

De Silurische en Vroeg-Devonische landplant *Cooksonia*

Hans Steur

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

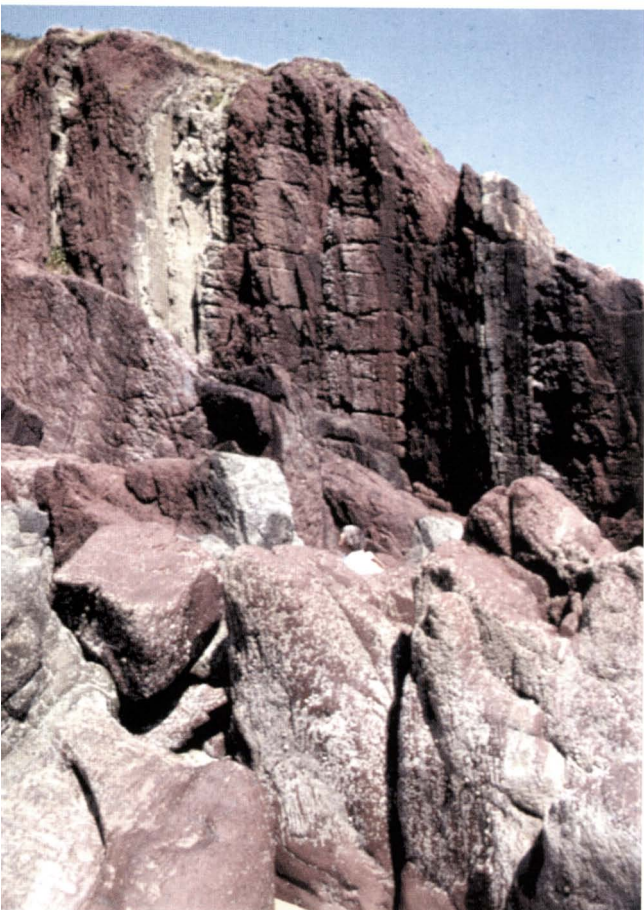
'Planten veroveren het land', 'De Aarde wordt groen', 'Invasie van de landplanten'. Onder zulke pakkende titels wordt het ontstaan van de eerste landplanten vaak beschreven. En terecht, want het was een megagebeurtenis in de ontwikkeling van het leven. Het waren de landplanten, die de weg vrijmaakten voor de onstuitbare evolutie van het dierlijk leven op het land. Het waren de landplanten, die de biosfeer grondig veranderden, bijvoorbeeld het zuurstofgehalte, het koolzuurgasgehalte, de bodemstructuur en de aard van de erosie.

Hoe zagen de allereerste landplanten er uit? Wie waren die pioniers der pioniers? De bekendste landplant uit het Siluur is een plantje van enkele centimeters hoog, *Cooksonia* geheten. Het is niet alleen de bekendste, maar tot nu toe ook de oudste landplant. Dat laatste zou door nieuwe vondsten best nog kunnen veranderen. Er zijn aanwijzingen dat zelfs al in het Ordovicium hogere planten bestaan kunnen hebben.

In dit artikel wil ik proberen de eerbiedwaardige *Cooksonia* enigszins tot leven te brengen door de bouw en de levensomstandigheden te beschrijven, voor zover deze bekend zijn. Het onderzoek is nog in volle gang en telkens worden nieuwe feiten bekend. Soms worden ook nog nieuwe soorten beschreven. Veel is echter nog onbekend, bijvoorbeeld de manier waarop de plant aan de bodem verankerd was.

Devoon	Boven/Laat	Famennien
		Frasnien
	Midden	Givetien
		Eifelien
	Onder/Vroeg	Emsien
		Siegenien/Pragien
Gedinnien/Lochkovien		
Siluur	Boven/Laat	Pridolien
		Ludlow
	Onder/Vroeg	Wenioek
		Llandovery

