossilisatie.

corrhiza. De schimmel dringt via de huidmondjes de plant binnen en leeft in de intercellulaire holtes van de schors. In dwarsdoornedes van stengels zijn deze schimmels vaak al bij geringe vergroting te herkennen als een donkere zone, die enkele cellagen onder de buitenste cellaag ligt (Afb. 6, 14, 17). Van tijd tot tijd vormt de schimmel blaasvormige verdikkingen, de zogenaamde vesiculae (Afb. 18). De interactie tussen plant en schimmel vindt plaats als de schimmel de levende cel binnendringt. Ze vormt daar boomvormig vertakte structuren (Afb. 19), waarmee voedingsstoffen opgenomen worden. Deze structuren worden arbusculae genoemd. De mycorrhizaschimmels van *Aglaophyton* en *Rhynia* kunnen tot de zogenaamde vesiculaire arbusculaire mycorrhiza (VAM) gerekend worden (Remy *et al.*, 1984; Taylor *et al.*, 1995).

Arbusculae hebben bij recente vormen slechts een zeer beperkte levensduur. Twee tot drie dagen na het binnendringen in de cel, worden de arbusculae door een tegenreactie van de gastplant weer afgebroken. De uiterst delicate arbusculae zijn in de Rhynie Chert zeer goed bewaard gebleven en vrijwel identiek met die bij recente planten. Diverse ontwikkelingsstadia, vanaf het binnendringen in de gastcel tot de vorming en de uiteindelijke afbraak van arbusculae, zijn in de Rhynie Chert te herkennen. Dit is één van de vele aanwijzingen voor de zeer snelle conservering in de Rhynie Chert. De Rhynie Chert-mycorrhizae zijn het oudste voorbeeld van deze tegenwoordig zeer wijd verbreide bijzondere symbiose tussen landplant en schimmel.

Zowel *Aglaophyton* als *Rhynia* hebben langgerekte, spoelvormige sporangiën, die aan het eind van de stengels stonden. Sporangia van *Aglaophyton* zijn vrij algemeen, die van *Rhynia* daarentegen relatief zeldzaam. Mogelijk hangt dit samen met het feit dat *Rhynia* zich wellicht ook vegetatief voortplantte. De sporen werden gevormd in groepen van vier, de zogenaamde tetraden (Afb. 16).

Het bijzondere is dat in de Rhynie Chert niet alleen sporangiën en sporen bewaard gebleven zijn, maar ook kiemende sporen (Afb. 20 - 22) en alle verdere ontwikkelingsstadia tot en met volledig uitgegroeide en geslachtsrijpe gametofyten (Afb. 23 - 27). Kiemende sporen bestaan uit resistente sporenwanden en uittredend celplasma, dat slechts door een dun membraan is omgeven. Het feit dat deze sporen bewaard gebleven zijn, illustreert niet alleen hoe goed de conservering in de Rhynie Chert is, maar wijst ook op een snelle fossilisatie. Dit geldt ook voor antheridiën, de mannelijke geslachtsorganen, waarbij de uitstoot van zaadcellen nog te zien is (Afb. 25). De generatiewisseling werd voor het eerst voor *Aglaophyton* beschreven (Remy & Remy, 1980), al was van deze soort toen alleen nog de mannelijke gametofyt bekend. Niettemin was dit een sensationele ontdekking, omdat hiermee de generatiewisseling voor het eerst goed kon worden gedocumenteerd bij fossiele planten, en wel bij de oudste bekende anatomisch bewaard gebleven landplanten. Sindsdien zijn diverse andere gametofyten ontdekt (Tab. 2). Het meest volledige overzicht is van Remy *et al.* (1993); een overzicht van de tot nu

#### De generatiewisseling bij vroege landplanten (Afb. 27)

De voortplantingscyclus van sporenplanten wordt gekenmerkt door een zogenaamde generatiewisseling. Deze werd bij recente planten voor het eerst beschreven in 1851 door de Duitse botanicus Hoffmeister. Bij sporenplanten, zoals mossen en varens, kunnen twee generaties worden onderscheiden, de zogenaamde sporofyt en de gametofyt. De sporofyt wordt gekenmerkt door een dubbele set chromosomen (= diploïd) en vormt de sporangiën, waarin na een reductiedeling de sporen gevormd worden. Bij deze reductiedeling wordt het aantal chromosomen gehalveerd. Uit de kiemende spore groeit de gametofyt, die slechts één set chromosomen bezit (= haploïd). Bij mossen is groene plant de gametofyt, terwijl het sporangium de sporophyten generatie representeert. Bij varens is de gametofyt meestal niet meer dan enkele millimeters groot en uitgesproken teer.

Op de gametofyt ontwikkelen zich de geslachtsorganen: a) de mannelijke geslachtsorganen ofwel antheridiën (Afb. 24, 25); zij produceren de zaadcellen (spermiën), en b) de vrouwelijke geslachtsorganen ofwel archegoniën (Afb. 26); zij bevatten de eicellen. De spermiën hebben zweepharen en zijn vrijzwemmend. Zij hebben dus vocht nodig om hun weg naar de eicellen te vinden. Dit, en ook de uiterst delicate bouw van de gametofyten, verklaart waarom sporenplanten altijd vrij vochtig staan. Bij de bevruchting versmelten eicel en zaadcel en er ontstaat weer een diploïde vorm, de nieuwe sporofyt. Deze generatiewisseling is een essentieel onderdeel van de levenscyclus van sporenplanten. In de loop van de evolutie wordt het gametofyten stadium steeds verder gereduceerd en beter beschermd.

Het bijzondere van de Rhynie Chert-gametofyten is dat het vrijlevende, zelfstandig groeiende planten met een redelijk goed ontwikkeld vaatbundelsysteem en een cuticula zijn (Afb. 23, 38). Hoewel deze gametofyten doorgaans duidelijk kleiner zijn dan de sporofyten, zijn beide generaties min of meer gelijkwaardig, hetgeen bij hoger ontwikkelde sporenplanten niet meer het geval is.

Tabel 2

Sporophyt	Gametophyt	
	♀	♂
<i>Aglaophyton major</i>	nog niet beschreven	<i>Lyonophyton rhyiensis</i>
<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>	nog niet beschreven	nog niet beschreven
<i>Horneophyton lignieri</i>	<i>Langiophyton mackiei</i>	nog niet beschreven
<i>Nothia aphylla</i>	nog onbekend	<i>Kidstonophyton discoides</i>

toe bekende gametofyten is weergegeven in tabel 2. Omdat aanvankelijk niet altijd duidelijk was welke gametofyt bij welke sporophyt behoorde, werden deze gametofyten in eigen genera geplaatst. Hoewel alle sporenplanten een generatiewisseling hebben, kon deze tot nu toe slechts bij weinig fossiele vormen worden aangetoond. Het Rhynie Chert materiaal is uniek, omdat hier alle stadia tot in het kleinste detail bestudeerd kunnen worden.

De mannelijke gametofyt van *Aglaophyton* bestaat uit een stengel die aan de bovenzijde bekervormig

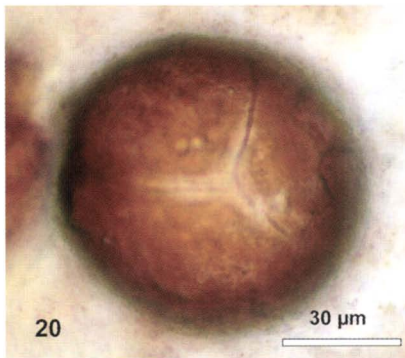
verbreed is (Afb. 23). In deze beker zitten de kleine kogelvormige antheridiën, die vanwege de aanwezigheid van een kort basaal zuiltje in doorsnede enigszins hartvormig zijn (Afb. 24). Bij recente planten met soortgelijke antheridiën barsten de rijpe geslachtsorganen open zodra ze in contact komen met (regen)water. De vrijgekomen zaadcellen of spermieën worden dan meteen verspreid met het weer wegspattende water. De bekervorm garandeert een optimale verbreiding. De vrouwelijke gametofyt bestaat uit een stengel die aan de top een aantal archegoniën draagt. Dit zijn chianti-flesvormige

organen waarin de eicel opgesloten ligt (Afb. 26).

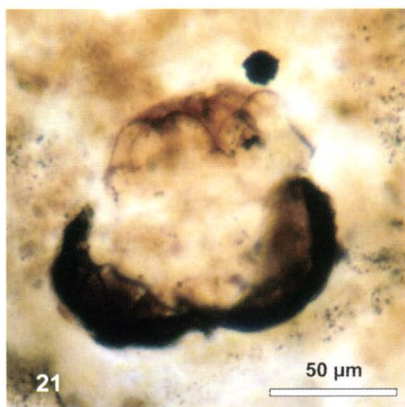
*Nothia aphylla* en *Horneophyton lignieri*

*Nothia aphylla* (Afb. 28 - 33) en *Horneophyton lignieri* (Afb. 34 - 37) zijn twee andere redelijk algemene planten in de Rhynie Chert. Deze beide soorten hebben ondergrondse, kruipende assen, de zogenaamde rhizomen (Afb. 28, 29), waaruit zich rechtopstaande bovengrondse stengels (Afb. 31) ontwikkelen. Deze planten groeiden dus niet op een harde rotsachtige ondergrond (zoals vaak bij *Aglaophyton* en *Rhynia*), maar in bodems die uit zandig materiaal en organische resten bestonden. Dergelijke strooisellagen bestaan grotendeels uit reeds gedeeltelijk vergane stengelresten. *Horneophyton* (Afb. 34) had knolvormig verdikte rhizomen met een aanzienlijke opslagcapaciteit. De ondergrondse stengels van *Nothia* zijn dunner en vaak

Afbeelding 20  
Een spore van *Aglaophyton major* die op het punt staat uit te kiemen. De spore is reeds sterk opgezwollen en deels geopend.

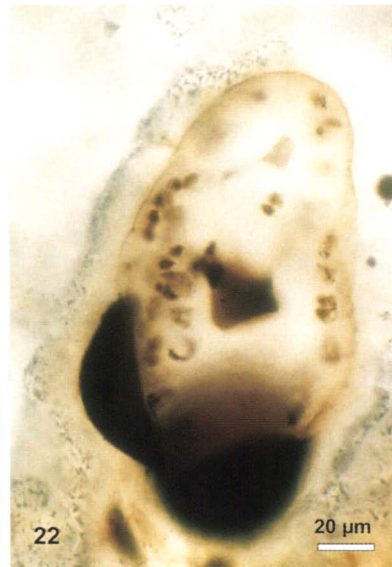


Afbeelding 21  
Kiemende spore van *Aglaophyton major*.

