

Évolution

L'évolution des premiers arbres : les stratégies dévoniennes

Brigitte Meyer-Berthaud^{a,b,*}, Anne-Laure Decombeix^c

^a UMR 2, UMR AMAP (botanique et bioinformatique de l'Architecture des Plantes),
c/o CIRAD, TA-A51/PS2, boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France

^b CNRS, UMR AMAP, boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France

^c Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas, 1200 Sunnyside Avenue,
Haworth Hall, Lawrence, Kansas 66045-7534, États-Unis

Reçu le 19 avril 2008 ; accepté après révision le 21 juillet 2008

Disponible sur Internet le 4 novembre 2008

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Les premiers axes dépassant 10 cm de diamètre et présumés représenter de petits arbres apparaissent au Dévonien moyen (environ 395 millions d'années). Ils appartiennent aux Cladoxylopsida, un groupe basal de fougères *s.l.* dépourvu de feuilles. Ces arbres sont caractérisés par une croissance essentiellement verticale, le tronc produisant des branches caduques au sommet et des racines adventives à la base. Ils présentent une vascularisation segmentée et peu ou pas de tissus secondaires. Les Archaeoptéridales qui apparaissent dès la fin du Dévonien moyen présentent des feuilles, du bois en abondance et du phloème secondaire. La croissance des parties aériennes et souterraines est tri-dimensionnelle et extensive. Contrairement à ces deux stratégies qui se sont répétées au cours de l'histoire de la végétation terrestre, celle élaborée par les lycophytes a disparu au Mésozoïque. Ces arbres sont caractérisés par un développement symétrique des parties aériennes et souterraines qui se ramifient dichotomiquement. La production de branches par le tronc est relativement tardive. Ces arbres présentent un système vasculaire étroit et une écorce abondante. **Pour citer cet article :** *B. Meyer-Berthaud, A.-L. Decombeix, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Evolution of earliest trees: The Devonian strategies. The earliest axes exceeding 10 cm in diameter, and presumed to represent small trees, evolved in the Middle Devonian (about 395 million years). They belong to the Cladoxylopsida, a basal group of ferns *s.l.* lacking leaves. These trees grow mainly vertically, the trunk producing short-lived branches at the top and adventitious roots at the base. They show a dissected vascularisation, and little if any secondary tissues. The Archaeopteridales that evolved at the end of the Middle Devonian, have leaves, abundant wood, and secondary phloem. Growth in the aerial and subterranean parts is tri-dimensional and extensive. Contrary to these two strategies that evolved several times independently during the history of terrestrial plants, that exhibited by the lycophytes became extinct at the end of the Mesozoic. These trees are characterized by a symmetrical development of the aerial and underground parts that branch dichotomously. Branch production by the trunk is relatively late. These trees show a narrow vascular system and a wide cortex. **To cite this article:** *B. Meyer-Berthaud, A.-L. Decombeix, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Dévonien ; Paléozoïque ; Plantes terrestres ; Cladoxylopsida ; Archaeoptéridales ; Lycophytes

Keywords: Devonian; Paleozoic; Terrestrial plants; Cladoxylopsida; Archaeopteridales; Lycophytes

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : meyerberthaud@cirad.fr (B. Meyer-Berthaud).

Abridged English version

The oldest plant macroremains have been found in Silurian deposits of about 430 million year age [11]. They consist of a few millimetres wide axes that branch isodichotomously, that is terminally and producing two daughter branches of similar size (Fig. 2A). Successive branch pairs are arranged at 90° from each other. Their vascular system is central and narrow. The root system of such plants is comprised of short rhizoids. This simple morphology remained common until the Early Devonian. Most major extant plant groups diversified their growth forms and evolved the tree habit in the Middle and Late Devonian (Fig. 1B). The maximal diameter of axes increased logarithmically [5,15] and pseudomonopodial branching became widespread. This pattern results in daughter branches of different sizes and orientations, and allows the differentiation of a main stem and specialized lateral branching systems (Fig. 2C). Large-sized plants had to resolve mechanical problems due to a higher centre of gravity, and physiological constraints related to the increased distance between the sites of water/mineral uptake (soil) and the sites of CO₂ absorption and photosynthesis. However, they largely benefited from a better access to light and spore dispersal at longer distances. The majority of Devonian fossils assignable to trees belong to three plant groups, the Cladoxylopsida and the archaeopteridalean lignophytes, both included in the euphyllophytes, and the lycophytes (Fig. 1A). One characteristic shared by all euphyllophytes is the alternate arrangement of branches that allows more possibilities in terms of spatial distribution than the 90° arrangement shown by more primitive groups.

The earliest plant remains whose axes exceed 10 cm in diameter (*Calamophyton*, *Pseudosporochnus*) belong to the Pseudosporochnales, an order of Cladoxylopsida (Fig. 1A, B). This order also includes the large in situ stump casts named *Eospermatopteris* found in the Givetian (late Middle Devonian, about 385 million year ago) deposits of Gilboa, New York state, that represent the oldest evidence of a forest [19] (Figs. 1B, 2E). Cladoxylopid plants are characterized by a complex vascular system fragmented in numerous vascular strands (Figs. 2F, 3B, 3D, 3E, 4B). They lack leaves, i.e. bilaterally symmetrical determinate organs possessing a lamina (Fig. 2B). The reconstruction of pseudosporochnalean trees has been recently updated following the revision of *Pseudosporochnus* [3] and the discovery of *Wattieza* branches connected to *Eospermatopteris* [19]. In the new model, these trees may exceed 6 m in height. They consist of a trunk bearing

a terminal crown of branches that are regularly shed as the tree grows (Fig. 3A). Branches are typically digitate, presumably green, and possess two leafy traits, a short lifetime and a tendency to planation (Fig. 2B). The trunk base is swollen and bears numerous cylindrical roots of limited extent (Figs. 3A, 4A). By comparison with *Pietzschia*, a younger member of the Cladoxylopsida whose growth patterns have been studied in detail [17,18] (Fig. 3C, D), it is proposed that pseudosporochnalean trees grew essentially vertically and upwards (Fig. 4A). Their maximal diameter was achieved early during growth, from the development of a large primary body, and especially of a wide pith (Figs. 3B, 3D, 4B). The vascular system contributed little to mechanical support. Except for the lack of leaves, the arborescent strategy of the Pseudosporochnales shows a strong analogy with that of the tree ferns and the more recent monocotyledons.

