

DEUX PLANTES DU DÉVONIEN

par S. LECLERCQ

(Université de Liège, Laboratoire de Paléontologie végétale.)

Au cours des deux dernières décades, les découvertes faites sur les végétaux du Paléozoïque ancien ont suscité un intérêt croissant chez les botanistes attirés par les questions qui s'intègrent à la phylogénie.

L'intérêt des plantes du Dévonien réside dans le fait qu'elles appartiennent à une époque clé au cours de laquelle s'est affirmée la différenciation des principaux phyla du Règne végétal. C'est moins le nombre accru des plantes ayant vécu à cette époque que la somme des informations révélées par quelques-unes d'entr'elles qui constitue l'apport fondamental, nouveau, voire révolutionnaire.

Dans cette optique, deux genres du Dévonien, l'*Archaeopteris* et le *Pseudosporochmnus* méritent de retenir particulièrement l'attention. Ils ont été choisis parce que chez tous deux, le type anatomique et morphologique a été reconstitué de manière suffisamment satisfaisante pour permettre de commenter la portée phylogénétique de leurs caractères.

Le genre *Archaeopteris* DAWSON est fréquemment rencontré dans le Dévonien supérieur et moyen. Il y est représenté par de belles frondes stériles de quelques 60 cm d'étalement, qui portent des pennes alternativement disposées et qui réduisent progressivement leur longueur vers l'apex de la fronde. Les pinnules fixées alternativement possèdent selon les espèces, un limbe entier ou segmenté au contour largement ovale ou arrondi, qui se rétrécit rapidement à la base. La nervation est fine, égale, du type dichotome. La fronde fertile est construite sur le même plan que celui de la fronde stérile mais chaque pinnule est remplacée par un segment étroit sur lequel sont fixés des sporanges dressés de 2 mm de long. Il existe plusieurs espèces d'*Archaeopteris*. Elles sont représentées par des empreintes de frondes stériles et fertiles détachées de la plante, si bien que jusqu'il y a peu de temps, le port de celle-ci, ainsi d'ailleurs que ses caractères anatomiques, étaient inconnus. Dans ces conditions la position systématique d'*Archaeopteris* restait douteuse.

En effet, si les frondes et la fructification pouvaient avoir appartenu à une Fougère, le type de la fronde fertile n'interdisait pas l'hypothèse qu'elle représentât l'inflorescence mâle d'une Ptéridospermée, bien que, en dépit de la fréquence du matériel, aucune graine n'eût encore jamais été trouvée en connexion.

Il appartenait au Professeur Arnold (1939) de découvrir l'hétérosporie chez l'espèce *Archaeopteris latifolia*. Sur le même segment fertile, des sporanges situés côte à côte et ayant même longueur, présentaient une légère différence de largeur : 0,3 mm chez les uns, 0,5 mm chez les autres. Deux types de spores en furent extraits : des microspores de 35 microns de diamètre avec une suture triradiée très nette, et, hors des sporanges les plus larges des mégaspores de 300 microns avec une exospore épaisse. La position systématique de l'*Archaeopteris* semblait acquise, — on se trouvait en présence d'une Fougère à large fronde — lorsque l'anatomie des axes, récemment découverte, remit tout en question.

En 1960, Charles Beck, de l'Université de Michigan, découvrait dans la formation de Katsberg du Dévonien supérieur de l'État de New-York, un spécimen d'*Archaeopteris* de 80 cm de long. Celui-ci se compose de plusieurs frondes stériles et fertiles fixées sur une forte branche, probablement une branche latérale, dont la structure interne est conservée. La fronde stérile, qui porte des pinnules espacées sur la penne et à limbe profondément segmenté, put être attribuée à l'*Archaeopteris macilenta* LESQUESREUX. La fronde fertile constituée de six paires de pennes portant de très nombreux sporanges dressés, fut attribuée à l'*Archaeopteris fimbriata* (KRAUSEL et WEYLAND) 1941. Par ailleurs, *A. fimbriata* est une espèce synonyme d'*A. macilenta*.

