

Tempskya: versteend hout van een boomvaren uit het Krijt

Hans de Kruyk (preparaten en foto's) en Hans Steur (tekst)

H. de Kruyk, Hoffmanstraat 14, 4143 BE, Leerdam

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

De vondst van een prachtig stuk versteend hout bij de zandzuigerij te Kalkar (Duitsland) door Hans de Kruyk was aanleiding tot het schrijven van dit artikel. Het fossiel is een stammetje van 28 centimeter lang met een maximale diameter van 6 centimeter. Op één plek is een massa dooreengevlochten buisjes te zien, elk met een diameter van ongeveer 1 millimeter (Afb. 1). Toen de vinder er slijpplaatjes van had gemaakt (zijn gewoonte bij interessante stenen), bleek het hout uitmuntend geconserveerd te zijn. Onder de microscoop was een prachtige structuur zichtbaar, die evenwel veel vragen oproep. Via foto's op een geïmproviseerde website stelde Prof. H. Kerp uit Münster vast dat het om *Tempskya*-hout ging. Gezien de bijzondere kwaliteit van de vondst raadde hij ons aan een artikel aan *Tempskya* te wijden, hetgeen hierbij gebeurt.

Inleiding

Tempskya is een geslacht van boomvormige varens, waarvan de fossielen tot nu toe alleen in lagen uit het Krijt gevonden zijn. De stammen van boomvarens bestaan in de regel uit een enkele echte stam met daaromheen een mantel van luchtwortels. Secundaire diktegroei ontbreekt. De opbouw van een *Tempskya*-stam is echter uniek en wijkt af van de stammen van andere boomvarens. Hij is namelijk gevormd door een verstrengeling van grote aantallen stengels en wortels. Deze stamvormige structuur wordt wel 'schijnstam' genoemd.

Kortom, de *Tempskya*-schijnstam was opgebouwd uit stengels en wortels. De omhooggroeiende stengels, die een doorsnede van 2,5 tot 10 millimeter hebben, gaven grote aantallen wortels af (doorsnede ongeveer 1 mm) die naar beneden groeiden. Ze vormden een viltige massa rondom de stengels. Doordat de stengels zich geregeld vertakten, ontstond er een zeer

stevig geheel. Van de bundels houtvaten in de stengels takten regelmatig dünnere houtvatstrengen af. Deze groeiden in de richting van de buitenkant van de stam. De houtvatbundeltjes vormden de kern van een zogenaamd bladsteeltje, dat aan de buitenkant van de stam uitmondde in een 'bladvoetje'. Aangenomen wordt dat hier de bladeren aan vastzaten. Hoe die er uit zagen is niet bekend. Men heeft nooit aangehechte bladeren gevonden.

De stam kon naar schatting een hoogte bereiken van zo'n 6 meter en een doorsnede van 50 centimeter. Men heeft een stam gevonden van ongeveer 1 meter lang. De grootste doorsnede die is aangetroffen, is ongeveer 40 centimeter. Afbeelding 2 toont de reconstructie van de plant door Andrews en Kern (1947).

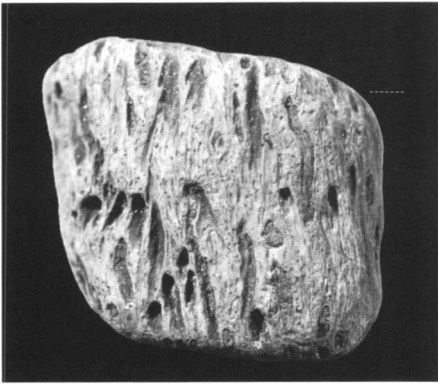
In de levende boom rotten de stengels van onderaf weg. Van bovenaf groeiende worteltjes vulden de vrijge-



Afb. 2. Reconstructie van de varenboom *Tempskya* door Andrews en Kern (1947).



Afb. 1. Stuk verkiezeld *Tempskya*-hout. Zwerfsteen van Kalkar (Dld). Lengte 28 cm.



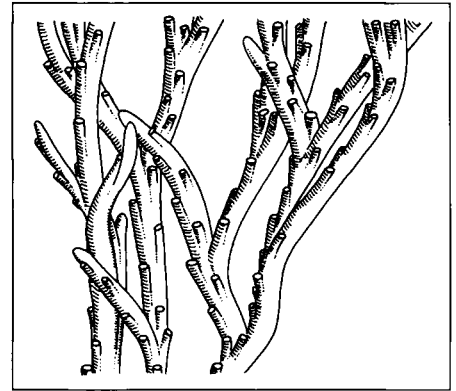
Afb. 3. Stuk *Tempskya* uit *Sibculo*. Coll. F. Rhebergen.

komen ruimte weer op. In het onderste deel van de stam kwamen daarvoor geen stengels voor. Het stuk dat Hans de Kruyk vond, toont uitsluitend worteltjes en is dus afkomstig uit het onderste deel van een stam. Juist de stukken met alleen worteltjes blijken vaak zeer goed geconserveerd. Dit is te verklaren doordat deze onderste stukken gedeeltelijk in de bodem zaten en dus een grotere kans op fossilisatie hadden dan hogere delen.