The earliest arborescent lignophytes are represented by portions of archaeopteridalean trunks exceeding 20 cm in diameter found in Givetian deposits. These trees are the major components of forests in the Late Devonian [2]. They are cosmopolitan but their remains, essentially wood (Fig. 2G) and leafy branches (Fig. 2A), are more abundant in northern and western paleocontinents. The possession of a bifacial cambium, a characteristic shared by all lignophytes, results in the formation of secondary phloem in addition to secondary xylem. This characteristic may have contributed to the success of this taxon. In *Archaeopteris*, proximal branches are long-lived and growth in this genus is essentially three-dimensional (Fig. 4C) rather than vertical like in the Pseudosporochnales (Fig. 4A). Anatomically, the amount of secondary vascular tissues can be significant (Figs. 2G, 4D). These tissues are essential for both fluid transport and mechanical support. The architecture of the root system of *Archaeopteris* remains obscure.

Lycophytes evolved trees in the Late Devonian (Fig. 1B). One of the most spectacular evidence is represented by the “Naples tree”, a 3.40 m long and 38 cm wide trunk of *Lepidosigillaria* almost entirely covered by leaf cushions (Fig. 2D). Such structures correspond to prominences (outgrowths) bearing the linear uninervate leaves of the Lycopsida called microphylls (Fig. 1A). Later in the Devonian, genera such as *Leptophloeum* and *Sublepidodendron* become cosmopolitan but contrary to *Archaeopteris*, their remains are more abundant in the southern and eastern paleocontinents. Arborescent lycophytes consist of a trunk that branches relatively late during its development [13,21]. Their architecture is surprisingly symmetrical. The base of the trunk divides

dichotomously to form a subterranean structure called *Stigmaria* whose branches bear roots arranged helically like the microphylls on the aerial parts (Fig. 4E). Anatomically, axes in the arborescent lycophytes show a narrow vascular cylinder surrounded by a wide cortex (Fig. 4F). The tree strategy that evolved in the lycophytes became extinct with the group and is no longer represented today.

It is uncertain whether the evolution of the tree habitat and of forests has directly promoted the diversification of the reproductive systems and the advent of heterospory [6,8]. However, it created new niches, contributing to the diversification of the terrestrial floras and faunas. It may also have considerably impacted the biosphere and contributed to the dramatic decline of atmospheric CO₂ in the Late Devonian through the enhanced development of soils and changes in erosional and sedimentary processes [1]. Understanding these interactions, through a better assessment of the structure, development and functioning of early trees, represents a new challenge for paleobotanists.

1. Introduction

La connaissance des premières plantes terrestres ne cesse de s'étoffer. Au fur et à mesure de la découverte de nouveaux fossiles et de l'application de méthodes plus performantes pour les analyser, les scénarios de l'évolution de la vie ancienne, qui nous paraissent solides, doivent être repensés. C'est ainsi que l'apparition graduée de taxons de plus en plus perfectionnés, dont les plantes à graines représentent l'apogée, ne correspond plus aux informations que nous délivre le registre fossile.

Une diversification importante des grands groupes végétaux s'opère au Dévonien, en même temps qu'une diversification des formes de vie à l'intérieur de chacun. Bien avant les *Lepidodendron* des forêts houillères et les dinosaures du Mésozoïque, les arbres du Dévonien sont les premiers géants terrestres. Peu connus – certains croient encore que les premiers arbres sont carbonifères –, ces plantes constituent un véritable défi évolutif. Construire plus haut ne consiste pas seulement à accroître les dimensions, mais engendre des contraintes en termes fonctionnels – hydraulique et mécanique. Les premières plantes terrestres les ont résolues en adoptant des stratégies spécifiques en fonction de leur histoire et de leur patrimoine génétique (Fig. 1A). Certaines de ces stratégies ont disparu aujourd'hui, d'autres se sont répétées au cours de l'histoire des végétaux terrestres. C'est l'éventail de ces formes apparues il y a un peu moins de 400 millions d'années (400 Ma) que nous présentons ici.

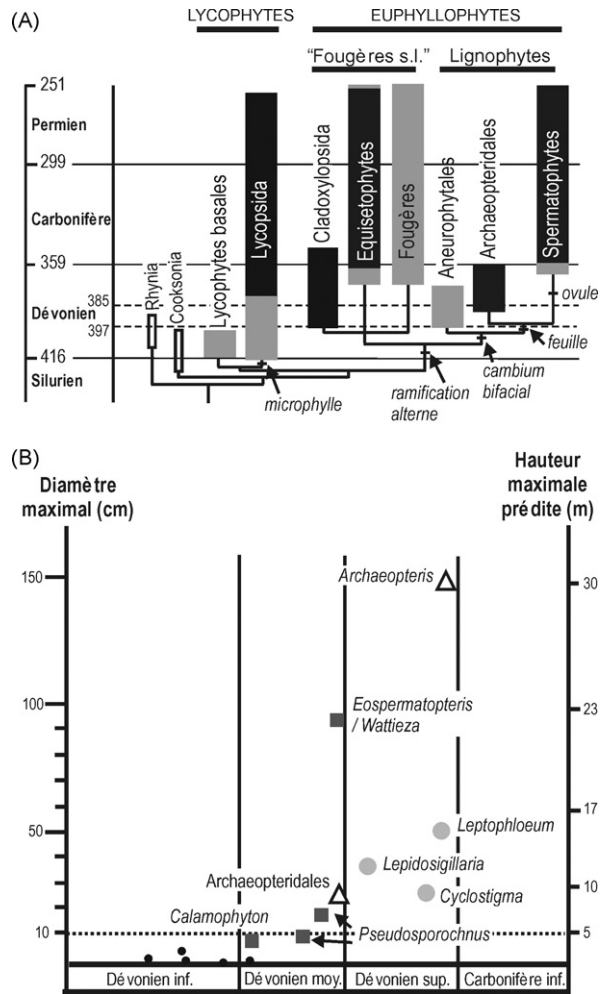


Fig. 1. A : arbre phylogénétique simplifié des plantes vasculaires terrestres au Paléozoïque. En noir, les arbres. En italique, les traits dérivés spécifiques au groupe concerné et à la stratégie de l'arborescence adoptée par ce groupe. Âges en millions d'années, suivant l'International Commission Stratigraphy (ICS) et l'International Union of Geological Sciences (IUGS) (<http://www.stratigraphy.org/cheu.pdf>). B : évolution de la taille maximale des axes au Dévonien et au Carbonifère inférieur. Carrés : Pseudosporochnales (Cladoxylopsida); triangles : Archaeopteridales; cercles gris : Lycopsida; petits cercles noirs : plantes non arborescentes.