Le fait nouveau réside dans l'imprégnation de l'axe de la branche par de la pyrite, ce qui a permis la conservation de l'anatomie du bois primaire et secondaire. L'examen du bois révèle :

- 1 : des faisceaux de bois primaire mésarches situés à la périphérie d'une moelle centrale, et en contact avec le bois secondaire ;
- 2 : un bois serré en raison de la petite dimension des trachéides et de rayons médullaires étroits, uni- ou bisériés qui atteignent une hauteur de 6 à 30 cellules ;
- 3 : des ponctuations aréolées disposées suivant 2 ou 3 rangées verticales sur la largeur des parois radiales des trachéides ;
- 4 : une disposition très particulière de ces ponctuations : en effet, celles-ci ne sont pas uniformément distribuées, mais groupées en alignement horizontal, ces groupes sont séparés entre eux par des zones ou bandes dépourvues de ponctuation ;
- 5 : or une disposition en zone horizontale des ponctuations aréolées sur les trachéides est précisément une caractéristique d'un bois fossile considéré jusqu'ici comme appartenant à une Gymnosperme primitive, le *Callixylon*.

Le genre *Callixylon* a été créé pour des bois pétrifiés, fragments de troncs, de branches, de racines, très souvent rencontrés dans le Dévonien supérieur et moyen.

Arnold en 1931, décrivait des spécimens de 60 pieds de haut et de 5 pieds de diamètre. Par ailleurs, dans les mêmes gisements on trouve fréquemment associés des restes de *Callixylon* et d'*Archaeopteris*.

La découverte de la connexion organique des feuilles végétatives et fertiles d'un *Archaeopteris* sur des axes possédant une anatomie de bois de *Callixylon*, éclaire d'un jour nouveau les affinités probables de la plante.

Placé devant la difficulté de classer le complexe *Archaeopteris*/*Callixylon*, Charles Beck (1960) passa en revue les différents ordres proposés avant lui pour réunir des plantes à position phylogénétique indéterminée mais ayant en commun des frondes filicoïdes associées à un bois de Gymnosperme. Beck cite les ordres suivants 1) les *Pityales* d'ARNOLD (1931) et GORDON (1935), 2) les *Aneurophytales* de KRÄUSEL et WEYLAND (1941), 3) les *Protopteridiales* de HØEG (1942).

Les *Protopteridiales* groupent les genres *Svalbardia*, *Protopteridium*, *Aneurophyton*, *Eospermatopteris* et *Rhacophyton*.

Svalbardia possède des frondes fertiles qui rappellent beaucoup celles de l'*Archaeopteris*. Par contre les frondes végétatives sont très différentes. De plus, l'anatomie des axes est encore inconnue et nous venons de voir l'importance de cette lacune.

Le genre *Aneurophyton* et l'*Eospermatopteris* sont considérés par Kräusel et Weyland (1935) comme représentant l'un le port herbacé, l'autre le port arborescent de plantes co-génériques.

Le genre *Rhacophyton* appartient aux Coenopteridales ainsi que je l'ai démontré en 1951.

Beck en 1957 suggéra de retirer l'*Aneurophyton* des *Protopteridiales* et de le réunir au *Tetraxylopteris* pour former l'ordre nouveau des *Aneurophytales*, ces deux genres représentant à ses yeux des précurseurs de Pteridospermées.

En définitive, l'ordre des *Protopteridiales* conçu par Høeg en 1942, se réduit aujourd'hui au seul genre *Protopteridium*. L'éclatement des *Protopteridiales* est une conséquence naturelle de l'accroissement des connaissances. Aussi Charles Beck propose-t-il la création d'un nouveau groupe de plantes : les *Progymnospermopsida* qui réunissent les trois ordres suivants :

- 1 : *Aneurophytales* : genres *Aneurophyton*, *Eospermatopteris*, *Tetraxylopteris*
- 2 : *Protopityales* : genre *Protopitys*
- 3 : *Pityales* : genres *Pitys*, *Archaeopitys*, *Archaeopteris*, *Callixylon*.

