

□ Évolution morphologique

Personnes impliquées : J. Galtier, B. Meyer-Berthaud, N. Rowe, L. Grauvogel-Stamm; A. Soria, A.-L. Decombeix; O. Béthoux, C. Prestianni.

Démarche

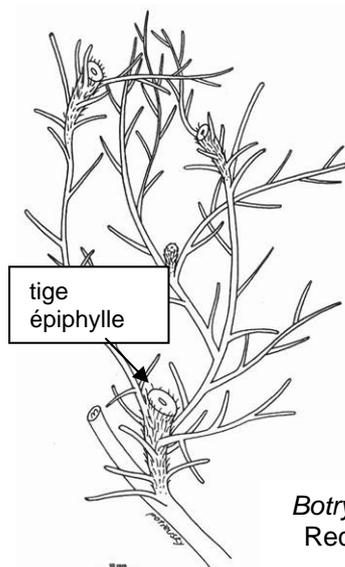
L'étude de la diversification morphologique des plantes dans sa dimension historique est centrée sur le Paléozoïque mais a inclus des éléments mésozoïques (non présentés dans ce rapport) depuis le rattachement de Léa Grauvogel-Stamm (1/1/ 2003) jusqu'à sa mise à la retraite fin 2004. La démarche adoptée pour ce thème s'organise autour de 4 points:

- la prospection de sites fossilifères inédits hors zone euraméricaine (Maroc, Chine, Australie), réalisée en complément d'une révision des collections existantes;
- l'étude de spécimens provenant de dépôts représentant une large gamme d'environnements, dans une séquence de temps la plus continue possible entre le Dévonien inférieur et le début du Mésozoïque;
- la recherche de marqueurs nouveaux liés à l'architecture et obtenus à partir de l'analyse développementale. Ils complètent les caractères morphologiques et anatomiques traditionnels, contribuent à la modélisation des organismes, et aident à leur reconstruction;
- la distribution des caractères fonctionnels, a priori avantageux dans certains contextes environnementaux. Ces caractères permettent d'élaborer des hypothèses sur l'écologie des taxons.

Résultats

Évolution des fougères

Les Zygopteridales constituent le groupe de fougères le plus ancien connu. Cet ordre éteint présente un large éventail de morphologies au sein d'une succession d'assemblages du Paléozoïque supérieur, à partir desquelles sont élaborées des hypothèses évolutives et paléo-écologiques (Phillips & Galtier, 2005). Les plus anciennes zygopteridales montrant une différenciation nette entre tige et mégaphylle sont tournaisiennes (Carbonifère inférieur). Une divergence basale conduit à l'émergence probable de 2 clades, l'un caractérisé par des frondes érigées quadrisériées, l'autre par des frondes bisériées dorsiventrales. Les morphologies sont variées et, dès le Carbonifère inférieur, incluent des formes rhizomateuses [par ex. les fougères du groupe *Zygopteris* (tiges) - *Corynepteris* (frondes fertiles); Galtier, 2004], des arbres monocaules et des arbres à faux tronc (par ex. *Symplocopteris*; cf. sous-thème "premiers arbres"). Les assemblages de taxons rhizomateux présentent les évidences les plus marquées d'adaptation à des environnements secs – arrêts de croissance, formation de tyloses, structures reproductrices complexes.

