

Premiers arbres. Le modèle *Archaeopteris*

par Brigitte Meyer-Berthaud

Laboratoire de Paléobotanique, Institut des Sciences de l'Évolution (UMR 5554),
Université Montpellier 2, place Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5

Reçu le 15 décembre 1999

RÉSUMÉ

Les premiers organismes végétaux autoportants et dépassant 2 m de haut sont apparus il y a un peu plus de 370 millions d'années, à la fin du Dévonien moyen. Trois groupes inventent l'arborescence de façon convergente à cette époque : les *Lycopsida*, les *Cladoxylopsida* et les progymnospermes. Tous partagent une reproduction à partir de spores et un mode de ramification terminale, impliquant la division égale ou inégale des apex. *Archaeopteris*, chez les progymnospermes, regroupe les arbres les plus hauts (40 m de hauteur maximale estimée) et les plus répandus à la surface du globe à la fin du Dévonien. Il se démarque par un certain nombre d'innovations telles que l'hété-

rosporie, la possession de feuilles et celle de bois assurant la double fonction de support et de conduction. Des analyses récentes indiquent qu'*Archaeopteris* avait, de plus, inventé un syndrome de ramification latérale comparable à la ramification axillaire des plantes à graines dont il est le plus proche parent connu actuellement. Certaines particularités anatomiques du système vasculaire suggère qu'il pouvait se bouturer ou se marcotter. Cet ensemble de caractères « modernes » pourraient expliquer le succès d'*Archaeopteris* jusqu'à la limite Dévonien/Carbonifère, son extinction coïncidant avec la radiation des premières plantes à graines.

SUMMARY Earliest trees – the *Archaeopteris* model

The earliest self-supporting organisms exceeding 2 m in height evolved about 370 million years ago, approximately 100 million years after the rise of the first land plants. Evidence for the tree habit is usually indirect and assessed from the diameter of the available stem fragments. Four systematic groups of Devonian plants evolved the tree habit independently: the *Lycopsida*, *Cladoxylopsida*, and progymnosperms in the Middle Devonian, the *Equisetopsida* in the Late Devonian. All share a free-sporing life cycle which limits their habitats to wet areas. Their branching pattern involves the strict division of their apices, whether equally or unequally. The progymnosperm genus *Archaeopteris* was widespread worldwide and evolved the highest trees of the Devonian (maximum height estimated at 40 m). Besides its ecological significance as the dominant component of the earliest forests, *Archaeopteris* currently represents the closest known relative to the seed plants with which it shares two derived characters, the heterosporous life cycle, and the possession of leaves. Another distinctive feature of *Archaeopteris* trees is represented by the

double function of their wood for both support and conduction. New analyses involving vascular trace analysis in anatomically preserved specimens have demonstrated that *Archaeopteris* is not the simple tree reconstructed by Beck (1962). In this fate model, *Archaeopteris* consisted of an erect trunk bearing short-lived, flattened, leaf-like branch systems forming a terminal crown. New evidence indicates that laterally to these appendages of apical origin, a new type of branches, of adventitious origin, evolved which development compares to that of the axillary branches of the seed plants. These branches which were large and long-lived represent major architectural components of the tree. Evidence for vascular structures comparable to those produced on stem cuttings in modern plants suggest that *Archaeopteris* may have evolved vegetative strategies for propagation. The set of « modern » characters of *Archaeopteris* may explain its success until the Devonian /Carboniferous boundary when its extinction is correlated to the radiation of the earliest seed plants.

INTRODUCTION

Les premières plantes terrestres apparaissent à l'Ordovicien moyen, il y a environ 470 millions d'années (Kenrick & Crane, 1997) ; 100 millions d'années environ séparent ces organismes non vasculaires affiliés aux Hépatiques (Bryophytes) des premiers arbres (Dévonien moyen) (Fig. 1). L'avantage sélectif prêté au port arborescent serait double, à savoir un meilleur accès à la

