

Le Dévonien ou « l'âge d'or » de l'évolution des plantes

Christine Strullu-Derrien^{1,2} et Philippe Gerrienne²

¹*Laboratoire Mycorhizes, UFR Sciences, Université d'Angers, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, christine.strullu-derrien@univ-angers.fr*

²*Paléobotanique, Paléopalynologie et Micropaléontologie, Département de Géologie, Université de Liège, B-4000 Liège1, Belgique*

Résumé

Un des grands événements de la vie sur Terre est représenté par la colonisation de ce milieu par les plantes. Des traces des premières étapes sont connues dès l'Ordovicien puis au Silurien, mais c'est au Dévonien que vont se mettre en place les grands groupes de plantes ; la plupart de ceux-ci existent encore aujourd'hui. Les innovations vont se succéder durant les trois périodes du Dévonien entraînant une complexification de l'architecture de la plante et une diversification des groupes.

Mots clés : plantes terrestres - colonisation - évolution - Dévonien.

Summary

One of the most important events in the history of Life is the colonisation of the land by plants. The earliest steps occurred about 460 million years ago. Evidence first included very simple spores that were found in the Middle Ordovician; characteristic remains of terrestrial plants such as cuticles were then found at the beginning of the Silurian. The earliest vascular plants evolved during mid-Silurian. During the Devonian, vascular plants became more and more abundant and invaded most terrestrial ecological niches. Some of the most striking changes for plants occurred during the three periods of the Devonian. All modern lineages, Angiosperms excepted, arose during Devonian times, approximately 400-360 millions years ago.

Keywords : Terrestrial plant - colonisation - evolution - Devonian.

Introduction

La Terre s'est formée voici environ 4,6 milliards d'années et la vie est apparue un milliard d'années plus tard. Cette vie primitive est représentée par des organismes ressemblant à des bactéries qui devaient être de type extrémophiles (thermophiles et halophiles) en admettant que les conditions présentées par la Terre primitive sont proches de celles qui existent aujourd'hui. L'existence de cyanobactéries est attestée à 2,1 milliards d'années.

Accompagnées d'autres bactéries, les cyanobactéries dominent la Terre au cours de la plus grande partie du Précambrien (qui s'étend de - 4,6 milliards à - 540 millions d'années). Progressivement l'oxygène libéré par certaines d'entre elles transforme l'environnement global, au départ anoxique, en un environnement où les organismes aérobies peuvent se développer.

Les plus anciens microfossiles eucaryotes trouvés datent de 1,8 à 1,4 milliard d'années et les eucaryotes multicellulaires de 1,2 milliard d'années. Cette diversification conduit à l'explosion cambrienne où la vie animale remplit les mers. Un événement, beaucoup moins connu mais tout aussi important, est l'émergence de la vie sur la Terre, à l'Ordovicien, puis son développement au Silurien et surtout au cours du Dévonien. Les plantes représentent alors les acteurs les plus importants ; la plupart des innovations concernant les plantes primitives se mettent en place durant les 50 millions d'années environ que dure le Dévonien.

1. L'origine des Embryophytes

La lignée des plantes terrestres ou Embryophytes s'est individualisée au sein d'organismes photosynthétiques aquatiques. Les études phylogénétiques privilégient une origine unique à partir d'algues vertes, les Charophytes et plus particulièrement les Coléochaetales ou les Charales. Les Embryophytes possèdent un embryon dont le développement, au moins des premiers stades, va dépendre des réserves de la plante-mère. Elles sont caractérisées par une alternance de 2 générations formées par un gamétophyte haploïde (n chromosomes) et un sporophyte diploïde ($2n$ chromosomes) (figure A).

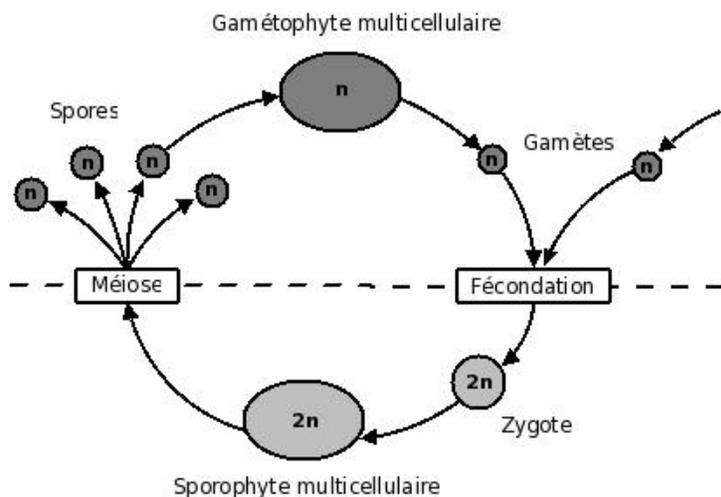


Figure A. Cycle de reproduction sexuée des Embryophytes

Le gamétophyte multicellulaire produit des gamètes haploïdes. La fusion des gamètes donne un zygote diploïde. La mitose (division) du zygote produit un sporophyte multicellulaire dans lequel se produit la méiose (ou division réductrice) fabriquant des spores haploïdes. Une spore donne naissance par mitose à un nouveau gamétophyte multicellulaire. Les spores sont entourées d'une paroi protectrice constituée de sporopollénine, cette substance est la plus résistante des matières organiques connues.