Toen bleek dat in het gevonden stuk *Tempskya* alleen wortels en geen stengels voorkwamen, gingen we op zoek naar ander materiaal. De 'sponzenclub' bestaande uit Tom Koops, Freek Rhebergen, Harm Snippe en Ruud Eggink, verklaarde zich bereid

stukken *Tempskya* uit eigen collecties te halen en deze aan ons te tonen, met recht van zagen. Dat gebeurde op zaterdag 9 juni 2001 in Emmen. De meest kansrijke stukken werden uitgezocht, waarvan Hans de Kruyk slijpplaatjes maakte. Daaruit bleek dat bij geen van de in onze omgeving gevonden stukken de stengels goed bewaard zijn gebleven. In de meeste exemplaren waren de stengels duidelijk te zien, maar ze waren slecht gefossiliseerd. Alleen in het stuk van afbeelding 3 zijn celstructuren in zekere mate bewaard gebleven.

Ook uit de literatuur blijkt dat de in Europa gevonden fossielen van *Tempskya* in bijna alle gevallen slecht geconserveerd zijn. Er worden slechts enkele uitzonderingen gemeld, waaronder een stuk uit Rusland. De belangrijkste publicaties over *Tempskya* gaan over Amerikaans materiaal, voornamelijk gevonden in de staten Montana, Idaho en Wyoming. Deze publicaties zijn van Read en Brown (1937), Read (1939), Andrews en Kern (1947) en Ash en Read (1976). Het materiaal dat hierin beschreven wordt, is inclusief de stengels uitmuntend bewaard gebleven. Van prof. H. Kerp hebben wij een peel van het oorspronkelijke materiaal van Andrews te leen gekregen. Een buitengewoon goed geconserveerd stuk *Tempskya* afkomstig uit Idaho (Afb. 4) kregen wij



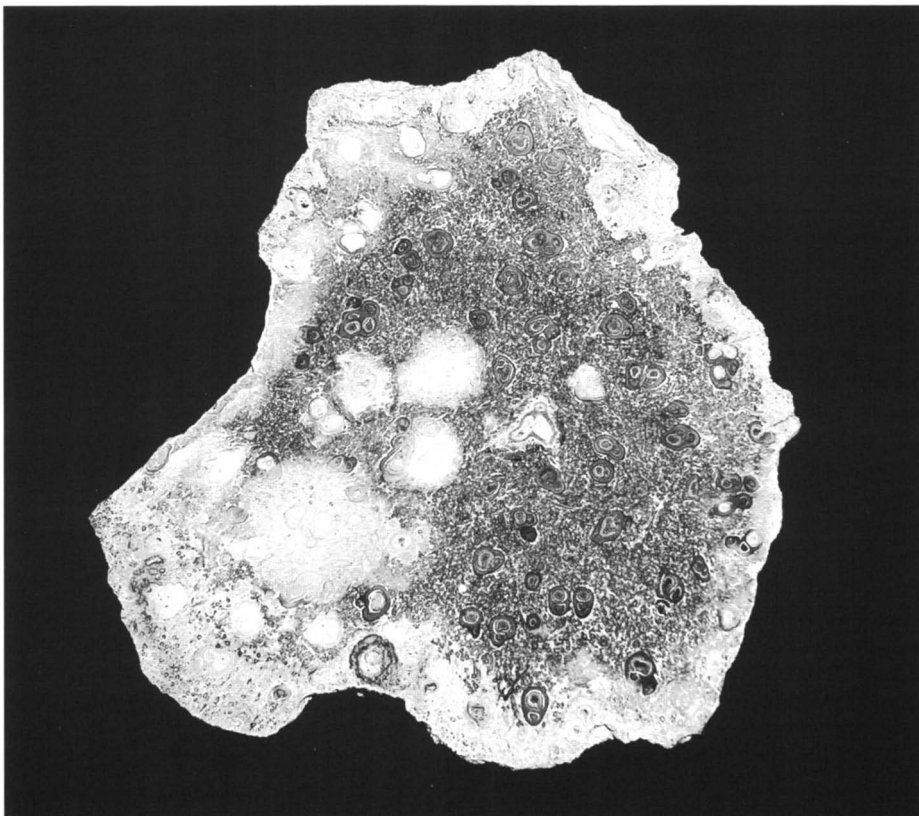
Afb. 5. Reconstructie van een zich (binnen de stam) vertakkende stengel met bladsteeltjes. De bladsteeltjes houden ook in werkelijkheid na korte afstand op. Getekend door J. Hulst naar Andrews en Kern (1947).

van prof. T.N. Taylor van de University of Kansas. Veel foto's bij dit artikel betreffen preparaten van dit stuk. Verder konden wij via de familie Vlasveld uit Bennekom beschikken over een schijfje *Tempskya* uit Tasmanië, waarop de bladvoetjes duidelijk zichtbaar zijn (Afb. 13). Door middel van deze objecten kunnen wij vrijwel elk detail van het organisme goed in beeld brengen.

De geschiedenis van het onderzoek

De eerste vermelding van *Tempskya* is een beschrijving door Stokes en Webb in 1824 onder de naam *Endogenites erosa*. Zij dachten dat het om hout van een palmachtige plant ging. De officiële beschrijving is in 1845 gegeven door Corda aan de hand van niet al te goed geconserveerd materiaal uit Bohemen. De naam *Tempskya* is gegeven ter ere van de natuuronderzoeker *Tempsky*. In 1897 werd de ware aard van *Tempskya* als mogelijkheid geopperd door de Duitser Karl Stenzel: 'omhooggroeiende en zich vertakkende varenstengels, ingesloten door hun eigen neerwaartsgroeiende wortels'.