Cependant, ainsi conçue la nouvelle classe forme un complexe assez hétérogène. En effet, *Aneurophyton* et *Tetraxylopteris* ont un bois primaire protostélisque entouré d'un bois secondaire constitué de rayons médullaires unisériés et de trachéides ornées de ponctuations aréolées multisériées disposées tant sur les parois radiales que tangentielles ; un mode de distribution non encore rencontré jusqu'ici chez les Gymnospermes.

Le genre *Protopitys* possède une stèle d'un type particulier. Elle consiste en une large moelle centrale étirée transversalement et de contour elliptique qui présente aux deux extrémités une paire de faisceaux de bois primaire. Les faisceaux primaires sont

constitués de trachéides scalariformes, tandis que les trachéides du bois secondaire présentent des ponctuations allongées transversalement qui sont intermédiaires entre une ornementation scalariforme et une ponctuation aréolée. Par ailleurs chez *P. scotica*, Walton (1957) décrit une fructification qui est constituée de paires de sporophylles attachées alternativement et en position distique. Les sporophylles ont une structure complexe. A 5 mm de la base, elles se divisent en deux segments en forme d'arc, dont la concavité est tournée vers l'axe de la fructification. Les sporanges (3 mm de long) sont fixés sur le bord interne de l'arc, à l'extrémité de fins pédoncules apparemment ramifiés d'une manière pennée. On a retiré des sporanges des spores de 82 microns et d'autres de 147 microns. Le Professeur Walton maintient le genre *Protopitys* parmi les Ptéridophytes en raison de l'organisation de sa fructification très ptéridophytique dans ses caractères.

Parmi les *Pityales*, la fructification de *Pitys* et d'*Archaeopitys* est inconnue. Les deux genres possèdent le caractère particulier d'avoir des faisceaux de bois disséminés dans une moelle centrale, et Arnold (1931) est enclin à considérer les deux genres comme co-génériques.

On peut se demander si la réunion de formes aussi différentes dans la classe des *Progymnospermopsida* résistera à l'épreuve du temps, et si sa destinée ne sera pas pareille à celle des *Protopteridiales*. De plus le nom *Progymnospermopsida* suggère des relations nettement orientées vers les Gymnospermes, ce qui cependant reste douteux pour certains genres réunis dans la classe nouvellement créée. On est amené à se poser les questions suivantes : dans l'établissement d'une classification, 1) les ponctuations aréolées des trachéides prévalent-elles sur le mode ptéridophytique de reproduction ?, 2) les ponctuations aréolées sont-elles exclusives aux Gymnospermes et ne commettrait-on pas une erreur à croire que toutes les plantes qui en possèdent ont des affinités entr'elles et forment un assemblage naturel ?

Quoiqu'il en soit, un fait est à présent acquis, toutes les plantes qui ont possédé un tel bois, ne sont pas nécessairement et a priori des plantes à graines.

Dans l'état actuel des connaissances je serais plutôt encline à considérer que les *Aneurophytales*, les *Protopityales* et les *Pityales* représentent un faisceau complexe de phyla, jusqu'ici mal reconnus, dont certains pourraient avoir vécu parallèlement aux vraies Fougères et aux Gymnospermes sans être nécessairement pour cela apparentés à l'un ou l'autre de ces groupes, si ce n'est peut-être par une souche très lointaine.

La tentative de Charles Beck a le mérite d'attirer une nouvelle fois l'attention sur l'existence d'un groupe de plantes dont la combinaison des caractères a de quoi surprendre puisqu'elle réunit des frondes filicoïdes et une fructification de type ptéridophytique à des trachéides de bois secondaire ornées de ponctuations aréolées.

Que l'appellation *Progymnospermopsida* soit correcte ou non, est d'importance secondaire.

Des informations récemment acquises sur le genre *Pseudosporochnus* conduisent à des réflexions similaires à celles que fait naître le complexe *Archaeopteris* / *Callixylon*.