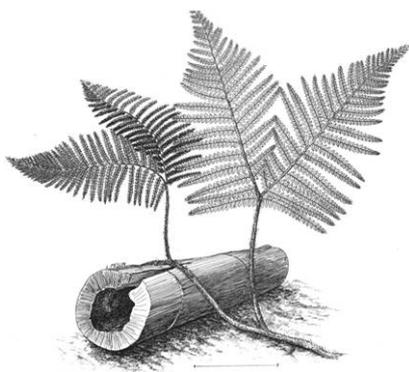
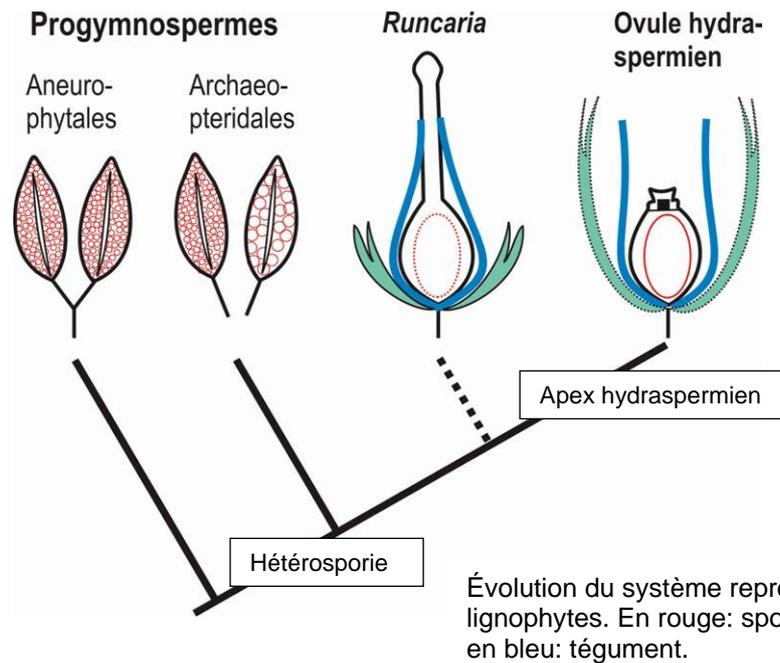


Botryopteris nollii
Reconstruction

Une plasticité morphologique est mise en évidence chez une nouvelle espèce de Botryopteridaceae (Filicales) du Permien du Brésil, la plus jeune recensée à ce jour (Rößler & Galtier, 2003). *Botryopteris nollii* est basée sur des restes anatomiquement conservés et comprend des tiges protostéliques à vascularisation pétiolaire en "W", caractéristique du genre. Certains spécimens dont le diamètre n'excède pas 6 cm sont épiphytes sur des fougères arborescentes et croissent parallèlement aux troncs de ces dernières. D'autres, dont les tiges et les pétioles présentent une vascularisation identique à celle des spécimens précédents, forment de faux troncs dont le diamètre atteint 13 cm. Les faux troncs sont constitués de tiges, d'éléments foliaires (pétioles, rachis) et de racines entremêlés. La majorité des tiges sont issues de bourgeons épiphyllés.

Évolution, architecture, modélisation des premières plantes à graines

La description du proto-ovule *Runcaria* dans le Dévonien moyen de Belgique (Gerrienne *et al.*, 2004) met en évidence l'ancienneté de la lignée des plantes à graines. *Runcaria*, précède les premiers ovules pourvus d'un dispositif "hydraspermien" (extrémité modifiée du mégasporange présentant une chambre pollinique) de capture des pollens de 20 millions d'années et leur ressemblent. Mais l'apex allongé du mégasporange de *Runcaria* est bien plus simple. Cette découverte indique que dans l'ordre d'acquisition des caractères de l'ovule, l'indéhiscence du mégasporange, l'invention d'une structure de capture des microspores transportées par le vent et la possession d'une cupule, ont précédé l'élaboration de la chambre pollinique qui caractérise l'ensemble des ovules connus à partir du Dévonien supérieur.