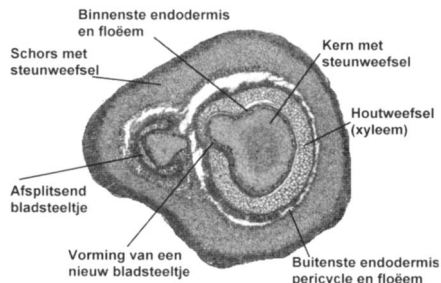
In 1911 werd gedetailleerd onderzoek aan zeer goed geconserveerd *Tempskya*-materiaal uit Rusland uitgevoerd door Kidston en Gwynne-Vaughan, waarbij zij de bouw van de stam op de juiste wijze interpreterden. Eveneens in 1911 werd voor het eerst Amerikaans materiaal beschreven en wel door Berry. In 1935 gaf dr. M. Stopes een overzicht van het onderzoek aan *Tempskya* en publiceerde daarbij een reconstructie van de boom, gemaakt door Kidston en Gwynne-Vaughan. De zijtakken en bladeren waren daarbij in een kroon hoog boven op de stam geplaatst. In de periode 1930 - 1935 hebben kaar-



Afb. 4. Doorsnede van *Tempskya*-stam uit Idaho (VS). Grootste diameter 12,5 cm.



Afb. 6. Stengeldoorsnede met zojuist afgesplitste, maar nog niet losgekomen bladsteel. Let op de massa worteltjes rondom de stengel. Grootste diameter stengel: 5 mm.



Afb. 7. Schematische tekening met uitleg van de stengel van afbeelding 6. Tekening: H. Steur.



Afb. 9. Stengel met aan de linkerkant een zich afsplitsende wortel. Rechts een bladsteeltje dat los is van de centrale bundel, maar nog binnen de stengel zit. Aan de bovenzijde begint de vorming van een nieuwe bladsteeltje. Grootste diameter stengel: 5 mm.

tenmakers in Idaho en Wyoming (VS) zeer veel, voortreffelijk geconserveerd *Tempskya*-materiaal verzameld. Aan de hand daarvan hebben Read en Brown in 1937 een zeer nauwkeurige beschrijving van de plant gepubliceerd. In 1939 publiceerde Read nog een artikel over de groeiwijze van *Tempskya*.

In een belangrijk artikel in 1947 gingen Andrews en Kern vooral in op de groeiwijze van de plant. Zij zijn de scheppers van de reconstructie op afbeelding 2, die men nog steeds in alle boeken tegenkomt. Tenslotte noemen we de publicatie van Ash en Read uit 1976 over de stratigrafische betekenis van de diverse *Tempskya*-soorten in Noord-Amerika. Van veel soorten is niet duidelijk of het om echte soorten dan wel om verschillende ontwikkelingsstadia of niveau's van stammen van één enkele soort gaat. Daarom laten wij in dit artikel de soortenproblematiek buiten beschouwing.

De gebruikte technieken

De belangrijkste techniek bij het onderzoek van de *Tempskya*-fossielen was het maken van slijpplaatjes. Alleen al van het Amerikaanse stuk heeft Hans de Kruyk er vijftig gemaakt. Omdat het materiaal erg zwart was, moesten de slijpplaatjes extreem dun geslepen worden (rond 0,03 mm). Hiervan zijn foto's genomen met behulp van een digitale Olympus-camera door een Euromex stereomicroscop, type MIC 1654 voor kleine vergrotingen en type MIC 3035 voor sterkere vergrotingen. Het Amerikaanse stuk is ook nog op een andere manier behandeld: het is eerst gepolijst en vervolgens geëtst met fluorwaterstof (HF). Deze zeer agressieve stof lost de kwarts op maar laat de organische resten ongemoeid. Na grondig spoelen en drogen zijn van het geëtste oppervlak digitale opnamen gemaakt, waarvan het contrast met beeldbewerkingssoftware werd versterkt.