Fig. 1. A: Simplified phylogenetic tree of terrestrial vascular plants in the Paleozoic era. In black, trees. In italics the derived characteristics specific to the group concerned and to the arborescent strategy adopted by this group. The ages are in millions of years, following the ICS (International Commission Stratigraphy) and the IUGS (International Union of Geological Sciences) (<http://www.stratigraphy.org/cheu.pdf>); B: Evolution of the maximal length of the axes in the Devonian and in the Early Carboniferous. Squares: Pseudosporochnales (Cladoxylopsida); triangles: Archaeopteridales; grey circles: Lycopsida; small black circles: non-arborescent plants.

2. Reconnaître un arbre fossile

De nombreux débats agitent le monde des botanistes sur la définition de l'arbre : faut-il en réduire la définition aux plantes strictement ligneuses et écarter les fougères et les monocotylédones dites arborescentes ? Faut-il au contraire privilégier la dimension écologique et fonctionnelle de cette forme de vie et rassembler dans cette catégorie l'ensemble des plantes qui font de l'ombre aux autres ? C'est ce concept que privilégie le botaniste montpelliérain Francis Hallé, mondialement reconnu pour ses travaux sur l'architecture des arbres et sa profonde connaissance du monde tropical où domine ce type biologique. Selon Hallé [10], les arbres se caractérisent par une durée de vie longue et la possession d'un tronc haut, large et vertical.

Il est rare de trouver des troncs entiers dans les dépôts fossiles d'une part, et la longévité des plantes fossiles est particulièrement difficile à apprécier d'autre part. En revanche, il n'est pas rare d'observer des axes de gros diamètre et c'est sur ce critère que se fonde généralement la reconnaissance des arbres fossiles. Est-ce suffisant ? En partie oui, parce les deux autres paramètres que sont la verticalité et la hauteur sont liés au diamètre par une fonction de type mécaniste [16]. Selon la formule d'Euler, pour qu'une colonne soit auto-portante – ou, en termes botaniques, pour qu'un tronc soit vertical – sa hauteur critique avant qu'elle ne s'effondre sous son propre poids est fonction de son diamètre à la puissance $2/3$. D'autres modèles mécanistes existent pour caractériser cette fonction, qui font essentiellement varier la puissance. Quel que soit le modèle choisi, il est prédit que plus le diamètre d'une tige est élevé, plus cette tige peut être haute.

3. Évolution de la taille des premières plantes terrestres

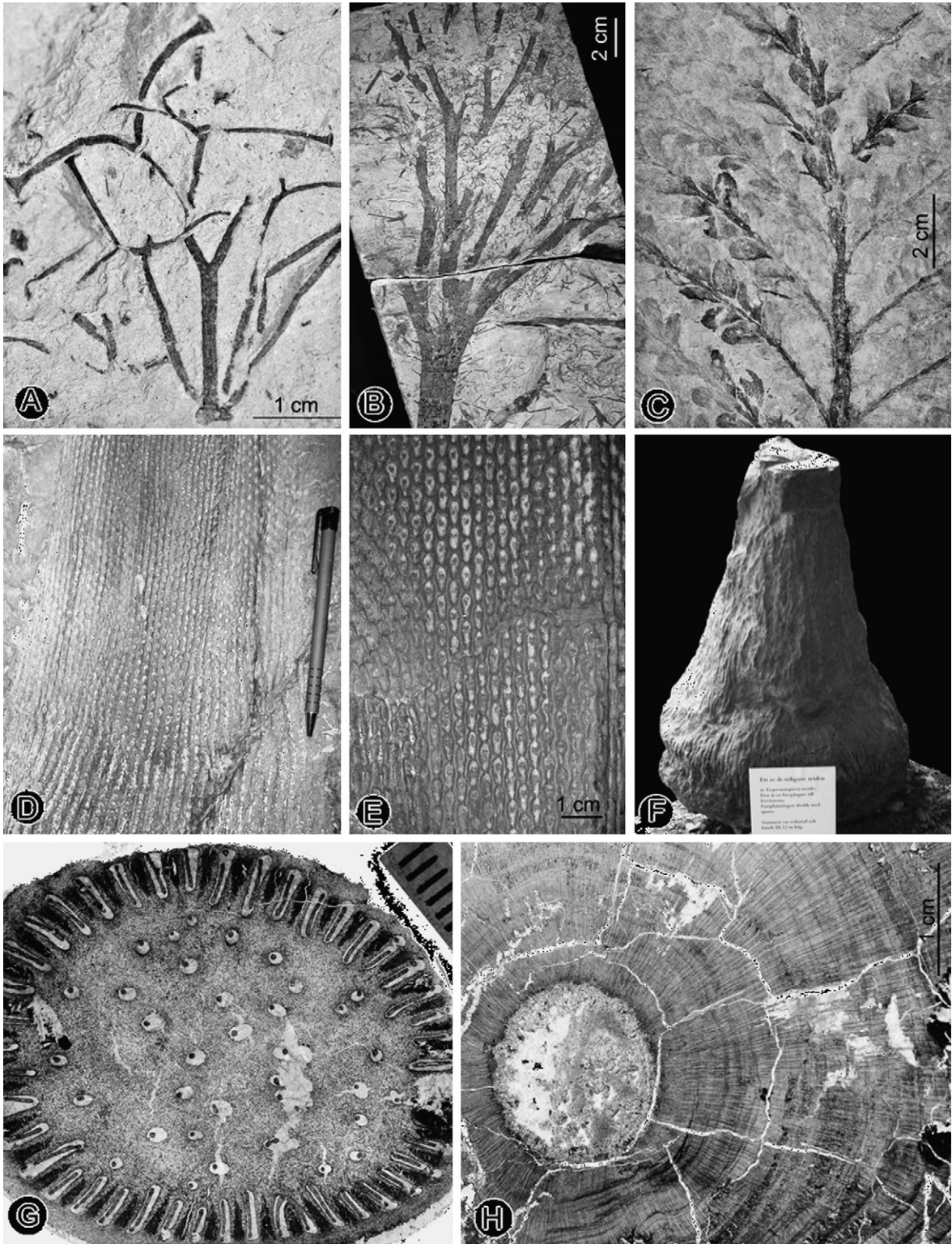
Les plus anciens axes de plantes terrestres ont été mis à jour dans des dépôts d'âge Silurien datés de

430 Ma environ [11]. Jusqu'à la fin de cette période, ces restes n'excèdent pas quelques millimètres de diamètre et présentent une morphologie simple (Fig. 2A). Ils se divisent par dichotomies isotomes, c'est-à-dire apicales et produisant deux branches égales. Les ramifications successives sont disposées à 90° . Ces axes possèdent des stomates morphologiquement identiques à ceux des plantes actuelles et sont photosynthétiques. Chez les premières plantes vasculaires, le système conducteur est étroit, central et constitué de cellules allongées, mais peu différenciées. Le système racinaire se réduit à des rhizoïdes courts, uni ou pluricellulaires. Les premières plantes terrestres vivent en association mutualiste avec des champignons endomycorhiziens qui complètent les apports en eau et sels minéraux et bénéficient en retour des carbohydrates synthétisés par les plantes. Les premiers végétaux terrestres se propagent par l'intermédiaire de spores disséminées par le vent. Ces dernières sont produites dans des sacs multicellulaires, les sporanges, situés en périphérie, à l'extrémité des axes terminaux.