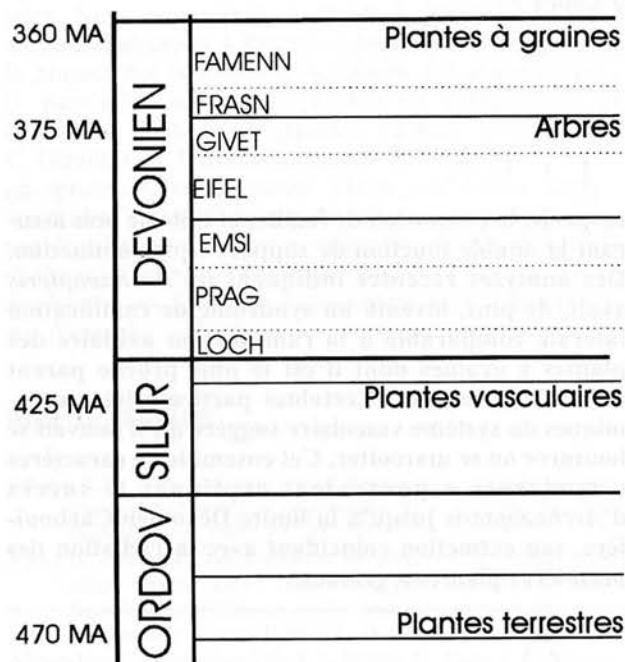


FIG. 1 – Étapes majeures de l'évolution des premières plantes terrestres.

lumière et une meilleure dispersion des spores. Ces données empiriques sont confirmées par des tests de « fitness » appliqués à différents modèles de premières plantes terrestres (Niklas, 1997). Les morphologies qui privilégient la direction verticale maximisent le succès reproducteur ainsi que la stabilité mécanique. Celles qui différencient un tronc et une couronne horizontale élevée maximisent l'activité photosynthétique.

Au Dévonien, 4 groupes systématiques indépendants expérimentent l'arborescence de façon convergente (Taylor & Taylor, 1993) (Fig. 2). Une brève synthèse de leurs caractéristiques communes est présentée, suivie d'une analyse plus approfondie d'*Archaeopteris*, un genre d'arbres répandu sur toute la surface du globe au Dévonien supérieur et dont la hauteur maximale est estimée à 40 m environ. L'importance d'*Archaeopteris* est double, d'une part pour son rôle écologique comme composant dominant des premières grandes forêts. Certains auteurs suggèrent que cet arbre est en partie responsable des

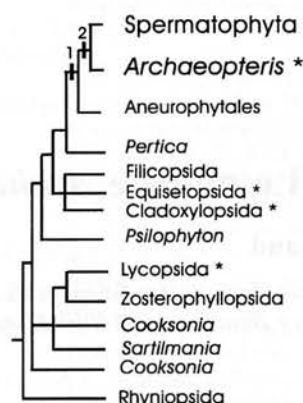


FIG. 2. – Cladogramme des relations phylogénétiques des grands groupes de plantes vasculaires. Les taxa marqués d'un astérisque ont inventé l'arborescence au Dévonien. L'arbre reconstruit à droite est un *Archaeopteris* (d'après Beck, 1962, 1981). 1 : cambium bifacial ; 2 : feuilles et hétérosporie.

changements (augmentation du taux d'O₂ atmosphérique, baisse des températures) qui ont affecté la biosphère avant son extinction au début du Carbonifère (Algeo *et al.*, 1995). D'autre part, par son statut de groupe-frère, *Archaeopteris* est un proche parent des spermatophytes ou plantes à graines (Fig. 2), le groupe de plantes dominant en terme de diversité et de répartition géographique à l'heure actuelle (Rothwell & Serbet, 1994). Ces liens sont établis à partir de la possession commune par *Archaeopteris* et les spermatophytes de 3 caractères dérivés – ou synapomorphies : la présence d'un cambium bifacial, une assise de cellules produisant du xylème secondaire (bois) centripète et du phloème secondaire centrifuge ; l'hétérosporie c'est-à-dire la production de spores de sexes distincts ; enfin, la présence de feuilles, structures photosynthétiques planes et pourvues de limbe.