Le genre *Pseudosporochnus* (1904), est abondant dans le Dévonien moyen de certains pays (Bohême, Belgique). Dans les manuels, il est généralement représenté par des axes légèrement bulbeux à la base qui, au sommet, se ramifient en une couronne de trois à cinq axes sensiblement de même dimension. Ces axes se divisent parfois dichotomiquement. Ils sont garnis de nombreux organes latéraux disposés en spirales qui portent des organes végétatifs filiformes plusieurs fois bifurqués ; d'autres sont terminés par des extrémités légèrement épaissies qui sont interprétées comme des sporanges.

La position terminale des sporanges, l'aspect filiforme des organes végétatifs ainsi que l'ignorance des caractères anatomiques, avaient fait classer les *Pseudosporochnus* parmi les *Psilophytales*, dont ils représentaient une famille, celle des *Pseudosporochnaceae*. Cette classification était admise par Kraüsel et Weyland (1933), Hirmer (1927), Arnold (1947), Smith (1955), Foster et Gifford (1960). Cependant Emberger (1944) et Pichi-Sermolli (1958) avaient préféré créer l'ordre des *Pseudosporochnales* parce qu'à leurs yeux, l'affinité de ces plantes avec les *Psilophytales* restait incertaine.

Une étude faite en collaboration avec le Professeur Harlan Banks de l'Université de Cornell (1959 et 1962) sur un ensemble de 534 spécimens que j'ai récoltés dans les carrières Brandt à Goé (non loin d'Eupen), permet de préciser les caractères morphologiques et anatomiques d'une espèce du genre : le *Pseudosporochnus nodosus* LECLERCQ et BANKS, et par voie de conséquence d'établir la position systématique des *Pseudosporochnales*. Un caractère particulier observé sur les empreintes des branches de premier et de second ordre, ainsi que sur celles des frondes, devait permettre aux auteurs d'attribuer au *Pseudosporochnus* des portions de tiges et de racines dont l'existence avait été jusqu'ici insoupçonnée. Ce caractère-clé consiste en la présence de très nombreux petits nodules de sclérenchyme distribués avec régularité sous l'épiderme et uniformément répartis sur les axes. Il a permis d'identifier des fragments de tronc de 25 cm de long et de 8 cm de large ainsi que les portions du tronc sur lequel étaient vraisemblablement fixés les axes à base bulbeuse. De plus des organes de 16 cm de longueur et de 3 cm de largeur ont pu être interprétés comme représentant les « racines » non seulement en raison de la présence des mêmes petites masses de sclérenchyme, mais encore en fonction de leur anatomie.

L'existence d'un tronc et de fortes racines permet de supposer que le *Pseudosporochnus* était une plante de grande dimension.

Par ailleurs, l'examen des branches bien conservées de premier, de second et de troisième ordre, révèle l'organographie des frondes disposées en spirale : elle consiste en 4 à 5 paires de pennes subopposées dont certaines sont stériles, d'autres fertiles. Une penne se divisait dichotomiquement trois fois de suite et se terminait par huit segments végétatifs ou par huit sporanges groupés par paires. Les frondes fertiles et stériles sont donc homologues. Les dimensions des sporanges sont de 2 à 3 mm de long et 0,8 mm de large, et certains d'entr'eux montrent une ligne de déhiscence située sur le côté interne.

Sur la base des caractères morphologiques ainsi précisés, il apparaissait fort douteux que le genre *Pseudosporochnus* fût à sa place dans la classe des *Psilophytales*.

C'est ce que devait confirmer l'étude anatomique qui révéla une structure assez inattendue. En effet des branches de premier, de second et de troisième ordre dont le système vasculaire est conservé grâce à une imprégnation d'hydroxyde de fer, montrent en section transversale une stèle en forme d'étoile, constituée de longs bras réunis entr'eux par du parenchyme. Le nombre total des bras est de 19 à 21. Etendus radialement ces bras sont formés de métaxylème et possèdent une boucle périphérique à l'extrémité distale. Deux faisceaux purent être suivis sur une courte distance et quelques phases de leur émission observées. Celle-ci se fait aux dépens de la boucle périphérique qui libère un anneau fermé de métaxylème avec un pointement central de protoxylème. Bientôt le pôle central se divise et deux pôles sont constitués qui s'écartent l'un de l'autre dans un même plan. Bien que là s'arrêtent les observations, il est permis de supposer que les faisceaux, en poursuivant leur trajectoire à travers l'écorce des branches, s'étirent tangentielllement, commandés en cela par l'éloignement des pôles sur une même horizontale. Ainsi n'était-il pas improbable que le faisceau dans sa forme terminale, alors qu'il pénétrait à la base des frondes, eut acquis une forme elliptique ou en clepsydre, et eut émis alternativement des faisceaux de penne. Or c'est précisément ce qui s'observe sur les frondes conservées en empreintes qui portent les pennes en position sub-opposées.