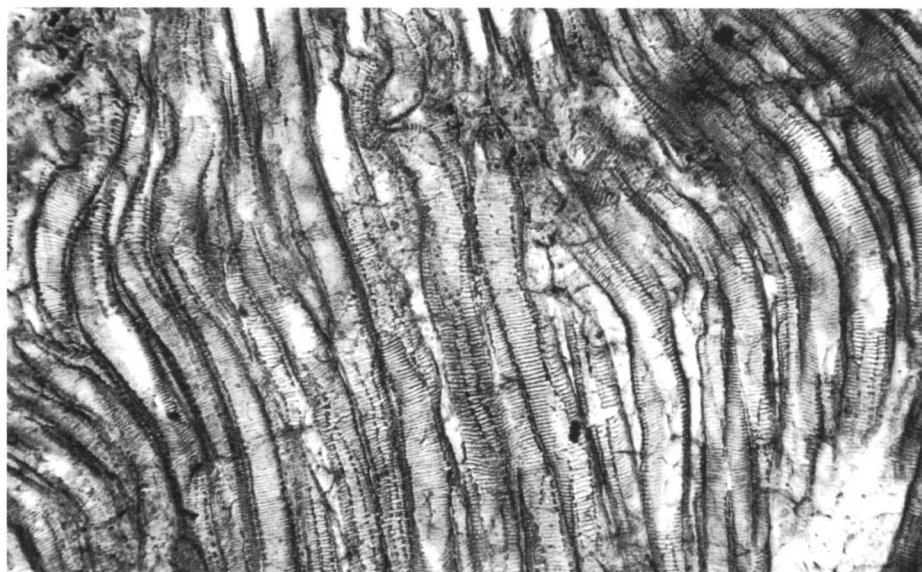
De structuur van de *Tempskya*-stam

Afbeelding 4 geeft de dwarsdoorsnede van het stuk *Tempskya* dat wij van

prof. Taylor kregen. De lichte plekken zijn plaatsen waar de conservering minder goed is. De enigszins ronde structuren (diameter 3 tot 9 mm) zijn stengeldoorsneden. In de meeste stengeldoorsneden is het proces van de afsplitsing van bladsteeltjes zichtbaar. Het oppervlak zit verder vol met kleine cirkelvormige structuren: de worteldoorsneden. Deze zijn op de foto onzichtbaar vanwege hun kleine diameter: 0,2 tot 1,2 millimeter. In tegenstelling tot dit Amerikaanse stuk is de omtrek van stammen uit onze omgeving vaak min of meer elliptisch.



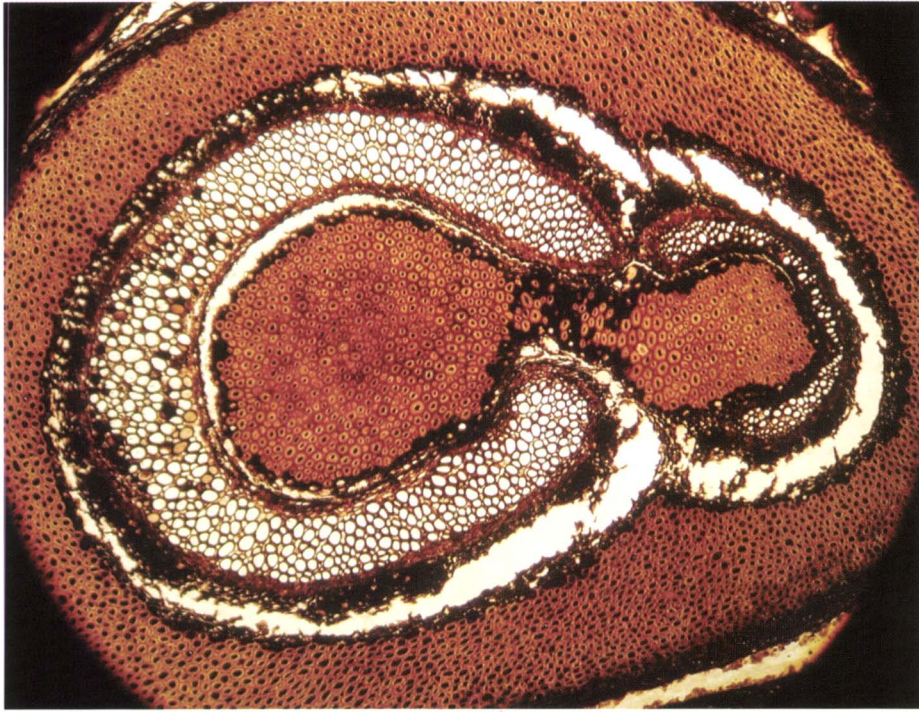
Afb. 10. Stengel die bezig is te splitsen. Dit is te zien aan de twee ringvormige vaatbundels aan de onderkant van de foto. Boven: twee bladsteeltjes die zich losgemaakt hebben maar zich nog binnen de stengel bevinden. Bij elke stengelvaatbundel is het beginstadium van een nieuw bladsteeltje te zien. Diameter stengel: 8 mm.



Afb. 8. Houtvaten met laddervormige verdikkingen in *Tempskya* van *Sibculo*. Breedte foto: 1,3 mm.

Dit komt hoogstwaarschijnlijk doordat de van oorsprong ronde stam tijdens het fossilisatieproces in elkaar is gedrukt.

In afbeelding 5 is schematisch een lengtedoorsnede van een zich vertakende stengel afgebeeld naar Andrews en Kern (1947). Deze onderzoekers hebben door middel van een lange serie opeenvolgende slijpplaatjes aangetoond dat de stengels zich frequent



Afb. 11. Stengeldoorsnede met zojuist afgesplitst bladsteeltje binnen de stengel. Te zien is dat de xyleemring van de stengel doorbroken is. Deze ring sluit zich weer snel. Let ook op de goed zichtbare steuncellen in de kern en de bast. De dunwandige cellen zijn vergaan. Diameter 4 mm.

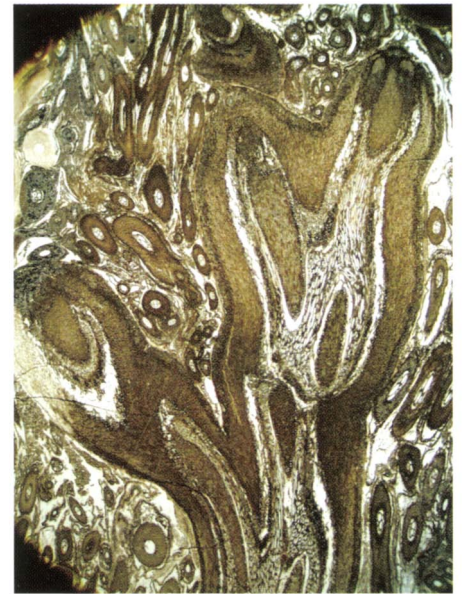
vertakten (in hun geval eens per 1,5 cm). Ook ontstonden er zeer veel bladstelen uit de stengels. Deze worden in de doorsnede echter zelden los van de stengel aangetroffen. Alleen aan de buitenkant van de stam groeiden ze door en traden ze uit de stam, waar ze loof ontwikkelden (dat evenwel nooit is gevonden). Talrijke naar beneden groeiende worteltjes ontsproten aan de stengels en vulden de ruimte tussen de stengels op. De worteltjes zijn in de tekening weggelaten.