1. Comment définir l'arbre ?

Différentes définitions de l'arbre existent selon qu'elles s'adressent à des forestiers, des botanistes ou des écologistes. Elles en soulignent plus particulièrement les caractéristiques temporelles (durée de vie prolongée), architecturales (distinction entre un tronc et des branches), ou anatomiques (présence de bois), mais toutes s'accordent sur le fait qu'un arbre est un organisme à la fois haut et auto-portant. Ce sont ces 2 critères que nous retiendrons dans cette analyse des premiers arbres et de leur évolution.

2. Comment reconnaître et reconstruire un arbre fossile ?

Les conditions de transport et de fossilisation des plantes anciennes sont généralement peu favorables à la conservation de fragments de grande taille. La mise en évidence

de structures arborescentes dans le registre fossile est généralement indirecte et basée sur la découverte de portions d'axes de gros diamètre, si possible anatomiquement conservés et pourvus de tissus rigides en abondance. La reconstitution des arbres anciens se fait à partir de fragments découverts en connexion dans les cas les plus favorables. Sinon, elle se base sur des fragments isolés, associés dans les mêmes gisements, et dont certaines caractéristiques morphologiques ou anatomiques similaires suggèrent qu'ils appartiennent à la même espèce. La reconstitution la plus simple, largement utilisée en phylogénie, consiste à définir la collection des organes portés par un même arbre sans préjuger de leur arrangement. Plus intéressant mais plus difficile est l'exercice qui consiste à établir les règles de développement de la plante afin de reconstituer les modalités spatiales et temporelles de production des organes au cours de la croissance. Les résultats les plus significatifs dans ce domaine sont obtenus à partir de longs fragments d'axes dont l'anatomie est conservée. Le nombre, la taille, ainsi que la disposition spatiale et la séquence de production des organes qu'ils portent sont reconstitués à partir de l'analyse des traces vasculaires en sections transversales et longitudinales (Fig. 3).

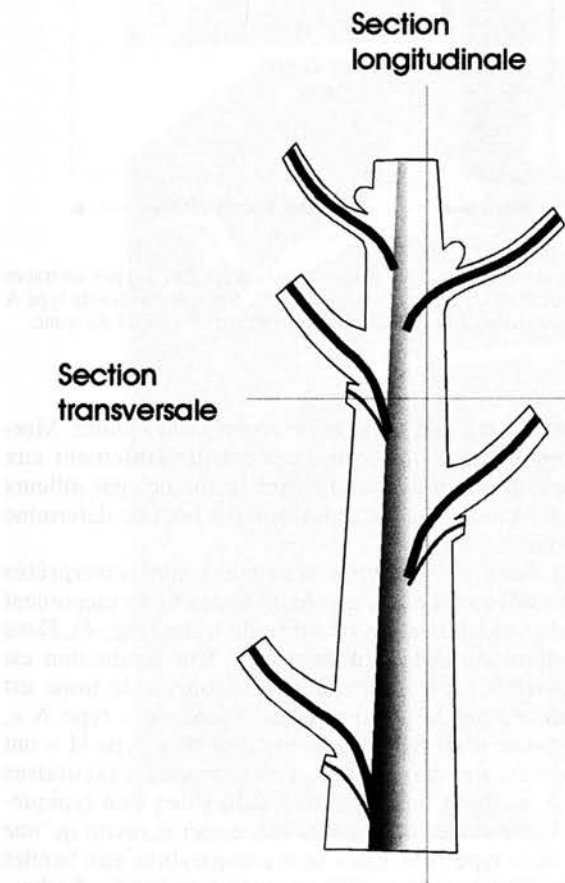


FIG. 3.— Le nombre, la taille, la disposition, et la séquence de production des organes portés par un tronc anatomiquement conservé peuvent être reconstitués à partir de l'analyse des traces vasculaires.

3. Caractères communs aux premiers arbres

Trois groupes inventent le port arborescent à la fin du Givétien (Fig. 2) : les *Lycopsida* dont les représentants actuels sont tous herbacés ainsi que deux groupes éteints : les *Cladoxylopsida* dont les affinités avec les fougères sont discutées et les progymnospermes qui incluent *Archaeopteris*. Il est intéressant de noter que parmi les innovations morphologiques majeures mises en place au cours du Dévonien, l'arborescence précède la graine. Les premiers arbres sont des plantes à spores, ce qui les contraint à vivre dans des habitats humides pour assurer leur reproduction sexuée. Les *Equisetopsida*, dont les prêles sont les ultimes témoins actuels, innoveront l'arborescence un peu plus tard, à la fin du Dévonien. Ce sont également des plantes à spores.