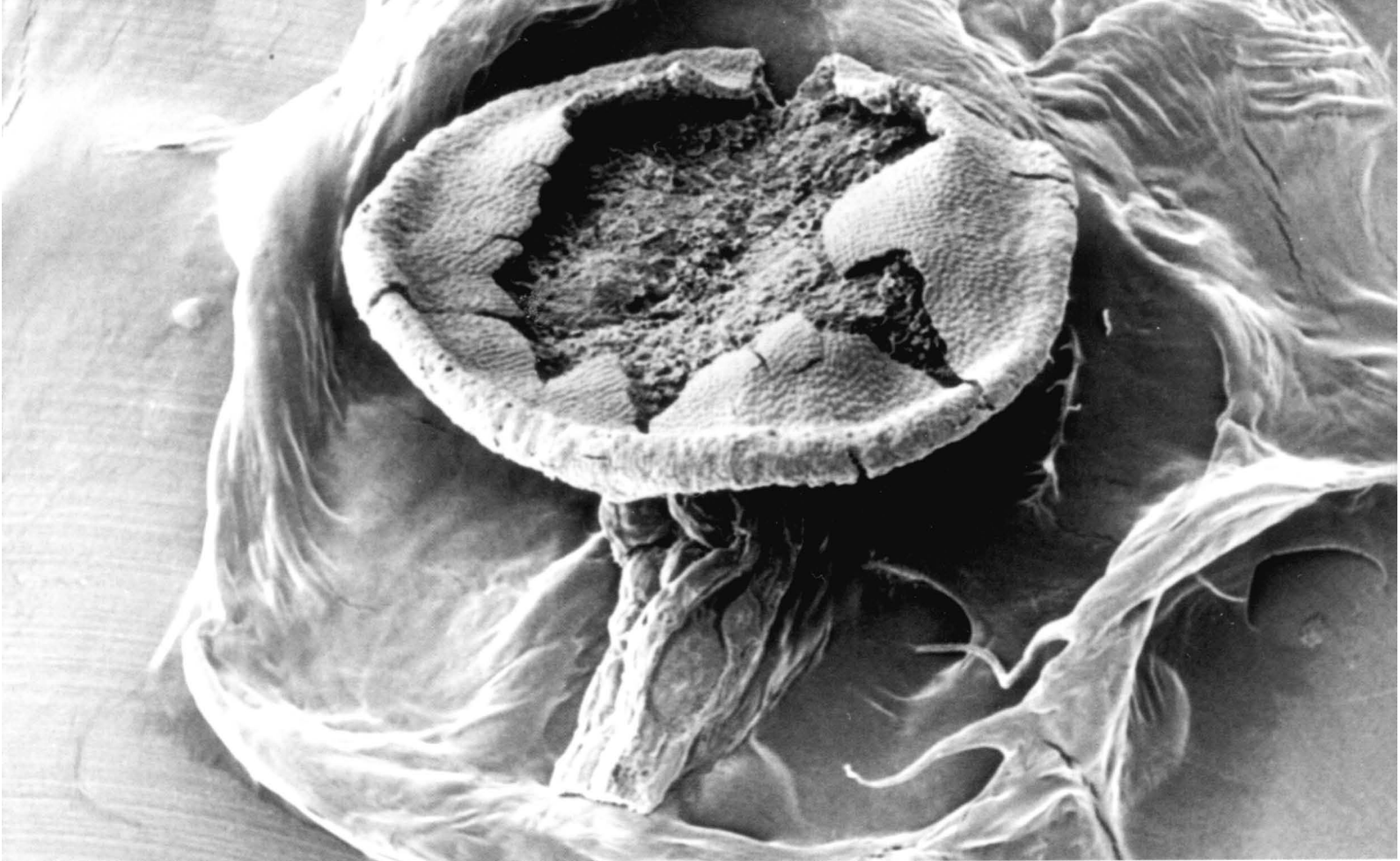
Cooksonia fascineert mij persoonlijk al heel lang en ik doe dan ook al vele jaren pogingen om fossiele exemplaren te vinden. Dit is en blijft heel moeilijk omdat er slechts weinig voorkomens bekend zijn (zee-, delta- of rivierafzettingen uit het Laat-Siluur en het allervroegste Devoon) en vanwege de geringe afmetingen van het plantje. In één vakantie heb ik ergens aan de kust van Zuid-Wales (Afb. 1) vele dagen lang zitten hakken op twee losse rotsblokken, daarbij elk schilfertje natmakend en bekijkend door de loep in de hoop een sprietje, al dan niet voorzien van een knopje (sporenkapsel), te zullen zien. Uiteindelijk had ik enkele interessante stukjes en een heel mooi volledig exemplaar (Afb. 2). Andere vindplaat-



Afb. 1. De Bovensilurische kliffen in Zuid-Wales bevatten op enkele plaatsen *Cooksonia*-resten.



Afb. 2. *Cooksonia pertoni* van Zuid-Wales. Pridolien. Hoogte plant 3,7 cm. Compositiefoto van de twee tegenstukken.



Afb. 3. SEM-foto van een sporangium van *Cooksonia pertoni* uit riviersedimenten in Shropshire (Engeland). Onder-Devoon (Gedinnien). Onder het opengescheurde opperhuid is de sporenmassa te zien. Diameter sporangium 1,5 mm. Foto D. Edwards/L. Axe. Met toestemming van Nature Publishing Group.

sen zijn soms wat rijker, maar het vinden van een redelijk compleet plantje is een uiterste zeldzaamheid. Vanwege de kwetsbaarheid van de vindplaatsen en om roofbouw te voorkomen, geef ik slechts een zeer globale aanduiding van de door mij bezochte vindplaatsen.

Soorten

W.H. Lang, dezelfde die samen met R. Kidston de planten van de Rhyne chert beschreef, publiceerde in 1937 de eerste *Cooksonia*-soorten: *C. pertoni* en *C. hemisphaerica*. Hij deed dit aan de hand van in Wales gevonden Onder-Devonische exemplaren van een paar centimeter hoog, die enkele malen vorkvormig vertakt waren en die min of meer bolvormige sporangia aan het eind van de vertakkingen droegen. Blaadjes en andere aanhangsels ontbraken.

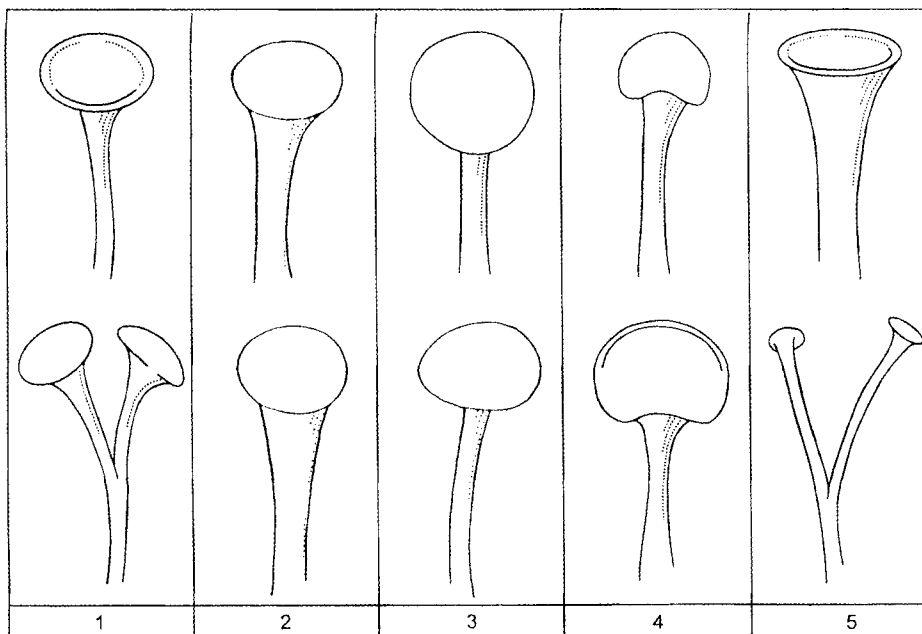
De geslachtsnaam *Cooksonia* gaf hij ter ere van de Australische palaeobotanica Isabel Cookson met wie hij onder meer samenwerkte bij de bestudering van de eveneens zeer oude plant *Baragwanathia*, die in Australië gevonden wordt.