La figure B représente un arbre phylogénétique des Embryophytes établi par cladistique (d'après Kenrick & Crane, 1997 ; Pryer *et al*, 2001; Hilton & Bateman, 2006 ; Gerrienne, 2008). La cladistique est une méthode d'analyse des caractères ; ici il s'agit de caractères présents chez les plantes (exemples : la présence de stomates, de spores...). Ces caractères sont définis comme étant ancestraux ou dérivés ; leur analyse permet d'établir des clades (regroupant un ancêtre et tous ses descendants). Différents clades sont réunis en un cladogramme pouvant être interprété comme un arbre phylogénétique.

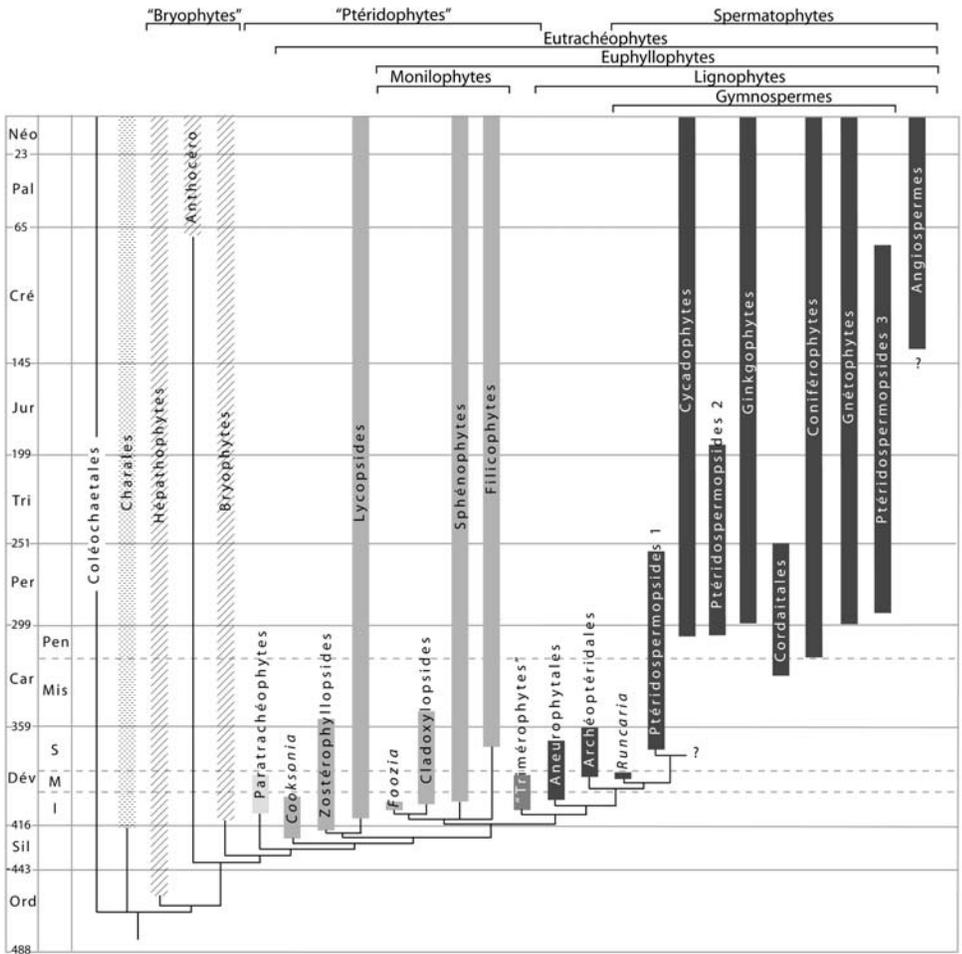


Figure B. Répartition stratigraphique (barres épaisses) et classification phylogénétique des Embryophytes

(Les groupes entre guillemets sont paraplhyétiques (Anthocéro = Anthocérophytes. Car = Carbonifère ; Cré = Crétacé ; Dév = Dévonien ; I = Inférieur ; Jur = Jurassique ; M = Moyen ; Mis = Mississipien ; Néo = Néogène ; Ord = Ordovicien ; Pal = Paléogène ; Pen = Pennsylvanien ; Per = Permien ; S = Supérieur ; Sil = Silurien ; Tri = Trias ; Pteridospermopsides 1 : Pteridospermes hydraspermiennes, Médullosales et Callistophytales ; Pteridospermopsides 2 : Peltaspermales ; Pteridospermopsides 3 : Glossoptéridales, Bénétitales et Caytoniales).

Pour coloniser le milieu terrestre, les premières plantes ont développé des structures leur permettant de survivre hors de l'eau. Elles ont notamment acquis une cuticule ou revêtement cireux étanche. Les premières plantes terrestres sont minuscules, dépourvues de racines et de feuilles ; elles se propagent par des spores.

Les plus anciennes spores décrites et attribuées à des végétaux vivant sur des terres exondées proviennent de sédiments de l'Ordovicien (vers - 460 millions d'années) (Wellman *et al*, 2003); ce sont des spores regroupées en tétrades de petite taille, proches de celles des Marchantiophytes (ou Hépathophytes) actuelles. Le début du Silurien marque la prépondérance de spores simples, individuelles que l'on trouve chez les Anthocérophytes et les Bryophytes (au sens strict) actuelles.

L'existence de restes fossiles, telles des cuticules et des stomates est attestée au Silurien moyen. Les études phylogénétiques sur les relations des Embryophytes basales viennent appuyer ces données malgré l'absence de fossiles d'Anthocérotes avant le Crétacé supérieur. Les Marchantiophytes, Anthocérophytes et Bryophytes (au sens strict) sont regroupées au sein des Bryophytes (au sens large). Ce sont des plantes simples (actuelles et fossiles) non vasculaires, c'est-à-dire ne possédant pas de trachéides pour le transport de la sève.

