

Paléobotanique et évolution du monde végétal : quelques problèmes d'actualité

Palaeobotany and evolution of the plants' world: Some current problems

Avant-propos

L'évolution du monde végétal, tout au moins ce que l'on peut en savoir par l'étude comparative de la flore actuelle, croisée avec celle des flores fossiles, constitue un domaine immense de la recherche dans le champ de ce qu'il est convenu aujourd'hui de qualifier de « biodiversité ». La systématique morphologique classique y participe tout autant que, désormais, la phylogénie moléculaire, ainsi que la physiologie ou la biogéographie végétale. Bien entendu, la paléontologie du monde végétal, ou paléobotanique, est évidemment impliquée au premier chef, et c'est à elle que ce fascicule thématique est principalement consacré. Dans ce vaste domaine, nous avons voulu centrer l'attention sur quelques aspects contemporains de la recherche, sans prétendre, bien entendu, à une impossible exhaustivité.

Le présent fascicule thématique a pour origine le séminaire international consacré à la paléobotanique et à l'évolution du monde végétal, qui s'est déroulé au Collège de France les 23, 24 et 25 mai 2007, en mettant l'accent sur quelques problèmes d'actualité.

La paléobotanique, plus peut-être que l'étude – beaucoup plus médiatisée – des seuls vertébrés fossiles, invite volontiers à élargir la réflexion des évolutionnistes vers des perspectives paléoécologiques très intégratives. Relations plantes/animaux, influence des facteurs climatiques et géographiques, évolutions locales et globales des écosystèmes dans le temps et dans l'espace [19] constituent les prolongements naturels des travaux des paléobotanistes. C'est ainsi que l'idée du séminaire de mai 2007 trouve ses origines lointaines dans une réflexion sur les besoins alimentaires d'organismes aussi spectaculaires que les dinosaures végétariens, sauropodes et ornithischiens, et l'organisation corréla-

Foreword

The evolution of the vegetal 'realm' and what can be known about it thanks to the comparative study of the present-day floras, confronted to fossil floras, forms an enormous domain of research within what is more and more currently known today as 'biodiversity'. Classical morphological systematics is as much involved as, now, molecular phylogeny, as well as plants' physiology and biogeography. Of course, palaeobotany is equally involved in the first place, and is the main focus of this thematic issue of *Palevol*. In this wide field, we put emphasis on some contemporary researches, without, of course, trying to cover everything.

This issue of *Palevol* reflects an international seminar held at the Collège de France (Paris, 23–25 May 2007), which focused on some selected aspects of palaeobotany, and where most papers published herein were presented and discussed.

Perhaps more than the study of fossil vertebrates, a much more popularized field, palaeobotany readily invites to widen evolutionary points of view towards highly integrated palaeoecological prospects. Plants/animals relationships, influence of climates and geography, local and global evolutions of ecosystems in time and space [19] form the natural extensions of palaeobotany. It is, indeed, why the May 2007 seminar found its early origin in questions about feeding resources of organisms as spectacular as the plant-eating dinosaurs and the related organization and evolution of the Mesozoic terrestrial ecosystems [15].

Some decades ago, possibly the most powerful synthesis that could be extracted from a general consideration of palaeobotanical data could deal with a rather fascinating view of 'progressionism' connected to the

tive des écosystèmes continentaux du Mésozoïque et leur évolution [15].

Il y a quelques décennies, la synthèse la plus puissante que l'on pouvait tirer d'une considération générale des données produites par la paléobotanique était sans doute l'image d'une « progression » assez fascinante concernant l'évolution de la reproduction dans le monde végétal.

En parcourant un cheminement un peu linéaire, on partait d'une condition présumée primitive, présente chez de nombreuses algues, où alternait une génération diploïde, le sporophyte, avec une génération haploïde, le gamétophyte. On voyait le système se modifier en « progressant » des bryophytes à génération gamétophytique dominante aux ptéridophytes essentiellement diploïdes, pour assister, chez les plantes dites supérieures, au triomphe final de la phase diploïde. On suivait là le fameux concept de « tendance évolutive » vers la protection de plus en plus poussée du gamète femelle et, partant, de l'oeuf. Selon les lignées, aussi bien actuelles que fossiles, on pouvait scander cette évolution générale, qui était aussi conquête des domaines continentaux terrestres, pour culminer enfin avec les plantes à fleur, où l'on retrouvait encore, triomphe de l'homologie, tous les éléments du gamétophyte femelle primitif dans les minuscules éléments concourant à la double fécondation et à la formation de la graine, retenus et alimentés par le sporophyte devenu « plante-mère ».