Un second point commun des premiers arbres, hérité de leurs ancêtres de petite stature, concerne leur ramification strictement apicale. Ce caractère développemental plésiomorphe (ou ancestral) contraint l'arbre à pousser de façon exclusivement périphérique. Parce que c'est l'unique moyen de produire les organes vitaux de la plante (branches, feuilles, organes reproducteurs), le développement strictement apical des premiers arbres les rend spécialement vulnérables aux dommages causés à l'apex par les herbivores, les facteurs climatiques tels que le vent, la pluie, etc...

4. Caractères particuliers à *Archaeopteris*

4.1. La double fonction du bois

Une caractéristique d'*Archaeopteris* abondamment commentée dans la littérature concerne la quantité importante de bois qu'il produit. A la différence de ses contemporains arborescents pour lesquels support et conduction sont assurés par des tissus différents, *Archaeopteris* adopte le bois comme matériau unique assurant ces deux fonctions (Mosbrugger, 1990). Dans l'histoire des plantes, cette stratégie est reprise par la majorité des spermatophytes ayant conservé la capacité de produire du bois, par exemple les conifères et les angiospermes dicotylédones actuels. Les performances de ce type de bois ont permis le développement des arbres les plus hauts du Dévonien, la hauteur maximale d'*Archaeopteris* étant estimée à 40 m. Elles ont aussi probablement rendu possible la disposition horizontale des branches d'*Archaeopteris*, un arrangement optimisant la capacité photosynthétique de ces axes.

4.2. Architecture

Trois étapes marquent les avancées les plus significatives concernant notre connaissance du développement et de l'architecture d'*Archaeopteris*.

Lorsque Beck (1962, 1981) propose son premier modèle, les organes les plus abondants et les mieux connus sont représentés par des branches feuillées, végétatives ou fertiles, comprenant deux ordres de ramifications. Sur les axes d'avant-dernier ordre, les feuilles et les rameaux dont l'origine est strictement apicale sont

disposés le long de la même hélice phyllotaxique. Les rameaux ultimes sont arrangés préférentiellement dans un plan, conférant aux branches feuillées d'*Archaeopteris* une morphologie plagiotrope, particulièrement efficace pour l'activité photosynthétique. Le modèle de Beck consiste en un tronc orthotrope, dépourvu de feuilles, dont l'apex produit une série de branches identiques entre elles du point de vue développemental. Ces branches sont caduques. Les plus jeunes forment une couronne distale élevée. Les seuls éléments architecturaux véritablement évolués de ce modèle par rapport aux autres arbres contemporains sont représentés par la morphologie plagiotrope des rameaux distaux et l'arrangement supposé horizontal des branches.

Le modèle architectural proposé par Trivett (1993) repose sur l'analyse des traces vasculaires d'une portion de tronc de 4 m de long et 60 cm de diamètre du Dévonien terminal d'Oklahoma. Dans ce modèle, les organes portés par le tronc orthotrope sont de plus en plus complexes lorsqu'on s'éloigne de la base et que la taille de l'apex du tronc augmente. Aux feuilles proximales succèdent des branches simples puis des branches comportant un nombre croissant d'ordre de ramifications. D'autre part, Trivett note la production de nombreuses branches adventives le long du tronc. Cette innovation d'*Archaeopteris* est interprétée par l'auteur comme moyen de remplacement des branches caduques au fur et à mesure de leur chute, ainsi qu'une stratégie de survie pour l'arbre en cas de dommage à l'apex. Cette aptitude résulte d'autre part en un arbre au port plus touffu que celui représenté par Beck.