2. La diversification des Embryophytes durant le Dévonien

Au début du Dévonien, la diversité des spores et des macrofossiles augmente considérablement. Kidston et Lang (1917) ont défini les Psilophytes comme « une classe de Ptéridophytes caractérisées par des sporanges se développant à l'extrémité de certaines ramifications de la tige sans aucune relation avec des feuilles ou des organes ressemblant à des feuilles ». Cette définition très large a conduit à rassembler au sein des Psilophytes de nombreux restes de végétaux, dépourvus de feuilles, trouvés dans des sédiments dévoniens.

Pour organiser cet ensemble, une classification a été établie par Banks en 1968, puis revue en 1975 et 1992 par cet auteur. Cette classification a ensuite bénéficié des apports de la cladistique et de nouveaux clades ont été établis reflétant la diversité des plantes (figure B).

2.1. Le Dévonien inférieur (- 416 à - 397 millions d'années)

Les plantes acquièrent progressivement des trachéides pour le transport de la sève. D'autres innovations vont se mettre en place comme la différenciation de feuilles simples ou la division inégale des tiges. Au Dévonien inférieur les plantes sont représentées par différents clades:

- Les Paratrachéophytes sont des plantes dont les éléments conducteurs ne possèdent pas de paroi secondaire et ne montrent pas l'ultrastructure classique des trachéides. *Rhynia* (figure 1a, planche I) trouvée dans le gisement de *Rhynie* (Ecosse) ou *Stockmansella* (figure 2, planche I) récoltée en Belgique appartiennent à ce phylum. L'association symbiotique champignon/plante appelée mycorhize

est attestée dans le registre fossile dès le Dévonien inférieur (figure 1b, planche I); elle a été décrite chez plusieurs plantes du gisement de Rhynie (Remy et al, 1994). Le type de mycorhizes est analogue à celui observé chez les Marchantiophytes et les Anthocérophytes actuelles (Strullu-Derrien and Strullu, 2007).

- Des plantes très petites et très simples de type *Cooksonia* montrent des axes divisés par dichotomie (figure 3, planche I). Parmi de nombreuses espèces seule *Cooksonia pertoni* apparue au Silurien supérieur (Edwards et al, 1992) a livré des restes certains de trachéïdes. De ce fait *Cooksonia* est considérée comme la première Eutrachéophyte (plante possédant de véritables trachéïdes avec une paroi secondaire). Toutes les plantes vasculaires actuelles sont des Eutrachéophytes.

- Les Zostérophylopsiodes ont une origine qui remonte au Silurien supérieur (Kotyk et al, 2002). Cependant, leur véritable extension se déroule au Dévonien inférieur. De nombreuses espèces appartenant au genre *Zosterophyllum* (figure 4, planche I) ont été décrites provenant de gisements contemporains en Belgique, en Angleterre, en Amérique du Nord, en Chine ou en Australie. *Gosslingia*, *Sawdonia*, *Odonax* sont quelques autres genres appartenant aux zostérophylopsiodes. Dans ce phylum, certaines plantes portent des trichomes (excroissances épidermiques non vascularisées) unicellulaires ou multicellulaires. Ces structures préfigurent les microphylls (feuilles à une seule nervure non divisée).

- Les Lycopsides représentent le groupe frère des Zostérophylopsiodes. *Asteroxylon* provenant du gisement de Rhynie ou encore *Drepanophycus*, trouvé dans de nombreux gisements dans le monde sont considérés comme des pré-Lycopsides. Les Zostérophylopsiodes et Les Lycopsides (pourvues de microphylls) constituent les Lycophytes. Le genre *Leclercqia*, Lycopside bien représenté au Dévonien moyen, apparaît au Dévonien inférieur (Gensel and Kasper, 2005). Une Lycophyte primitive (figures 5a et 5b, planche I) a été trouvée dans la formation des grès de S^{te} Anne (Dévonien inférieur du Massif armoricain), elle pourrait appartenir au genre *Leclercqia* (Gensel, communication personnelle). Toutefois, les feuilles n'étant pas conservées, on ne peut lui attribuer ce nom de genre avec certitude (Flora of the Sainte-Anne formation, In : Dacassou *et al*, 2008). Les Lycophytes sont représentées actuellement par les Lycopodiales, les Sélaginellales et les Isotéales. Elles forment le groupe frère des Euphylophytes, clade qui regroupe les plantes pourvues de mégaphylles (feuilles à nervures complexes).

- *Psilophyton* et un ensemble de plantes proches de *Psilophyton* constituent le groupe paraphylétique des Trimérophytes. Le genre *Psilophyton* (figure 6a, planche I) joue un rôle majeur durant la fin du Dévonien inférieur. Il est caractérisé par des tiges dont la ramification devient plus complexe. La division inégale de ses axes aboutit à la formation d'une tige principale et d'axes latéraux. La première étape vers l'édification de la mégaphylle est franchie (figure C).