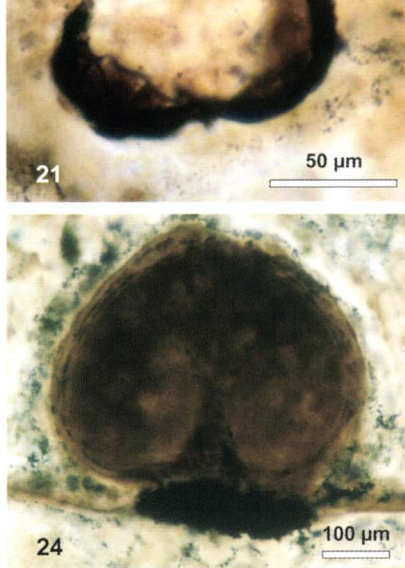


Afbeelding 22  
Kiemende spore van *Aglaophyton major*.

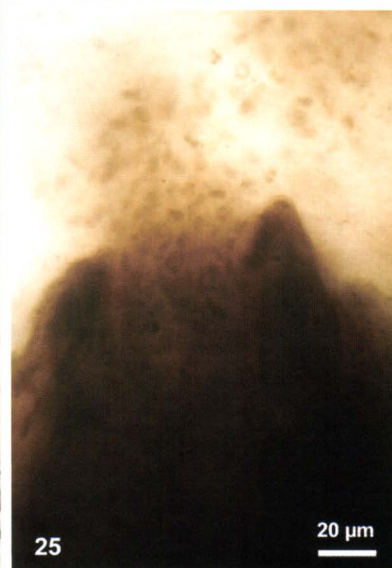
Afbeelding 23  
*Lyonophyton rhyiensis*, de mannelijke gametofyt van *Aglaophyton major*.



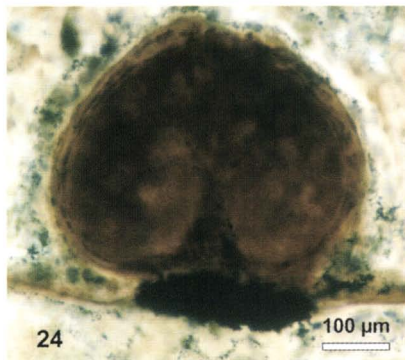
Afbeelding 24  
Detail van afbeelding 23 met een antheridium.



Afbeelding 25  
Een zich juist openend antheridium waaruit zaadcellen vrijkomen.



Afbeelding 26  
*Lyonophyton rhyiensis*, een archegonium.





zijdelings enigszins samengedrukt (Afb. 29). Ook deze beide planten hadden geen echte wortels, maar rhizoïden. Toch zal de wateropname bij deze beide soorten minder problematisch geweest zijn dan bij vormen die direct op kale, harde substraten groeiden. Niettemin zijn ook bij *Nothia mycorrhizae* aangetoond. *Horneophyton* heeft eindstandige buisvormige sporangia, die in het centrum een zuiltje van steriel weefsel hebben (Afb. 35). Dit laatste kenmerk is eigenlijk typisch voor mossen en komt bij geen andere hogere landplant voor. *Nothia* heeft stengels met onregelmatige verdikkingen en zijdelings aangehechte, uit twee schelpvormige kleppen bestaande, kortgesteelde sporangiën.

#### *Asteroxylon mackei*

De hoogst ontwikkelde en ook grootste plant uit de Rhynie Chert is *Asteroxylon mackei* (Afb. 39 - 42). Deze plant dankt haar naam aan het zeer opvallende houtlichaam dat kruis- tot stervormig is in doorsnede (Afb. 40). Deze constructie is veel complexer dan de eenvoudige cilindrische opbouw van de vaatbundelsystemen van de overige Rhynie Chert-planten. Een dergelijk vaatbundelsysteem heeft diverse voordelen. Met relatief geringe 'materiaalkosten' wordt enerzijds het contactoppervlak tussen de aan elkaar grenzende weefsels vergroot, waardoor de uitwisselingscapaciteit toeneemt. Anderzijds biedt de meer ruimtelijk georiënteerde structuur veel meer stevigheid dan een massief cilindrisch houtlichaam. Zulke con-

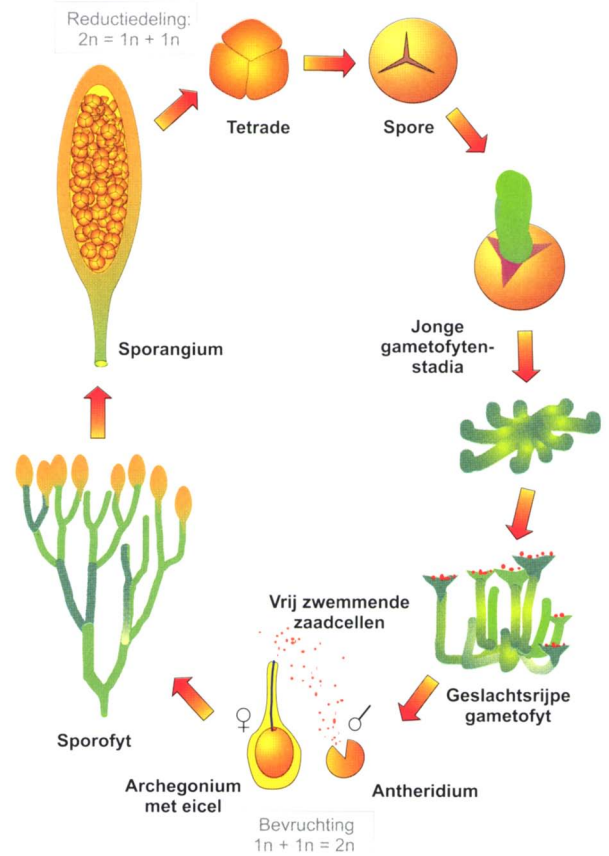
structieprincipes worden ook in de bouw vaak toegepast, denk maar eens aan de T-balk. Dankzij dit veel efficiëntere vaatbundelsysteem kon *Asteroxylon* een hoogte van circa 45 centimeter bereiken. *Asteroxylon* had als enige van de Rhynie Chert-planten al kleine bladvormige organen. Deze in een dichte spiraal staande schubvormige structuren bezaten echter nog geen eigen vaatbundel, waardoor het strikt genomen nog geen echte blaadjes zijn. Er takken weliswaar vaatbundels van het hoofdvaatbundelsysteem af, maar deze houden kort voor de basis van de 'blaadjes' op. De sporangiën van *Asteroxylon* zijn tweekleppig, kort gesteelde en zijdelings aangehecht. Als enige vertegenwoordiger van de Rhynie Chert flora had *Asteroxylon* wortels. Deze konden zo'n 20 tot 25 centimeter diep reiken. *Asteroxylon* was daarmee in staat om zelf, ook van iets grotere diepten, voldoende water op te nemen en was daardoor minder afhankelijk van de permanente aanwezigheid van voldoende water direct aan het bodemoppervlak en in de bovenste bodemlaag (Afb. 39). Mycorrhiza zijn bij deze soort nooit aangetoond.

#### *Trichopherophyton teuchansii* en *Ventarura lyonii*

Twee andere, in de laatste 10 jaar uit de Rhynie Chert en een nieuwe nabijgelegen chert-lokaliteit, beschreven planten zijn helaas nog veel minder goed bekend. *Trichopherophyton teuchansii* had stengels met dunne eencellige stekelvormige structuren. Bij deze soort

Tabel 3 - Overzicht van de groeivormen, in het bijzonder met betrekking tot de opname van water en voedingsstoffen en standplaatsen van de inmiddels goed bekende hogere landplanten uit de Rhynie Chert

	Groeivorm, in het bijzonder m.b.t. de opname van wateren voedingsstoffen	Standplaats
<i>Aglaophyton major</i>	Stengels direct op het substraat liggend, met rhizoïden	Massieve tot poreuze cherts, zandige en veenachtige bodems; natte tot vochtige milieus
<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>		Massieve tot poreuze cherts, zandige en veenachtige bodems; vochtige tot drogere milieus
<i>Nothia aphylla</i>	Ondergrondse rhizomen met rhizoïden	Zandige tot veenachtige bodems; ook periodiek drogere standplaatsen
<i>Horneophyton lignieri</i>	Ondergrondse knolvormige verdikte rhizomen met rhizoïden	
<i>Asteroxylon mackiei</i>	Rhizomen met tot 20 à 25 cm diep reikende, vorksgewijs vertakte wortels	Poreuze cherts, zandige en veenachtige bodems; drogere milieus