Les dernières données sur le développement d'*Archaeopteris* résultent de l'analyse d'une portion de tronc du Dévonien supérieur du Maroc (Meyer-Berthaud *et al.*, 1999, sous presse). Son diamètre n'excède pas 10 cm de diamètre, ce qui réduit considérablement les problèmes techniques liés à la confection des sections et permet une analyse plus précise que dans le cas du tronc américain. Ce faible diamètre et la présence de deux, peut-être trois anneaux de croissance, suggère de plus qu'il s'agit d'un individu jeune dont les structures liées au vieillissement sont limitées. Trois types d'organes portés par le tronc ont été identifiés à partir de la taille, de la structure et de l'arrangement spatial des traces vasculaires (Fig. 4). Le modèle érigé à partir de ces découvertes confirme l'existence de structures adventives mais il diffère sensiblement de celui de Trivett sur les points suivants : 1) la complexité des organes ne suit pas un gradient acropète. Des organes de complexité différentes peuvent se situer au même niveau du tronc ; 2) il existe des corrélations au niveau de la production de ces organes.

Les traces vasculaires de « type A » (Fig. 4, 5a) se raccordent à la vascularisation primaire du tronc (stèle), indiquant que les organes correspondant sont produits directement par l'apex du tronc. Ces traces sont disposées de façon prévisible, le long d'une spirale phyllotaxique régulière. Leur course limitée suggère que les organes innervés sont caducs. Leur diamètre relativement faible et leur structure, composée en majorité de trachéides primaires, indiquent que les organes de

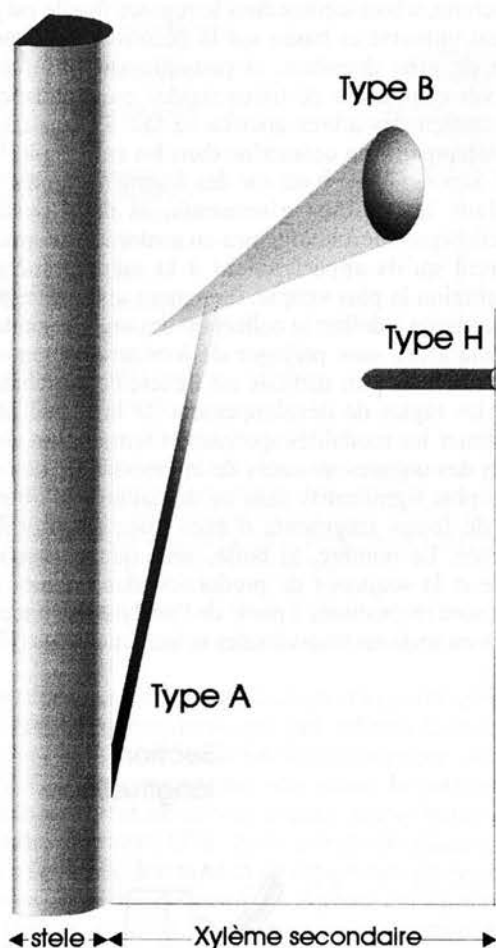


FIG. 4.— Schéma de la disposition relative des 3 types de traces observés dans un tronc d'*Archaeopteris*. Seule les traces de type A sont raccordées à la vascularisation primaire (= stèle) du tronc.

« type A » sont de taille et de complexité réduite. Morphologiquement, ils correspondent probablement aux feuilles ou aux branches simples reconnues par ailleurs chez *Archaeopteris*. Leur position sur le tronc détermine des nœuds.

Les deux autres types d'organes sont interprétés comme adventifs parce que leurs traces ne se raccordent pas à la vascularisation primaire du tronc (Fig. 4). Dans la portion étudiée, la fréquence de leur production est imprévisible ; par contre leur position sur le tronc est déterminée par la position d'un organe de « type A », c'est-à-dire d'un nœud. Les organes de « type H » ont une durée de vie limitée. Leurs traces vasculaires (Fig. 5 c, d) ont un diamètre réduit. Elles sont typiquement horizontales et alignées sur le même rayon qu'une trace de « type A ». Elles sont comparables aux bandes radiales de tissu qui se différencient dans le bois d'arbres actuels lors de la production de primordia latents. Lorsqu'ils se développent, ces primordia forment généralement des racines adventives.