Sinds die tijd zijn er meldingen van *Cooksonia*-soorten van over de hele

wereld verspreide plaatsen: Wales, Schotland, Engeland, Bohemen, Kazakstan, Siberië, de staat New York, Canada, China, Bolivia en Brazilië. De bekendste soorten zijn *C. pertoni*, *C. hemisphaerica*, *C. cambrensis*, *C. caledonica*, alle beschre-

ven aan de hand van Brits materiaal. Verder is onlangs de nieuwe soort *C. paranensis* uit Brazilië beschreven door P. Gerrienne et al (2001).

De soorten worden onderscheiden op grond van de vorm van de sporangia



Afb. 4. 1. *C. pertoni*, 2. *C. hemisphaerica*, 3. *C. cambrensis*, 4. *C. caledonica*, 5. *C. paranensis*. Schematische weergave van de vorm (en de variatie daarin) van de sporangia en de bijbehorende steeltjes. Zie de tekst voor toelichting. Tekening: J. Hulst.



Afb. 5. *Cooksonia pertoni* met drie sporangia. Shropshire (Engeland). Boven-Siluur (Pridolien). Hoogte plant 2,5 cm.

Cooksonia pertoni
 Afbeelding 2, 5 en 6. Deze plant heeft sporangia die veel breder dan hoog zijn. Ze zijn vaak zo sterk afgeplat dat ze plaatvormig lijken. Het onderliggende steeltje is zeer breed uitlopend, zodat het dragende gedeelte bijna even breed is als het sporangium. Het sporangium is niet ingezonken in het steeltje.

Cooksonia hemisphaerica
 Afbeelding 7. De sporangia zijn halfbolvormig, bolvormig of elliptisch. Het steeltje neemt onder het sporangium in dikte toe en het sporangium is maximaal ongeveer driemaal zo breed als de bovenkant van het steeltje. Sporangia, die dicht bij een vork zitten, zijn meestal mooi rond, terwijl sporangia op langere steeltjes onregelmatiger van vorm zijn. Waarschijnlijk zijn de sporangia op korte steeltjes jonger.

Cooksonia cambrensis
 Afb. 8. Deze soort is in 1979 door D. Edwards beschreven aan de hand van materiaal uit Zuid-Wales. De plant heeft bolvormige of elliptische sporangia op steeltjes die niet of nauwelijks in dikte toenemen onder het sporangium. Het verschil met *C. hemisphaerica* zit vooral in het feit bij *C. cambrensis* dat het steeltje direct onder het sporangium relatief veel dunner is.

Cooksonia caledonica
 Afbeelding 9. Deze soort is door D. Edwards (1970) beschreven aan de

en het bijbehorende steeltje. Aangezien de sporangia nogal variabel van vorm kunnen zijn, is het vaak moeilijk (en soms onmogelijk) om de soort met zekerheid vast te stellen. Soms kan het weghalen van één korrel zand aan de rand van een sporangium de vorm sterk veranderen. Ook de stand waarin het sporangium is gefossiliseerd, is van grote invloed op de vorm van het fossiel. Eenzelfde sporangium ziet er heel anders uit wanneer het zijdelings samengedrukt, horizontaal platgedrukt of scheef aangesneden is. Daarom is het van belang om voor determinatie over meerdere sporangia te beschikken.

Cooksonia-sporangia hadden nog geen speciale aanpassing om ze bij rijpheid te laten opengaan. Waarschijnlijk scheurde het sporangium aan de bovenkant gewoon open (Afb. 3). De kenmerken van de soorten worden hieronder kort besproken (Afb. 4).



Afb. 6. *Cooksonia pertoni* temidden van 'haksel'. Shropshire. Boven-Siluur (Pridolien). Hoogte van de foto 1,1 cm.



Afb. 7. *Cooksonia hemisphaerica* van Kosov, Tsjechië. Boven-Siluur (Pridolien). Lengte van de plant 6,8 cm. Foto V. Turek.



Afb. 9. Reconstructie van *Cooksonia* door C. Berry in het museum te Ludlow (Engeland).



Afb. 8. *Cooksonia cambrensis* van Builth Wells, Wales. Onder-Ludlow. Lengte plant 5 mm.

hand van Onder-Devonische vondsten in het gebied rond Forfar in Schotland. De sporangia zijn variabel van vorm maar meestal breder dan hoog en soms zelfs niervormig. Aan de bovenrand is vaak een kolig laagje te zien. De steel verwijdt zich enigszins onder het sporangium.

C. paranensis

Zie het volgende artikel. In 2001 is deze soort aan de hand van honderden exemplaren uit het Onder-Devoon van Brazilië beschreven door Gerrienne et al. Deze soort heeft een schijfvormig of soms schaalvormig sporangium, dat geheel in het zich sterk verbredende steeltje is verzonken. Het steekt niet uit, zoals bij *C. pertoni*. Sporen zijn van deze soort nog onbekend.

Cooksonia moet als een kunstmatig genus gezien worden. Waarschijnlijk bestaat het uit diverse geslachten, die nu evenwel nog niet goed te onderscheiden zijn.

Had *Cooksonia* houtvaten?

