

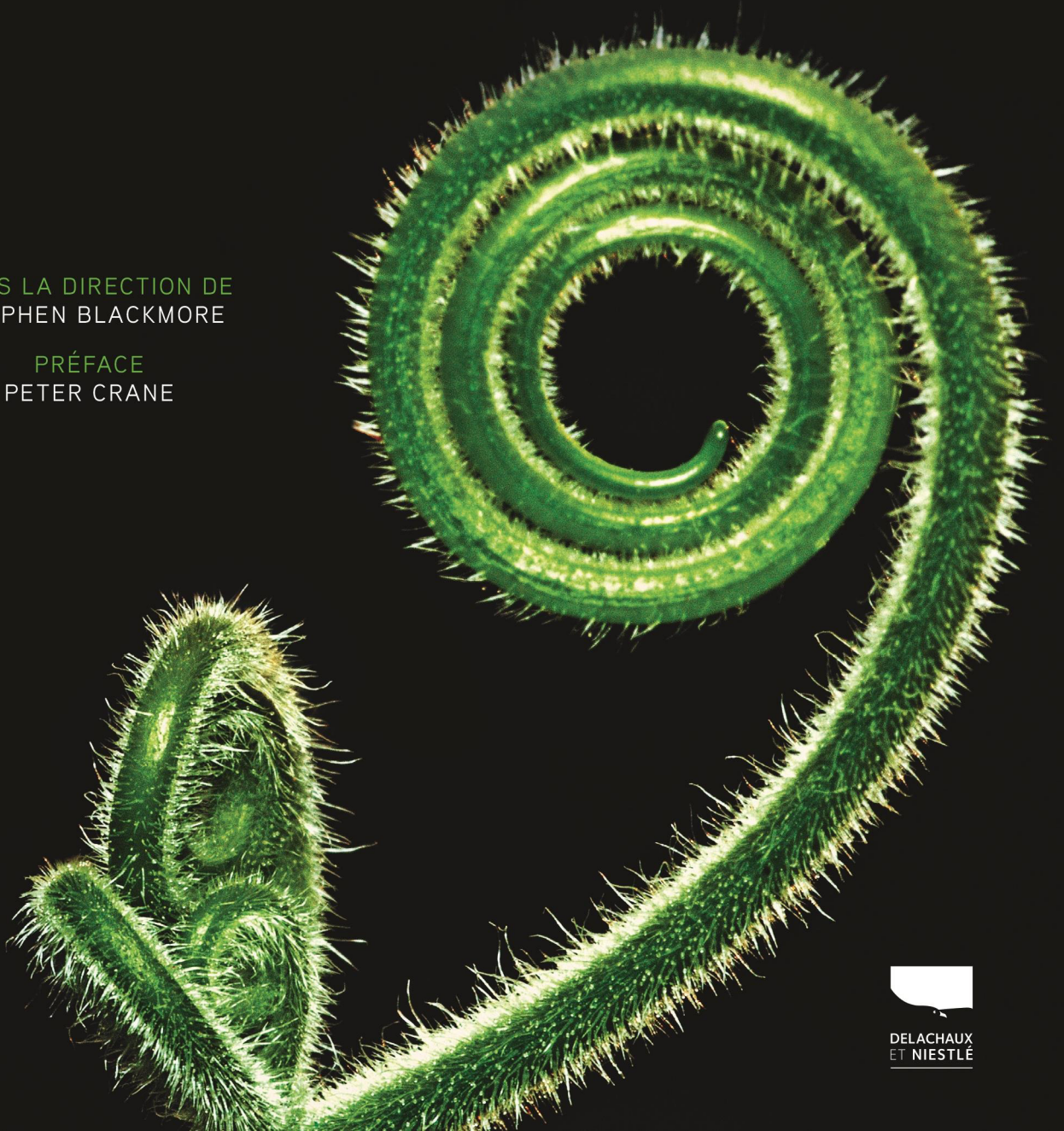


# Comprendre les plantes et les arbres

FORMES DIVERSITÉ STRATÉGIES DE SURVIE

SOUS LA DIRECTION DE  
STEPHEN BLACKMORE

PRÉFACE  
PETER CRANE



Comprendre  
les plantes  
et les arbres



# Comprendre les plantes et les arbres

FORMES DIVERSITÉ STRATÉGIES DE SURVIE

SOUS LA DIRECTION DE  
STEPHEN BLACKMORE

PRÉFACE  
PETER CRANE

  
delachaux  
et niestlé

### Édition originale

Titre original : *How plants work. Form, diversity, Survival*  
© Quarto Publishing plc, 2018