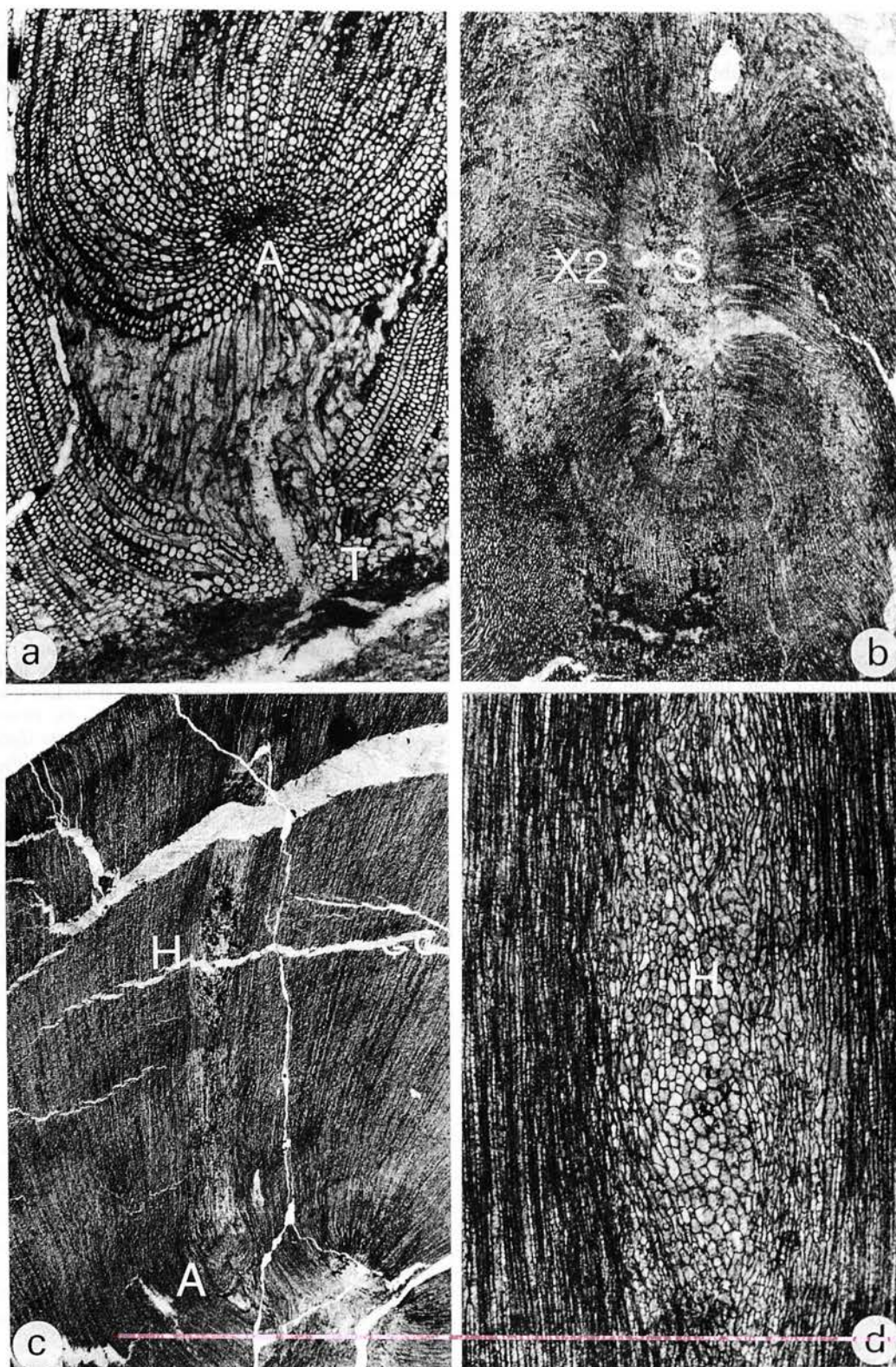


FIG. 5. — Trois types de traces vasculaires observées dans un tronc d'*Archaeopteris*. a : section transversale d'une trace de type A ; en T, le faisceau vasculaire du tronc auquel elle se raccorde ; $\times 42$. b : section transversale d'une trace de type B, de grande taille et comprenant du tissu primaire au centre (S) entouré d'un cylindre de xylème secondaire (X2) ; $\times 14$. c : portion d'une section de tronc montrant la disposition relative d'une trace de type A, sectionnée transversalement, et d'une trace de type H, sectionnée longitudinalement ; $\times 7,5$. d : section transversale d'une trace de type H ; $\times 44$.