Un ensemble de processus évolutifs vont permettre aux premières plantes terrestres d'accroître leur taille, de se complexifier et, à terme, de former des arbres. Du point de vue quantitatif, s'il demeure relativement modeste au Dévonien inférieur, le diamètre maximal des plantes terrestres ne va cesser d'augmenter au cours du Dévonien pour atteindre un maximum au Dévonien supérieur, vers 360 Ma (Fig. 1B). Du point de vue architectural, l'apparition de la ramification pseudomonopodiale représente un facteur significatif de la transformation des morphologies. Contrairement à la division isodichotome, ce type de ramification apicale produit deux branches de tailles, et généralement, d'orientations différentes (Fig. 2C). Il permet la différenciation d'une tige principale et de systèmes ramifiés latéraux pouvant se spécialiser. Par ailleurs, les contraintes mécaniques (un centre de gravité plus haut) et physiologiques (l'éloignement des sites d'absorption de l'eau, de ceux

Fig. 2. A : *Cooksonia paranensis*, une petite plante du Dévonien inférieur se ramifiant par dichotomies isotomes. À noter, les sporanges en forme de coupes à l'extrémité des axes terminaux ; B : *Calamophyton* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida), branche digitée portant de petits appendices tri-dimensionnels ramifiés ; C : *Archaeopteris* (Archaeopteridales, lignophytes), rameau feuillé ; D : *Lepidosigillaria* (Lycopsida, lycophytes), base de tronc tapissée de coussinets foliaires ; taille du stylo : 14 cm. E : détail de la vue précédente ; F : *Eospermatopteris* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida), base renflée de tronc ; spécimen d'environ 70 cm de haut exposé au Musée d'Histoire naturelle de Stockholm ; G : *Pietzschia* (Cladoxylopsida), coupe transversale de tige. À noter, la grande moelle centrale et l'absence de tissu secondaire dans ce genre ; échelle en mm ; H : *Archaeopteris*, coupe transversale de tige. À noter, l'épaisseur du bois autour de la partie vasculaire primaire au centre.

Fig. 2. A : *Cooksonia paranensis*, a small plant of the Early Devonian, which ramifies by isotomous dichotomies. Note the bowl-like sporangia at the extremities of the terminal axes; B: *Calamophyton* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida), digitate branch with small three-dimensional appendages; C: *Archaeopteris* (Archaeopteridales, lignophytes), leafy branch; D: *Lepidosigillaria* (Lycopsida, lycophytes), the base of the trunk covered by leaf cushions; the pen is 14 cm long; E: Detail of the previous view; F: *Eospermatopteris* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida), swollen base of the trunk; a specimen of about 70 cm high, on display at the Natural History Museum in Stockholm; G: *Pietzschia* (Cladoxylopsida), transverse section of the stem; note the large central pith and the absence of secondary tissue in this genus (scale in mm); H: *Archaeopteris*, transverse section of the stem; note the thickness of the wood around the primary vascular part, in the centre.



du CO₂ et de la photosynthèse) que l'accroissement de taille des axes engendre sont résolues par un ensemble d'innovations anatomiques et morphologiques propres à chaque groupe. En contrepartie, la hauteur apporte des avantages en termes d'accès à la lumière d'une part, de propagation des spores sur de longues distances d'autre part.

4. Des affinités diverses

La courbe de l'évolution du diamètre maximal des axes au cours du Dévonien et du Carbonifère, élaborée par différents auteurs [5,15], montre que cette croissance est logarithmique. Le seuil symbolique des 10 cm de diamètre pour une hauteur potentielle d'un peu moins de 5 m est atteint au début du Dévonien moyen (autour de 395 Ma) (Fig. 1B). Cette valeur maximale du diamètre des tiges augmente rapidement jusqu'à la fin du Dévonien où les troncs les plus larges atteignent alors 1,5 m. Malgré les découvertes réalisées depuis, le profil de cette courbe reste stable et le Dévonien moyen apparaît comme une période déterminante pour l'apparition des premiers arbres.

Trois groupes de plantes inventent l'arbre au Dévonien. Les premières plantes dont les axes dépassent 10 cm de diamètre (*Calamophyton*, *Pseudosporochnus*) appartiennent aux Cladoxylopsida et plus particulièrement à l'ordre des Pseudosporochnales (Fig. 1A, B). Depuis peu, on rattache également à cet ordre les souches de la plus ancienne forêt fossilisée sur place, la forêt givétienne (fin Dévonien moyen) de Gilboa dans l'état de New York (Fig. 2F). Ces souches nommées *Eospermatopteris* et conservées sous forme de moulages gréseux de quelques dizaines de centimètres à plus d'un mètre de large étaient connues depuis la fin du XIX^e siècle, mais leurs affinités demeuraient très discutées. La découverte récente d'un tronc de *Wattieza* connecté à *Eospermatopteris* a permis la résolution de cette énigme [19].

Les plus anciens troncs d'Archaeoptéridales excèdent 20 cm en diamètre et sont également récoltés dans des sédiments d'âge Givétien (Gerrienne, com. personnelle) (Fig. 1A, B). Alors que les Pseudosporochnales s'éteignent, ces lignophytes arborescentes se diversifient au cours du Dévonien supérieur et prennent une importance considérable dans les écosystèmes forestiers. Le genre *Archaeopteris* devient rapidement cosmopolite mais ses restes, bois et rameaux feuillés (Fig. 2C) sont plus abondants dans les paléocontinents du Nord et de l'Ouest. La possession d'un cambium bifacial, un caractère partagé par l'ensemble des lignophytes et qui permet la formation de phloème secondaire, associée à

celle du bois, est un facteur probable du succès de ce taxon (Fig. 1A).