Het bezit van houtvaten met verdikte ringen en spiralen geldt als kenmerk van vaatplanten. Algen en mossen hebben deze zogenaamde tracheïden niet. Hoewel bij diverse *Cooksonia*-stengels een centrale zwarte of verdikte lijn te zien is, die waarschijnlijk het restant is van een bundel houtvaten (Afb. 10 en 11), heeft D. Edwards pas in 1992 de eerste foto's van met ringen/spiralen verdikte houtvaten



Afb. 10. Vertakking van (waarschijnlijk) *Cooksonia* waarin de centrale vaatbundel te zien is. Shropshire. Pridolien. Hoogte van de foto 16 mm.



Afb. 12. SEM-foto van een houtvat (tracheïde) van *Cooksonia pertoni* waarvan de ringvormige verdikkingen goed zichtbaar zijn. Shropshire (Engeland). Onder-Devoon (Gedinnien). Breedte van de foto 1,2 mm. Foto D. Edwards et al (1992). Met toestemming van Nature Publishing Group.

van *Cooksonia* gepubliceerd (Afb. 12). Het betrof de soorten *C. hemisphaerica* en *C. pertoni* uit een Onder-Devonische rivierafzetting in Shropshire (Engeland). Lang meldde in 1937 ook al dunne takjes met tracheïden, maar dit waren takjes zonder sporangia, zodat het niet geheel zeker

was dat om *Cooksonia* ging. Edwards vond de tracheïden echter in takjes met aanzittende sporangia.

Toch zijn er nog heel wat haken en ogen bij de aanname dat iedere *Cooksonia*-plant tracheïden had. Ten eerste zijn er geen tracheïden gevon-

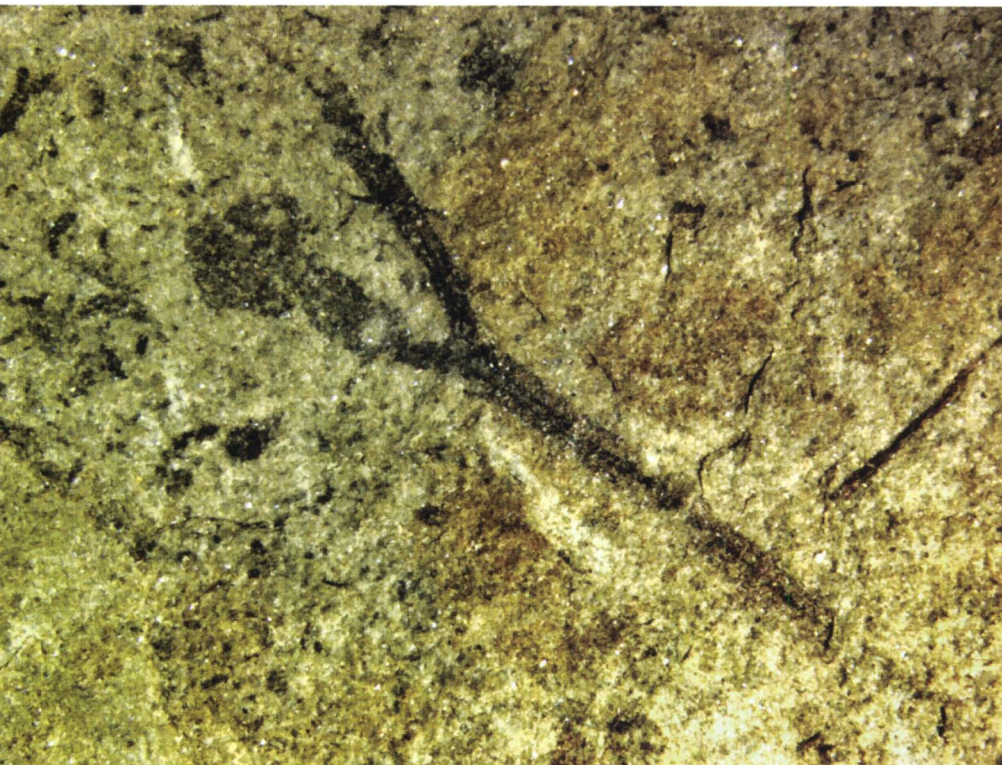
den bij *Cooksonia*-fossielen uit het Siluur. Het is dus mogelijk dat de tracheïden zich pas in de loop der tijd ontwikkeld hebben. Verder heeft men met behulp van elektronenmicroscopie ontdekt, dat er bij de oudste planten twee soorten versterkte 'houtvaten' voorkomen. Eén daarvan vertoont verwantschap met met de 'vaatbundels' van mossen ...

Voorlopig gaat men er van uit dat ook de oudste *Cooksonia*'s tracheïden hadden.

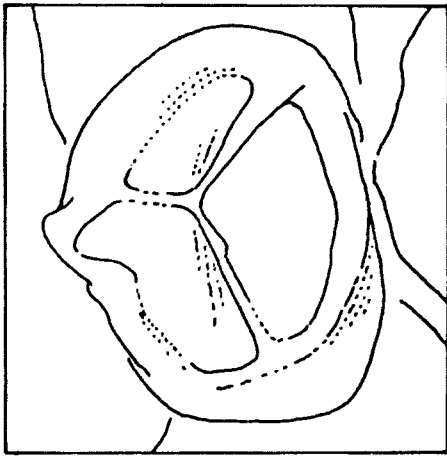
Sporen

In veel gevallen blijken er geen sporen in de sporangia aanwezig te zijn. In enkele gevallen zijn ze wel geconserveerd, maar dan als een zeer sterk samengedrukte massa, waarin de afzonderlijke sporen nauwelijks te onderscheiden zijn (Afb. 3). In slechts enkele gevallen zijn ze redelijk goed, driedimensionaal geconserveerd (Afb. 13).