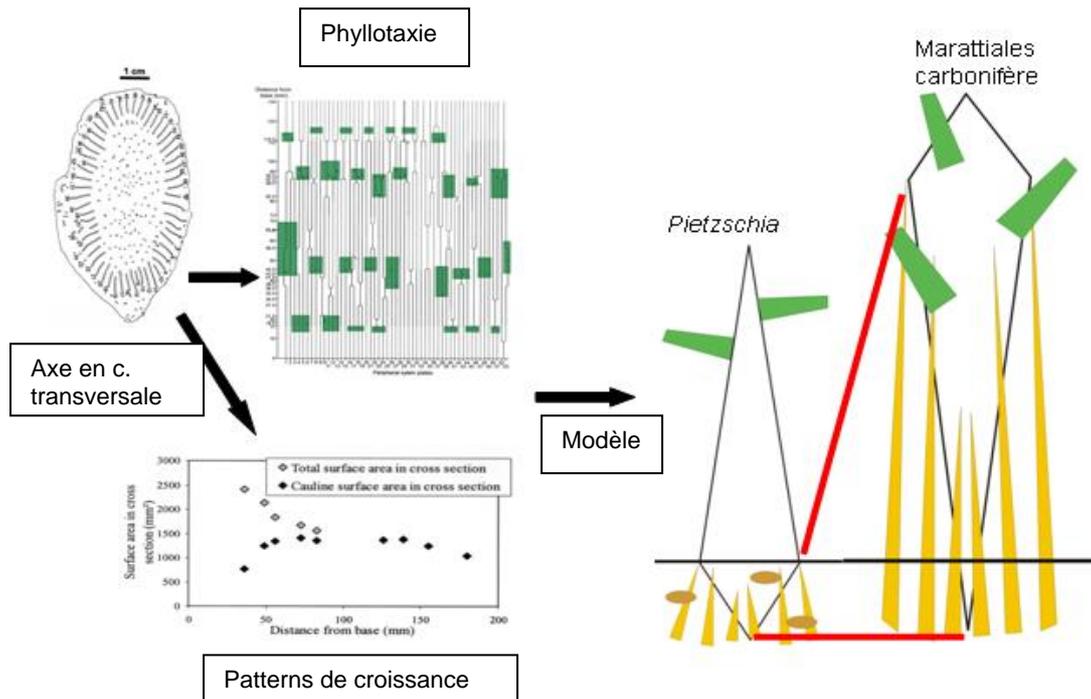
Dicksonites pluckenettii, une espèce affiliée aux Callistophytales est reconstituée à partir de frondes complètes, bipartites, et connectées à des tiges provenant du Stéphanien de Graissessac (Carbonifère sup. de l'Hérault; Galtier & Bethoux, 2002). Les tiges grêles à longs entrenœuds ainsi que la présence d'épines courtes sur les tiges et les pétioles suggèrent un port rampant à grimpant, comparable à celui proposé antérieurement pour *Callistophyton*. Une penne avec des pinnules à limbe réduit portant des synanges constitue la première évidence des frondes fertiles mâles de l'espèce.

Dicksonites pluckenettii: reconstruction du système végétatif.

Premiers arbres: structure, développement, diversité

Fougères s.l.: Cladoxylopsida

La reconstruction de 3 espèces du genre *Pietzschia* (Cladoxylopsida) repose sur l'étude d'axes anatomiquement conservés du Dévonien supérieur du Maroc, complétée de la réinvestigation d'une espèce américaine à partir de spécimens de collection (Soria, 2003; Soria & Meyer-Berthaud, 2003, 2004, 2005). La phyllotaxie et les grands traits architecturaux sont reconstitués grâce à l'analyse de la vascularisation. Ces travaux montrent que les *Pietzschia*, comme toutes les Cladoxylopsida pour lesquelles des observations développementales ont été effectuées, sont contraintes: croissance primaire déterminée, croissance secondaire absente.



Analyse développementale de *Pietzschia* à partir de sections anatomiques (à gauche) et réalisation d'un modèle synthétique (à droite) permettant la comparaison avec d'autres stratégies arborescentes chez les fougères. Racines en jaune; feuilles et branches phyllomorphes en vert.

Une diversité morphologique et écologique est cependant observable au sein du genre, avec des organismes à stature élevée (pouvant excéder 4m de hauteur estimée) chez l'espèce *P. shulleri* et un habitat aquatique probable pour certains représentants de *P. levis*. L'architecture de *Pietzschia* présente des similitudes remarquables, à la fois avec les Sphenopsida (organotaxie verticillée de la tige chez 2 espèces) et les fougères arborescentes Marattiales et Filicales (tige/tronc dressé à base obconique entourée d'un manchon de racines, branches phyllomorphes caduques). Mais l'analyse de la trajectoire développementale montre que l'épidogenèse est particulièrement réduite chez *Pietzschia*. L'analyse fonctionnelle préliminaire initiée par Aude Soria durant sa thèse montre que les racines de *Pietzschia* ont un rôle probable dans l'ancrage et que la vascularisation disséquée de la tige n'est pas directement impliquée dans le port.