Les lycophytes développent également des formes arborescentes au Dévonien supérieur, comme en témoigne *Lepidosigillaria*, « l'arbre de Naples » (États-Unis). Ce magnifique spécimen conservé en compression dans des sédiments de la base du Dévonien supérieur de l'État de New York représente un tronc de 3,40 m de long et 38 cm de diamètre basal recouvert presque entièrement de coussinets foliaires (Fig. 2D, E). Ces structures caractéristiques correspondent à des proéminences de la surface du tronc, sur lesquelles sont attachées les feuilles linéaires et uninervées des Lycopsida que l'on appelle microphylls (Fig. 1A). Un peu plus tard, des genres tels que *Leptophloeum* et *Sublepidodendron* deviennent cosmopolites. Ces formes, dont les restes fossilisés sont essentiellement représentés par des axes en compression recouverts de coussinets foliaires sont, au contraire d'*Archaeopteris*, plus particulièrement abondantes dans les paléocontinents dévoniens du Sud et de l'Est.

Les Cladoxylopsida et les lignophytes appartiennent aux euphyllophytes, un groupe monophylétique qui se distingue des lycophytes par l'acquisition de la ramification alterne (Fig. 1A). Cette dernière permet plus de possibilités en termes d'exploration spatiale, que la ramification à 90° des groupes végétaux antérieurs. C'est au sein des euphyllophytes que se développent les arbres aux architectures « modernes », autrement dit ceux qui présentent le plus d'analogies morpho-anatomiques avec les arbres actuellement représentés dans nos forêts.

5. Des arbres sans feuilles chez les Cladoxylopsida

Les Cladoxylopsida apparaissent au Dévonien inférieur, où elles sont représentées par des formes de petite taille. Elles sont particulièrement abondantes et diversifiées au Dévonien moyen et s'éteignent définitivement au début du Carbonifère. Morphologiquement, les Cladoxylopsida comprennent plusieurs ordres d'axes aériens mais sont dépourvues de feuilles, c'est-à-dire d'organes à croissance déterminée, à symétrie bilatérale et pourvus d'un limbe photosynthétique (Fig. 2B). Le caractère dérivé partagé par tous les membres du groupe est anatomique. C'est la possession d'un système vasculaire fragmenté, le plus complexe connu chez des plantes de cet âge (Fig. 2G).

Quelle silhouette aérienne et souterraine pour les Cladoxylopsida arborescentes et plus particulièrement pour les Pseudosporochnales ? Par quels moyens, ces plantes acquéraient-elles leur stature ou, en d'autres termes,

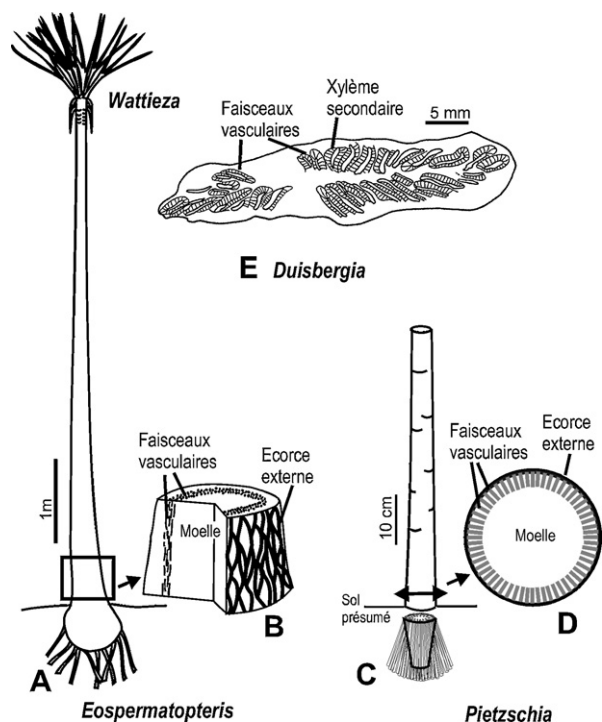


Fig. 3. Traits caractéristiques des Cladoxylopsida de grande taille. A : reconstruction d'un arbre de Gilboa, d'après les données de Driese et al. [7] et Stein et al. [19]; B : reconstitution de la structure de la base d'un tronc de Gilboa, d'après Boyer [4]; C : reconstitution de la tige de *Pietzschia*. La base est entourée d'un manchon de racines. D : schéma d'une coupe transversale dans une tige de *Pietzschia* montrant de nombreux faisceaux vasculaires, disposés autour d'une grande moelle centrale ; E : coupe transversale de *Duisbergia* (base présumée de *Calamophyton*, décortiquée) d'après Gillard [9].

Fig. 3. Characters of the large-sized Cladoxylopsida; A: The reconstruction of a Gilboa tree, from the data of Driese et al. [7] and Stein et al. [19]; B: Reconstitution of the structure of the base of a trunk of the Gilboa, following Boyer [4]; C: Reconstitution of the stem of *Pietzschia*. The base is surrounded by a mantle of roots; D: Schematic drawing of a transverse section of the stem of *Pietzschia* showing the numerous vascular bundles, situated around a large pith core; E: Transverse section of *Duisbergia* (the assumed base of *Calamophyton*, decorticated) following Gillard [9].

comment s'effectuait leur croissance ? La vascularisation segmentée des Cladoxylopsida a-t-elle pu faciliter la réalisation du port arborescent dans le groupe ? Une reconstruction improbable mais fort populaire de *Pseudosporochnus* avait été élaborée par Leclercq et Banks [12] à partir de fragments isolés et était reprise depuis dans tous les traités de paléobotanique [13,20,21]. Une série de résultats récents permet de proposer un modèle à la fois nouveau, crédible et complet qui intègre les données de l'anatomie, de la croissance et de l'architecture et qui permet de mieux apprécier le rôle de ces arbres dans les paléo-écosystèmes anciens (Fig. 3 ; Fig. 4A, B).

La révision de *Pseudosporochnus* par Berry et Fairon-Demaret [3], à partir des spécimens en compression collectés par Leclercq elle-même dans les années 1950, a constitué une étape décisive dans la reconstruction du système aérien des Pseudosporochnales arborescentes. Le nouveau modèle fait état d'un petit arbre de 3 m de haut environ, portant une couronne de branches (Fig. 4A). Celles-ci sont densément insérées sur le tronc et ont une durée de vie limitée, tombant au fur et à mesure de la croissance du tronc. Les branches des Pseudosporochnales sont faciles à identifier. Elles sont typiquement digitées, avec une série de ramifications très proches et tri-dimensionnelles mais rabattues dans un plan (Fig. 2B). Ces organes qui ne sont pas des feuilles en possèdent cependant deux attributs : une durée de vie déterminée et une tendance à la bi-dimensionnalité.