Ce beau « métarécit », comme diraient les philosophes postmodernes, avait logique et puissance, et sa perspective évolutionniste un peu linéaire et ascendante s'harmonisait parfaitement aux métarécits analogues qui étaient alors proposés concernant, par exemple, l'évolution et la « terrestrialisation » des arthropodes ou celle des vertébrés. On a même parallélisé « inventions » de l'ovule chez les plantes à graines et de l'oeuf amniotique chez les vertébrés.

Comme on le constatera dans les travaux ici présentés, certaines perspectives ont considérablement évolué. Divers groupes systématiques traditionnels ont volé en éclats, à partir des années 1970, du fait de la réforme phylogénétique. La botanique a été moins prompte que la systématique des vertébrés ou des insectes à adopter la méthode cladistique, mais ce changement s'y est accompli, là comme ailleurs, avec bien des renversements de perspectives [7]. Beaucoup des groupes systématiques, autrefois considérés comme valides, se sont révélés comme poly- ou, au moins, comme paraphylétiques, donc comme sans grande pertinence vis-à-vis de l'apparement phylogénétique réel entre les grands groupes naturels du monde végétal. Étrange-

evolution of the reproductive systems of plants. Following a rather linear pathway, one could start from a supposedly primitive condition, exemplified by numerous algae, where a regular balance among haploid (gametophyte) and diploid (sporophyte) generations is observed. One could follow the system changing up towards 'the progress', from the bryophytes with a gametophytic dominant generation to the essentially diploid and pteridophytes to check, among the so-called 'higher' plants, the final triumph of the diploid phase. This view was based on the famous concept of 'evolutionary trend' towards the more and more efficient protection of the female gamete and then the egg. Among the various lineages, this general story taking into account extant as well as fossil plants, which is also that of the conquest of land by plants, could be illustrated. This culminating culminated with the flowering plants, where one can still recognise – triumph of homology – all the elements of the 'primitive' female gametophyte reduced to minute elements involved in the double fertilization and seed formation retained and fed by the sporophyte become 'mother-plant'.

This handsome 'general story' or *metarécit*, as post-modern philosophers would call it, had power and logic for itself, and its somewhat linear and ascending flavour matched well similar stories that were simultaneously proposed, regarding, for instance, evolution and 'conquest of land' by arthropods and vertebrates. The evolutionary 'inventions' of the vegetal ovule and of the amniotic egg within the vertebrate were even parallelized!

As obvious from the researches presented herein, some prospects have considerably evolved. Some traditional systematic groups have vanished since the 1970s because of the phylogenetic reform in systematics. Botany has been slower than vertebrates or arthropods systematics to embrace the cladistic method, but this change ultimately took place there, as elsewhere, with many consequences [7]. Many former systematic groups deemed to be valid were demonstrated as poly- or at least paraphyletic, and accordingly valueless to express the phylogenetic interrelationships among plants reliably. Strangely, some groupings, often very old ones, have resisted well the phylogenetic tests, testifying to the soundness of their bases [9].

Beyond phylogeny [20] and characterization of palaeoenvironments [14] by revisiting the paleoecological significance of anatomy and the growth process of secondary wood [2,13] and taphonomic conditions [1,5], some other great problems are studied here. Thanks to the numerous new field data of the recent years, the

ment, certains regroupements, ou certaines divisions, ont au contraire résisté à l'analyse phylogénétique, témoignages éloquentes de la pertinence d'analyses systématiques parfois fort anciennes [9].