Stengels

In de stengeldoorsneden zijn globaal drie zones te herkennen: de kern, vervolgens een ring met xyleem en floëem, en tenslotte de schors of cortex. Deze drie zones zijn gescheiden door eencellige lagen, endodermis

genaamd (Afb. 6 en 7). Het floëem is meestal vergaan. De kern bestaat uit steunweefsel (sclerenchym), dat is opgebouwd uit cellen met dikke wanden. Aan de buitenkant van de eerste endodermis ligt een smalle zone met floëem. Dit bestaat uit dunwandige cellen die vaten vormen waardoor het voedsel dat de plant gemaakt heeft, wordt getransporteerd.

Vervolgens komt een ring met houtvaten (xyleem). Deze bestaan uit langgerekte cellen die versterkt zijn met laddervormige verdikkingen. In de doorsnede van afbeelding 8 zijn deze goed te zien. Aan de buitenkant van het houtweefsel zit weer een dunne laag floëem, gevolgd door de zogenaamde pericycle en de buitenste endodermis. Uit de pericycle ontstaan



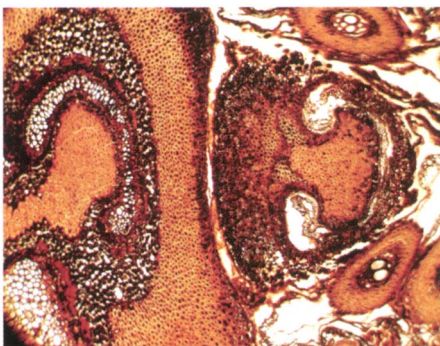
Afb. 14. Lengtedoorsnede van een stengel met afsplitsende bladstelen. Lengte stengel: 14 mm.

de worteltjes (Afb. 9).

De bast is opgebouwd uit drie lagen. De smalle binnenste laag bestaat uit dunwandige cellen. De middenlaag is dik en is opgebouwd uit zeer dikwandige cellen met een kleine diameter: dit is het steunweefsel. De buitenste laag bestaat weer uit enkele lagen dunwandige cellen. Het geheel wordt omsloten door de opperhuid of epidermis.

Bladstelen

Er is bijna geen stengeldoorsnede waarin niet een bladsteel gevormd of afgesplitst wordt. Het proces gaat als volgt: eerst wordt het xyleem op de plaats van afsplitsing dunner en buigt naar buiten. Er ontstaat een uitbocht van de centrale vaatbundel. Dan maakt het steeltje zich los en neemt daarbij een C-vormig stuk xyleem van de stengel mee. In het xyleem van de stengel blijft een opening zitten die



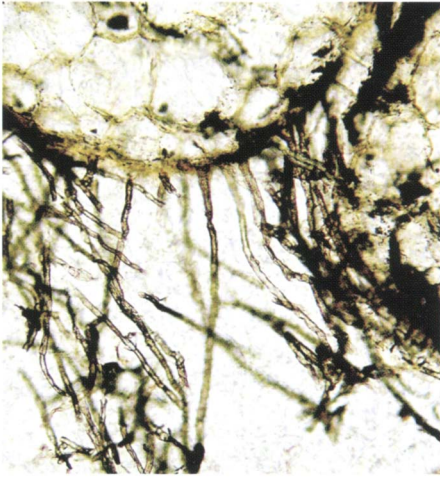
Afb. 12. Vervallen bladsteeltje vlak na het uittreden uit de stengel. De C-vormige bundel houtvaten is bijna geheel verteerd. Diameter bladsteeltje 1,8 mm.



Afb. 13. Stukje Tempskya uit Tasmanië waarop aan de onderkant van de foto veel bladvoetjes te zien zijn. Breedte 4,5 cm.



Afb. 15. Bladvoetje van het stuk van afb. 13. Diameter 4 mm.



Afb. 16. Wortelharen in een stuk *Tempskya* uit Westerhaar. Coll. F. Rhebergen. Breedte foto: 1 mm.

zich spoedig weer sluit (Afb. 10 en 11). De doorsnede van een steeltje lijkt op die van een stengel maar het xyleem blijft C-vormig. De bladsteeltjes houden al na ongeveer 1 millimeter op te bestaan, behalve in het bereik van de buitenkant van de stam. Dit verklaart waarom er zo weinig doorsneden van

losse bladsteeltjes zichtbaar zijn. Vrije bladstelen komen maar zelden voor en als ze er al zijn, bevinden ze zich nog vlakbij de stengel waarvan ze zijn afgesplitst en zijn ze sterk vervallen (Afb. 12). Deze bladstelen worden ook wel bladvoetjes of phyllopodia genoemd. Ze zijn altijd te herkennen aan het C-vormige houtweefsel.