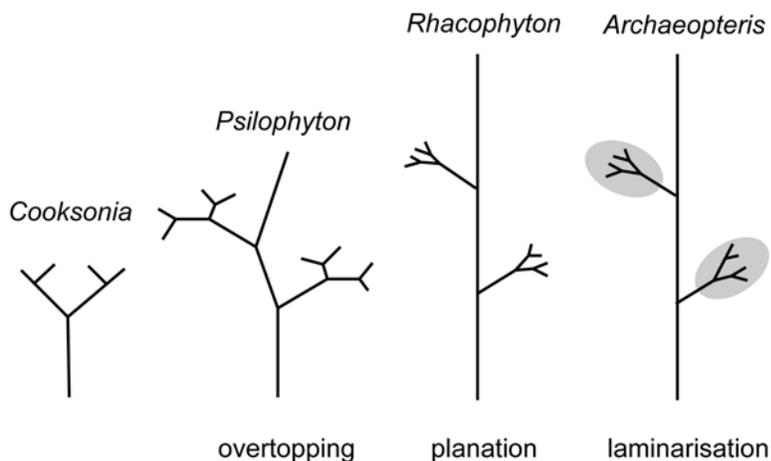


Figure C. Etapes conduisant à la formation de la mégaphylle

La figure 6b (planche I) illustre une paire de sporanges fusiformes enroulés l'un autour de l'autre. Ce type de sporanges est caractéristique du genre *Psilophyton*. Une autre tendance évolutive peut être notée dans ce phylum: la modification des ponctuations des trachéïdes. La figure 6c (planche I) montre ces trachéïdes de type P (spécimen provenant de la carrière Châteaupanne, dont l'étude est en cours). Une douzaine d'espèces de *Psilophyton* sont actuellement connues (Gensel, 1979 ; Gerrienne 1997); elles proviennent d'Europe et d'Amérique du Nord où elles étaient abondantes.

- *Foozia* est une plante de petite taille découverte dans un gisement du Dévonien inférieur belge (Gerrienne, 1992). Elle appartient à une lignée pouvant représenter une première étape évolutive conduisant à la mégaphylle (feuille à nervures complexes). De plus elle possède une anatomie de Cladoxylopsides (figure 7, planche II), groupe considéré comme parent des fougères, qui se développe durant le Dévonien moyen. Récemment une plante ressemblant à *Foozia*, dont l'anatomie est bien conservée a été récoltée dans la carrière de Châteaupanne. Son étude est en cours.

- Les Sphénophytes pourraient être représentées dès cette période par *Estinnophyton* décrite en Belgique et en Chine (Fairon-Demaret, 1978 ; Hao *et al*, 2004) et considérée comme un précurseur potentiel.

2.2. Le Dévonien moyen (- 397 à - 385 millions d'années)

Au cours du Dévonien moyen quelques formes primitives persistent de façon sporadique. La mise en place d'innovations entraîne l'apparition de nouvelles plantes. Parmi ces innovations, on peut noter: (i) les avancées dans l'acquisition des mégaphylles, (ii) l'augmentation de la taille vers le port arborescent, grâce à la mise en place du cambium formant le xylème secondaire (soutien et conduction de la sève brute) et le phloème secondaire (conduction de la sève élaborée) et (iii) la diversification des stratégies reproductives.

Ainsi, des changements apparaissent dans le paysage :

- Les Lycophytes se diversifient ; elles sont représentées par les Protolépido-dendrales, comprenant deux familles bien différenciées. Chez les Protolépido-dendracées, les microphylls sont étroites et divisées en trois (*Colpodexylon*) (Berry and Edwards, 1995) ou cinq segments (*Leclercqia*, figures 8a et 8b, planche II) (Banks et al, 1972). Chez les Haskinsiaceés, les microphylls sont plus grandes et ont une forme lancéolée à 3 pointes (*Haskinsia*). Ces différents genres correspondent à des plantes herbacées ; elles ont une large distribution pendant cette période.

- Les Cladoxylopsides constituent la plus grande partie de la végétation au début du Dévonien moyen. Ces plantes possèdent un tissu primaire conducteur découpé en cordons, de formes variées en coupe transversale, et constituant un réseau interne compliqué (figure 7, planche II). Dans le groupe des Pseudosporochnales, on trouve les genres *Lorophyton*, *Calamophyton*, et *Pseudosporochnus*. Ce groupe a une distribution mondiale avec des représentants atteignant 3-4 m de hauteur. Récemment Stein *et al.* (2007) ont montré que la première plante, appartenant aux Cladoxylopsides, et ayant acquis un port d'arbre a vécu pendant cette période. Cet arbre de 8 m de hauteur ressemble à une fougère arborescente ou encore à un cycas ou un palmier d'aujourd'hui ; toutefois il ne possède pas encore de feuilles vraies, ni de branches horizontales et il n'a pas de système racinaire étendu. Chez les Cladoxylopsides, le xylème secondaire est produit par un cambium unifacial.

- Le genre *Ibyka*, appartenant aux Iridoptéridales, apparaît à cette époque. Il est lui-aussi considéré comme une Sphénophyte basale (Kenrick and Crane, 1997). Les Sphénophytes développeront des formes arborescentes au Carbonifère. Actuellement elles sont représentées par le seul genre *Equisetum*.

- Les Aneurophytales, avec notamment les genres *Aneurophyton* et *Rellimia*, sont les premières Progymnospermes. Les Progymnospermes sont des plantes avec un cambium bifacial, qui fabrique du xylème secondaire typique de Gymnosperme. Elles se reproduisent encore par spores et non pas par graines comme les Gymnospermes. La possession d'un cambium bifacial permet de réunir Progymnospermes, Gymnospermes et Angiospermes (qui apparaîtront plus tard) dans le clade des Lignophytes. *Aneurophyton* est une forme buissonnante de petite taille dont les extrémités fertiles de forme concave se font face. *Rellimia* ressemble à *Aneurophyton* mais est plus robuste et montre des extrémités fertiles plus complexes.