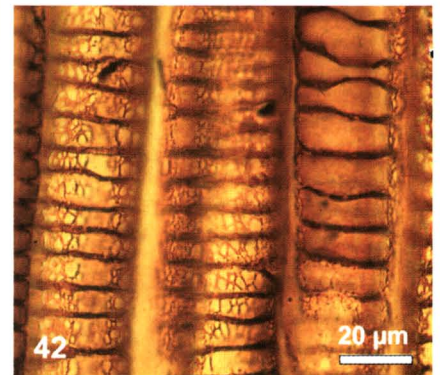
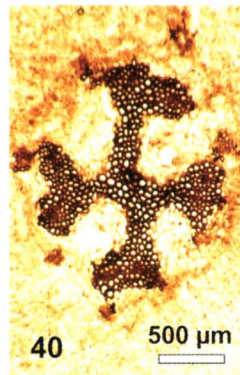
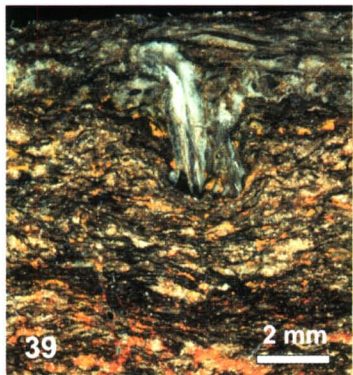
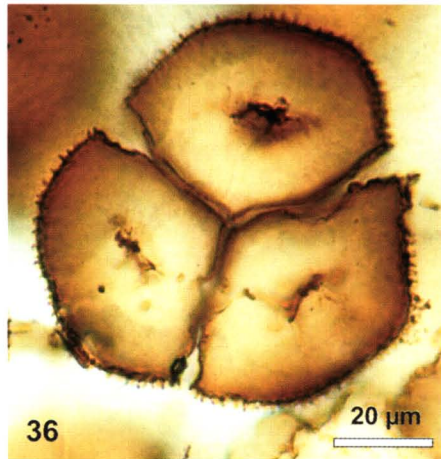
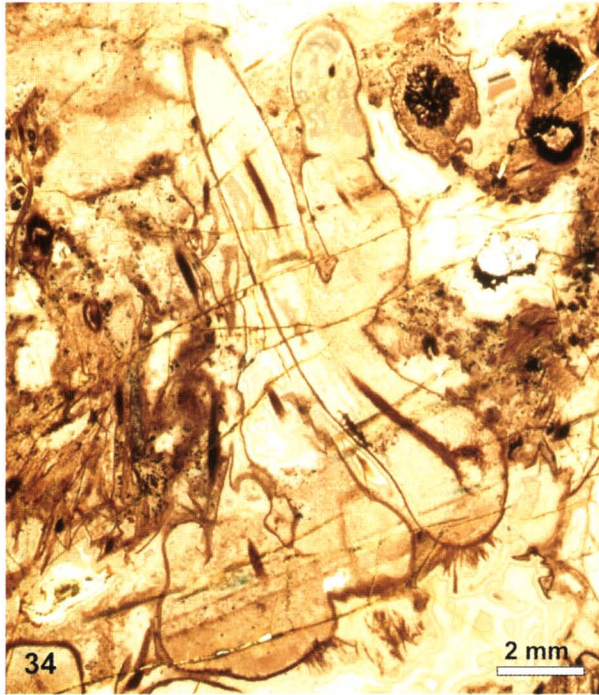
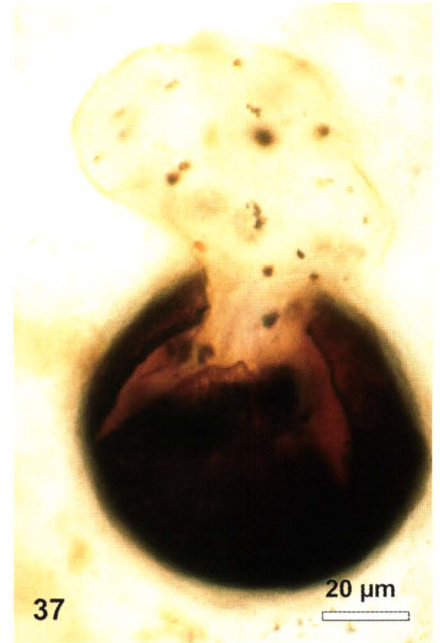
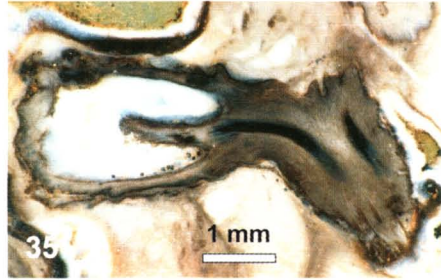
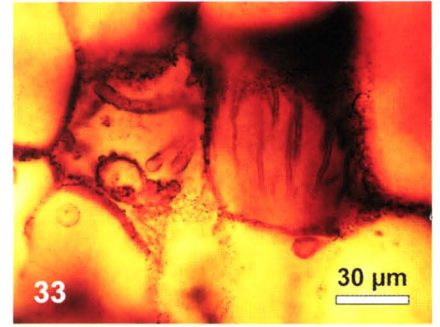
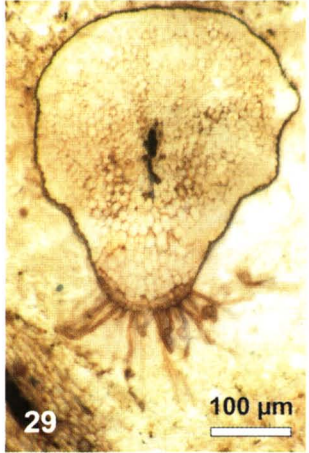
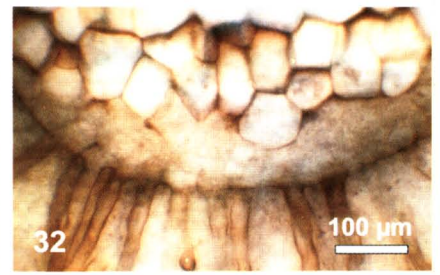
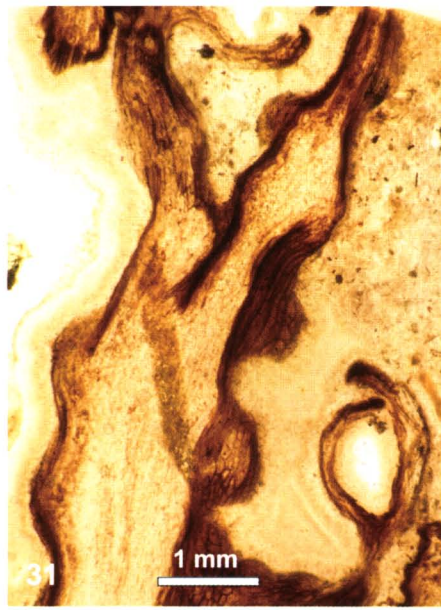
Afbeelding 27

De generatiewisseling bij vroege landplanten, gereconstrueerd aan de hand van materiaal uit de Rhynie Chert.

en bij *Ventarura lyonii* staan de sporangiën zijdelings aangehecht.

Zoals uit het bovenstaande blijkt had elke soort haar eigen specifieke groeivorm en haar eigen specifieke eisen ten aanzien van haar standplaats. Het is daarom niet verwonderlijk dat autochtoon, in levenspositie gefossiliseerde vegetaties vaak uit slechts een of twee, soms drie soorten bestaan. Enkele data met betrekking tot de standplaatsen van de best bekende Rhynie Chert-planten zijn samengevat in tabel 3.

Ofschoon de meeste landplanten uit de Rhynie Chert zeer goed bekend zijn, beter dan welke andere fossiele plant dan ook, is hun systematische positie nog steeds problematisch. De door Kidston & Lang (1917) geïntroduceerde groep der Psilophyten is inmiddels geheel in onbruik geraakt. Banks (1975) introduceerde een nieuwe classificatie, waarin drie groepen van vroege landplanten onderscheiden worden, hoofdzakelijk op grond van het vaatbundelsysteem en de vorm en positie van de sporangia. Volgens dit schema kunnen *Aglaophyton* en *Rhynia* tot de Rhyniophyten gerekend worden. Ook *Horneophyton* zou het beste binnen deze groep geplaatst kunnen worden, al wijkt de bouw van de sporan-



#### Afbeelding 28

Bodemhorizont met ondergrondse assen (rhizomen) van *Nothia aphylla*.

#### Afbeelding 29

Een rhizoom van *Nothia aphylla*.

#### Afbeelding 30

Rhizoïden van *Nothia aphylla*.

#### Afbeelding 31

Bovengrondse assen van *Nothia aphylla* met een sporangium (rechts beneden).

#### Afbeelding 32

Een reeds deels door parasitaire schimmels aangetast rhizoom van *Nothia aphylla*. Verschillende cellen zijn reeds afgestorven.

#### Afbeelding 33

Enkele cellen van een rhizoom van *Nothia aphylla* die reeds door schimmels geïnfecteerd zijn. Als tegenreactie tracht de plant de schimmeldraden en sporen met celwandmateriaal te omkorsten.

#### Afbeelding 34

*Horneophyton lignieri* met het basale, knolvormige rhizoom met rhizoïden.

#### Afbeelding 35

Een (grotendeels leeg) sporangium van *Horneophyton lignieri* met een centrale zuil bestaande uit steriel weefsel.

#### Afbeelding 36

Een tetraede van sporen van *Horneophyton lignieri*.

#### Afbeelding 37

Een kiemende spore van *Horneophyton lignieri*.

#### Afbeelding 38

*Kidstonophyton discoides*, de antheridiën-dragende gametofyt van *Horneophyton lignieri*.

#### Afbeelding 39

Een bodemhorizont met een wortel van *Asteroxylon mackiei*.

#### Afbeelding 40

Het houtlichaam (xyleem) van *Asteroxylon mackiei*.

#### Afbeelding 41

Een lengtedoorsnede van *Asteroxylon mackiei*. Dit is de enige plant die reeds bladachtige organen had; ze hadden echter nog geen bladnerf.

#### Afbeelding 42

Een lengtedoorsnede door het xyleem van *Asteroxylon mackiei* met de laddervormige tracheïden.

giën nogal af. *Trichopherophyton* en *Ventarura*, behoren met hun zijdelings aangehechte sporangiën tot de Zosterophyllophyten. Ook *Nothia* kan het beste tot deze groep gerekend worden. *Asteroxylon* wordt algemeen beschouwd als één van de eerste vertegenwoordigers van de groep der Lycopodiophyta of wolfsklauwachtigen. Volgens een nieuwer, niet geheel onomstreden classificatieschema van Kenrick & Crane (1998) worden de *Aglaophyton*, *Rhynia* en *Horneophyton* elk in een aparte groep geplaatst.

### De lagere planten, schimmels en cyanobacteriën

#### Groenalgen

Van de groenalgen is het kranswier *Palaeonitella cranii* de meest opvallende vorm. Het is de oudst bekende volledig driedimensionaal bewaard gebleven vertegenwoordiger van deze groep (Afb. 43). *Palaeonitella* vormde uit een enkele soort bestaande vegetaties in kleine poeltjes, die kennelijk van tijd tot tijd uitdroogden. Hoewel *Palaeonitella* in een bepaald niveau niet zeldzaam is, zijn voortplantingsorganen zeer zeldzaam. Wellicht werden deze vegetaties in silica ingebed, voordat de planten voortplantingsorganen gevormd hadden. Hierbij dient men zich te realiseren dat hele levensgemeenschappen ineens gefossiliseerd zijn en dat de chert-horizonten echte momentopnames zijn. Naast *Palaeonitella* zijn nog drie andere algen uit de Rhynie Chert beschreven.