Bij het onderzoek aan de sporen van *C. pertoni* van verschillende plaatsen in Groot-Brittannië kon een evolutionaire trend aangetoond worden. Er blijken vier verschillende soorten sporen bij *C. pertoni* voor te komen: twee zijn algemeen en twee zeldzaam. Er lijkt een tendens te zijn van gladde sporen in het Siluur naar meer geornamenteerde in het Vroeg-Devoon. Welk voordeel dit voor de plant had, is natuurlijk niet vast te stellen, maar



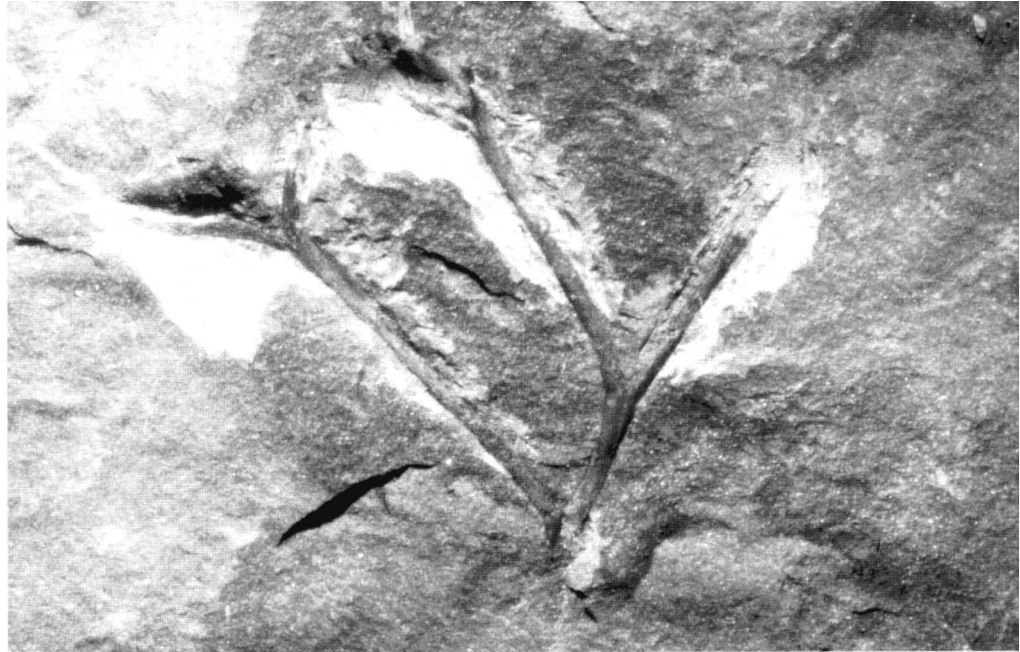
Afb. 11. *Cooksonia* sp. van Builth Wells (Wales). De centrale vaatbundel is als een zwarte lijn zichtbaar. Onder-Ludlow. Lengte plant 13 mm.



Afb. 13. Tekening van een spore van *Cooksonia pertoni*. Diameter spore 30 μm . Tekening J. Hulst.

het zou op een aanpassing aan droogte kunnen duiden.

Vergelijkbare gladde sporen zijn ook gevonden in het Onder-Siluur. Hoewel op dit ogenblik de oudste *Cooksonia*-fossielen uit het Boven-



Afb. 15. Drievoudige vertakking van (waarschijnlijk) *Cooksonia*. Shropshire (Engeland). Pridolien. Hoogte plant 2 cm.

Wenlock (van Ierland) afkomstig zijn, kan dit wijzen op een nog vroeger voorkomen van *Cooksonia*. Alles wijst er op, dat hoewel *C. pertoni* gedurende zo'n 12 miljoen jaar uiterlijk nauwelijks veranderd is, er toch een evolutie heeft plaatsgevonden, die

met name in de vorm van de sporen tot uitdrukking komt.