In het Tasmaanse stuk *Tempskya* (Afb. 13) zitten wel veel bladstelen, vlak voor het uittreden uit de stam. Afbeelding 14 toont het proces van het afsplitsen van bladsteeltjes aan de hand van een verticale doorsnede. In afbeelding 15 is één van deze bladvoetjes vergroot afgebeeld.

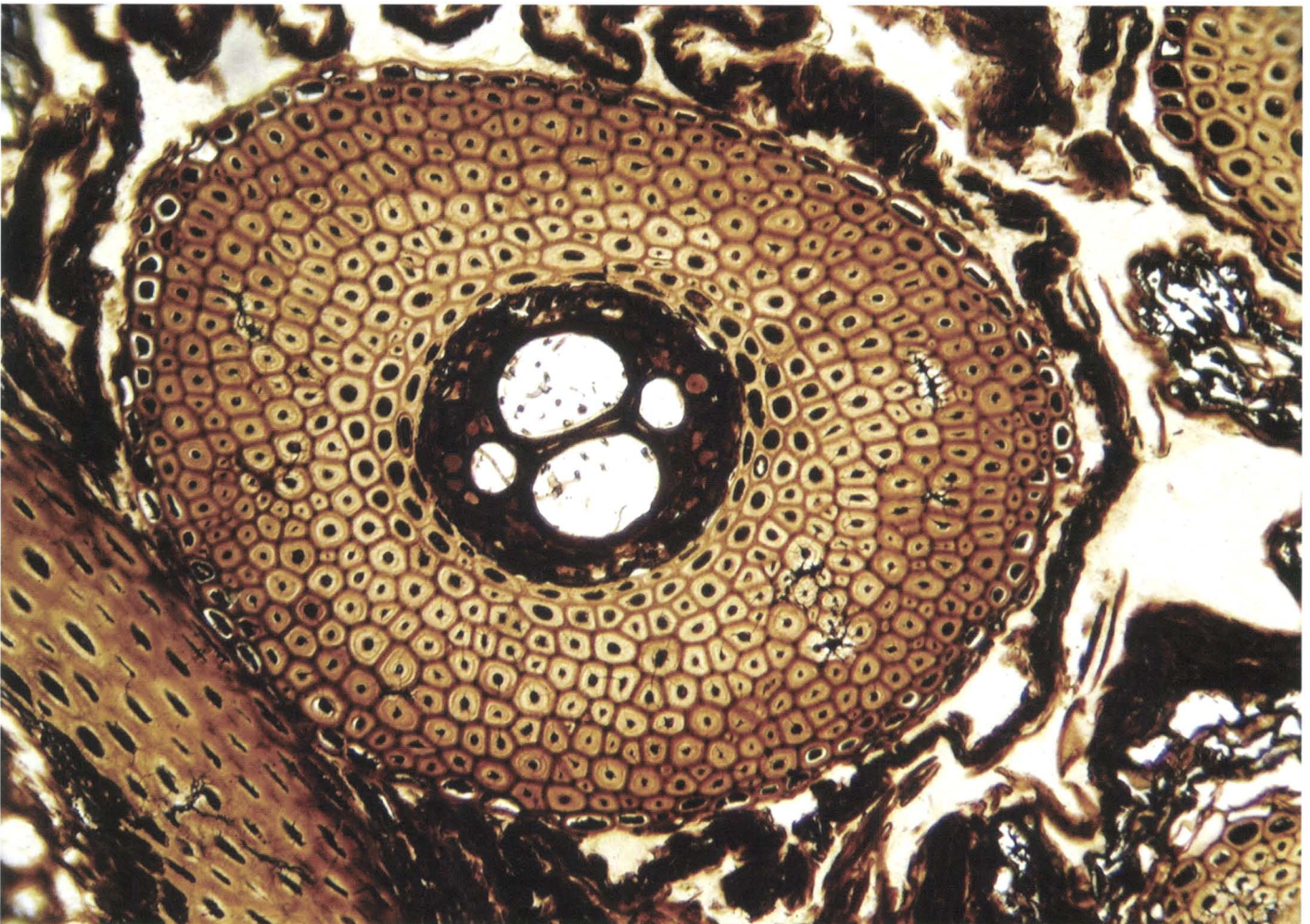
Wortels

De stengels gaven grote aantallen wortels af, die net als alle wortels, naar beneden groeiden. Ze werden gevormd in de pericycle (Afb. 9) en vormden binnen de schijnstam een viltige mat rondom de stengels. Tegelijkertijd takte een dunne streng houtvaten af die de kern van de wortel vormde. In afbeelding 6 is te zien