Mais, au-delà de la phylogénie [20] et de la caractérisation des conditions paléoenvironnementales [14] en revisitant, notamment, la signification paléoécologique de l'anatomie et des modalités de croissance du bois [2,13] et taphonomiques [1,5], on a abordé ici l'étude de quelques grands problèmes. Grâce à de nombreuses nouvelles découvertes de terrain intervenues aux cours des deux dernières décennies, et à l'appropriation de nouvelles méthodes et techniques telles la biogéochimie et la chimio-taxonomie [12,21], de nouveaux questionnements et de nouvelles approches conceptuelles [6,22] ont été appliqués à l'étude des plantes fossiles.

Parmi ces grandes questions abordées ici, certaines retiennent spécialement l'attention du grand public, car elles touchent aux problèmes des origines. Origine et modalités de la « conquête » des milieux continentaux par les premières plantes terrestres, ce qui nous amène très « profond » (Silurien, Ordovicien, . . . voire même – maintenant – Cambrien ! [16]) dans le Paléozoïque. Origine ensuite, dès le Dévonien, des flores spécialisées et diversifiées s'installant dans des milieux variés, des rases tourbières de Rhynie aux premières véritables forêts : de très récentes découvertes permettent maintenant de comprendre les stratégies adaptatives à l'origine des formes arborescentes [3,11]. Au Carbonifère, on découvre en ce moment, grâce à de nouvelles approches techniques d'une grande finesse, que dans de véritables arbres, des associations de champignons microscopiques intracellulaires existaient déjà, contribuant activement aux processus de décomposition [8] et signant la coévolution de rameaux phylétiques variés au sein d'écosystèmes végétaux complexes [17]. Autre problème d'origine, cette fois beaucoup plus récent, celui des angiospermes ou plantes à fleur [18] au cours du Secondaire, une question en voie de renouvellement rapide. Autres points de vue et problèmes : les rapports entre géographie, couvert végétal, évolution de l'atmosphère terrestre et climats [4,10]. Nous sommes désormais habitués, en ces temps où le *global change* est à la mode, au point d'interpeller les politiques, à penser « effet de serre », puits à CO₂, déforestation, changements climatiques rapides, etc. Les perspectives à long terme offertes par l'approche paléobotanique sur tous ces problèmes maintenant d'actualité sont aussi fascinantes que fondamentales.

Sans pouvoir évoquer ici tous les thèmes traités, on aimerait faire remarquer, pour conclure, que sur les quelque 6,5 milliards d'hommes qui peuplent cette pla-

appropriation de new methods and techniques such as biogeochemistry and chemio-taxonomy [12,21], new topics and conceptual approaches [6,22] are now used for the study of fossil plants.

Among the questions dealt with here, some are of a wide appeal, because they deal with general issues about origins. Origin and modalities of the 'conquest' of continental domains by the first terrestrial plants, which brings back 'very deep' into the Early Silurian, the Ordovician . . . and maybe even – now – the Cambrian [16], in the Palaeozoic. Then, origin, as soon as the Devonian, of diversified and specialized floras spreading into various environments from the low plants of the Rhynie cherts to the first true land forests: new discoveries allow us to understand better the adaptative strategies leading to the origin of arborescent forms [3,11]. During the Early Carboniferous, current researches due to new accurate technical approaches allowed one to discover that some trees contained intracellular microfungus assemblages acting in the decay process of wood and bark tissues [8], attesting to co-evolutionary relationships between various phyletic lineages within already very complex vegetal ecosystems [17] where tall trees are associated with tropical creeping plants. More recent problems of origins, as that of the flowering plants or Angiosperms during the Mesozoic [18], deserve renewed attention. Other points of view and problems are the relationships between geography, vegetation, evolution of the atmosphere, and climates [4,10]. We are accustomed now to the fact that 'global change issues' are fashionable to the point of becoming a daunting political issue, to worldwide discussions on 'greenhouse effects', CO₂ wells, deforestation, fast climate changes, etc. The long-term views offered on all those now fashionable issues by careful palaeobotanical approaches are fascinating and of fundamental value.