- Une innovation marquante lourde de conséquences évolutives est, à cette époque, l'initiation de la graine. *Runcaria* (Gerrienne *et al.*, 2004) est une proto-graine découverte en Belgique, qui montre l'origine très ancienne du groupe des plantes à graines (figure 9, planche II). Dans le cycle de reproduction des Embryophytes, la spore donne naissance au gamétophyte. L'hétérosporie correspond à la production de spores de taille différente : les microspores engendrent les gamétophytes mâles et les mégaspores produisent les gamétophytes femelles. L'hétérosporie est une innovation qui est apparue plusieurs fois au cours de l'évolution des plantes, et qui a précédé celle de la graine. Elle s'accompagne généralement de l'endosporie, à savoir que le gamétophyte commence à se former à l'intérieur de la spore. Chez les plantes

hétérosporées, le gamétophyte mâle, que l'on nomme grain de pollen chez les plantes à graines, se développe à l'intérieur de la microspore. Chaque grain de pollen produit un ou deux gamètes mâles. Le gamétophyte femelle comporte un tissu de réserve et des archéogones, renfermant chacun une oosphère. Le gamétophyte femelle des plantes à graines reste dans le mégasporange (ou nucelle), qui est lui-même entouré par un ou deux téguments. Le tégument est percé d'un pore, le micropyle. L'ensemble gamétophyte femelle + nucelle + téguments constitue l'ovule (figure D) qui deviendra la graine après la fécondation d'une des oosphères par un des gamètes produits par le grain de pollen. L'ovule des Gymnospermes est « nu »; il est enfermé dans un carpelle chez les Angiospermes.

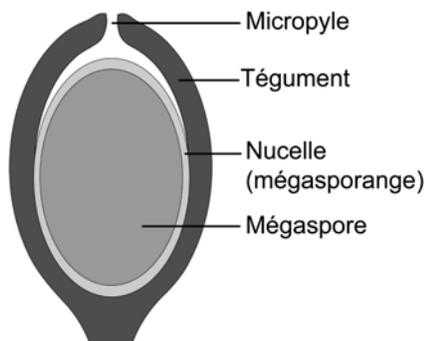


Figure D. Schématisation d'un ovule

Runcaria est une proto-graine, car elle ne possède pas encore tous les caractères d'une graine au sens strict, ni même le dispositif de réception du grain de pollen mis en place par les graines du Dévonien supérieur et du Carbonifère inférieur (voir ci-après).

2.3. Le Dévonien supérieur (- 385 à - 359 millions d'années)

Le Dévonien supérieur est une période de grands changements. Les plantes développent de nouvelles innovations : feuilles de type mégaphylles, nouveau type d'attache des branches, premières graines.

- Les Lycophytes arborescentes deviennent localement abondantes. Les Lycophytes constitueront de grands arbres au Carbonifère supérieur ; ils seront les végétaux dominants de la « forêt houillère ».

- Les Filicophytes (fougères) primitives apparaissent. *Rhacophyton*, considérée comme la première fougère, est un arbuste d'affinité incertaine. Ses axes semi-dressés portent de grandes frondes complexes, souvent divisées et les sporanges sont groupés en masse sur des divisions spécialisées (figure 10a et 10b, planche II). On a atteint avec *Rhacophyton* l'étape planation dans l'édification de la feuille (voir figure C).

- Les Archéoptéridales font leur apparition à la fin du Dévonien moyen et les forêts à *Archaeopteris* deviennent dominantes dans le paysage au Dévonien

supérieur. *Archeopteris* (figure 11a, planche II) est un arbre dont le tronc mesure 1,5 m de diamètre ; il atteint 40 m de hauteur. La dernière étape pour l'édification de la mégaphylle, la laminarisation, (figure 11b, planche II) est atteinte (voir figure C). Ses branches feuillées évoquent des frondes de fougères ; leur mode d'attache ressemble à celui des arbres modernes. Les rameaux caducs forment sur le sol une importante litière. Cet arbre se reproduit toujours par spores et il possède un système racinaire développé.

- Les plantes à graines primitives se multiplient ; au moins cinq types d'ovules sont connus au Dévonien supérieur. Le sommet de l'ovule est en forme d'entonnoir, fermé à la base par un plancher et comportant une colonne centrale de cellules à paroi mince. Après pollinisation, la colonne remonte et ferme l'ouverture de l'entonnoir. Ces ovules primitifs sont considérés comme des pré-ovules, car il leur manque un micropyle bien défini. En effet, leur nucelle est entouré par un tégument divisé en lobes, souvent partiellement fusionnés. Ces ovules sont généralement portés au sein d'une cupule. Chez *Moresnetia* (figure 12a, planche II), la cupule est constituée de 4 unités formées selon 2 divisions dichotomiques croisées successivement. *Dorinnotheca* (figure 12b, planche II) est un autre type dont la cupule est constituée de 8 parties fusionnées à la base et avec des extrémités très divisées. Son tégument est formé de 4 lobes libres. *Aglosperma* est probablement dépourvu de cupule ; *Condrusia* possède une cupule composée de 2 valves plates à symétrie bilatérale, accolées l'une à l'autre (Prestiani, 2005).

Les plantes à graines primitives sont rangées dans un groupe hétérogène, les Ptéridospermes, qui possèdent généralement un feuillage de fougère. Elles constituent un groupe paraphylétique formé de plusieurs phylums, dont certains se développeront au Carbonifère et au Permien. Elles appartiennent aux Spermatophytes (plantes à graines) qui comprennent également le clade fossile des Cordaites et les cinq clades actuels : Cycadophytes, Ginkgophytes, Pinophytes, Gnétophytes et Angiospermes.

Conclusion

L'importance des plantes terrestres primitives dans l'évolution du monde végétal est capitale. Apparues à la fin du Silurien, les premières plantes se sont affranchies des milieux aquatiques pour conquérir pratiquement toutes les niches écologiques terrestres durant le Dévonien. En quelques dizaines de millions d'années, la taille des plantes est passée de quelques centimètres à plus d'une trentaine de mètres et le nombre d'espèces a considérablement augmenté. Les sols, considérés au départ comme étant d'origine microbienne, se sont épaissis et la pénétration en profondeur des racines a augmenté.