La découverte récente à Gilboa de deux spécimens – un tronc et une couronne complète de branches identifiées comme appartenant au genre *Wattieza* – vient de confirmer le plan d'organisation des Pseudosporochnales arborescentes, élaboré à partir de *Pseudosporochnus* (Fig. 3A). Il montre, en plus, que ces arbres pouvaient largement dépasser la stature prédite, avec un tronc excédant 6 m de haut [19]. L'étroitesse de la couronne chez ces arbres suggère que l'architecture des Pseudosporochnales n'était pas optimale pour réaliser la fonction photosynthétique, mais le seul fait de surpasser les autres végétaux a pu constituer un avantage suffisant. Par ailleurs, cette architecture maximisait un paramètre important de la reproduction, la dispersion lointaine des spores.

Dans les paléosols de Gilboa, les souches renflées d'*Eospermatopteris* (Fig. 2F) se prolongent à la base et sur les côtés par des traces charbonneuses toutes identiques, de largeur constante, se ramifiant relativement peu. Ces traces, dont on ne connaît que la morphologie externe, représentent des racines de forme cylindrique, d'extension limitée et d'origine adventive, rayonnant autour de la base du tronc. Des souches appelées *Duisbergia* et présumées représenter la base de *Calamophyton* présentent la même organisation.

L'étude de *Pietzschia*, un représentant plus jeune de Cladoxylopsida (fin Dévonien supérieur) a permis, en outre, de proposer des pistes pour comprendre par quel moyen pouvait s'édifier le tronc [17,18]. Au cours de sa croissance, la tige érigée de *Pietzschia* acquiert très rapidement son diamètre maximal, grâce à la mise en place d'un gros « corps primaire » et, plus particulièrement, d'une très large moelle centrale autour de laquelle se distribuent les faisceaux vasculaires puis l'écorce (Fig. 2G ; Fig. 3C, D). C'est au cours de cette phase, en majeure partie souterraine, que se forme le manchon conique de

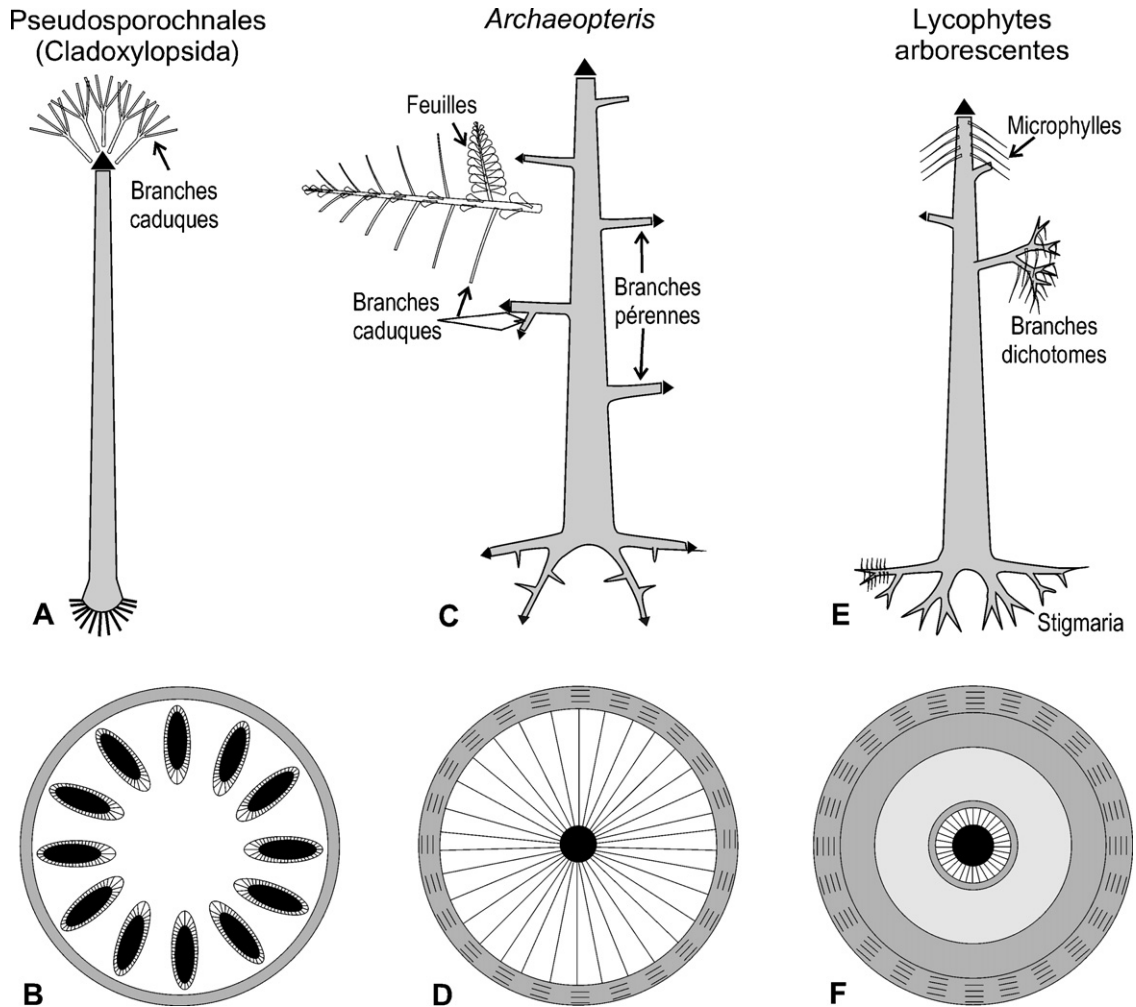


Fig. 4. Caractéristiques comparées des trois principales stratégies arborescentes du Dévonien. A-B : Cladoxylopsida, architecture (A) et section transversale du tronc (B) ; C-D : Archaeoptéridales, architecture (C) et section transversale du tronc (D) ; E-F : Lycophytes, architecture (E) et section transversale du tronc (F). Noir : tissus vasculaires primaires ; gris : écorce ; rayé : tissus secondaires (sur fond blanc = bois ; sur fond gris = écorce secondaire).