Without dealing here with all the issues addressed herein, we would like to emphasize, as a conclusion, that the 6.5 billions human beings or so currently alive on this planet have been able, so far, to produce at best a mere population of roughly some hundreds people as a world community of professional palaeobotanists. This community has the formidable task to reconstruct the complete history over geological times of the terrestrial floras, which control, after all, directly or indirectly, the immediate survival of all animal – and human – life on this planet. This tells a tale on the real investment of mankind in fundamental research, if one takes aside all the pressing medical, pharmacological, and general healthcare issues of biology. We wish that the current awareness of political leaders on environment and biodi-

nète, l'humanité n'a été capable, jusqu'à présent, que de différencier une population de quelques centaines de paléobotanistes actuellement vivants, qui, au plan mondial, ont en charge de reconstituer la totalité de l'histoire de la flore terrestre, flore dont dépend, directement ou indirectement, la totalité de la vie du monde animal et humain ! Cela en dit long sur l'investissement réel en recherche fondamentale dont sont capables nos sociétés, hors problèmes urgents de santé publique. Souhaitons que la prise de conscience récente des décideurs politiques sur les enjeux de la biodiversité et de l'environnement favorise enfin la formation et le recrutement de nombreux jeunes naturalistes, en paléobotanique comme dans les autres domaines de la biodiversité présente et passée. La vie est un tout ; jusqu'à plus ample informé, cette planète est unique, notre avenir est dans un investissement massif dans tous les domaines de la connaissance scientifique : les connaissances « naturalistes » y conservent, plus que jamais, leur pertinence.

Nous sommes redevables, pour la réalisation de ce fascicule thématique, à la mobilisation, autour de Jean Broutin, de son équipe « Paléodiversité, systématique et évolution des Embryophytes » (UMR 5143), mais aussi à celle de toute la communauté nationale de spécialistes, à travers l'Organisation francophone de paléobotanique. Le caractère international de ce fascicule thématique est assuré par l'investissement de nos collègues britanniques au travers du Palaeobotany Specialist Group de la Linnean Society. De même, nos collègues belges ont bien voulu répondre également à l'appel, ainsi que d'éminents collègues venus d'Allemagne, d'Espagne, de Hollande, des États-Unis d'Amérique et de nombreux autres pays.

Nous remercions tous ces collègues, spécialistes reconnus, pour leur participation, et en particulier les membres du comité d'organisation réuni autour de Jean Broutin. Sans leur investissement enthousiaste, il nous aurait été impossible d'organiser seuls cette publication.

Nous dédions ce fascicule thématique de *Palevol* à la mémoire du Dr Martine Berthelin, tragiquement décédée à 32 ans, en août 2007. Celle-ci a joué un rôle capital dans la conception et l'organisation du séminaire de mai 2007 et elle s'investissait encore, lors de sa disparition, dans la préparation pratique de ce numéro.

versity issues will foster, at last, the formation and hiring of numerous young naturalists, in palaeobotany as well as in other neglected fields of biodiversity, present and passed. Life forms an overall self; as far as is known, this planet is unique, our future lies in a massive investment in all the domains of scientific endeavours: 'natural history' knowledge maintains its values there, more than ever.

We want to acknowledge, for the realisation of this thematic issue of *Palevol*, the investment of Professor Jean Broutin's research team 'Paleodiversity, Systematics and Evolution of the Embryophytes' (UMR 5143), and also of the French community of palaeobotanists through its 'Organisation francophone de paléobotanique'. The international aspect of this issue is enhanced by the involvement of our British colleagues of the palaeobotany specialists' group of the Linnean Society. Similarly, we thank our colleagues from Belgium, Germany, Spain, the Netherlands, the United States of America, and from several other countries, for their support.

This issue of *Palevol* is dedicated to the memory of Dr Martine Berthelin, Ph D, who tragically passed away at age 32, in August 2007. Martine played a leading role in the organization of the May 2007 seminar as Professor Broutin's executive secretary and was similarly involved last summer in the preparation of this issue.

Jean Broutin^a

Armand de Ricqlès^{b,*}

^a *Université Pierre-et-Marie-Curie, Laboratoire de paléobotanique et paléoécologie, UMR 5143 Équipe « Paléodiversité, systématique et évolution des embryophytes », Muséum national d'histoire naturelle, CP 48, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France*

^b *UMR 7179 MNHN/CNRS/P6/Collège de France, Équipe « Ostéohistologie comparée », Case 7077, 2, place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France*

* Corresponding author.