#### Schimmels

Kidston & Lang (1917 - 21) hebben diverse soorten schimmels beschreven. Het betreft hier vrijwel steeds geïsoleerde schimmeldraden of -hypthen en schimmelsporen, die naar huidige inzichten niet goed te classificeren zijn. Hoewel zulke schimmeldraden rijkelijk vertegenwoordigd zijn (Afb. 45 - 51), is de systematische positie van deze schimmels vaak zeer problematisch. Voor een juiste classificatie dient namelijk de complete levenscyclus bekend te zijn. Naast de reeds eerder genoemde mycorrhiza-schimmels, die tot de Glomaceae gerekend kunnen worden, konden de laatste tien jaar verschillende schimmels nader geïdentificeerd worden. Naast in symbiose levende schimmels komen ook saprofytische en parasitaire vormen voor. Saprofytische schimmels leven op dood organisch materiaal en spe-

len een belangrijke rol bij de verdere biologische afbraak. Een voorbeeld van een aquatisch levende saprofyt is *Palaeoblastiocladea*, die tot de Allomyces gerekend wordt (Afb. 51). Bij parasitaire vormen ondervindt de gastheer aanzienlijke schade van de schimmel en moet de gastplant een infectie in het ergste geval met de dood bekopen.

Het is niet altijd gemakkelijk om vast te stellen of schimmels symbiontisch, parasitair of saprofytisch waren. Bij reeds beschreven mycorrhizae van *Aglaophyton* en *Rhynia*, die grotendeels in de intercellulaire holtes leefden en waarbij arbusculae aangetoond konden worden, is de situatie duidelijk. Bij door schimmels overgroeide, in aquatische milieus afgezette, fragmentarische en reeds gedeeltelijk vergane plantenresten bestaat weinig twijfel dat het bij deze schimmels om saprofytische vormen gaat. Moeilijker is het om vast te stellen dat schimmels werkelijk schade aan levende planten toegebracht hebben. Toch zijn er diverse voorbeelden waarbij er geen twijfel over bestaat, dat het om parasitaire schimmels gaat. Het meest sprekende voorbeeld zijn de rhizomen van *Nothia* (Kerp *et al.*, 2001). Bij deze plant konden diverse stadia gedocumenteerd worden, vanaf de eerste infectie tot de vrijwel complete vernietiging van grotere stukken weefsel. De tegenreactie van de gastplant toont aan dat hier een levende plant geïnfecteerd werd. Om de schade na het binnendringen nog enigszins te beperken, probeerde de plant de schimmel in te kapselen door cellulose af te scheiden rondom de schimmeldraden. De plant verdikte de wanden van de cellen die het nog gezonde van het reeds sterk aangetaste weefsel scheidde. Zo, trachtte de plant een verdere uitbreiding van de schimmel en daarmee een aantasting van het gezonde weefsel te voorkomen (Afb. 33). Dergelijke reacties zijn ook van recente planten bekend. Andere voorbeelden van parasitisme zijn door schimmels geïnfecteerde kiemende sporen en exemplaren van *Palaeonitella*, waarbij de door schimmels geïnfecteerde cellen sterk opgezwollen zijn (Taylor *et al.*, 1992). Er zijn zelfs voorbeelden van schimmels die op andere schimmels parasiteerden (Hass & Remy, 1992).

Van diverse schimmelgroepen zijn de oudste vertegenwoordigers uit de

Rhynie Chert beschreven. Dit betekent niet dat ze niet eerder voorkwamen, maar dit is veeleer terug te voeren op het feit dat dergelijke organismen doorgaans niet fossiliseren. De preservatie in de Rhynie Chert is werkelijk exceptioneel. Verschillende uit de Rhynie Chert beschreven vormen zijn relatief hoog ontwikkeld, hetgeen erop duidt dat ze reeds een langere evolutie doormaakten. Het is zelfs zeer waarschijnlijk dat schimmels, algen en cyanobacteriën de eerste landbewonende organismen waren. Tot de schimmelgroepen waarvan de oudste vertegenwoordigers uit de Rhynie Chert beschreven zijn behoren onder andere de reeds genoemde Blastocladiaceae en de Ascomyceten (Afb. 49, 50). Deze laatste groep, die ook wel bekend staat onder de naam zakjeszwammen, is tegenwoordig een van de grootste schimmelgroepen. Ze omvat vele nuttige soorten zoals gistschimmels, die onontbeerlijk zijn voor het bakken van brood, de bereiding van kaas en het brouwen van bier. Ook de penicilline-schimmel, die een belangrijke rol speelt bij de productie van antibiotica, behoort tot deze groep. Daarnaast zijn er ook uiterst schadelijke vormen, zoals het uiterst giftige moederkoren. De exemplaren uit de Rhynie Chert bezitten een min of meer urnvormig vruchtlichaam met daarin de karakteristieke asci, de zakvormige organen waarin de ascosporen gevormd worden (Taylor et al., 1999) (Afb. 50).

Niet alleen wat betreft de systematiek, maar ook wat hun levenswijze betreft vertegenwoordigen de uit de Rhynie Chert beschreven schimmels een zeer breed spectrum. Hierbij dient echter opgemerkt te worden, dat het aantal tot op heden beschreven soorten waarschijnlijk slechts een fractie is van de werkelijk aanwezige vormen. Vele resten kunnen niet nader geclassificeerd worden, omdat hun levenscyclus nog onvolledig bekend is.

#### Cyanobacteriën

Cyanobacteriën, vroeger ten onrechte ook wel blauwwieren genoemd, zijn eencellige organismen, die ook kolonies kunnen vormen en tot de bacteriën gerekend worden. Ze hebben geen echte celkern maar wel chlorofyl en kunnen fotosynthese bedrijven. Cyanobacteriën zijn de oudst bekende organismen en ze hebben een cruciale rol gespeeld in de vroegste ontwikkelingsgeschiedenis

van het leven op aarde. Zij waren verantwoordelijk voor de productie van vrije zuurstof, en veranderden daarmee de samenstelling van de aanvankelijk zuurstofloze atmosfeer. Recente cyanobacteriën zijn uit de meest uiteenlopende milieus bekend, zowel aquatisch, van marien tot zoetwater, als ook terrestrisch, zoals in bodems en op kale rotsen. Sommige vormen zijn aan zeer extreme condities aangepast. Hoewel ze niet echt algemeen zijn, zijn uit de Rhynie Chert een zestal soorten beschreven. De als dunne draadvormige filamenten optredende kolonies waren ongetwijfeld aquatisch. Sommige soorten vormden matten in opdrogende poeltjes, terwijl andere vormen - mede op grond van de textuur van chert - aan stromend water gerelateerd worden.

#### Korstmos

Een zeer opmerkelijke soort is *Winfrenatia reticulata*, het oudste tot op heden bekende korstmos (Taylor et al., 1995, 1997) (Afb. 52 - 59). Een korstmos is een samenlevingsvorm van twee organismen, een schimmel - ook wel de fycobiont genoemd - en een zogenaamde fotobiont, doorgaans een groenwier maar soms een cyanobacterie. Korstmossen zijn tegenwoordig zeer wijd verbreid en kunnen zelfs vegetatievormend optreden. Ze kunnen zich goed handhaven op plaatsen waar geen andere planten meer kunnen groeien, onder meer op kale rotsen en stenen. De schimmel vormt een zich naar beneden verdichtend vlechtwerk (Afb. 52, 53), dat de wieren of cyanobacteriën omsluit. Bij *Winfrenatia* is de fotobiont een cyanobacterie, waarvan zelfs diverse celdelingsstadia gedocumenteerd zijn (Afb. 54 - 59).

#### Nematophyten

De meest problematische plantenresten uit de Rhynie Chert zijn enkele soorten die tot de groep der Nematophyten gerekend worden. Het betreft in de regel buisvormige structuren, die glad zijn of spiraalvormige wandverdichtingen hebben (Afb. 44). Deze kunnen gemakkelijk met geïsoleerde tracheïden verward worden. De systematische positie van deze resten is nog onduidelijk. Wellicht zijn het resten van zwamachtige organismen (Wellman & Gray, 2000).

#### De fauna van de Rhynie Chert

De hier in Tabel 4 gepresenteerde lijst van dierlijke resten uit de Rhynie Chert is nog onvolledig. Met

Afbeelding 43

*Palaeonitella cranii*, een kranswier.

Afbeelding 44

*Nematoplexus rhyniensis*, een enigmatisch fossiel.

Afbeelding 45

Een holte in de chert vol met schimmeldraden die later door silica omkorst zijn.

Afbeelding 46

Zoosporangium van een schimmel (Chytridiomyceet)

Afbeelding 47

Een zoosporangium op een hyphe (draad) van een Chytridiomyceet in een rhizoom van *Horneophyton*.

Afbeelding 48

Een zoosporangium van een Chytridiomyceet op een spore van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 49

Een Ascomyceet (perithecium) in een stengel van *Asteroxylon mackiei*.

Afbeelding 50

Detail van afbeelding 49 met de zogenaamde asci en de ascosporen.

Afbeelding 51

*Palaeoblastocladia*, een saprofytische schimmel behorende tot de groep der Allomyces op een afgestorven stengel van *Aglaophyton major*.

Afbeelding 52

*Winfrenatia reticulata*, het oudst bekende korstmos. Dit korstmos bestaat uit een schimmel (donker gekleurd), die een netwerk vormt, waartussen de cyanobacteriën zitten.