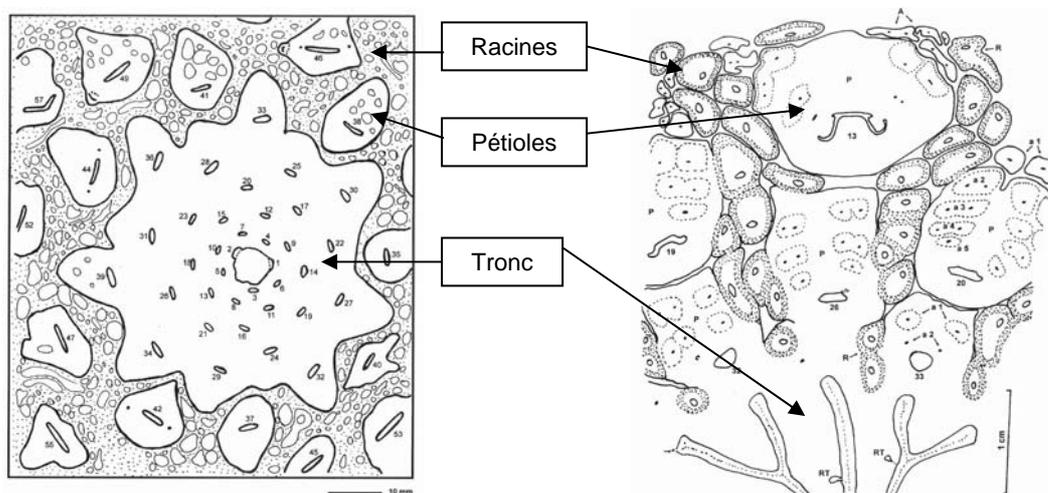
Fougères s.l.: Zygopteridales

La fougère australienne *Symplocopteris* décrite par Hueber & Galtier (2002) représente la plus ancienne zygopteridale connue et il s'agit d'un genre arborescent. *Symplocopteris* est reconstituée à partir de spécimens anatomiquement conservés du Tournaisien (Carbonifère inférieur) du Queensland dont une base de tronc de 50 cm de diamètre. Ce genre se caractérise par un faux tronc composé de

tiges régulièrement ramifiées présentant une anatomie présumée basale (protostèle centrarche) entrelacées de pétioles de type *Clepsydropsis* et de 2 types de racines adventives aux rôles complémentaires. Les plus petites, recouvertes de poils absorbants, servaient à l'absorption de l'humidité contenue dans le faux tronc; les plus larges, à géotropisme positif, avaient probablement un rôle mécanique.

Fougères s.l.: Filicales probables

Une stratégie différente de l'arborescence est présentée par deux autres taxons gondwaniens, *Dernbachia* et *Grammatopteris freitasii* du Permien du Brésil (Rößler & Galtier, 2002a, 2002b). Ces 2 nouveaux taxons, de taille modeste à moyenne (tronc jusqu'à 17 cm de diamètre chez *Dernbachia*, jusqu'à 40 cm chez *G. freitasii*), présentent les mêmes caractéristiques en terme de port. Leur tronc, non ramifié et à stèle unique, est entouré d'un épais manteau de bases pétiolaires décurrentes et de racines adventives. Ils se distinguent par la structure du cortex ainsi que par de nombreux caractères vasculaires (structure et forme de la stèle, forme du faisceau pétiolaire et mode d'émission des traces).



Grammatopteris freitasii sp. nov. (coupe transversale)

Dernbachia brasiliensis gen. et sp. nov. (coupe transversale)

Lignophytes (progymnospermes & spermatophytes)

Les travaux sur la ramification du système racinaire d'*Archaeopteris* s'inscrivent dans la recherche des paramètres qui ont contribué au succès de ce genre arborescent durant le Dévonien supérieur. Les racines de gros diamètre provenant des gisements fameniens du Maroc présentent 3 types de ramifications permettant des performances accrues en terme de longévité et d'occupation de l'espace: (1) des ramifications dichotomes contribuant à l'expansion périphérique du système racinaire; (2) des ramifications adventives produisant des axes de large diamètre à développement retardé et contribuant probablement à l'ancrage de l'arbre; (3) des ramifications produisant des axes de petite taille contribuant probablement à l'exploitation locale du milieu (Ermacora - mémoire de DEA, 2004).