E-mail addresses:

Jean.Broutin@snv.jussieu.fr (J. Broutin),

ricqlès@ccr.jussieu.fr (A. de Ricqlès)

Références

- [1] G. Barale, M. Ouaja, Dorra Srarfi, A new fossil plants locality from the Callovian of Beni Barka, Tataouine area, southeastern Tunisia: palaeobotany and taphonomy, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [2] A. Boura, D. De Franceschi, Is porous wood structure exclusive of deciduous trees ? *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [3] A.-L. Decombeix, B. Meyer-Berthaud, J. Galtier, A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [4] C. Diéguez, R. De la Horra, J. López-Gómez, M.I. Benito, J. Barrenechea, A. Arche, Late Permian plant remains in the SE Iberian Ranges, Spain: Biodiversity and palaeovegetational significance, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [5] C. Diéguez, J.P. Rodríguez-López, N. Meléndez, Marchantiopsid colonization mats from the Aptian of Escucha formation (Oliete sub-basin, Iberian ranges, eastern Spain), *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [6] D.K. Ferguson, R. Zetter, K.N. Paudyal, The need for the SEM in palaeopalynology, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [7] P. Kenrick, P.R. Crane, The Origin and Early Diversification of Land Plants. A cladistic study. Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology, Smithsonian Institution Press, 441 p., 1997.
- [8] M. Krings, N. Dotzler, T.N. Taylor, J. Galtier, A microfungual assemblage in *Lepidodendron* from the Upper Visean (Carboniferous) of central France, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [9] H. Le Guyader, in: P. Deleporte, G. Lecointre (Eds.), Les classifications pré-évolutionnistes et la classification phylogénétique, 24, Philosophie de la systématique, Biosystema, 2005, pp. 23–31.
- [10] C. Martín-Closas, D. Martínez-Roig, Plant taphonomy and palaeoecology of Stephanian limnic wetlands in the eastern Pyrenees (Catalonia, Spain), *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [11] B. Meyer-Berthaud, A.-L. Decombeix, A tree without leaves, *Nature* 446 (2007) 861–862.
- [12] T.T. Nguyen Tu, C. Egasse, B. Zeller, S. Derenne, Chemotaxonomical investigations of fossil and extant beeches. – I. Leaf lipids from the extant *Fagus sylvatica* L, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [13] M. Pailleret, N. Saedlou, C. Palacios, M. Zbinden, P. Lebaron, F. Gaill, C. Privé-Gill, Identification of natural sunken wood samples, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [14] D. Peyrot, J.P. Rodríguez-López, L. Lassalletta, N. Meléndez, E. Barrón, Contributions to the palaeoenvironmental knowledge of the Escucha Formation in the Lower Cretaceous Oliete Sub-basin, Teruel, Spain, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [15] A. de Ricqlès, *Annuaire du Collège de France 2003–2004*, vol. 104, 2005, pp. 515–548.
- [16] P.K. Strother, G.D. Wood, W.A. Taylor, J.H. Beck, Middle Cambrian cryptospores and the origin of land plants, *Mem. Assoc. Australasian Palaeontol.* (29) (2004) 99–113.
- [17] C. Strullu-Derrien, D.-G. Strullu, Mycorrhization of fossil and living plants, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [18] G. Sun, Q. Ji, D.L. Dilcher, S. Zheng, K.C. Nixon, X. Wang, Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family, *Science* 296 (2002) 899–904.
- [19] R.H. Wagner, J.B. Diez, Verdeña (Spain): Life and death of a Carboniferous forest community, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [20] D.M. Williams, Diatom phylogeny: Fossils, molecules and the extinction of evidence, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [21] F. Zanetti, T.T. Nguyen Tu, A. Bertini, C. Egasse, S. Derenne, J. Broutin, Chemotaxonomical investigations of fossil and extant beeches – II. Leaf lipids of Pliocene *Fagus* from the Upper Valdarno Basin, central Italy, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).
- [22] R. Zaragüeta-Bagils, Estelle Bourdon, Three-item analysis: hierarchical representation and treatment of missing and inapplicable data, *C. R. Palevol* 6 (6–7) (2007).