Fig. 4. Compared characters of three principal arborescent strategies of the Devonian. A., B. Cladoxylopsida, architecture (A) and transverse section of the trunk (B) ; C., D. Archaeopteridales, architecture (C) and transverse section of the trunk (D) ; E., F. architecture (E) and transverse section of the trunk (F). In black: primary vascular tissue; grey: cortex; striped: secondary tissue (on white background=wood, on grey background=secondary cortex).

racines adventives entourant la tige. La partie aérienne du tronc, sans racine, correspond à une phase plus ou moins longue de stabilité de la taille du corps primaire, suivie d'une phase de décroissance marquée. L'étude mécanique de ce genre indique que, bien que positionnés périphériquement, les faisceaux vasculaires contribuent très faiblement au soutien mécanique – donc à la verticalité – des troncs. *Pietzschia* ne possède pas de tissu secondaire. Dans les genres de Cladoxylopsida où il a été identifié, le xylème secondaire semble contribuer faiblement à la croissance en diamètre des axes, car il se développe principalement aux dépens de la moelle qu'il

comprime (Fig. 3E). Parce que la structure des axes de *Pietzschia* est proche de celle des Pseudosporochnales et qu'il s'agit de plantes apparentées (comparer Fig. 3C, D avec Fig. 3A, B, E), il est raisonnable de penser que les processus de croissance mis en place chez *Pietzschia* sont en partie comparables à ceux exprimés chez les Pseudosporochnales arborescentes.

L'architecture aérienne, l'organisation du système racinaire, la contribution réduite des tissus secondaires forment un ensemble de caractères distinctifs des Pseudosporochnales arborescentes (Fig. 4A, B). À la possession de feuilles près, cette stratégie de

l'arborescence présente une forte analogie avec celle revisitée par les fougères arborescentes du Carbonifère et des périodes plus récentes, ainsi que celle développée chez les palmiers.

6. *Archaeopteris*, l'arbre à bois et à feuilles

Jusqu'en 1960, les restes feuillés et hétérosporés d'*Archaeopteris* étaient interprétés comme des frondes de fougères (Fig. 2C). La compréhension de ce genre a été bouleversée par la découverte de la connexion d'*Archaeopteris* avec des axes possédant un bois bien développé, de type conifère (Fig. 2H). Depuis, de nombreuses études sur l'anatomie, la morphologie et l'architecture du système aérien ont permis d'arriver à une compréhension relativement satisfaisante de la stratégie de l'arborescence chez ce genre [2] (Fig. 4C, D).

Chez *Archaeopteris*, le tronc ainsi qu'une partie des branches sont pérennes. Seuls les rameaux terminaux et les branches d'avant-dernier ordre sont caducs (Fig. 4C). La croissance chez ces plantes est donc fondamentalement tri-dimensionnelle et non plus majoritairement verticale, comme chez les Cladoxylopsida [14]. Deux processus sont à l'origine des branches : la ramification pseudomonopodiale partagée avec les Cladoxylopsida, qui produit des branches uniquement périphériques, et la ramification adventive qui peut investir – et réinvestir – toute partie de l'arbre dont les apex ont déjà produits des organes (feuilles, branches). Du point de vue anatomique, si la présence de tissus vasculaires secondaires a pu jouer un rôle fondamental dans le succès d'*Archaeopteris* en optimisant le transport des sèves, et cela tout au long de la vie de l'arbre, la possession de bois est également fondamentale dans le soutien mécanique de ces plantes. Chez *Archaeopteris*, et pour la première fois dans l'histoire des arbres, un même tissu est utilisé pour réaliser à la fois les fonctions de conduction et de soutien (Fig. 4D).

Le domaine qui demeure obscur chez *Archaeopteris* concerne l'architecture du système racinaire et, plus précisément, l'extension spatiale et les potentialités de développement des parties souterraines de cet arbre. Les rares analyses effectuées jusqu'à présent consistent en la description succincte de la morphologie externe d'une souche en « trépied », et celle de l'anatomie de racines dont le diamètre n'excède pas 15 mm. Par ailleurs, des moulages/empreintes de racines larges et relativement profondes (1,5 m de profondeur et 10–15 cm de large) observées dans des paléosols ont été attribués à *Archaeopteris*. L'analyse de ces parties représente un objectif de première importance pour les études futures

du genre, qui permettront de mieux en comprendre la croissance, le fonctionnement, mais également l'impact sur les paléosols.

7. Les « outsiders » du Paléozoïque : les lycophytes arborescentes

Quel que soit le genre considéré (par ex. *Lepidosigilaria*, *Leptophloeum*, *Sublepidodendron*, *Cyclostigma*), l'arbre en début de croissance consiste en une tige unique recouverte de feuilles uninervées et linéaires [13,22]. Après une phase uniquement verticale, ce tronc se ramifie relativement haut pour former une couronne dont les branches se divisent dichotomiquement et portent des cônes reproducteurs (Fig. 4E). Ces arbres sont étonnamment symétriques du point de vue architectural. La base du tronc se divise dichotomiquement, à la manière d'une couronne mais en position inversée. Elle forme une structure souterraine appelée *Stigmaria* dont les branches résultantes portent des racines en spirale, à la manière des microphylls sur les axes aériens (Fig. 4E). Anatomiquement, ces plantes sont caractérisées par un cylindre vasculaire étroit au centre, entouré d'une très large écorce (Fig. 4F). Xylème secondaire et surtout écorce secondaire sont produits dans les parties les plus âgées et les plus larges.

Que ce soit du point de vue morphologique ou anatomique, la stratégie adoptée par les lycophytes pour former des organismes de grande taille a peu varié au cours du Paléozoïque. Elle a eu son heure de gloire au Carbonifère, la période qui succède au Dévonien. Cette période voit le développement considérable des marécages houillers en zone tropicale, lieux où les lycophytes arborescentes ont été particulièrement abondantes et diversifiées. La raréfaction des milieux humides à la fin du Paléozoïque et durant le Mésozoïque a provoqué leur déclin rapide jusqu'à leur totale disparition. Cette stratégie n'est plus représentée aujourd'hui.

8. Interrogations et perspectives

En même temps qu'évoluent l'architecture et la taille des plantes terrestres, les systèmes de reproduction se diversifient. Le Dévonien moyen voit un développement significatif de l'hétérosporie (sexualisation des spores) et l'apparition des premières structures de type ovulé dans le Givétien [8]. L'apparition des premières forêts a-t-elle contribué à cette évolution ? Chaloner et Sheerin [6] pensent que la mise en place de ce type de communautés aurait favorisé, au moins pour les organismes dominants, le développement de stratégies écologiques caractérisées par une diminution du nombre

de disséminules produites et une augmentation de leur taille et de leurs réserves nutritives. Cette relation n'est pas évidente pour les tout premiers arbres que sont les Pseudosporochnales dont la reproduction est clairement homosporée. En revanche, elle semble confirmée pour *Archaeopteris* et les lycophytes arborescentes qui étaient hétérospores. On peut penser que, contrairement aux peuplements de Cladoxylopsida, *Archaeopteris* et les lycophytes arborescentes formaient des forêts fermées et peuplant de larges étendues laissant peu de chances à de petites isospores de trouver des conditions lumineuses suffisantes pour la germination des sporophytes.