### Édition française

© Delachaux et Niestlé SA, Paris, 2019  
Dépôt légal : octobre 2019  
ISBN : 978-2-603-02646-5

Traduction : B. Porlier, V. Garnaud, O. Koenig, D. Richard,  
Édition et mise en pages : Bruno Porlier  
Relecture : Nathalie Porlier  
Couverture : Nord Compo, Villeneuve d'Ascq  
Impression : GPS Group, Ljubljana, Slovénie

Copyright couverture :

© 1<sup>re</sup> de couverture : Adisak Mitprayoon/n°919515068/E+/Thailand

© 4<sup>e</sup> de couverture : lamnee/n°896436260/iStock/Getty Images Plus/Thailand

Cet ouvrage ne peut être reproduit, même partiellement et sous quelque forme que ce soit (photocopie, décalque, microfilm, duplicateur ou tout autre procédé analogique ou numérique), sans une autorisation écrite de l'éditeur.

Tous droits d'adaptation, de reproduction et de traduction réservés pour tous pays.

## CHARTRE Delachaux et Niestlé

- 1 L'éditeur nature de référence depuis 1885.
  - 2 Le fonds éditorial le plus complet en langue française avec plus de 400 ouvrages consacrés à la nature et à l'environnement.
  - 3 Des auteurs scientifiques et naturalistes reconnus.
  - 4 Les meilleurs illustrateurs naturalistes, pour la précision et le réalisme.
  - 5 Des ouvrages spécifiquement adaptés à l'utilisation sur le terrain.
  - 6 Des contenus actualisés régulièrement pour relayer les avancées scientifiques les plus récentes.
  - 7 Une démarche éco-responsable pour la conception et la fabrication de nos ouvrages.
  - 8 Une approche pédagogique qui sensibilise les plus jeunes à l'écologie.
  - 9 Une réflexion qui éclaire les grands débats sur l'environnement (biodiversité, changement climatique, écosystèmes).
  - 10 Une implication aux côtés de tous ceux qui œuvrent en faveur de la protection de l'environnement et de la conservation de la biodiversité.
- Retrouvez-nous sur [www.delachauxetniestle.com](http://www.delachauxetniestle.com) et sur Facebook

## Les contributeurs

Préface, chapitre 8 et consultant éditorial

**Stephen Blackmore**, docteur de recherche, commandeur de l'ordre de l'Empire britannique, détenteur de la médaille Victoria de l'honneur, membre de la Société royale d'Édimbourg.

*Botaniste de la Reine et Membre honoraire,*

*Jardin botanique royal d'Édimbourg, Royaume-Uni.*

Stephen Blackmore a obtenu son doctorat à l'université de Reading, au Royaume-Uni. Il a travaillé ensuite sur l'atoll d'Aldabra, dans l'océan Indien, avant d'être nommé maître de conférences en biologie et directeur des jardins botaniques et Herbarium nationaux du Malawi. En 1980, il fut nommé à la tête du laboratoire de palynologie du muséum d'histoire naturelle de Londres, avant de devenir le quinzième conservateur royal, de 1999 à 2013, du jardin botanique royal d'Édimbourg, et d'être nommé en 2010 botaniste de Sa Majesté en Écosse.

Chapitre 1

**Andrew Drinnan**, docteur de recherche

*École des Biosciences, Université de Melbourne,*

*Australie.*

Andrew Drinnan est un botaniste australien. Il a obtenu son master en sciences et son doctorat à l'École de Botanique de l'université de Melbourne. Après plusieurs années passées au Field Museum de Chicago, il est revenu à l'université de Melbourne en 1990, où il est aujourd'hui maître de conférences à l'École des Biosciences. Ses recherches portent sur la paléobotanique et le registre fossile végétal, notamment en Australie et en Antarctique, et sur la structure et le développement des plantes actuelles. Il enseigne les sciences végétales en premier cycle et licence universitaires.