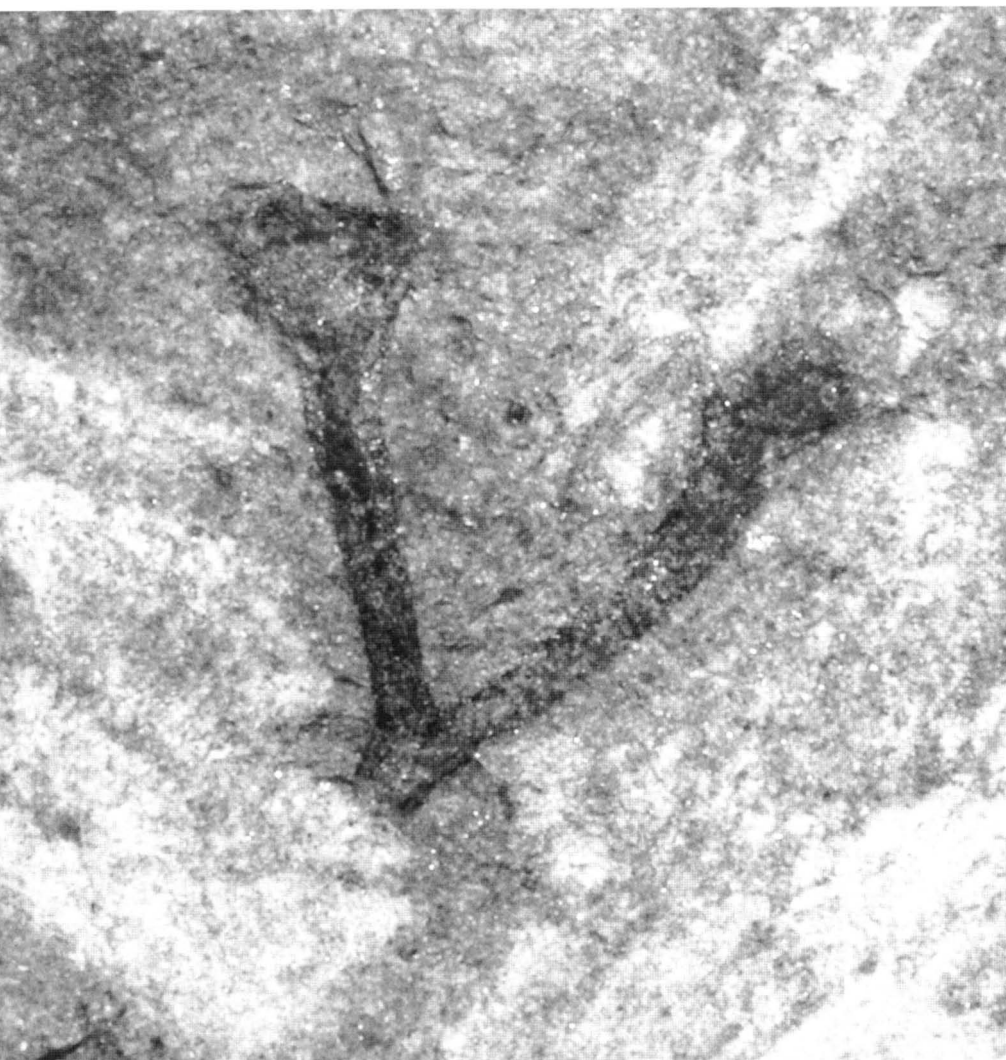
Cuticula en huidmondjes

Cooksonia heeft tot op heden geen goede cuticula's geleverd. Van andere soorten planten uit het Onder-Devoon kunnen vaak nog wel cuticula-preparaten gemaakt worden, die onder de microscoop cellen van de opperhuid en huidmondjes laten zien. Dit is tot nu toe niet gelukt bij *Cooksonia*. Wel zijn bij exemplaren van *C. pertoni* uit het Onder-Devoon afdrucken van huidmondjes en celstructuren op verkoolde stengels gevonden.

Voorkomens

De oudste *Cooksonia*-fossielen zijn gevonden in Ierland. Ze dateren uit het Laat-Wenlock (425 miljoen jaar). De conservering is niet goed genoeg om ze op soortnaam te determineren, maar het gaat duidelijk om *Cooksonia*-achtige planten met sporangia. Ook losse takjes zijn gevonden, waarbij sommige tot driemaal toe vertakt zijn.

Iets jongere *Cooksonia*-fossielen zijn gevonden in Wales, in een ontsluiting bij Builth Wells in het Onder-Ludlow (420 miljoen jaar). Deze fossielen zijn van minimale afmetingen (Afb. 8, 11, 14). Mijn grootste fossiel daar vandaan is een tweemaal vertakt twijgje met een lengte van 15 millimeter. Zulke takjes zonder sporangia worden ook wel ondergebracht in het kunstmatige genus *Hostinella*. Sommige takjes tonen een zwarte lijn, die waarschijnlijk duidt op de aanwezigheid van houtvaten (Afb. 11). Als soorten worden van deze plek in de literatuur genoemd *C. pertoni* en *C. hemisphaerica*, maar fossielen zijn hier bijzonder zeldzaam.



Afb. 14. Vertakking van *Cooksonia* sp. met twee sporangia. Builth Wells (Wales). Onder-Ludlow. Hoogte van de plant 12 mm.



Afb. 16. 'Clustervormige vertakking'. Grootste lengte 12 mm. Builth Wells (Wales). Onder-Ludlow. Misschien een rhizoom van *Cooksonia* (??).

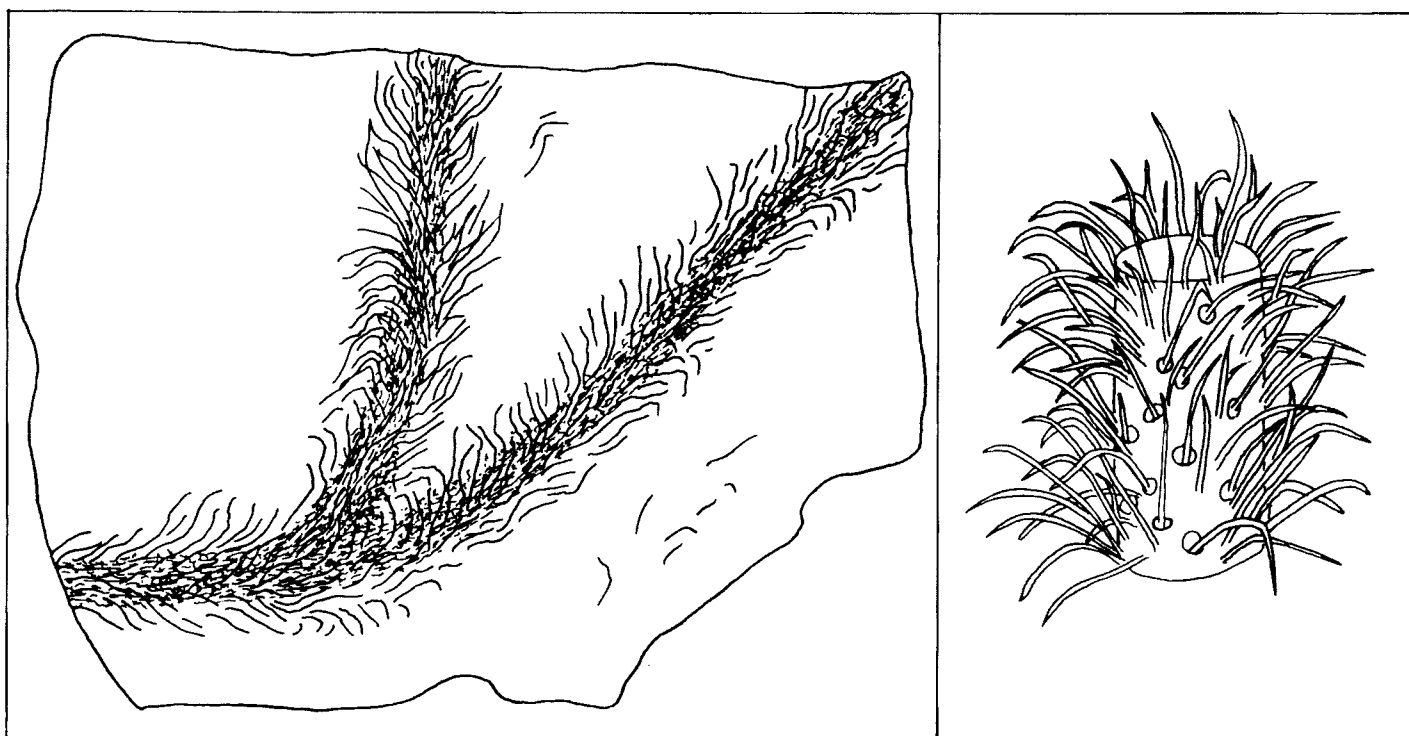
Op enkele andere plaatsen in Wales en Shropshire zijn ook *Cooksonia*-fossielen uit het Siluur gevonden. Op één plek aan de Zuidkust van Wales vond Edwards zelfs alle vier in Groot-Brittannië voorkomende soorten. Buiten Groot-Brittannië zijn Silurische *Cooksonia*-fossielen gevonden in Canada (niet tot op soort te determineren), Bolivia (lijkt het meest op *C. caledonica*), Tsjechië (*C. hemisphaerica*), Kazachstan (niet op soort te determineren), China (idem), Siberië (*C. pertoni*, *C. hemisphaerica*), de staat