En terme environnemental, l'émergence des forêts est un événement capital parce que créateur de niches, et, par suite, de diversité floristique et faunistique. Mais l'impact de cet événement sur la biosphère pourrait être plus significatif encore. Selon Algeo et Scheckler [1], il aurait pour conséquence la constitution des premiers sols profonds, un changement des processus d'érosion et de transport de sédiments et, par suite, une modification du taux de CO₂ atmosphérique. Celui-ci chute effectivement d'un facteur 10 à la fin du Dévonien. Un objectif prioritaire des études actuellement menées sur la terrestrialisation des plantes – c'est-à-dire leur conquête des terres émergées – est la compréhension du couplage entre ces événements. Cet objectif ne sera atteint qu'à partir d'une meilleure compréhension des acteurs et des mécanismes qui les font interagir. C'est là un défi majeur pour les paléobotanistes du XXI^e siècle. Les informations auxquelles nous contribuons et qui sont brièvement résumées dans cet article constituent une première étape vers cette compréhension.

Remerciements

Nous remercions Philippe Taquet pour son invitation à participer à ce volume thématique consacré aux aspects paléontologiques de l'Évolution, Philippe Gerrienne pour ses précieux conseils lors de l'élaboration du texte, et Chris Berry pour avoir mis à notre disposition les travaux de son étudiant, J. M. Gillard. Nous remercions également Linda VanAller Hernick, Frank Mannolini et Bill Stein de nous avoir ouvert les collections de plantes de Gilboa déposées au Musée d'Albany (New York). Ph. Gerrienne est l'auteur de trois photos : Fig. 2 A, B, C et Jean Galtier de la photo illustrée Fig. 2F. Ces travaux sont réalisés dans le cadre des projets Éclipse « Terrestrialisation » et ANR « Accro-Earth ».

AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes) est une Unité mixte de recherche qui associe le CIRAD (UMR51), le CNRS

(UMR5120), l'INRA (UMR931), l'IRD (R123), et l'université de Montpellier-2 (UM27); <http://amap.cirad.fr/>.

Références

- [1] T.J. Algeo, S.E. Scheckler, Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events., *Phil. Trans. Roy. Soc., London B* 353 (1998) 113–130.
- [2] C.B. Beck, D.C. Wight, Progymnosperms, in: C.B. Beck (Ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*, Columbia University Press, New York, 1988, pp. 1–84.
- [3] C.M. Berry, M. Fairon-Demaret, The architecture of *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks: a Middle Devonian cladoxylopid from Belgium, *Int. J. Pl. Sci.* 163 (2002) 699–713.
- [4] J.S. Boyer, Reexamination of *Eospermatopteris eriana* (Dawson) Goldring from the upper Middle Devonian (= Givetian) flora at Gilboa, Thesis, Southern Illinois University at Carbondale, New York, 1993, 60 p.
- [5] W.G. Chaloner, A. Sheerin, Devonian macrofloras. *Palaeontology*, Spec Pap 23 (1979) 145–161.
- [6] W.G. Chaloner, A. Sheerin, The evolution of reproductive strategies in early land plants, in: G.G.E. Scudder, J.L. Reveal (Eds.), *Evolution Today, Proc 2nd Int Congr Systematic and Evolutionary Biology*, 1981, pp. 93–100.
- [7] S.G. Driese, C.I. Mora, J.M. Elick, Morphology and taphonomy of root and stump casts of the earliest trees (Middle to Late Devonian), *Pennsylvania and New York, U.S.A., Palaios* 12 (1997) 524–537.
- [8] P. Gerrienne, B. Meyer-Berthaud, M. Fairon-Demaret, M. Streeel, P. Steemans, *Runcaria* a Middle Devonian seed plant precursor, *Science* 306 (1999) 856–858.
- [9] J. M. Gillard, Secondary xylem growth in the Middle Devonian cladoxylopid, *Duisbergia*, ME Sci Dissertation, School of Earth Ocean and Planetary Science, Cardiff University, 2004, 92 p.
- [10] F. Hallé, Plaidoyer pour l'arbre, Actes Sud, Arles, 2005, 213 p.
- [11] P. Kenrick, P. Crane, The origin and early evolution of plants on land, *Nature* 389 (1997) 33–39.
- [12] S. Leclercq, H.P. Banks, *Pseudosporochnus nodosus* sp. nov., a Middle Devonian plant with cladoxylalean affinities, *Palaeontographica B* 110 (1962) 1–34.
- [13] Y. Lemoigne, La flore au cours des temps géologiques, Éditions de l'université Claude Bernard-Lyon, Lyon, 1988, *Geobios spec. mém.* 10, t.1, 356 p.
- [14] B. Meyer-Berthaud, A.-L. Decombeix, A tree without leaves, *Nature* 446 (2007) 861–862.
- [15] V. Mosbrugger, The tree habit in land plants. *Lecture Notes in Earth Sciences*, 28, Springer-Verlag, Berlin, 1990, 161 p.
- [16] K.J. Niklas, *Plant allometry: the scaling of form and process*, The University of Chicago Press, Chicago, 1994, 395 p.
- [17] A. Soria, B. Meyer-Berthaud, Tree fern growth strategy in the Late Devonian cladoxylopid species *Pietzchia levis* from the study of its stem and root system, *Am. J. Bot.* 91 (2004) 10–23.
- [18] A. Soria, B. Meyer-Berthaud, Reconstructing the Late Devonian cladoxylopid *Pietzchia schulleri* from new specimens from southeastern Morocco, *Int. J. Pl. Sci.* 166 (2005) 857–874.
- [19] W.E. Stein, F. Mannolini, L. VanAller Hernick, E. Landing, C.M. Berry, Giant cladoxylopid trees resolve the enigma of

- the Earth's earliest forest stumps at Gilboa, *Nature* 446 (2007) 904–907.
- [20] W.N. Stewart, G.W. Rothwell, *Paleobotany and the evolution of plants*, Cambridge University Press, Cambridge, 1993, 521p.
- [21] T.N. Taylor, E.L. Taylor, *The biology and evolution of fossil plants*, Englewood Cliffs, Prentice Hall, 1993, 982 p.
- [22] Q. Wang, S.-G. Hao, D.-M. Wang, Y. Wang, T. Denk, A Late Devonian arborescent lycopsid *Sublepidodendron songziense* Chen emend. (Sublepidodendraceae Kräusel et Weyland 1949) from China, with a revision of the genus *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 127 (2003) 269–305.