Les travaux initiés sur l'évolution du port arborescent chez les premières lignophytes et les patterns de diversification des arbres qui ont remplacé *Archaeopteris* autour de la limite Dévonien/Carbonifère s'appuient sur 2 approches:

- la description de taxons arborescents connus ou inédits dans des dépôts de la base du Carbonifère inférieur précédant l'extinction d'*Archaeopteris*. Le gisement de Kahlleite dans le Tournaisien de Thuringe a livré des axes affiliés à *Protopytis* et *Eristophyton*, connus jusque là dans des niveaux plus jeunes (Decombeix - mémoire de DEA, 2004; Decombeix *et al.*, sous presse);
- l'étude de la diversification des traits – qualitatifs et quantitatifs – du système vasculaire des progymnospermes et gymnospermes qui se sont succédés du Dévonien moyen au Carbonifère inférieur (Galtier & Meyer-Berthaud, ss presse). Les tendances les plus nettes consistent en une

diminution progressive du diamètre des trachéides dans les taxons à bois dense, une restriction des ponctuations aux seules parois radiales des trachéides et une diversification de la taille des rayons.

Des portions de troncs de *Protopitys* (progymnospermes) provenant du Carbonifère inférieur d'Europe présentent les plus anciennes évidences de tyloses (Scheckler & Galtier, 2003). Celles-ci sont situées dans la partie interne du bois près des limites de cernes, une distribution corrélée à des changements physiologiques de l'arbre. Ces structures sont interprétées comme une réponse écophysologique à des stress environnementaux, peut-être périodiques et dûs à l'alternance saison sèche/saison humide suggérée par la structure des cernes, ou aléatoires si l'on considère le contexte volcanogénique des dépôts.

Plantes du Gondwana et de Chine: diversité et distribution au Paléozoïque

Dévonien du Gondwana

L'abondant matériel de *Leclercqia complexa* (Lycopsida) découvert dans un site eifeilien (base du Dévonien Moyen) du Queensland (Australie) représente la plus ancienne occurrence du genre en Gondwana (Meyer-Berthaud *et al.*, 2003). La distribution géographique et stratigraphique de cette espèce suggère qu'elle était adaptée à un large éventail d'environnements mais dans certaines limites, probablement celles d'une ceinture climatique. Ces observations sont en faveur des reconstructions paléogéographiques où Laurussia et marge nord de Gondwana sont proches dès le Dévonien moyen.

Les axes anatomiquement conservés récoltés dans une nouvelle localité de la vallée du Dra, (Maroc) constituent le premier assemblage de plantes d'âge Frasnien d'Afrique (Meyer-Berthaud *et al.*, 2004). Les restes sont attribués à *Archaeopteris* et à un genre de Cladoxylopsida pourvu de xylème secondaire. Une même association "progymnosperme *Archaeopteridales* - Cladoxylopsida" caractérise les assemblages plus récents (Famennien) de l'est de l'Anti-Atlas. Dans l'état actuel de ces investigations qui demandent à être confirmées par des collections supplémentaires, aucun changement drastique de composition des assemblages de plantes n'est mis en évidence entre le Frasnien et le Famennien, une limite marquée par l'extinction massive de groupes d'invertébrés marins.

Permien du Gondwana

L'excellente préservation des fougères récoltées dans le Permien du Brésil a permis d'obtenir des données détaillées sur leur construction et d'apporter des compléments d'information sur les stratégies d'élaboration des différents ports exprimés dans le groupe. Ces résultats sont traités dans les sections ci-dessus.

Permien de Chine

Alors qu'ils disparaissent à la fin du Carbonifère en Euramérique, les taxons inféodés aux milieux humides se maintiennent jusque dans le Permien inférieur en Chine du Nord, et dans le Permien supérieur en Chine du Sud. Cette observation est basée sur la description de la flore des "coal-balls" du Permien inférieur du Chanxi et celle des tuffs déposés en contexte volcanique du Permien supérieur du Sichuan (Hilton *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2003a, 2003b). Cette progression est en accord avec le mouvement vers le nord des trois paléocontinents Euramérique, Chine du Nord et Chine du Sud, qui quittent successivement les basses latitudes à la fin du Paléozoïque. Les extinctions enregistrées pour les plantes houillères au cours du Paléozoïque supérieur sont principalement liées à la sécheresse croissante des zones étudiées pour les périodes concernées.