New York (niet gedetermineerd) en misschien in Libië.

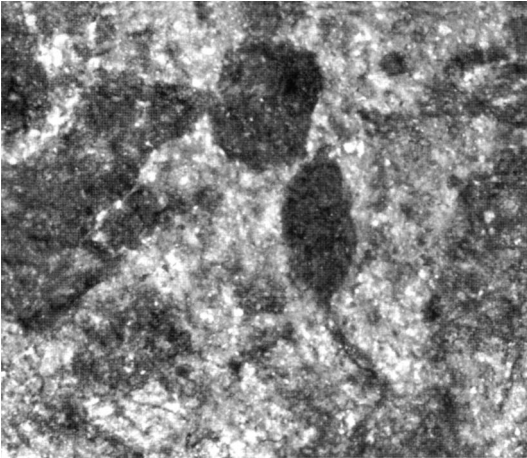
Het bekende exemplaar van afbeelding 7 uit Bohemen is gevonden in een ondiepe zee-afzetting die dateert uit van het Boven-Siluur. De *C. paranensis* uit Brazilië is afkomstig uit het allerlaatste Siluur of het allervroegste Devoon. Uit deze laatste vondst blijkt dat *Cooksonia* ook op flinke schaal voorkwam in delen van het grote zuidelijke continent Gondwana.

Ook in jongere afzettingen komt *Cooksonia* voor. *C. caledonica* is beschreven aan de hand van materiaal uit het Onder-Devoon bij Forfar (Schotland). Onze eigen vondsten in dit gebied beperken zich tot enkele onvertakte stengels met sporangia van deze soort. Enkele rivierafzettingen uit het Onder-Devoon in Groot-Brittannië hebben, weliswaar zeer fragmentarisch, maar wel bijzonder goed bewaard gebleven fossielen van alle Britse soorten *Cooksonia* opgeleverd (Afb. 3 en 12). Aan de hand daarvan heeft men gedetailleerde studie kunnen maken van de structuur van de sporangia en van de sporen. Zeer onlangs is uit deze afzettingen een nieuwe soort, *C. banksii*, beschreven, die zeer veel lijkt op de Braziliaanse *Cooksonia* (Habgood et al, 2002).

Opvallend is dat verreweg de meeste sedimenten zeeafzettingen zijn. Waarschijnlijk groeide de plant op vlakten langs de rivieren die van tijd tot tijd onder water kwamen te staan. Daarbij werden dan de stengeltjes afgebroken, meegevoerd en in de uitmonding van de rivier in zee afgezet. Dit verklaart waarom er geen wortels of horizontaal groeiende stengels met wortelharen (rhizomen) gevonden zijn. Waarschijnlijk had *Cooksonia* rhizomen want een andere vroege plant, *Rhynia*, die verwant is met *Cooksonia*, had een dergelijke groeiwijze. De horizontale stengels lagen bij deze soort



Afb. 17. *Baragwanathia longifolia*. Boven-Siluur van Australië. Links een fossiel, rechts een reconstructie van een deel van de plant. In de oksels van de blaadjes zitten sporangia. Tekening J. Hulst.



Afb. 18. *Tortilicaulis transwalliensis*. Sporangium met steeltje. Zuid-Wales. Pridolien. Lengte sporangium met steeltje 3,5 mm.

boven de grond: op plaatsen waar de stengels de grond raakten, ontwikkelden zich wortelharen. Het is niet onmogelijk dat er onder de vele takjes zonder sporangia ('haksel'), ook rhizomen zijn. Misschien is de vreemde vertakking van afbeelding 16 wel een rhizoom. Dat zou een wereldvondst zijn!

Ook zoutmoerassen worden als mogelijke groeiplaats van *Cooksonia* genoemd. Verder is het waarschijnlijk dat de planten groeiden in vegetaties die voornamelijk uit één soort bestonden. De meeste planten uit het Vroeg-Devoon groeiden nog in dergelijke éénsoortige gemeenschappen. De Braziliaanse *C. paranensis* groeide in een gebied niet ver van de toenmalige Zuidpool waar de leefomstandigheden waarschijnlijk vrij extreem waren. Weliswaar wijst de flora op een ijsvrije omgeving, maar de ingezonken sporangia lijken een aanpassing aan de koude.