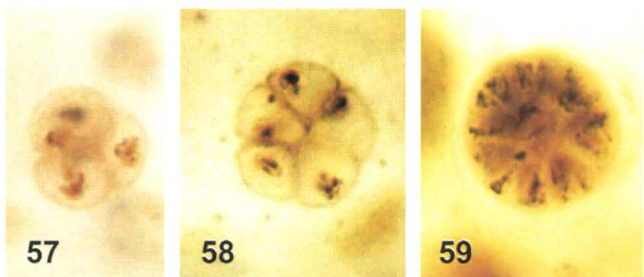
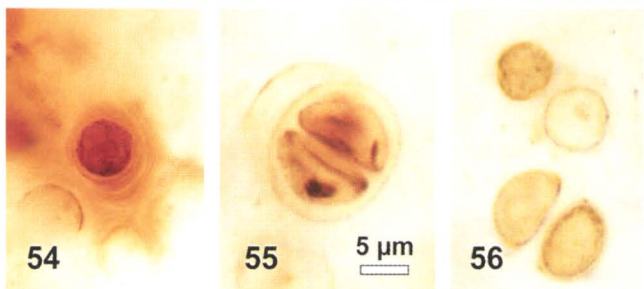
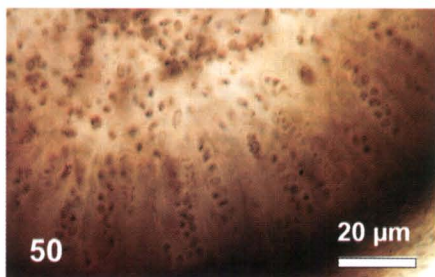
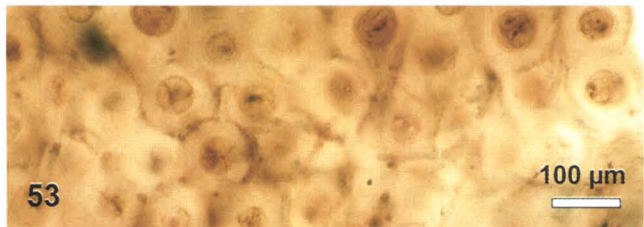
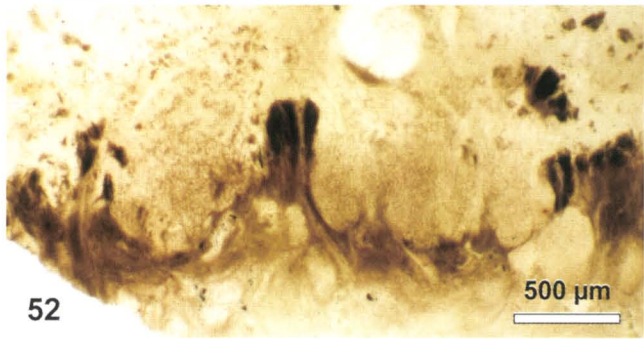
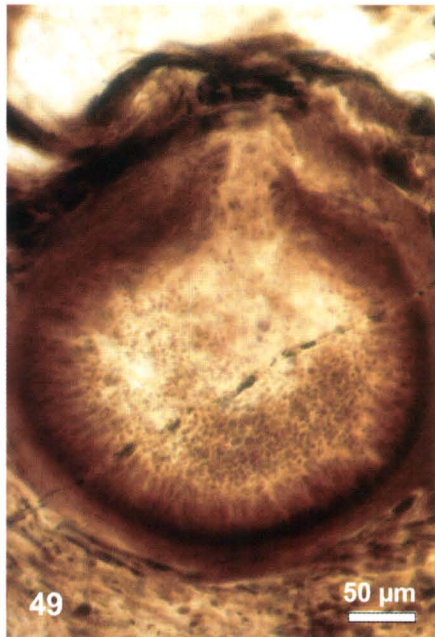
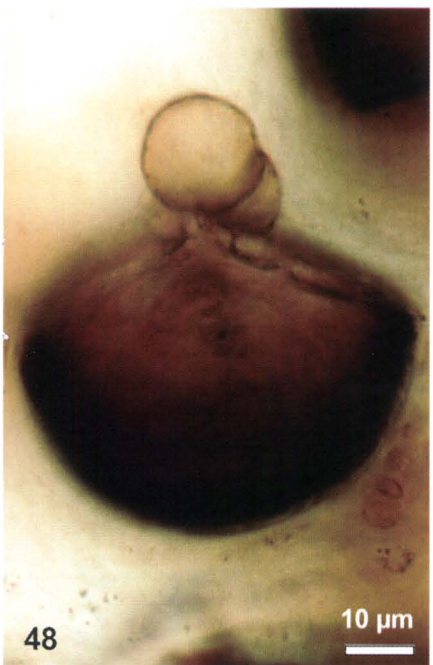
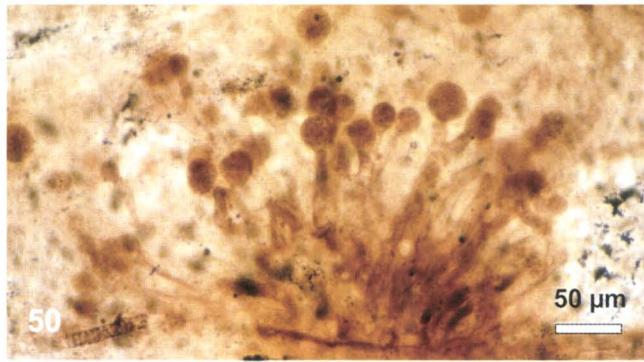
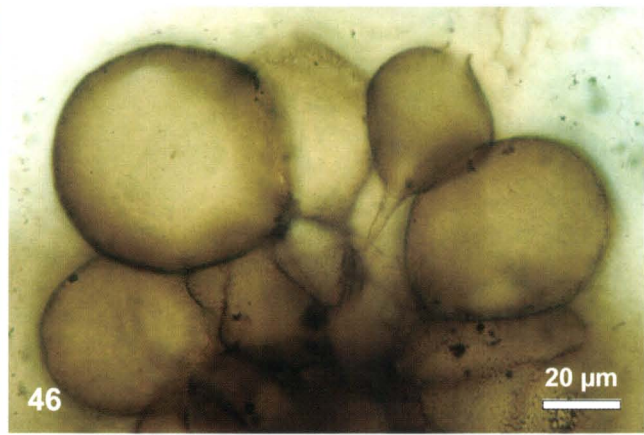
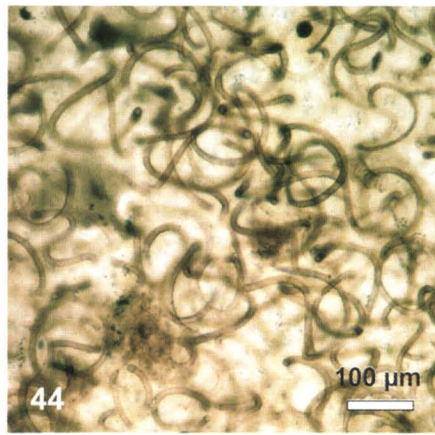
Afbeelding 53

Detail van afbeelding 52 met een netwerk van schimmeldraden (mycobiont) en cyanobacteriën (fotobiont).

Afbeelding 54 - 59

Celdelingsstadia van de fotobiont van *Winfrenatia reticulata*. Alle afbeeldingen zelfde vergroting.

name in de laatste paar jaren zijn diverse nieuwe soorten en zelfs nieuwe groepen gevonden, die nog niet officieel beschreven zijn, en die hier derhalve slechts kort gememoreerd kunnen worden. Verschillende dieren hadden een aquatische levenswijze zoals de kreeftachtigen en de glas-aaltjes. De mijten, veelpotigen, trigonotarbiden en hooiwagens waren zonder twijfel landbewonende organismen.



Tabel 4 - De fauna van de Rhynie chert

Arthropoda (Geleedpotigen)	
<b>Spinnen, Hooiwagens (Arachnida - Opiliones)</b>	
Nieuwe Soort; voorlopige publicatie Dunlop et al. 2003*	
<b>Trigonotarbiden</b>	
<i>Palaeocharinus rhyniensis</i>	Hirst 1923
<i>Palaeocharinus scourfieldi</i>	Hirst 1923
<i>Palaeocharinus calmani</i>	Hirst 1923
<i>Palaeocharinus kidstoni</i>	Hirst 1923
<i>Palaeocharinoides hornei</i>	Hirst 1923
Twee nieuwe soorten*	
<b>Mijten (Arcari)</b>	
<i>Protacaris crani</i>	Hirst 1923
<i>Protospeleorchestes pseudoprotacarus</i>	Dubinin 1962
<i>Pseudoprotacarus scoticus</i>	Dubinin 1962
<i>Palaeotydeus devonicus</i>	Dubinin 1962
<i>Paraprotacarus hirsti</i>	Dubinin 1962
<b>Veelpotigen (Myriopoda)</b>	
<i>Leverhulmia mariae</i>	Anderson & Trewin 2003
<b>Springstaarten (Collembola)</b>	
<i>Rhyniella praecursor</i>	Hirst & Maulik 1926
<b>Kreeftachtigen (Crustaceae)</b>	
<i>Lepidocaris rhyniensis</i>	Scourfield 1926
<i>Castracollis wilsonae</i>	Fayers & Trewin 2004
<b>Euthycarcinoiden</b>	
<i>Heterocrania rhyniensis</i>	Hirst & Maulik 1926
<b>Geleedpotigen (Arthropoda) incerate sedis</b>	
<i>Rhyniognatha hirsti</i>	(Hirst & Maulik 1926)
<i>Rhyniemonstrum dunlopi</i>	Anderson & Trewin 2003
<b>Borstelwormen (Polychaeta)</b>	
Kauwapparaat van een borstelworm*	
<b>Glasaaltjes (Nematoda)</b>	
<i>Chronogaster</i> -achtige nematode	

De met een sterretje (\*) gemerkte soorten zijn nog niet gepubliceerd of nog niet formeel beschreven. Derhalve worden ze hier niet verder behandeld.

### Kreeftachtigen

Er zijn verschillende kreeftachtigen bekend uit de Rhynie Chert. *Lepidocaris rhyniensis* behoort tot de orde der Branchiopoda (Afb. 60). Het is de oudste vertegenwoordiger van deze tegenwoordig wijd verbreide groep en tevens één der oudste zoetwaterkreeften. *Lepidocaris* is verwant met recente vormen als *Daphnia*, de watervlo, en met *Triops*, een genus dat al sinds het Perm bekend is en waarvan tegenwoordig zelfs kweeksets (levende fossielen!) in de speelgoedhandel aangeboden worden. *Lepidocaris* is één van de meest algemene dieren uit de Rhynie Chert. De kop draagt een paar korte gesegmenteerde antennulae en een paar vertakte grotere antennae, ogen ontbreken. Het lijf is gesegmenteerd en de eerste elf segmenten dragen elk een paar poten. *Lepidocaris* was een ac-

tieve zwemmer en kwam vaak voor in poeltjes waarin ook het kranswier *Palaeonitella* groeide. *Lepidocaris* leefde van plantaardig detritus. Naast *Lepidocaris* komt in dergelijke biotopen ook een andere kreeftachtige voor. Deze kreeftachtige is onlangs beschreven als *Castracollis wilsonae* en vertoont een sterke gelijkenis met *Triops* (Fayers & Trewin, 2004).

### Euthycarcenoidea

De Euthycarcenoidea zijn een andere groep geleedpotigen met een aquatische levenswijze. Ze komen voor vanaf het Siluur tot in de Trias, maar fossielen zijn uiterst zeldzaam. Deze tot 15 millimeter lange dieren waren, gezien hun bouw waarschijnlijk geen goede zwemmers. Daarom is aan te nemen, dat ze over de bodem krabelden en daar hun kostje bij elkaar scharrelden. *Heterocrania* was waarschijnlijk een detritusetter.

### Veelpotigen

In vochtige milieus kwamen ook veelpotigen voor. *Crussolum* lijkt sterk op de recente honderdpoot, maar heeft anders dan de naam doet vermoeden slechts 15 paar poten. Deze vorm was ongetwijfeld een actieve rover. Een andere onlangs gevonden, nog niet beschreven soort was kennelijk een detritusetter. Het maag-darmkanaal bevat nog resten van de laatste maaltijd. Deze dieren ademden met behulp van buisvormige tracheeën.

