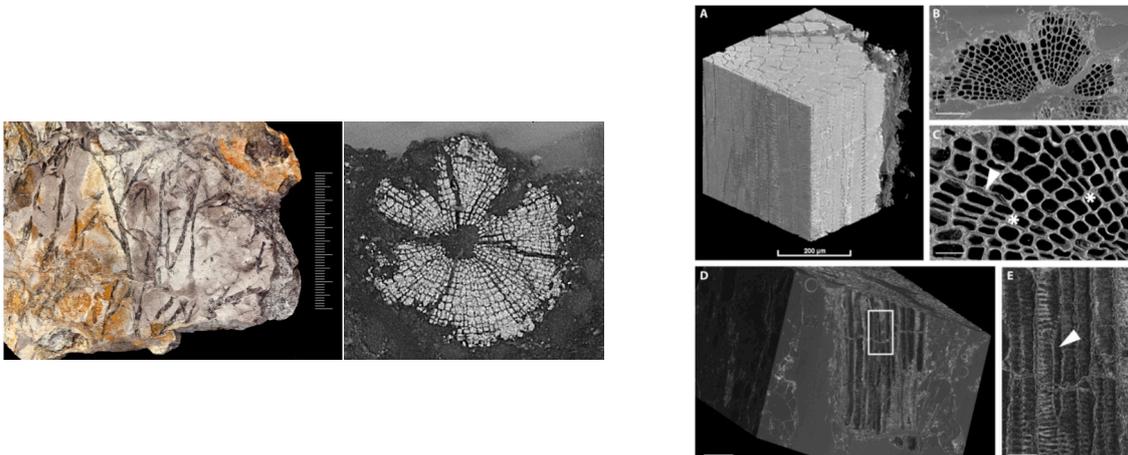


Un bref aperçu de l'histoire évolutive des plantes

Christine STRULLU-DERRIEN

De l'apparition des plantes à la surface de la terre au développement des formes arborescentes

Vers 500 millions d'années, au début du Paléozoïque, la nature des écosystèmes terrestres change radicalement avec l'apparition des embryophytes (ou plantes terrestres). Les premières traces d'embryophytes sont rares parmi les fossiles et correspondent à des plantes ressemblant à des bryophytes mais montrant une combinaison de caractères inconnus chez les plantes actuelles (Edwards *et al.*, 2014). Chez les plantes vasculaires, les racines et les tiges se mettent en place progressivement à partir de systèmes d'axes photosynthétiques dépourvus de feuilles. Les tissus lignifiés apparaissent à la fin du Silurien (425 Ma). Le bois se développe chez des plantes de petite taille au début du Dévonien (407 Ma) (Strullu-Derrien, 2010; Strullu-Derrien *et al.*, 2014). Parallèlement à l'évolution des plantes, on assiste au début du Dévonien à une adaptation au milieu terrestre d'autres organismes, dont les champignons. Ceux-ci développent des relations biotrophes (symbiose, parasitisme) avec les plantes ne disposant pas encore de racines (Strullu-Derrien *et al.*, 2018) ou sont des saprotrophes (Taylor *et al.*, 1994). Les formes arborescentes apparaissent entre le milieu et la fin du Dévonien (Stein *et al.*, 2012; Meyer-Berthaud *et al.*, 1999).

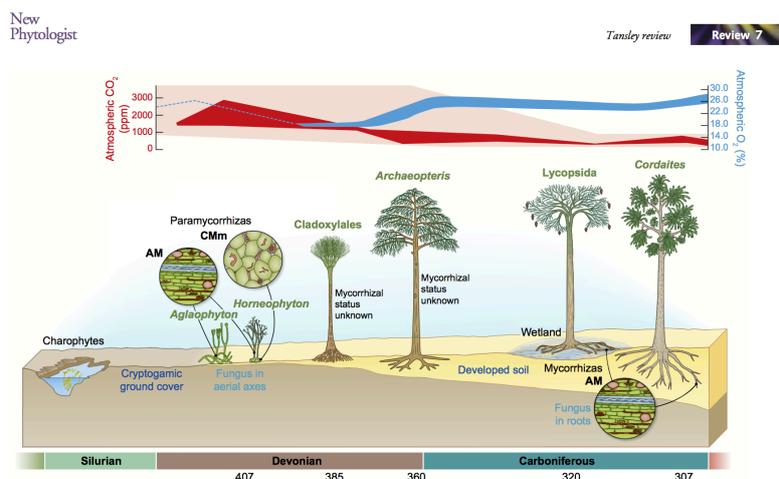


Le plus ancien bois connu. L'image de droite montre la structure anatomique étudiée par microtomographie à rayons X synchrotron (Strullu-Derrien, 2010)