Les plantes ont développé, au cours de leur évolution, des innovations marquantes telles que des feuilles, des éléments conducteurs, des racines et des graines ; dès l'origine elles ont formé des associations symbiotiques avec les champignons. Aucune autre époque que le Dévonien ne verra autant d'innovations et d'avancées évolutives pour la vie végétale.

Planche I

Figures 1a et 1b. *Rhynia* (1a), paratrachéophyte, découverte en Ecosse (échelle = 1 cm), d'après Kenrick and Crane, 1997. Coupe transversale d'un axe dressé de *Rhynia* (1b). La flèche indique la zone colonisée par le champignon (diamètre de l'axe = 1mm). Cliché C. Strullu-Derrien, coll. Université d'Angers.

Figure 2. *Stockmansella*, paratrachéophyte, découverte en Belgique (échelle = 1 cm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège.

Figure 3. *Cooksonia paranensis*, découvert au Brésil (échelle = 1,5 mm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège.

Figure 4. *Zosterophyllum deciduum* provenant de la carrière de Marchin (Belgique) (échelle = 1,5 cm).

Figures 5a et 5b. Empreinte (5a) et contre-empreinte (5b) d'une tige décortiquée de Lycophyte primitive provenant de la carrière Ste Anne, Chalonnnes sur Loire (49). Chaque cicatrice ovale (flèche) indique le niveau d'insertion d'une microphyllé (échelle = 2 mm). Cliché C. Strullu-Derrien, coll. Université d'Angers.

Figures 6a, 6b et 6c. *Psilophyton cf. crenulatum* (6a) provenant de la carrière de Marchin (Belgique). La plante présente un aspect buissonneux (échelle = 5 mm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège. Paire de sporanges fusiformes enroulés l'un autour de l'autre (6b) (échelle = 2 mm). Trachéïdes de type P (6c), spécimen provenant de la carrière de Châteaupanne, (Monjean/Loire, 49) (échelle = 10 µm). Cliché C. Strullu-Derrien, coll. Université d'Angers.

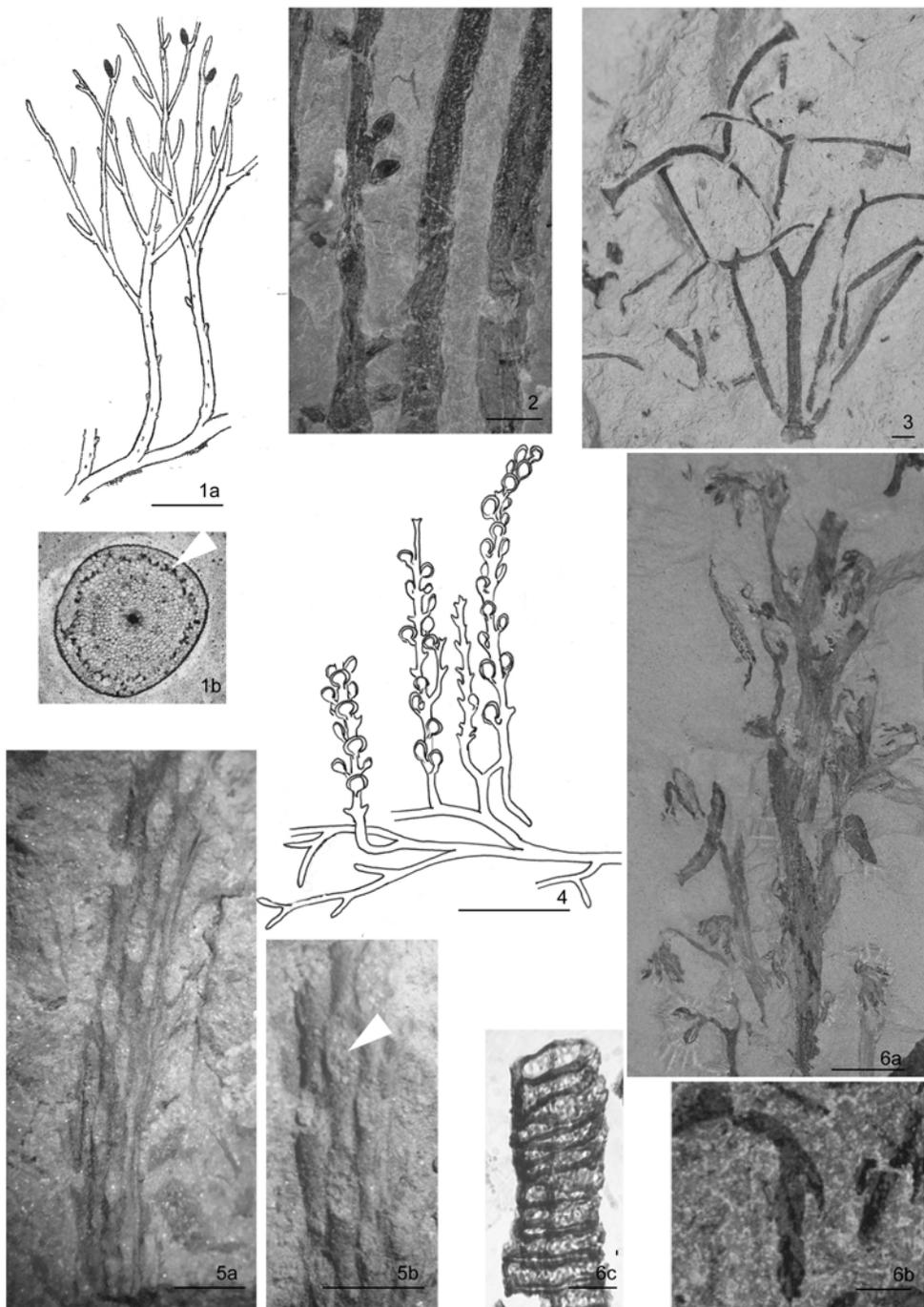


Planche I

Planche II.