### Springstaarten

Vele lezers kennen springstaarten waarschijnlijk als de kleine arthropoden die onder meer op vochtige bloemenaarde leven en opspringen bij het gieten van kamerplanten. Fossiel is deze groep zeer slecht bekend, maar in de Rhynie Chert zijn meerdere exemplaren gevonden. Dit zijn tevens de oudste vertegenwoordigers van deze groep. Andere fossiele springstaarten zijn bekend uit Oligocene barsteen. De Rhynie Chert-exemplaren tonen een opvallend sterke gelijkenis met enkele recente vormen, zozeer zelfs, dat men wel eens gesuggereerd heeft, dat het hier recente contaminatie betreft. Het feit dat ze compleet verkiezelde en volledig door chert omgeven zijn sluit dit evenwel uit. Recente soorten leven bij voorkeur op en in vochtige bodems en voeden zich met plantendetritus, sommige zijn carnivoor en leven onder meer van glasaaltjes.

Afbeelding 60

*Lepidocaris rhyniensis*, een kreeftachtige.

Afbeelding 61

*Palaeotydeus devonicus*, een mijt.

Afbeelding 62

Een blok chert met twee verschillende trigonotarbiden (spin-achtigen): een kleine, *Palaeocharinus rhyniensis*, in een sporangium van *Aglaophyton major* (witte ellips), en een nog niet beschreven grote vorm (gele ellips).

Afbeelding 63

Detail van afbeelding 62 met *Palaeocharinus rhyniensis*.

Afbeelding 64

Kop van *Palaeocharinus rhyniensis* vanaf de onderzijde gezien.

Afbeelding 65

Boeklongen van *Palaeocharinus rhyniensis*.

Afbeelding 66

Een lengtedoorsnede van *Palaeocharinus rhyniensis*, waarvan de oorspronkelijke vorm nog bewaard gebleven is. Het achterlijf is na inbedding in de chert in elkaar geklapt en de daarbij ontstane holte is naderhand ook met kiezelzuur opgevuld.

Afbeelding 67

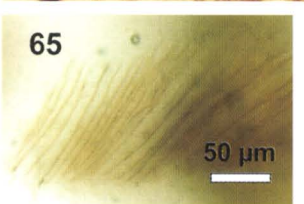
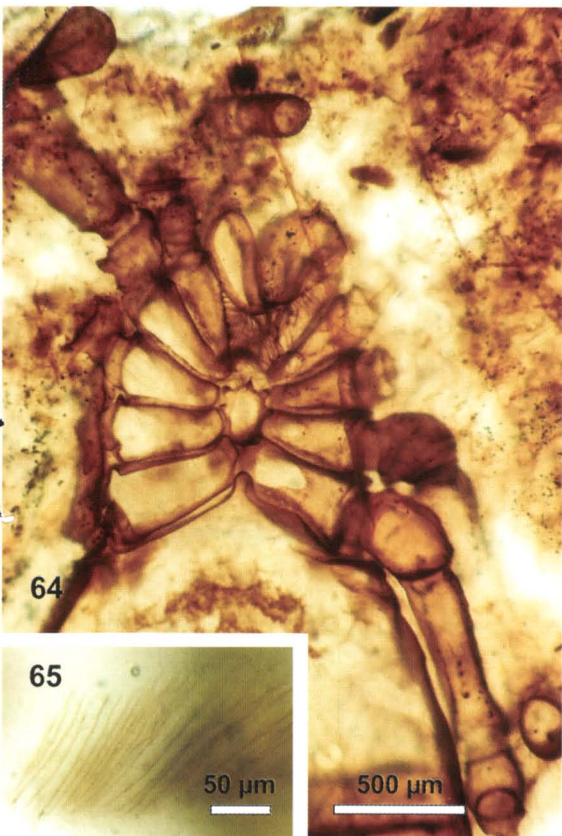
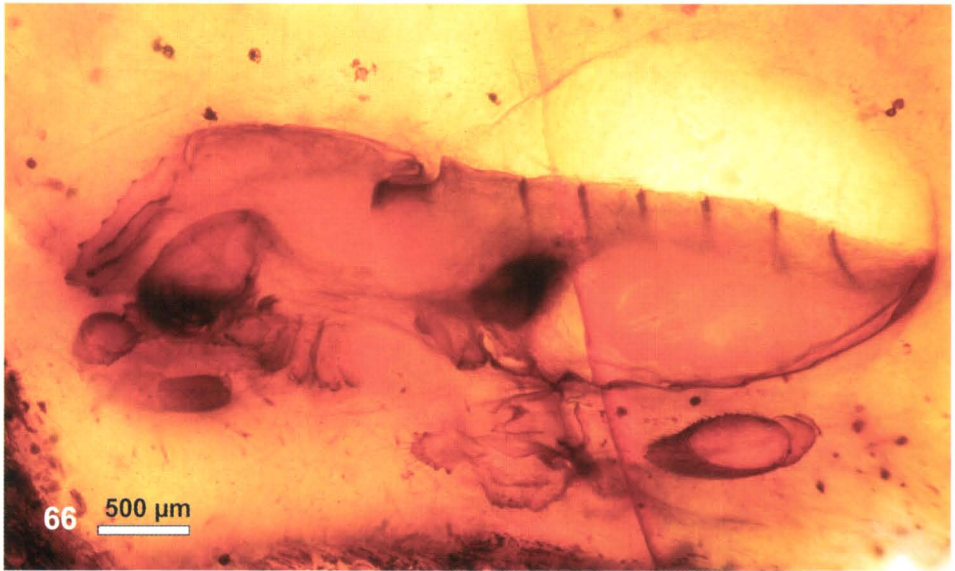
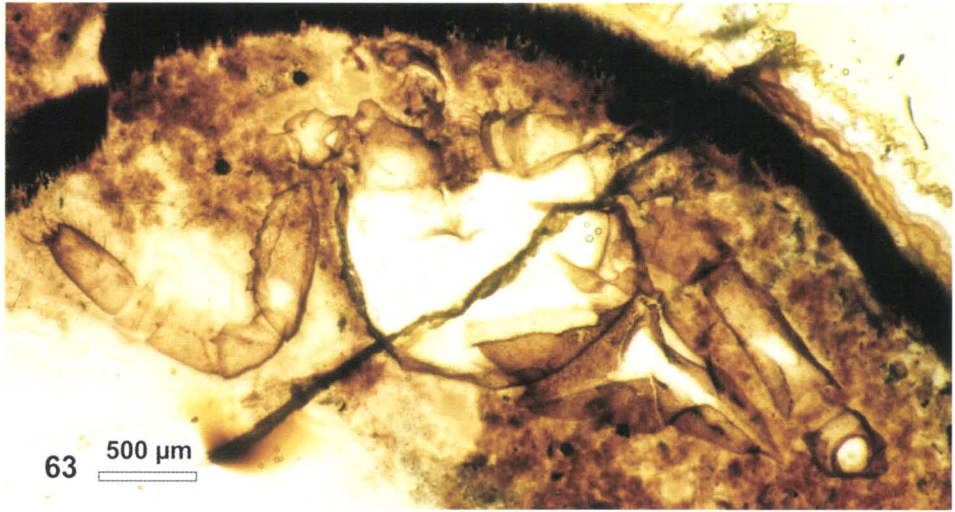
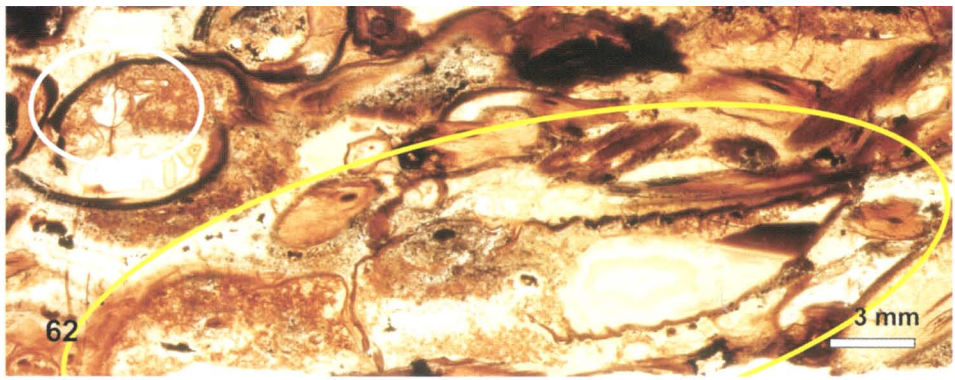
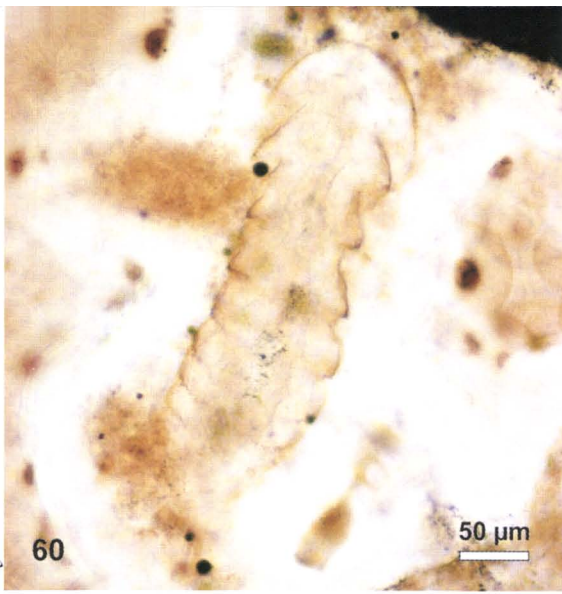
Detail van afbeelding 66 met de mondwerktuigen.

### Mijten

Oorspronkelijk werd een enkele mijtensoor uit de Rhynie Chert beschreven, namelijk *Protocaris cranii*. Naderhand werden er vier soorten aan de lijst toegevoegd, die evenwel alle gebaseerd zijn op materiaal dat aanvankelijk als *P. cranii* beschreven was. Het probleem met de mijtenresten uit de Rhynie Chert is dat ze, erg klein zijn en vanwege hun sterk driemensionale vorm, doorgaans zeer moeilijk te fotograferen. Alle oudere illustraties van Rhynie Chert-mijten zijn tekeningen; het hier afgebeelde exemplaar (Afb. 61) is het eerste complete, fotografisch gedocumenteerde exemplaar. Recente mijten komen in de meest uiteenlopende milieus voor. In de Rhynie Chert komen ze vaak voor in lege sporangia. De vorm van de kop van het hier afgebeelde exemplaar wijst erop dat het waarschijnlijk een sapzuiger was.