Ainsi donc la preuve était faite que les *Pseudosporochmus* n'appartenaient pas à la classe des *Psilophytales*. Par ailleurs, les caractères anatomiques permettaient de préciser les affinités du genre.

En effet, au Carbonifère inférieur vivait un groupe de plantes : les *Cladoxylaleae* dont la connaissance repose sur de nombreux fragments d'axes pétrifiés et qui précisément possèdent des caractères anatomiques comparables à ceux du *Pseudosporochmus*. Le système vasculaire des *Cladoxylaleae* est polystélisque. Il consiste en un complexe de bras ligneux, pour la plupart allongés radialement, dont certains ont le diamètre de la stèle tandis que d'autres plus courts s'unissent latéralement pour former des faisceaux en forme d'U. Tous les bras possèdent une boucle périphérique située à l'extrémité distale. Entre les bras ligneux, de larges plaques de sclérenchyme sont développées. La famille des *Cladoxylaleae* qui comprend six genres et plusieurs espèces, présente quelques variantes de structures telles que d'avoir de grandes ou de petites boucles périphériques, ou de développer du bois secondaire, ou encore de posséder quelques faisceaux centraux.

Avec une telle anatomie, les *Cladoxylaleae*, dont le port, les organes végétatifs et la fructification étaient inconnus, restaient un groupe fort isolé. Aussi la discussion de leurs affinités donnait-elle lieu à des interprétations diverses. Scott (1923) était enclin à les rapprocher des Ptéridospermées ; Paul Bertrand (1935) voyait en elles des Fougères primitives à affinités de *Zygopteridaceae* ; Walton (1953) se rapprochant de cette manière de voir, classait les *Cladoxylaleae* parmi les *Coenopteridinae*, tandis que Harris, 1929, Emberger 1944, Arnold 1952 et d'autres voyaient dans les *Cladoxylales* une branche issue des *Psilophytales*.

C'est avec l'espèce du Carbonifère inférieur *Cladoxylon radiatum* BERTRAND que le *Pseudosporochmus nodosus* présente l'affinité la plus étroite. En effet, les deux

plantes possèdent de petites boucles périphériques étroites, aucune formation de bois secondaire, et émettent une simple trace foliaire par pincement de la boucle périphérique.

La découverte de caractères anatomiques comparables à ceux des *Cladoxylaleae* chez une plante du Dévonien moyen dont le port était connu apporte au groupe isolé des *Cladoxylaleae* un précieux complément d'information. De même le rattachement des *Pseudosporochmus* aux *Cladoxylaleae* consacre l'indépendance de ces deux groupes de plantes vis-à-vis des *Psilophytales*.

Par ailleurs l'étendue stratigraphique de l'un et de l'autre s'amplifie puisque le complexe *Pseudosporochmus* / *Cladoxylon* s'étend du Dévonien moyen au Carbonifère inférieur. Déjà représenté au Givetien inférieur par les espèces *Pseudosporochmus verticillatus* (KREJCI OBHREL, *P. nodosus* LECLERCQ et BANKS, *P. Chlupaci* OBHREL et le genre *Cladoxylon scoparium* KRAUSEL et WEYLAND (1926), il s'épanouit au Carbonifère inférieur ou, ainsi qu'il a été dit, six genres et plusieurs espèces attestent sa vigueur.