La structure et la course des traces de « type B » (Fig. 5b) indique qu'il s'agit de branches de diamètre relativement important, probablement complexes, et à durée de vie prolongée. La position des traces indique que les organes de « type B » se positionnent toujours aux noeuds, mais en position latérale par rapport à un organe de « type A ». A la position près, ce syndrome est jugé proche de la ramification axillaire des premières plantes à graines telles que les *Calamopitys* du Tournaisien. Les branches de *Calamopitys* sont insérées à l'aiselle de mégaphylles (feuilles composées de grande taille), leur vascularisation ne se connectant pas nécessairement à celle de l'axe principal (Galtier, 1999).

CONCLUSION

Le modèle *Archaeopteris*, élaboré depuis une quarantaine d'années, évolue vers la reconstitution d'un organisme moderne, présentant de nombreux caractères proches de ceux des arbres qui dominent le monde actuel (conifères et angiospermes dicotylédones). La ramification adventive est interprétée comme le moyen de produire des branches d'un nouveau type, qui font partie du modèle architectural, et dont les fonctions sont distinctes de celles des branches produites par l'apex. Ces dernières, dont le développement reste limité, sont dévolues aux fonctions photosynthétiques et reproductrices. Leur homologie avec la mégaphylle des premières plantes à graines est possible, mais reste à prouver. Les nouvelles branches, produites selon un processus proche de la ramification axillaire, ont une durée de vie prolongée. Elles constituent le squelette de l'arbre et contribue à lui donner sa forme. Par ailleurs, *Archaeopteris* présente dans ces tissus des structures analogues à celles qui se développent chez des espèces d'arbres actuels capables de se bouturer ou de se marcotter. Il est possible que, comme les saules ou diverses Cupressaceae d'aujourd'hui, *Archaeopteris* ait complété sa panoplie de procédés de

propagation par des moyens végétatifs. Cet ensemble d'innovations est peut-être la clé du succès de cet arbre de la fin du Dévonien, avant que se développent les premières plantes à graines dont il paraît si proche du point de vue de son développement végétatif.

BIBLIOGRAPHIE

- Algeo T. J., Berner R. A., Maynard J. B. & Scheckler S. E., Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: « rooted » in the evolution of vascular land plants? *GSA Today*, 1995, 5, 63-66.
- Beck C. B., Plants of the New Albany Shale. II. *Callixylon arnoldii* sp. nov. *Brittonia*, 1962, 14, 322-327.
- Beck C. B., *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. In: K. J. Niklas (Editor), *Paleobotany, paleoecology, and evolution*. Praeger Publishers, New York, 1981, 193-230.
- Galtier J., Contrasting diversity of branching patterns in early ferns and early seed plants. In: M. H. Kurmann & A. R. Hemslley (Editors), *The evolution of plant architecture*. Royal Botanic Gardens, Kew, 1999, 51-64.
- Kenrick P. & Crane P., The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 1997, 389, 33-39.
- Meyer-Berthaud B., Scheckler S. E. & Wendt J., *Archaeopteris* is the earliest modern tree. *Nature*, 1999, 398, 700-701.
- Meyer-Berthaud B., Scheckler S. E. & Bousquet J.-L., The development of *Archaeopteris*: new evolutionary characters from the structural analysis of an early Famennian trunk from SE Morocco. is the earliest modern tree. *Am. J. Bot.* Sous presse.
- Mosbrugger V., The tree habit in land plants. *Lecture Notes in Earth Sciences*, 28. Springer-Verlag, Berlin, 1990, 161 p.
- Niklas K. J., The evolutionary biology of plants. *The University of Chicago Press*, Chicago, 1997, 449 p.
- Rothwell G. W. & Serbet R., Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis. *Syst. Bot.*, 1994, 19, 443-482.
- Taylor T. N. & Taylor E. L., *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1993, 982 p.
- Trivett M.L., An architectural analysis of *Archaeopteris*, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth. *Bot. J. Linn. Soc.*, 1993, 111, 301-329.