### Trigonotarbiden

Tot de best bekende dierlijke resten uit de Rhynie Chert behoren de trigonotarbiden, een groep van spinachtigen, die zich van de echte spinnen



onderscheidt door hun gesegmenteerd achterlijf, door de afwezigheid van spinklieren en door de positie van de ogen. Er zijn vijf soorten beschreven, maar het is niet onwaarschijnlijk dat het hier slechts een enkele soort betreft, omdat de verschillen relatief klein zijn.

**Afbeelding 68**

Een fossiele hooiwagen (Opilionide): het mannetje met de penis. Enkele poten zijn met pijlen aangegeven.

**Afbeelding 69**

Detail van Afb. 68 met de interne penis en de geslachtsopening.

**Afbeelding 70**

Een fossiele hooiwagen (Opilionide): het vrouwtje met de legbuis (o = ovopositor).

**Afbeelding 71**

Detail van afbeelding 70 met de tracheeën (ademhalingsorganen).

**Afbeelding 72**

Detail van afbeelding 70 met de ovopositor.

**Afbeelding 73**

Een stukje chert met resten van diverse, nog niet beschreven trigonotarbiden (pijlen). Let op de agaatvorming binnen in de spinnen.

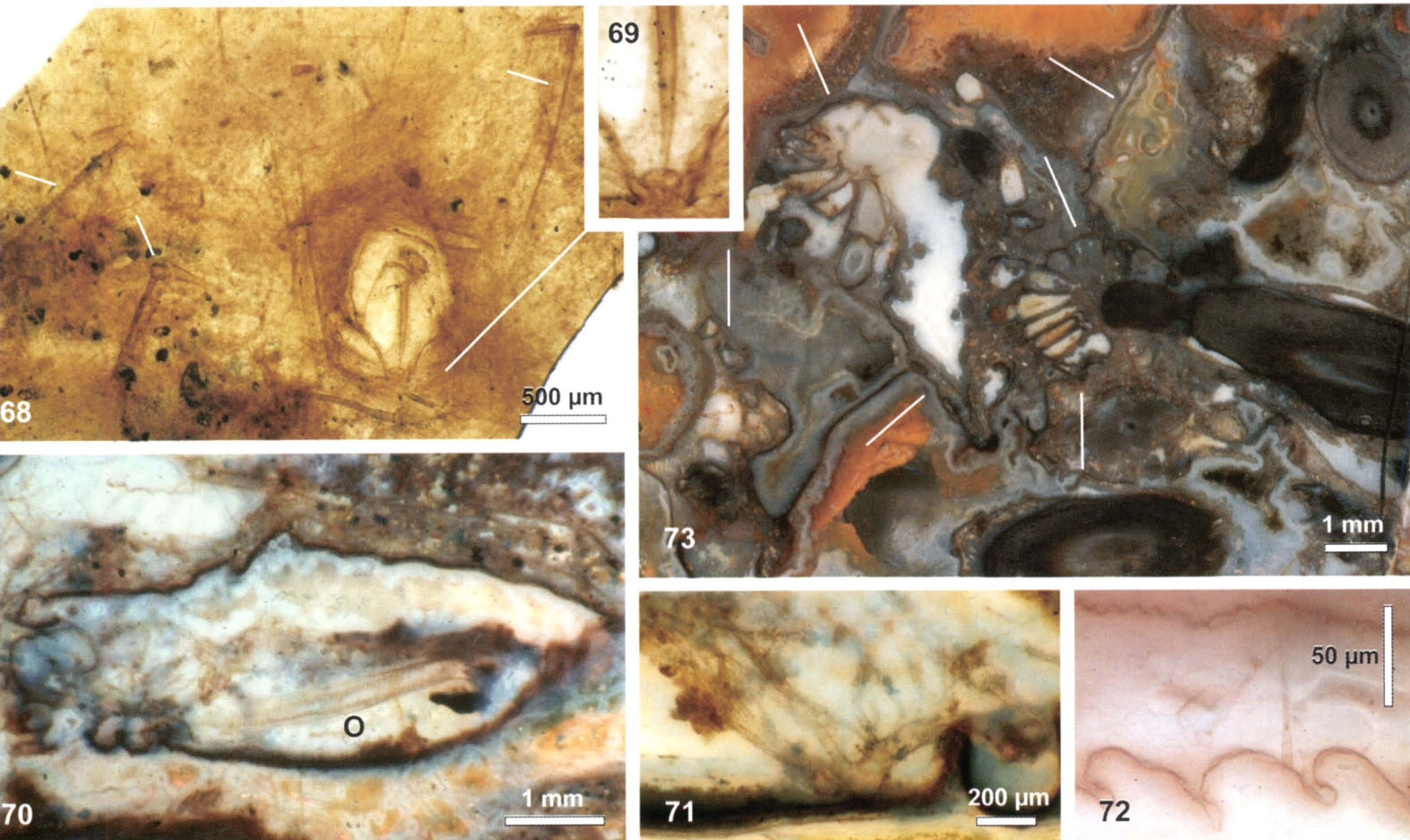
*Palaeocharinus rhyniensis* (Afb. 62 - 67) is een dier met een lichaamslengte van 4 à 5 millimeter, de poten niet meegerekend. Een manuscript over een nieuwe duidelijk afwijkende en beduidend grotere soort (Afb. 62, 73) is momenteel in voorbereiding.

De oudste trigonotarbiden zijn bekend uit het Boven-Siluur maar de Rhynie Chert-exemplaren zijn best bekende vertegenwoordigers van deze volledig uitgestorven groep. In enkele gevallen konden zelfs resten van spierweefsels worden aangetoond. Deze dieren hadden vier paar krachtige poten en een goed ontwikkeld mondapparaat met twee klauwvormige mondwerktuigen (cheliceren), die dienden om de prooi te vangen en twee zogenaamde pedipalpen, die waarschijnlijk als tastwerktuigen dienden (Afb. 66, 67). De ademhaling geschiedde met behulp van zogenaamde boeklongen, die uit dunne lamellen bestonden en die als de bladzijden van een boek naar beneden hingen (Afb. 65). De ogen waren goed ontwikkeld en de krachtige bouw van het dier en de vorm van het mondapparaat wijzen erop dat het een roofdier was. Van trigonotarbiden zijn zowel complete die-

ren als ook vervellingsresten bekend. Met name bodemhorizonten bestaande uit los plantenstrooisel kunnen bijzonder rijk zijn aan trigonotarbiden. Op een beperkt oppervlak van weinige cm<sup>2</sup> komen soms wel vijf complete exemplaren voor. Trigonotarbiden worden ook regelmatig in holle, reeds grotendeels vergane plantenstengels en in geopende, lege sporangia aangetroffen (Afb. 62). Kennelijk waren ze ook hier op zoek naar een geschikte prooi. In een sporangium zit een trigonotarbide die omgeven is door talloze coprolieten, welke uit sterk verfrommelde huidjes van mijten bestaan. Elders in hetzelfde sporangium zitten nog niet geconsumeerde mijten, die zich te goed doen aan de eiwitrijke binnenwand van het sporangium. In dit geval kan aan de hand van een enkel slijpplaatje een hele voedselketen gereconstrueerd worden.

**Hooiwagens**

Een van de meest recente vondsten betreft enkele exemplaren van de oudste hooiwagens (Afb. 68 - 72). Opmerkelijk genoeg is het een vorm die, op grond van vergelijkingen met recente verwanten, als relatief hoog ontwikkeld moet worden beschouwd.





## RHYNIE CHERT ECOSYSTEEM ONDERZOEK

Afbeelding 74  
Het Rhynie Chert  
ecosysteem.

Het is geenszins een primitieve tegenwoordiger van deze, een ieder welbekende, groep. Van deze dieren met hun karakteristieke lange poten (Afb. 68) zijn zowel mannelijke (Afb. 68, 69) als vrouwelijke (Afb. 70) exemplaren bekend. Ook deze hooiwagens bezaten tracheeën als ademhalingsorganen (Afb. 71) en waren dus goed aan een terrestrische levenswijze aangepast. Zelfs de mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen zijn bewaard gebleven (Afb. 68, 72) (Dunlop *et al.*, 2003). Een andere opzienbarend bericht werd onlangs gepubliceerd (Engel & Grimaldi, 2004). Zij konden aantonen, dat een oorspronkelijk door Scourfield (1940) gepubliceerde vondst, inderdaad het oudst bekende insect is.

Van vrijwel alle bovengenoemde diersoorten zijn complete exemplaren bekend. Ze hadden allemaal een goed fossiliseerbare, meestal uit chitine bestaande huid of schaal. Het is dan ook niet verwonderlijk dat de meeste van deze dieren regelmatig gevonden worden. Anders ligt het bij dieren, die geen harde, goed fossiliseerbare delen bezaten. Toch is ook op dit terrein de laatste tijd enige voortgang geboekt.

### Borstelwormen en Glasaaltjes

Kleine kaakelementen die met fijne chitinetandjes bezet zijn, zijn waarschijnlijk afkomstig van borstelwormen. Deze groep komt tegenwoordig uitsluitend in mariene milieus voor, maar kwam in het Palaeozoïcum en Mesozoïcum ook in zoetwatermilieus voor, zoals bijvoorbeeld *Spirorbis*. De grootste verrassing was evenwel de vondst van een groot aantal glasaaltjes (Nematoden) in reeds gedeeltelijk vergane stengels van *Aglaphyton*. De recent zeer wijd verbreide en zeer talrijke glasaaltjes zijn fossiel uitsluitend uit barnsteen bekend en de tot dusverre oudste vormen stammen uit het Krijt. Ook hier kwam aanvankelijk de vraag op, of de Rhynie-exemplaren werkelijk fossiel zijn. Het feit dat ze onder meer binnen in de nog grotendeels intacte ademholtes onder de huidmondjes zitten, sluit echter elke twijfel uit. Zelfs fijne details als spieren, spijsverteringskanaal en geslachtsorganen zijn nog goed te herkennen. Deze fossiele vertegenwoordigers vertonen een sterke gelijkenis met enkele recente soorten, die in rottend plantenmateriaal in een vochtig tot nat milieu leven. Het is duidelijk dat die-

ren met resistente delen nog steeds sterk oververtegenwoordigd zijn en ook altijd wel zullen blijven. Toch tonen deze nieuwe vondsten aan dat nauwgezet onderzoek nog steeds tot onverwachte verrassingen kan leiden.