La forêt carbonifère : la plus ancienne forêt tropicale humide

La forêt carbonifère (300 Ma) représente la plus ancienne forêt tropicale humide connue (Cleal & Thomas, 2019). Le développement de vastes nappes de glace dans les régions sud polaires a permis une baisse significative du niveau des mers. De nouvelles étendues de terres ont ainsi été émergées près des côtes et à des latitudes tropicales ; elles ont été de

parfaits habitats pour de nouvelles forêts. Le charbon résulte de la compression des restes de cette forêt qui se développait dans des environnements de type mangroves. La plupart des plantes qui vivaient à cette époque sont maintenant éteintes ou sont représentées par de petites plantes herbacées. Les plantes dominantes étaient des Lycopsides géants. Un autre groupe majeur est celui des Sphénophytes ayant des représentants géants et dont le seul représentant actuel est *Equisetum*. Deux types de plantes avaient un feuillage ressemblant à celui des fougères actuelles. Le premier type regroupe de vraies fougères, les Filicophytes qui comptent parmi elles des ancêtres de fougères actuelles. Certaines formes arborescentes présentaient des similarités avec l'actuelle *Marattia*. Le deuxième type de plantes, les Ptéridospermes, aujourd'hui complètement disparues, se reproduisait par graines. De ce fait, et sans doute par d'autres caractères, ces plantes étaient très différentes des vraies fougères. Les Ptéridospermes occupaient des habitats variés. Les formes les plus communes ressemblaient aux fougères arborescentes actuelles mais certaines pouvaient être beaucoup plus grandes. Aucun de ces groupes de Ptéridospermes n'a survécu très longtemps après le Carbonifère, mais certains groupes parents ont perduré jusqu'au début du Crétacé, il y a environ 120 millions d'années. Il est possible que l'un des groupes de Ptéridospermes carbonifères soit l'ancêtre des Cycadales actuels. Les Cordaïtes, apparentées aux Coniférophytes sont un autre groupe de plantes qui poussaient dans cette forêt ; elles se développaient dans les endroits plus secs. La forêt carbonifère (vers 300 Ma) voit s'établir les relations symbiotiques (mycorhizes) entre les racines des arbres (Lycophytes et Cordaïtes) et les champignons. La diversification des mycorhizes est liée à la diversification des plantes, l'épaisseur du sol et probablement à la composition en O₂ et CO₂ de l'atmosphère (Strullu-Derrien *et al.*, 2018).



Diversification des mycorhizes : des plantes sans racines aux arbres (Strullu-Derrien *et al.*, 2018)

Un changement dans la végétation : de nouveaux groupes apparaissent

Le Permien (299 à 252 Ma) marque la fin du Paléozoïque. Les Lycophytes et les Sphénophytes arborescentes sont remplacées par des représentants de taille plus petite. Les Cordaites disparaissent. Ceci s'accompagne d'une importante diversification des Coniférophytes. Les fougères (Marattiacées puis Osmundacées) et les Ptéridospermes se développent. C'est la répartition des fossiles de *Glossopteris* (Ptéridosperme), décrite par Brongniart en 1828, qui a conduit le géologue Eduard Suess à envisager qu'il y avait eu par le passé une connexion entre Inde, Australie, Afrique, Amérique du Sud et Antarctique : un argument lui permettant d'étayer sa théorie de la dérive des continents. Des mycorhizes ont été décrites chez *Glossopteris* à partir de racines préservées dans une tourbe fossilisée trouvée dans un gisement en Antarctique (260–252 Ma). Les Gynkgoales et les Cycadales apparaissent durant cette période. La fin du Permien est marquée par un important réchauffement du climat et une aridité des écosystèmes terrestres à l'échelle globale. La plus sévère extinction de masse chez les animaux a eu lieu à la fin du Permien. Mais en ce qui concerne les plantes, la preuve d'une extinction de masse n'est pas solidement établie (Nowak *et al.*, 2019).