On est en présence d'un stock de fougères primitives aux caractères très distinctifs chez lesquelles la différenciation entre axes principaux et axes secondaires est à peine marquée. De plus, là où elle est connue, la fructification appartient à un type très simple. Toutefois le système vasculaire complexe des *Cladoxylaleae* les différencie de toutes les Fougères paléozoïques. Les quelques formes parvenues à notre connaissance possèdent des ports divers : herbacé, suffrutescent, arborescent. Toutes paraissent avoir été adaptées au sol ferme.

Si les *Cladoxylaleae* semblent s'être éteintes au Carbonifère inférieur sans avoir donné naissance à une branche latérale qui les auraient prolongées, par contre le degré d'évolution qu'elles avaient atteint dès le Couvinien (Liégeois 1953), semblerait indiquer qu'elles avaient déjà connu une longue période d'évolution et ferait prévoir l'existence de formes ancestrales dont la révélation appartiendrait aux sédiments du Dévonien inférieur, sinon d'âge plus ancien.

Les considérations auxquelles conduisent l'examen des complexes morphologiques / anatomiques que représentent l'*Archaeopteris* / *Callixylon* et le *Pseudosporochmus* / *Cladoxylon* ne manquent pas de similitude :

- 1 : tous deux révèlent une anatomie très particulière appartenant à un type plus différencié que ne le laissait prévoir celui de leur fructification ;
- 2 : chacun d'eux représente un groupe de plantes à part, fort isolé dans la classification ;
- 3 : l'un et l'autre paraissent avoir constitué un élément important dans le paysage de leur époque ;
- 4 : leurs restes témoignent de la vigueur de leurs genres et leur système vasculaire indique une adaptation au sol ferme ;
- 5 : abondants dans le Dévonien moyen, ils soulignent la diversité de l'association végétale de cette époque, diversité qui par ailleurs est confirmée par l'étude palynologique des sédiments du même âge (Richardson 1960, Leclercq, 1960) ;

- 6 : le degré de différenciation qu'ils ont atteint permet de supposer qu'ils avaient déjà parcouru une longue période d'évolution :
- 7 : ces faits portent à croire qu'ils auraient existé au Dévonien inférieur où ils auraient occupé les stations xérophytiques alors que les Psilophytales et les Lycopside contemporaines représenteraient un faciès écologique d'habitats humides ; ceux-ci probablement largement répandus, et en tous cas favorables à la conservation des plantes qui les colonisaient, fausseraient l'interprétation de la composition réelle de la flore de l'époque. En d'autres termes, l'association végétale du Dévonien inférieur aurait été autrement diversifiée que ne le laissent apparaître les empreintes récoltées jusqu'ici.

Un autre aspect de l'intérêt des formes décrites dans cet article est d'attirer l'attention sur la fréquence dans le Paléozoïque inférieur de groupes de plantes dont les caractères défient les systèmes trop rigides de nos classifications.

Je suis encline à penser qu'en raison des recherches plus nombreuses qu'autrefois entreprises sur la paléobotanique du Paléozoïque ancien, une multiplicité de plantes à affinités incertaines seront découvertes. Ces plantes pourraient bien révéler aux côtés de phyla restés parfaitement distincts à travers toute la série sédimentaire, l'existence d'innombrables groupes éteints qui auraient évolué parallèlement aux premiers sans avoir de relation directe avec eux, si ce n'est peut-être par une souche très lointaine.

Il se peut que sous la pression de ces faits il devienne nécessaire d'entreprendre une révision de la valeur systématique de certains caractères taxonomiques et d'accroître le nombre de divisions du Règne Végétal.

LITTÉRATURE CITÉE

- ARNOLD, C. A. : On *Callixylon newberry* (Dawson) Elkins et Wieland. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, 3, 207-232, 1931.
- : Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. IV. Plants remains from the Catskill Delta deposits of northern Pennsylvania and southern New York. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, 5, 271-314, 1939.
- : An introduction to paleobotany. Ed. MacGraw-Hill Book Co New York, 1947.
- : Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. VI. *Xenocladia medullosina* Arnold. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, 9, 297-309, 1952.
- BECK, C. B. : *Tetraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New York. *Amer. J. Bot.*, 44, 350-367, 1957.
- : The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. *Brittonia*, 12, 4, 351-368, 1960.
- BERTRAND, P. : Contribution à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld. *Paleontographica*, 80 B, 101-170, 1935.
- EMBERGER, L. : Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Éd. Masson, Paris, 1944.
- FOSTER, A. S. and GIFFORD, E. M. : Comparative morphology of vascular plants. Éd. Freeman et Co, San Francisco, 1959.