Figure 7. Coupe transversale d'un axe de *Calamophyton* (Cladoxylopside) montrant le tissu primaire conducteur découpé en cordons et constituant un réseau complexe (échelle = 5 cm), d'après Leclercq et Andrews, 1960.

Figures 8a et 8b. *Leclercqia* (8a) (échelle = 1 cm), Lycophyte dont les microphylls sont divisées en 5 segments (8b) (échelle = 1 mm).

Figure 9. *Runcaria*, une proto-graine, découverte en Belgique (échelle = 1 mm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège.

Figures 10a et 10b. *Rhacophyton* (10a) considérée comme la première fougère (échelle = 1 cm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège. Pinnules fertiles (10b) (échelle = 1 cm). Cliché C. Strullu-Derrien, coll. Université de Lille.

Figures 11a et 11b. Reconstitution d'un *Archaeopteris* (11a) (échelle = 2 m), d'après Beck, 1962. Mégaphylles (11b) (échelle = 1 cm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège.

Figures 12a et 12b. *Moresnetia* (12a), extrémité d'un système d'axes latéraux qui se divisent et se terminent chacun par un groupe de cupules (échelle = 1 mm). Cliché P. Gerrienne, coll. Université de Liège. Reconstitution de l'ovule de *Dorinnotheca streelii* (12b), d'après Fairon-Demaret (1996) (échelle = 2 mm).

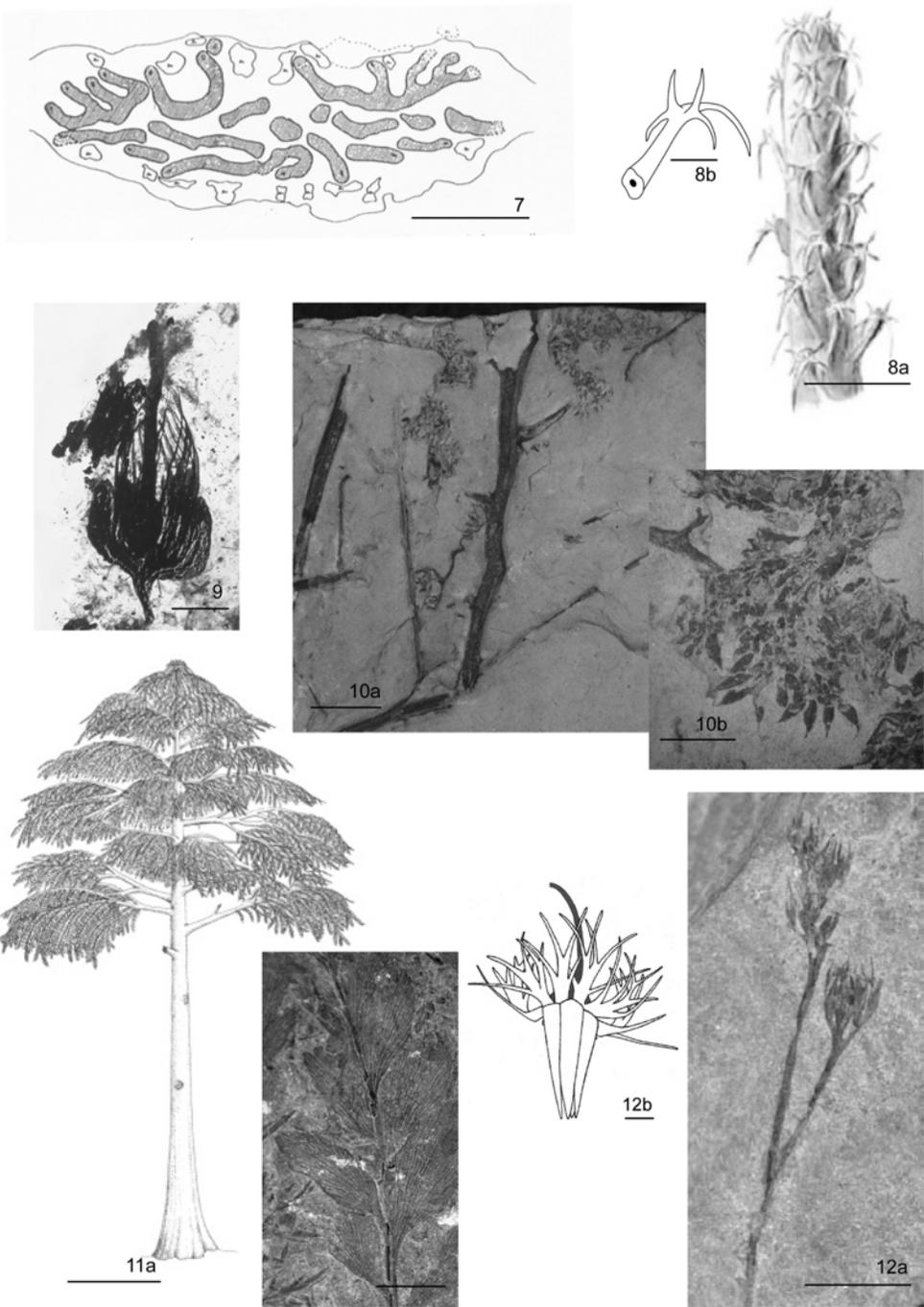


Planche II.