Glossopteris : reconstruction de l'arbre (Prehistoric, Edition DK, 2009) et feuille fossile
(photo S. Mcloughlin, Muséum de Stockholm)

Les Coniférophytes dominent le paysage

Au début du Mésozoïque (252 Ma), au Trias, les Coniférophytes se diversifient et dominent les paysages. Les Podocarpacees apparaissent au Trias inférieur, les Araucariacées au Trias supérieur; elles deviendront beaucoup plus répandues au Jurassique. Les Filicophytes et les Lycophytes sont représentées. Les Cycadales sont diverses et très répandues géographiquement. D'autres Ptéridospermes, les Bennettiales et les Caytoniales, se développent. Des interactions avec des champignons ont été observées chez des plantes du

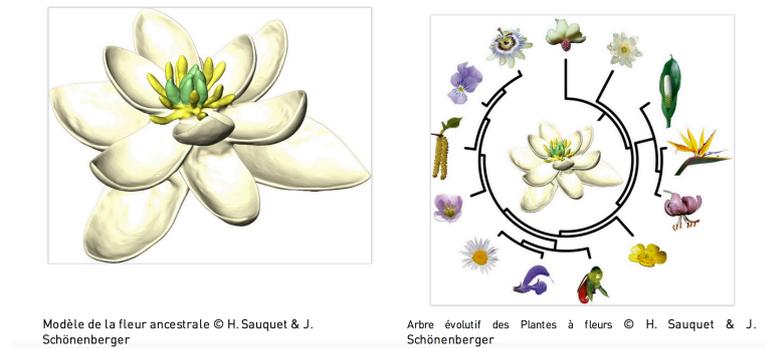
Trias Moyen : deux champignons potentiellement symbiotiques colonisent les racines d'*Antarcticycas* (Cycadophytes) et un champignon forme des mycorhizes chez un coniférophyte comparable au *Larix* actuel, mais appartenant à une lignée aujourd'hui disparue, les Voltziales (Harper *et al.*, 2015). Ce conifère possède également des nodules abritant un champignon mycorhizien (Schwendemann *et al.*, 2011). Il est intéressant de noter que trois familles actuelles - Araucariacées, Podocarpacees et Phyllocladacées - possèdent des nodules similaires sur leurs racines. Le rôle exact ou la fonction de ces nodules spécialisés demeure incertain, ils pourraient peut-être augmenter la surface de contact entre les deux partenaires, rendant les échanges plus efficaces.

Au Jurassique (201 à 145 Ma), des Filicophytes, des Gingkoales, des Bennettiales ainsi que des Cycadales prospèrent dans le paysage. Les Coniférophytes sont représentées par les Cheirolépidiacées (aujourd'hui disparues) et les familles ayant des représentants dans la flore actuelle comme les Pinacées. Des nodules abritant des champignons mycorhiziens ont récemment été décrits chez une plante fossile ayant des affinités avec les Araucariales (Nunes *et al.*, 2020).

L'apparition des plantes à fleurs

Le Crétacé (145 à 66 Ma) est la période où apparaissent les plantes à fleurs (Angiospermes). La flore du début du Crétacé inférieur ressemble à celle du Jurassique, comprenant des Coniférales, Cycadales, Gynkgoales, Ptéridospermes et Filicophytes. Vers le milieu du Crétacé, les Coniférales s'installent dans les hautes latitudes de l'hémisphère Nord. Les Cheirolepidiacées demeurent abondantes pendant tout le Crétacé et notamment dans les environnements côtiers. Les premières Angiospermes (135 Ma) sont connues grâce à des pollens dont on ne connaît pas les plantes mères. Quelque 10 millions d'années plus tard on trouve dans le registre fossile de riches assemblages de structures reproductrices et de feuilles (Friis *et al.*, 2011). Deux théories sont proposées pour expliquer l'origine des plantes à fleurs, qualifiée « d'abominable mystère » par Darwin. Une origine aquatique a été proposée suite à la découverte de plantes fossiles, datant de 130-125 Ma, en Espagne (Gomez *et al.*, 2015) et en Chine (Sun *et al.*, 1998). La biologie moléculaire contredit cette hypothèse. *Amborella trichopoda* est une espèce de plante endémique des forêts pluvieuses de Nouvelle-Calédonie. Cette espèce est le taxon le plus basal de l'arbre phylogénétique des Angiospermes. Elle a acquis une partie des caractéristiques génétiques des plantes à fleurs tout en conservant des caractéristiques propres aux plantes sans fleurs (Soltis *et al.*, 2008). Même si le mystère s'éclaircit, il n'est pas encore élucidé aujourd'hui. La biologie moléculaire a aussi proposé un modèle pour la fleur ancestrale, qui serait apparue vers 140 Ma (Sauquet *et al.*, 2017). Selon l'étude, la fleur ancestrale était hermaphrodite, c'est-à-dire possédant à la fois des parties femelles (carpelles) et mâles (étamines), et plusieurs verticilles (cycles

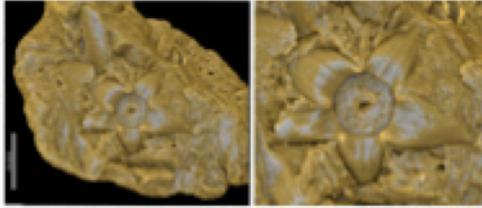
concentriques) d'organes ressemblant à des pétales, organisés par groupes de trois.