Chapitre 2

**Taryn Bauerle**, docteur de recherche

*École de science végétale intégrative, université Cornell,*

*États-Unis d'Amérique.*

Taryn Bauerle a obtenu son doctorat à l'université de l'État de Pennsylvanie, et elle est actuellement maître de conférences à l'université Cornell, membre enseignant au Atkinson Center for a Sustainable Future, au sein de cette même université, et professeure à la Technische Universität de Munich. Ses travaux portent sur les modifications dans la gestion de l'eau qu'entraînent

les changements climatiques au sein de l'organisme des végétaux, avec un intérêt particulier pour les racines et les réactions de la rhizosphère au stress hydrique.

Chapitre 3

**Jarmila Pittermann**, docteur de recherche

*Département d'Écologie et de Biologie de l'Évolution, université de Californie, États-Unis d'Amérique.*

Jarmila Pittermann a obtenu son doctorat à l'université de l'Utah. Elle est actuellement maître de conférences à l'université de Californie, à Santa Cruz. Ses recherches se concentrent sur la gestion de l'eau par les plantes, sur l'écophysiologie ainsi que sur la structure et la fonction des tissus vasculaires végétaux, étudiés à travers les prismes de l'écologie, de l'évolution et du changement climatique.

Chapitres 4, 6 et 7

**Timothy Walker**, maître universitaire ès lettres,

Master of Horticulture, titulaire d'un diplôme d'études supérieures en apprentissage et en enseignement de niveau supérieur, membre de la Higher Education Academy, membre de la Société linnéenne.

*Sommerville College, université d'Oxford, Royaume-Uni.*

Timothy Walker a étudié la botanique à l'université d'Oxford, puis a travaillé dans divers jardins botaniques durant 34 années, dont 26 passées en tant que directeur du jardin botanique d'Oxford. Il est aujourd'hui conférencier et professeur à l'université d'Oxford, avec un intérêt particulier pour la conservation des végétaux, leur évolution et la pollinisation, et pour les euphorbes.

Chapitre 5

**Frederick B. Essig**, docteur de recherche

*professeur émérite associé, université de Floride Sud,*

*États-Unis d'Amérique.*

Frederick B. Essig a obtenu une licence en botanique à l'université de Californie de Riverside, puis son doctorat à l'université Cornell. Il a étudié la systématique des palmiers, des clématites et des mousses. Il a été directeur des jardins botaniques de l'université de Floride Sud, à Tampa, et membre de cette même université jusqu'à sa retraite en 2010. Il conserve un profond intérêt dans la recherche dans la taxonomie des mousses de Floride, et intervient régulièrement sur Internet sur de nombreux aspects de la botanique et des fleurs sauvages sur [botanyprofessor.blogspot.com](http://botanyprofessor.blogspot.com).