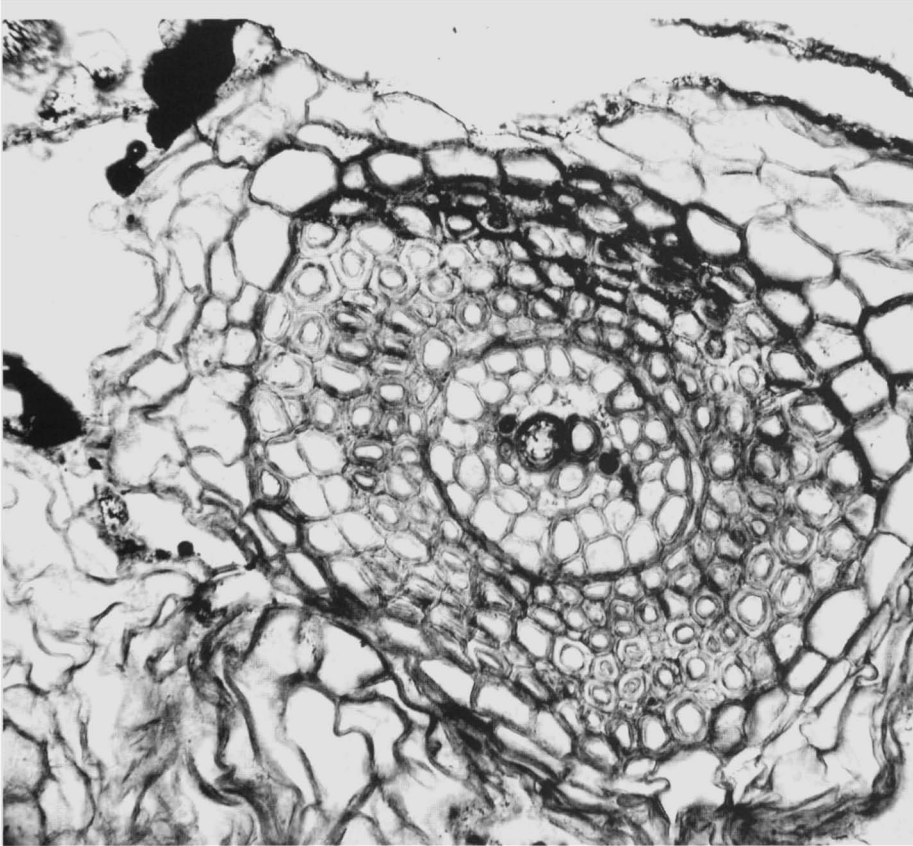
hoe de worteltjes alle ruimte in de schijnstam volledig opvulden. Aan de wortels zaten wortelharen waarmee binnen de stam water kon worden opgenomen. Deze wortelharen zijn soms verbazend goed geconserveerd (Afb. 16), vooral in de stukken waarin alleen wortels zitten.

De structuur van de wortels is anders dan die van de stengels. In het midden zit het houtweefsel en het floëem. De houtvaten bevinden zich in twee onderling loodrechte vlakken. Meestal zijn er twee tot vier houtvaten met een zeer grote doorsnede bij (Afb. 17, 18 en 19). De cellen tussen de houtvaten vormen het floëem.

De dikke ring daaromheen is de bast of schors. Het grootste deel hiervan wordt gevormd door de middelste ring die uit zeer taaie cellen bestaat. Deze hebben een buitengewoon dikke wand (Afb. 19 en 20). Het is deze laag die de wortels, en daarmee de schijnstam, de nodige stijfheid gaf. De buitenste schorslaag bestaat uit dunwandige cellen. Deze laag is vaak



Afb. 17. Worteldoorsnede. De grote vaten in de kern zijn houtvaten. Daaromheen zit de bast die opgebouwd is uit zeer dikwandige cellen. De dunwandige cellen, die daarbuiten hebben gezeten, zijn vergaan, maar de opperhuid is nog aanwezig in de vorm van een slingerende lijn. Diameter wortel 0,8 mm.



Afb. 18. Worteldoorsnede. In de kern zijn niet alleen de houtvaten te zien (donkere cellen) maar ook het floëem (lichte cellen). Ook de dunwandige cellen in de buitenschors zijn nog aanwezig. De conservering in de wortelstukken uit onze omgeving is beter dan in het Amerikaanse stuk. Diameter wortel 0,9 mm.

vervallen waardoor er een lege ruimte is tussen de opperhuid en het steunweefsel. Bij oude wortels is het houtweefsel weggerot en is de kern leeg.

De habitus van *Tempskya*

Een intrigerende eigenschap is dat het aantal stengels per oppervlakte-eenheid groter is, naarmate de doorsnede hoger in de stam wordt genomen. De plant zal begonnen zijn met één stengeltje, dat zich daarna herhaaldelijk splitste. Andrews en Kern (1947) stellen zich de ontwikkeling van de plant voor als in afbeelding 21. Overigens hebben zij vastgesteld dat bij een vorkvormige vertakking niet altijd beide vertakkingen doorlopen. Soms houdt één van beide na korte afstand op te bestaan. Zoals eerder gezegd blijken de stengels in de stam van onderaf weg te rotten. De ruimte die zo ontstond, werd al gauw weer opgevuld door worteltjes.

Rekening houdend met het feit dat de bladvoetjes voornamelijk in het bovenste twee-derde deel van de stam worden gevonden, hebben Andrews en Kern (1947) de reconstructie van afbeelding 2 gemaakt. Waarschijnlijk was het oppervlak van de stam zeer absorberend, waardoor regenwater gemakkelijk in de stam kon komen.

De wortelharen dienden om dit water op te nemen. Lang niet alle wortels bereikten de grond en bovendien waren de stengels aan de onderkant weggerot. Daardoor hadden de wortels de functie van luchtwortels.



Afb. 19. Lengtedoorsnede van een worteltje. In het midden een houtvat met laddervormige verdikkingen. Daarbuiten de zeer dikwandige schorscellen. Diameter wortel 0,5 mm.