Modèle de la fleur ancestrale (Sauquet *et al.*, 2017)

La domination des plantes à fleurs

Le Cénozoïque (66 Ma à aujourd'hui) voit s'étendre la diversité des Angiospermes et leur dominance à l'échelle de la planète. Une période particulièrement riche en fossiles est l'Eocène (56 à 34 Ma), période durant laquelle le climat prend une allure subtropicale/tropicale à la latitude de notre pays. Des Euphorbiacées, Fagacées et Méliacées ont par exemple, été trouvés dans les gisements de l'Anjou. Le chert de Princeton (48.7 Ma), un gisement du Canada, comporte une des flores minéralisées les plus complètement étudiées. Des restes de plus de 30 taxons végétaux ont été décrits en détail (Pigg & DeVore, 2016). Des mycorhizes ont été décrites chez *Metasequoia milleri*, une Cupressacée trouvée dans ce gisement. Les mycorhizes sont de différents types, celles rapportées dans le texte appartiennent aux endomycorhizes, qui représentent la majorité des associations actuelles. Un autre type moins représenté chez les végétaux actuels, mais d'une grande importance écologique car il concerne principalement les arbres, est celui des ectomycorhizes. Les plus anciennes ectomycorhizes fossiles connues datent de l'Eocène ; elles ont été décrites chez *Pinus* du gisement de Princeton et chez une Dipterocarpacee dont les racines sont préservées dans l'ambre d'un gisement d'Inde occidentale (52 Ma) (Beimforde *et al.*, 2011). Ces deux ectomycorhizes fossiles proviennent de régions où le climat était tropical ou tempéré chaud alors que les ectomycorhizes sont dominantes aujourd'hui dans les régions de climat tempéré à boréal. Il convient aussi de noter que tous les indices à la fois fossile – il existe des Pinacées fossiles plus anciennes qu'éocènes et d'autres groupes comme les Bennettiales pourraient former des ectomycorhizes – et moléculaire pointent vers une origine beaucoup plus ancienne de ce second type d'associations.

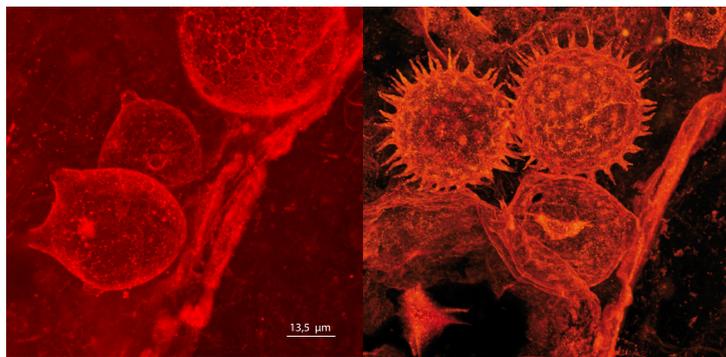


Fossiles éocènes de Saint Saturnin (Anjou).
Echantillons du Muséum d'Angers

La période Quaternaire (2,58 à aujourd'hui) n'a pas été développée dans cette conférence ; elle demanderait à faire l'objet d'une conférence à elle seule.

De nouveaux outils pour l'étude des fossiles

Des outils de haute technologie permettent aujourd'hui d'acquérir de nouvelles données et de décrire de nouvelles espèces de fossiles. C'est le cas aussi bien pour les plantes que pour les microorganismes. On peut citer parmi ces techniques la microscopie confocale à balayage laser ou la micro-tomographie à rayons X synchrotron. Ces outils permettent d'obtenir des reconstructions des objets dans les trois dimensions avec une résolution inférieure à 1µm. Elles offrent la possibilité d'acquérir une meilleure connaissance des caractères morphologiques et des interactions biologiques.