Bibliographie

- BANKS, H.P., 1968 – The early history of land plants. In : DRAKE E.T. Ed., Evolution and environment. *Symp. 100th anniversary foundation of Peabody Museum of Natural History*. Yale Univ. Press, New Haven & London, p. 73-107.
- BANKS, H.P., 1975 – Reclassification of Psilophyta. *Taxon*, 24, 401-413.
- BANKS, H.P., 1992 – The classification of early land plants-revisited. *Palaeobotanist*, 41, 36-50.
- BANKS, H.P., BONAMO, P.M. & GRIERSON, J.D., 1972 – *Leclercqia complexa* gen. et sp. nov., a new lycopod from the late Middle Devonian of eastern New York. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 14, 19-40
- BECK, C.B., 1962 – Reconstruction of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position. *Am. J. Bot.*, 49, 373-382.
- BERRY, C.M. & EDWARDS, D., 1995 – New species of the Lycophyte *Colpodexylon* Banks from the Devonian of Venezuela. *Palaeontographica* B, 237, 59-74.
- DUCASSOU C., STRULLU-DERRIEN, C., BALLEVRE, M., DABARD, M.P., GERRIENNE, P., LARDEUX, H., REGNAULT, S. & ROBIN, C., 2008 – Age and depositional environment of the Sainte-Anne Formation (Armorican Massif, France): the oldest (Emsian/Eifelian) evidence for mountain erosion in the Variscan belt. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (soumis).
- EDWARDS, D., DAVIES, K.L. & AXE, L., 1992 – A vascular conducting strand in the early land plant *Cooksonia*. *Nature*, 357, 683-685.
- FAIRON-DEMARET, M., 1978 – *Estinnophyton gracile* gen. et sp. nov., a new name for specimens previously determined *Protolepidodendron wahnbachense* Kräusel & Weyland, from the Siegenian of Belgium. *Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci.*, 64, 597-609.
- FAIRON-DEMARET, M., 1996 – *Dorinnotheca streelii* Fairon-Demaret, gen et sp nov, a new early seed plant from the upper Famennian of Belgium. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 93, 217-233.
- GENSEL, P. & KASPER, A.E., 2005 – A new species of the Devonian lycopod genus *Leclercqia* from New Brunswick, Canada. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 136, 105-123.
- GENSEL, P., 1979 – Two *Psilophyton* species from the Lower Devonian of eastern Canada with a discussion of morphological variation within the genus. *Palaeontographica*, B 168, 81-99.
- GERRIENNE, P., 1992 – The Emsian plants from Fooz-Wepion (Belgium). III. *Foozia minuta* gen. et spec. nov., a new taxon with probable cladoxylalean affinities. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 74, 139-157.
- GERRIENNE, P., 1997 – The fossil plants from the Lower Devonian of Marchin (northern margin of Dinant Synclinorium, Belgium). V. *Psilophyton genseliae* sp.

nov., with hypotheses on the origin of Trimerophytina. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 98, 303-324.

GERRIENNE, P., 2008 – Les plantes anciennes. In: HALLE F., Ed., Aux origines des Plantes. - Arthème Fayard, Paris, 142, sous presse.

GERRIENNE, P., MEYER-BERTHAUD, B., FAIRON-DEMARET, M., STREEL, M., & STEEMANS, P., 2004 – *Runcaria*, a Middle Devonian Seed plant precursor. *Science*, 306, 856-858.

HAO, S.G., WANG, D.M. & WANG, Q., 2004 – A new species of *Estinnophyton* from the Lower Devonian Posongchong Formation Yunnan, China; its phylogenetic and palaeophytogeographical significance. - *Bot. J. Linn Soc.*, 146, 201-216.

HILTON, J. & BATEMAN, R.M., 2006 – Pteridosperms are the backbone of seed plant evolution. *J. Torrey Bot. Soc.*, 133, 119-168.

KENRICK, P. & CRANE, P.R., 1997 – The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 441p.

KIDSTON, R. & LANG, W.H., 1917 – On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part I. *Rhynia gwynne-vaughani* Kidston & Lang. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 51(24), 761-784. (reprinted 1996 in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.*, 87, 423-460).

KOTIK, M.E., BASINGER, J.F., GENSEL, P.G. & De FREITAS, T.A., 2002 – Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. *Am. J. Bot.*, 89, 1004-1013.

LECLERCQ, S. & ANDREWS, 1960 – *Calamophyton bicephalum*, a new species from the Middle Devonian of Belgium. *Ann Mo Bot Gard.*, 47, 1-23.

PRYER, K.M., SCHNEIDER, H., SMITH, A.R., CRANFILL, R., WOLF, P.G., HUNT, J.S. & SIPES, S.D., 2001 – Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*, 409, 618-622.

REMY, W., TAYLOR, T.N., HASS, H. & KERP, H., 1994 – 400 million year old vesicular arbuscular mycorrhizae (VAM). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 91, 11841-11843.

STEIN, W., MANNOLINI, F., VAN ALLER HERNICK, L., LANDING, E. & BERRY, C., 2007 – Giant cladoxylepsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, 446, 904-907.

STRULLU-DERRIEN, C. & STRULLU, D.G., 2007 – Mycorrhization of fossil and living plants. *C.R. Palevol.*, 6-7, 483-494

WELLMAN, C.H., OSTEROLOFF, H. & MOHLUDDIN, L., 2003 – Fragments of the earliest land plants. *Nature*, 425, 282-285.