Andere zeer oude planten

Diverse planten uit het Siluur en Vroeg-Devoon behoren tot een nog slechts zeer onvolledig bekende en moeilijk te plaatsen groep. Enkele voorbeelden zijn *Nematothallus* (Steur en Van der Bruggen, 1998), korstvormige organismen met een dikke cuticula en een soort celstructuur, *Parka* (Steur 2000), rondachtige plakkaatjes met een netvormige structuur waarin sporangia zitten, *Pachytheca*, kleine bolvormige organismen, en *Prototaxites*, takjes, takken en stammen, die wellicht van een zwam afkomstig zijn. Al deze planten hebben gemeen dat ze een inwendige structuur hadden die bestond uit zeer dunne buisjes, die doen denken aan schimmeldraden, maar die veel resistenter waren. Deze hele groep planten is uitgestorven en wordt beschouwd als een doodlopende tak in de evolutie bij de 'verovering' van het land.

Een hogere plant, die *Cooksonia* in ouderdom naar de kroon steekt, is *Baragwanathia longifolia* (Afb. 17). Deze wolfsklauwachtige is in 1935 beschreven door Cookson en Lang aan de hand van vondsten in de staat Victoria in Australië. De ouderdom heeft tot veel discussie geleid, maar het materiaal wordt nu gedateerd als Vroeg-Ludlow (vanaf 420 miljoen jaar). De zich regelmatig vertakkende stengels zijn 10 tot 20 centimeter lang en zijn bedekt met lange en smalle, naaldvormige blaadjes. Vaak zijn de sporangia aanwezig en stengeldoorsnedes tonen vaatbundels zoals bij andere hogere planten. De plant is opmerkelijk hoog ontwikkeld gezien zijn ouderdom. *Baragwanathia* is uitsluitend bekend uit Australië.

Er zijn nog diverse andere soorten planten bekend uit Silurische afzettingen. Meestal gaat het om minuscule plantjes en bestaan de fossielen uit een kleine steeltje met een sporangium er op. Soms zijn de resten gevonden door gesteente op te lossen in HF en daarna het residu te bekijken. Van één zo'n plantje heb ik in Zuid-Wales een sporangium gevonden, nl. *Tortilicaulis transwalliensis* (Afb. 19). Het kenmerkende gedraaide steeltje is echter niet duidelijk te zien. Het kan zijn dat dit soort plantjes vaker voorkwam dan nu lijkt, maar dat zij op drogere plaatsen groeiden en daardoor een kleinere fossilisatiekans hadden.

Tot besluit

Dankzij de steeds geavanceerdere technieken en dankzij de vasthoudendheid van onderzoekers wordt gestadig meer bekend over de alleroudeste landplanten, waarvan *Cooksonia* de bekendste en de meest verbreide is. Toch is het beeld nog allerminst compleet. Hoe was *Cooksonia* aan de bodem verankerd? In wat voor omgeving groeide de plant? Hoe is de verwantschap tussen de soorten? Van welke planten stamt *Cooksonia* af? Allemaal vragen, waarop in de toekomst nog een antwoord gevonden moet worden. Eigenlijk wel fijn, want onbeantwoorde vragen zijn het boeiendst.

Dankwoord

Graag wil ik prof. D. Edwards en L. Axe van de Universiteit van Cardiff danken voor het beschikbaar stellen van de SEM-foto's van afbeelding 3 en 12. Ik dank prof. V. Turek van het Nationaal Museum van Praag voor de foto van afbeelding 7. Prof. H. Kerp van de afdeling Paleobotanie van de Wilhelmsuniversiteit te Münster dank

ik voor zijn commentaar op het ontwerp van dit artikel en op mijn vertaling en bewerking van het volgende artikel. Hartelijk dank aan de tekenaar van de afbeeldingen 4, 13 en 17, de heer Joep Hulst te Amersfoort. Hans de Kruijk te Leerdam dank ik voor zijn inzet om steeds betere foto's van moeilijke objecten te maken. Ook Nico Taverne te Mill dank ik voor zijn hulp bij het maken van foto's. Dr. P. Gerrienne van de Universiteit Sart-Tilman te Luik dank ik voor zijn bereidheid om een apart artikel te schrijven over *Cooksonia paranensis*.

Foto's, tenzij anders vermeld: Hans de Kruijk en Hans Steur (copyright). Alle gefotografeerde fossielen, behalve die van afbeelding 3 en 12, zijn uit de collectie van de auteur.

Literatuur

- Edwards D. en Wellman C., 2001. Embryophytes on land: The Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) Record. In: Gensel P.G. en Edwards D.: Plants invade the land. New York.
- Edwards D., Davies K.L., Axe L., 1992. A vascular conducting strand in the early land plant *Cooksonia*. Nature, v. 357: 683-685
- Edwards, D., Feehan, J., 1980. Records of *Cooksonia*-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland. Nature, 287: 41-42.
- Gerrienne, P et al., 2001. An Early Devonian flora, including *Cooksonia*, from the Paraná Basin (Brazil). Rev. Palaeobot. Palyn. 116: 19-38.
- Habgood, K.S., D. Edwards, L. Axe, 2002. New perspectives on *Cooksonia* from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. Bot. Journ. Linn. Soc., 139: 339 - 359.
- Lang, W.H., 1937. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. Phil. Trans. Roy. Soc. London 227B: 245-291.
- Steur, H. en Van der Bruggen W., 1998. *Nematothallus*, een raadselachtige plant uit het Siluur en het Vroeg-Devoon. Grondboor & Hamer, 1998-2: 28-35.
- Steur, H., 2000. *Parka decipiens*, een onbegrepen plant uit Laat-Siluur en Vroeg-Devoon.
- Grondboor & Hamer, 2000-1: 4-8
- 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.