Un nouveau champignon parasite du Dévonien et œufs d'arthropode en microscopie confocale à balayage laser
(Strullu-Derrien *et al.*, 2016)

Cette conférence offre un bref aperçu de l'histoire évolutive des plantes ; elle met en avant certains points importants, comme le rôle des facteurs climatiques et le développement des associations mycorhiziennes, cruciales pour les plantes, qui jalonnent cette histoire depuis plus de 400 millions d'années.

References

- Beimforde C., Schafer N., Dorfelt H., Nascimbene P.C., Singh H., Heinrichs J., Reitner J., Rana R.S., & Schmidt A.R., 2011 - Ectomycorrhizas from a Lower Eocene angiosperm forest. *New Phytol* **192** : 988-996.
- Cleal C.J., & Thomas B.A., 2019 - Introduction to plant fossils. Cambridge University Press. 262p.
- Edwards D., Morris J.L., Richardson J.B. & Kenrick P., 2014 - Cryptospores and cryptophytes reveal hidden diversity in early land floras. *New Phytol* **202** : 50-78.
- Friis E.M., Crane P.R., & Pedersen K.R., 2011- Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 585p.
- Gomez B., Daviero-Gomez V., Coiffard C., Martin-Closas C., & Dilcher D.L., 2015 - Montsechia, an ancient aquatic angiosperm. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **112** : 10985-10988.
- Harper C.J., Taylor T.N., Krings M., & Taylor E.L. 2015 -Arbuscular mycorrhizal fungi in a voltzialean conifer from the Triassic of Antarctic. *Rev. Pal. Pal.* **215**: 76-84.
- Meyer-Berthaud, B., Scheckler S.E., & Wendt J., 1999 - "Archaeopteris is the earliest known modern tree." *Nature* **938** : 700-701.
- Nowak H., Schneebeil-Hermann E., & Kustatscher E., 2019 - No mass extinction for land plants at the Permian–Triassic transition *Nat. Commun* **10** : 384.
- Nunes C.I., Garcia Massini J.L., Escapa I.H., Guido D.M., & Campbell K., 2020 - Conifer root nodules colonized by arbuscular mycorrhizal fungi in jurassic geothermal settings from Patagonia, Argentina *Int. J. Plant Sci.* 181 (sous presse).
- Pigg K.B., DeVore M.L., 2016 - A review of the plants of the Princeton chert (Eocene, British Columbia, Canada). *Botany* **94** : 661-681.
- Sauquet, H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J.A., Endress P.K., Bailes E.J., Barroso de Morais E., *et al.*, 2017 - The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Commun* **8** : 16047.
- Schwendemann A.B., Decombeix A.-L., Taylor T.N., Taylor E.L., & Krings M., 2011 - Morphological and functional stasis in mycorrhizal root nodules as exhibited by a Triassic conifer. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **108** : 13630-13634.
- Soltis, D.E., Albert, V.A., Leebens-Mack, J. *et al.*, 2008 - The Amborella genome: an evolutionary reference for plant biology. *Genome Biol.* **9** :402.
- Stein W.E., Berry C.M., VanAller Hernick L., & Mannolini F., 2012 - Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature* **483** : 78-81.
- Strullu-Derrien C., 2010 - Recherches sur la colonisation du milieu terrestre par les plantes au cours du Dévonien inférieur et sur les interactions plantes/microorganismes durant les périodes Dévonien-Carbonifère.Thèse de Doctorat, Université d'Angers, France. 121p.
- Strullu-Derrien C., Selosse M.-A., Kenrick P., & Martin F.M., 2018 - The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytol* **220** : 1012-1030.
- Strullu-Derrien C., Goral T., Longcore J.E., Olesen J., Kenrick P., & Edgecombe G., 2016 - A new chytridiomycete fungus intermixed with crustacean resting eggs in a 407-million-year-old continental freshwater environment. *PLoS ONE* **11**: e0167301.
- Strullu-Derrien C., Kenrick P., Tafforeau P., Cochard H., Bonnemain J.-L., Le Hérisse A., Lardeux H., & Badel E., 2014 - The earliest wood and its hydraulic properties documented in c. 407-million-year-old fossils using synchrotron microtomography. *Bot. J Linn Soc* **175** : 423-437.
- Sun, G., Dilcher D.L., Zheng S., & Zhou Z., 1998 - In search of the first flower: A Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science* **282** : 1692-1695.
- Taylor T.N., Remy W., & Hass H., 1994 - *Allomyces* in the Devonian. *Nature* **367** : 601.