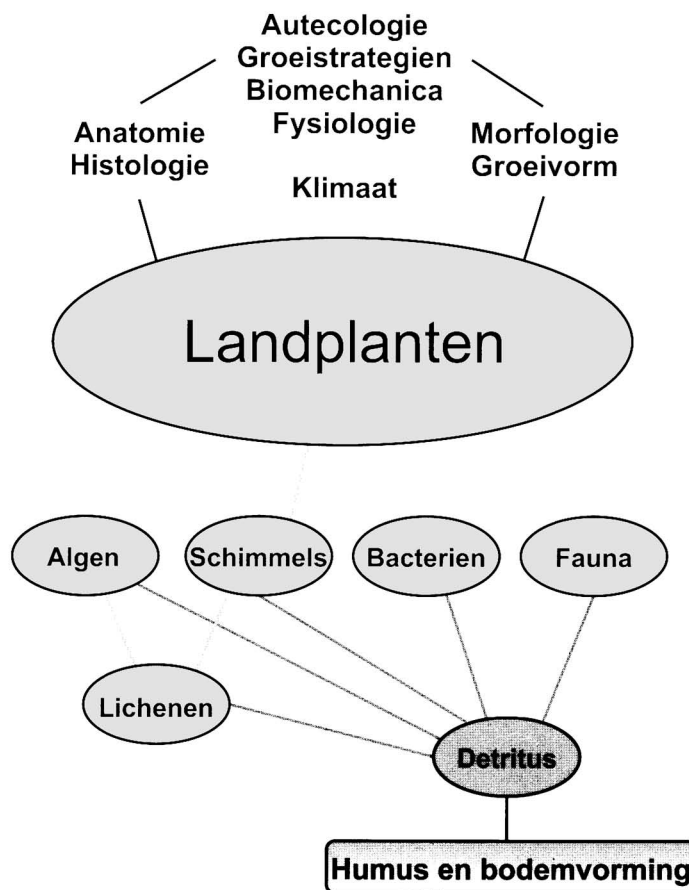
Verschillende landbewonende arthropoden waren carnivoor. Sommige mijten waren hoogst waarschijnlijk sapzuigers, terwijl andere vormen zoals de springstaarten leefden van detritus. De fauna geeft geen eenduidige aanwijzingen voor echte herbivoren, die ook grotere plantenresten geconsumeerden. Toch tonen planten af en toe beschadigingen en wondweefsels die op regeneratie duiden. Het beste bewijs dat ook herbivoren in de Rhynie Chert-fauna vertegenwoordigd waren, wordt echter geleverd door coprolieten. Uitscheidingsproducten zijn zeer talrijk in de Rhynie Chert en op grond van hun vorm en inhoud kunnen vele typen onderscheiden worden. Daarbij zijn ook vormen die 'grotere', niet verteerbare plantenresten, zoals cuticulae en sporen, bevatten.

Hoewel de producenten van deze coprolieten veelal niet bekend zijn, is duidelijk dat de fauna gevarieerder was dan het op het eerste oog lijkt en kennelijk had iedere soort zijn eigen voorkeursmenu.

### Conclusies

De Rhynie Chert heeft de oudste vertegenwoordigers van een relatief groot aantal planten- en diergroepen geleverd. Diverse uit de Rhynie Chert bekende organismengroepen zijn elders zeer zeldzaam, andere zelfs nauwelijks fossiel bekend. Hoewel de ontdekking van de chert inmiddels al negentig jaar achter ons ligt, worden nog steeds nieuwe, opzienbarende vondsten gedaan.

De Rhynie Chert bevat de oudste anatomisch bewaard gebleven landplanten. Dankzij de uitzonderlijke goede preservatie zijn de meeste van deze planten ondertussen beter bekend dan menige recente soort, zowel wat bouw, levenswijze als ook wat de ecologie betreft. Ook qua fauna neemt Rhynie een unieke positie in.



Niet alleen de exceptionele preservatie, maar ook het feit dat het grotendeels in situ gefossiliseerde levensgemeenschappen zijn, maakt de Rhynie Chert zo bijzonder. De Rhynie Chert biedt een serie unieke momentopnames van het vroegste leven op het land. De interacties tussen de diverse organismen, inclusief vele microscopisch kleine, normaliter nauwelijks of niet fossiliseerbare vormen, en hun relaties tot het leefmilieu kunnen zeer gedetailleerd bestudeerd worden. Daarmee is Rhynie één van de beste en meest compleet bewaard gebleven fossiele ecosystemen (Afb. 74), zeker wat de terrestrische milieus betreft.

#### Dankwoord

Dit overzicht over de Rhynie Chert flora en fauna is uiteraard slechts een beknopte samenvatting en het resultaat van vele tientallen jaren intensief onderzoek, door diverse groepen van nauw met elkaar samenwerkende onderzoekers. Hoewel het ondoenlijk is om hier iedereen te noemen, zouden wij enkele mensen toch speciaal in dit dankwoord willen vermelden. In de eerste plaats prof. dr. Winfried Remy (1924-1995), die het Rhynie Chert-onderzoek in Münster geïnitieerd heeft, en prof. dr. Thomas N. Taylor (Lawrence, KS, USA), waarmee vooral op het gebied van fossiele schimmels al jarenlang een zeer nauwe samenwerking bestaat. Op het gebied van de fauna wordt intensief met diverse onderzoeksgroepen samengewerkt, onder meer met dr. Nigel Trewin en dr. Steve Fayers (Aberdeen), dr. Lyall Anderson (Edinburgh) en dr. Jason Dunlop (Berlijn). Dit onderzoek was mogelijk dankzij de financiële ondersteuning van diverse subsidiegevers; het in Münster doorgevoerde onderzoek werd gefinancierd door de Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG), de Deutsche Akademischer Austauschdienst (DAAD), de Alexander von Humboldt-Stiftung en de Europese Unie.

#### Literatuur

Banks, H.P., 1975. Reclassification of Psilophyta. *Taxon*, 24: 401-413.

Cleal, C.J. & Thomas, B.A., 1985. Palaeozoic palaeobotany in Great Britain, pp. 80-92. Chapman & Hall, London.

Dunlop, J.A., Anderson, L.I., Kerp, H. & Hass, H., 2003. Preserved organs of Devonian harvestmen. *Nature*, 425: 916.

Edwards, D., Kerp, H. & Hass, H., 1998. Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach. *J. Exp. Bot.*, 49: 255-278.

Engel, M.S. & Grimaldi, D.A., 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427: 627-630.

Fayers, S.R. & Trewin, N.H., 2004. A new crustacean from the Early Devonian Rhynie Chert. *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sciences*, 93: 255-382.

Hass, H. & Remy, W., 1992. Devonian fungi. Interactions with the green algae *Palaeonitella*. *Mycologia*, 86: 901-910.

Hirst, S., 1923. On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). *Ann. Mag. nat. Hist.*, 9th Ser., 70: 455-474.

Kenrick, P. & Crane, P.R., 1997. The origin and early diversification of land plants, a cladistic study. Washington DC, Smithsonian Inst. Press.

Kerp, H., Hass, H. & Mosbrugger, V. 2001. New data on *Nothia aphylla* Lyon, 1964 ex El Saadawy et Lacey, 1979: a poorly known plant from the Lower Devonian Rhynie Chert. *in: Gensel, P.G. & Edwards, D. (Eds.), Plants invade the land: evolutionary and environmental perspectives*, pp. 52-82. New York, Columbia University Press.

Kidston, R. & Lang, W.H., 1917-1921. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part I-V. - *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 51(24): 761-784, 52(24): 603-627, 52(26): 643-680, 52(32): 831-854, 52(33): 855-902.

Mackie, W., 1916. The Rock series of Craigbeg and Ord Hill, Rhynie, Aberdeenshire. *Trans. Edinburgh Geol. Soc.*, 10: 205-236.

Powell, C.L., Trewin, N.H. & Edwards, D., 2000. Palaeoecology and plant succession in a borehole through the Rhynie cherts, Lower Old Red Sandstone, Scotland. *in: Friend, P.F. & Williams, B.P.J. (Eds.), New perspectives on the Old Red Sandstone. Geol. Soc. London Spec. Publ.*, 180: 439-457.

Remy, W. & Remy, R., 1980. Devonian gametophytes with anatomically preserved gametangia. *Science*, 208: 295-296.

Remy, W., Gensel, P.G. & Hass, H., 1993. The gametophyte generation of some

Early Devonian Land Plants. *Int. J. Plant Sci.*, 154: 35-58.

Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H. & Kerp, H., 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 11841-11843.

Rice, C.M., Trewin, N.H. & Anderson, L.I., 2000. Geological setting of the Early Devonian Rhynie cherts, Aberdeenshire, Scotland: an early terrestrial hot spring system. *J. Geol. Soc. London*, 159: 203-214.

Taylor, T.N., Hass, H. & Kerp, H., 1997. A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert. *Amer. J. Bot.*, 84: 992-1004.

Taylor, T.N., Hass, H. & Kerp, H., 1999. The oldest fossil ascomycetes. *Nature*, 399: 648.

Taylor, T.N., Hass, H. & Remy, W., 1992. Devonian fungi: interactions with the green alga *Palaeonitella*. *Mycologia*, 84: 901-910.

Taylor, T.N., Hass, H., Remy, W. & Kerp, H., 1995. The oldest fossil lichen. *Nature*, 378: 244.

Taylor, T.N., Remy, W., Hass, H. & Kerp, H., 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia*, 87: 560-573.

Wellman, C. H. & Gray, J., 2000. The microfossil record of early land plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 355, 717 - 732.

**Uiteraard is een der oudste terrestrische ecosystemen ook op het internet te vinden. Hier volgen een drietal websites, die een algemeen overzicht over de Rhynie Chert geven:**

<http://www.uni-muenster.de/GeoPalaeontologie/Palaeo/Palbot/erhynie.html>  
De eigen Rhynie Chert web site van de Forschungsstelle für Paläobotanik in Münster.

<http://www.abdn.ac.uk/geology/profiles/rhynie/>  
De zeer uitvoerige web site van onze collegae uit Aberdeen met veel afbeeldingen en een compleet literatuuroverzicht over de Rhynie Chert

<http://www.xs4all.nl/~steurh/home.html>  
De website van NGV-lid Hans Steur, met talloze foto's van Rhynie Chert-materiaal.