Dat het om een varen gaat, maakt men op uit de analogie van *Tempskya* met nog levende varenbomen, die evenwel zonder uitzondering verschillen van *Tempskya*. De *Tempskya*-stam moet heel veel, relatief kleine bladeren hebben gehad. Dit blijkt uit de geringe doorsnede van de bladstelen en de bladvoetjes.

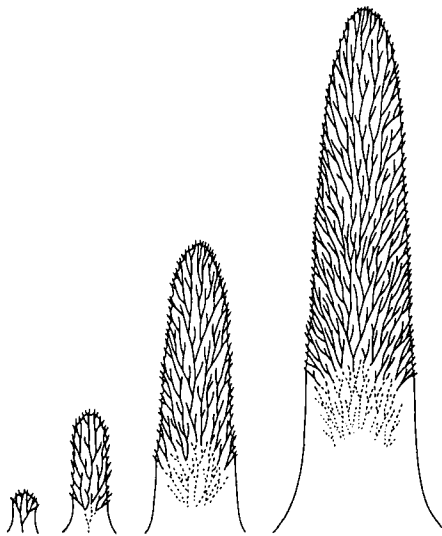
Hoe is *Tempskya* te herkennen?

In onze omgeving worden twee types *Tempskya* gevonden. Het eerste is geheel opgebouwd uit wortels (Afb. 1). Op een gepolijste dwarsdoorsnede zijn talloze zeer kleine, cirkelvormige doorsneden zichtbaar. Aan de buitenkant bevindt zich soms een dooreengevlochten massa dunne buisjes. Het stuk van Hans de Kruyk en ook dat van Freek Rhebergen (Afb. 22, bovenste stuk) behoort tot dit type. Het stuk is afkomstig uit het onderste deel van de schijnstam.

Het andere type heeft vaak de vorm van een ellipsvormige schijf waarin de stengels met een diameter van 2 tot 10 millimeter opvallen. Door zagen en polijsten zijn soms ook overblijfselen van de worteltjes te zien. De conservering is echter in de meeste gevallen slecht. *Tempskya* wordt vooral gevonden in oostelijke zwerfstenen, maar de bron van de *Tempskya*-fossielen is niet bekend. Aangenomen wordt dat ze ten dele uit de Wealden-formaties uit het gebied van de Deister bij Hannover afkomstig zijn (Anderson, 1957).



Afb. 20. Zich vertakkende wortel. Let op de dikwandige steuncellen. Diameter wortel 0,6 mm.



Afb. 21. Achtereenvolgende groeistadia van de stam van *Tempuskya*. Getekend door J. Hulst naar Andrews en Kern (1947)

Conclusie

Het fossiel *Tempuskya* houdt al bijna twee eeuwen lang onderzoekers bezig en nog zijn niet alle vragen beantwoord. Het 'hout' van deze boomvaren heeft een unieke en zeer complexe structuur. In het Krijt moet *Tempuskya* een wijdverbreid genus zijn geweest, dat over de hele wereld voorkwam. Aangenomen kan worden dat het enige wat nog rest van deze groep, het fossiele hout is.

Dankwoord

Graag willen wij prof. dr. H. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelmsuniversiteit te Münster danken voor zijn waardevolle commentaar op het ontwerp van dit artikel. Prof. T.N. Taylor van de afdeling Paleobotanie van de University of Kansas zijn wij bijzonder dankbaar voor het prachtige stuk *Tempuskya* dat hij ons geschonken heeft. Zonder dit

stuk hadden wij het artikel niet kunnen maken. Wij danken de 'sponzenclub' (Tom Koops, Freek Rhebergen, Harm Snippe, Ruud Eggink en Gerrit Anninga) voor hun medewerking aan dit project. De belangeloze, enthousiaste inzet en de vriendelijke ontvangst in Emmen zullen we niet vergeten. Heel hartelijk dank aan de tekenaar van de afbeeldingen 5 en 21, de heer J. Hulst te Amersfoort.

De foto's van de afbeeldingen 8, 11, 12, 16, 17, 18, 19 en, 20 zijn gemaakt van slijpplaatjes, die van de afbeeldingen 4, 6, 9, 10 en 14 van met HF behandeld oppervlak en die van de afbeeldingen 13 en 15 van een gepolijst oppervlak.

Literatuur

- Anderson, W.F., 1957. Verkiezelde *Tempuskya*-stammen uit het Weald als zwerfsteen in Overijssel. Publicaties van de Nederlandse Geologische Vereniging, p. 143-150.
- Andrews, H.N. en Kern, E.M., 1947. The Idaho *Tempuskya*s and associated fossil plants. Missouri Bot. Garden Annals, v. 34, no. 2, p. 119-183.
- Ash, S.R. en Read, C.B., 1976. North American species of *Tempuskya* and their stratigraphic significance. U.S. Geol. Survey Prof. Paper 874: p. 1-42.
- Read, C.B. en Brown, R.W., 1937. American Cretaceous ferns of the genus *Tempuskya*. U.S. Geol. Survey Prof. Paper 186-F, p. 105-131.
- Read, C.B., 1939. The evolution of habit in *Tempuskya*. Lloydia, v. 2, p. 63-72.
- Stewart, W.N. en Rothwell G.W., 1993. Paleobotany and the evolution of plants. University Press, Cambridge.
- Taylor T.N. en Taylor E.L., 1993. The biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, New Jersey.



Afb. 22. Enkele stukken *Tempuskya* uit Nederland en Duitsland. Lengte bovenste stuk 20 cm.