- GORDON, W. T. : The genus *Pitya* Witham, emend. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 58, 279-311, 1935.
- HARRIS, T. M. : *Schizopodium davidi* gen. et sp. nov. A new type of stem from the Devonian rocks of Australia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B 217, 395-410, 1929.
- HIRMER, M. : Handbuch der Palaeobotanik, I. Éd. Oldenbourg, München et Berlin, 1927.
- HØEG, O. A. : The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. *Norges Svalb. og Ish. Unders.*, Skrifter 83, 1-288, 1942.
- KRÄUSEL, R. et WEYLAND, H. : Beiträge zur Kenntnis der Devonflora, II. *Abh. Senckenberg. Naturf. Ges.*, 40 (2), 115-155, 1926.
- : Die Flora des böhmischen Mitteldevons. *Palaeontographica*, 78 B, 1-44, 1933.
- : Pflanzenreste aus dem Devon. IX Ein Stamm von *Eospermopteris*-Bau aus dem Mitteldevon des Kirberges. *Elberfeld. Senckenberg.*, 17, 9-20, 1935.
- : Pflanzenreste aus dem Devon von Nord-Amerika. *Palaeontographica*, 86 B, 3-78, 1941.
- LECLERCQ, S. : Étude morphologique et anatomique d'une Fougère du Dévonien supérieur. Le *Rhacophyton zygopteroides* nov. sp. *Ann. Soc. Geol. Belgique*, Mém. in 4°, IX, 1951.
- : Evidence of vascular plants in Cambrian. *Evolution*, X, n° 2, 109-114, 1955.
- : Sporomorphes du Dévonien de Belgique. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, 56, 250-256, 1960.
- LECLERCQ, S. et BANKS, H. : *Pseudosporochnus* is not a Psilophyte. IX. Int. Botanical Congress, Proceedings vol. II, IIA, 1959.
- : *Pseudosporochnus nodosus* sp. nov. A Middle Devonian plant with Cladoxylean affinities. *Palaeontographica*, Abt. B., Lief. 1-4 Plates 1-10, Text-fig. 1-7, and two folders 1962.
- LIÉGEOIS, R. : Découverte de nouveaux gisements de plantes dans le Dévonien de Belgique et leur signification stratigraphique. *Ann. Soc. Geol. Belg.*, 76, 135-166, 1953.
- OBHREL, J. : Neue Pflanzenfunde in dem Srbsko-Schishten (Mitteldevon). *Vestnik ÚUG*, 34, 384-388, 1959.
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G. : The higher taxa of the Pteridophyta and their classification. *Uppsala Univ. Årsskrift*, 6, 70-90, 1958.
- POTONIE, H. et BERNARD, Ch. : Flore dévonienne de l'étage H-hl de Barrande. Leipzig, 1904.
- RICHARDSON, J. B. : Spores from the Middle Old redsandsstone of Cromarty, Scotland. *Palaeontology*, vol. 3, 1, 45-63, 1960.
- SCOTT, D. H. : Studies in Fossil Botany. Éd. 3, vol. 2. London, 1923.
- SMITH, G. M. : Cryptogamic Botany. Éd. 2, vol. 2. Éd. McGraw-Hill Book Co, New York, 1955.
- STUR, D. : Die Silur-Flora der Etage H-hl in Böhmen. *Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Kl.*, 84, 1-62, 1881.
- WALTON, J. : An introduction to the study of fossil plants. Éd. Adam et Ch. Black, London, 1953.
- : On *Protopitya* Göppert ; with a description of a fertile specimen « *Protopitya scotica* » sp. nov. from the Calcareous sandstone series of Dunbartonshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 63, 33-340, 1957.
- ZIMMERMANN, W. : Die Phylogenie der Pflanzen. Iena, 1930.