# Sommaire

Avant-propos  
de Peter Crane, Royal Society

9

Préface de l'éditeur :  
le monde végétal

10

La morphologie  
des plantes :  
une introduction

12

Les racines

54



Les tiges et les troncs

92

Les feuilles

134



La reproduction  
des plantes

178



Les cônes et les fleurs

220



La graine et le fruit

272



Des hommes  
et des plantes

314

Glossaire

356

Bibliographie

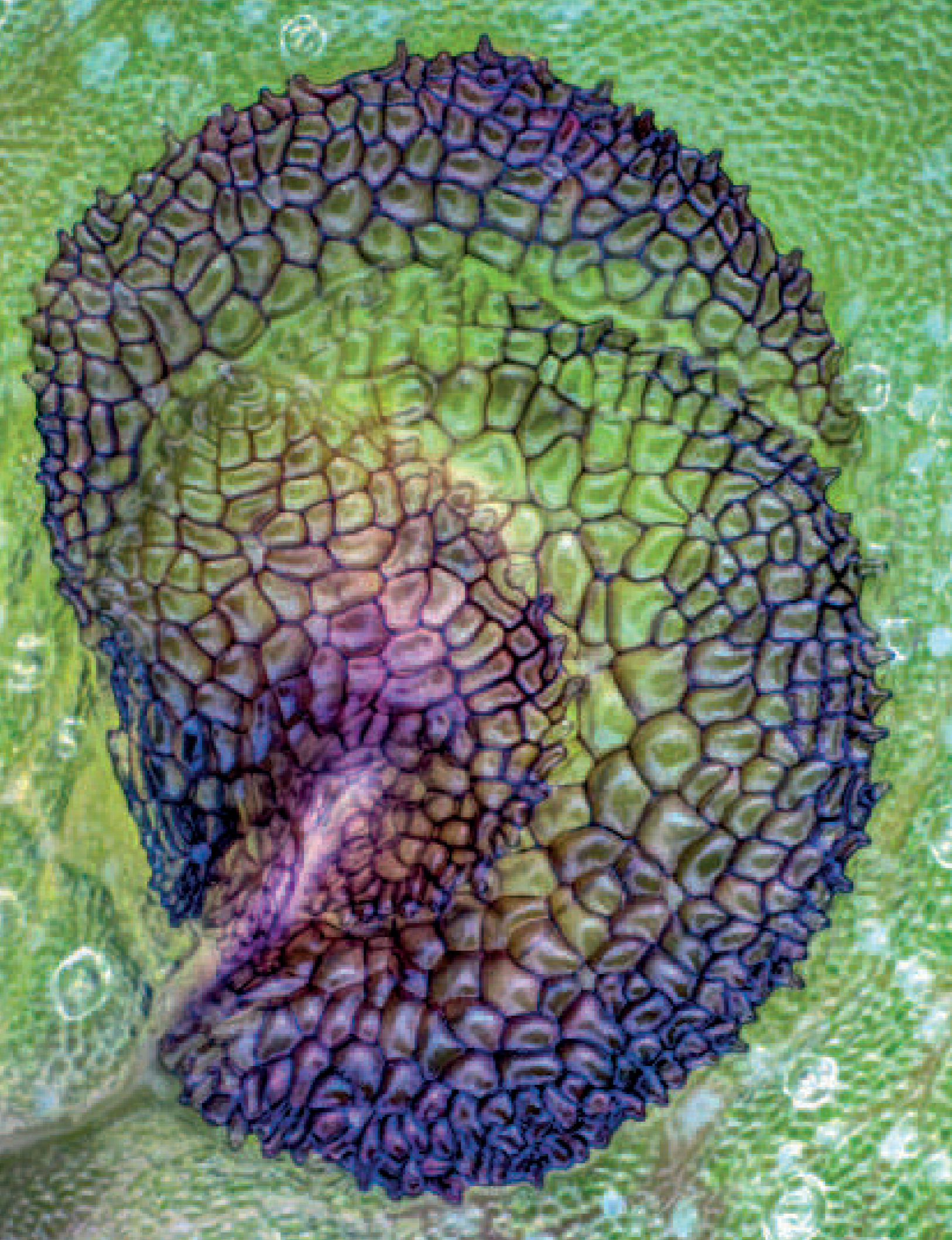
358

Index

360

Crédits photographiques  
et Remerciement

368



# Avant-propos

**Peter Crane, de la Royal Society**

Les plantes sont les fondations mêmes de l'existence humaine. Elles sont nos indispensables compagnons sur cette planète singulière, perdue dans l'immensité de l'espace. Notre espèce a en effet évolué dans des paysages changeants de forêts et de prairies, et notre corps a été modelé par des millions d'années d'interactions avec les plantes. De nos jours, ces dernières restent la source par excellence de toute l'énergie chimique dont dépendent nos existences quotidiennes. Ne vous y trompez pas : le présent et le futur de toute l'humanité sont liés à la perpétuation du miracle de la photosynthèse, qui fournit de la nourriture à chacun de nous !

Il nous est pourtant facile d'oublier l'importance de ces végétaux, dépourvus de voix pour s'exprimer. Notre vie moderne nous coupe de ces connexions directes entre l'homme et les plantes, qui ont jadis modelé nos existences.

Nos modes de vie spécialisés, artificialisés, les ont reléguées à l'arrière-plan. Et quand on sait que plus de la moitié de la population humaine vit aujourd'hui dans les villes, on se dit que cette mise à distance ne semble pas près de toucher à sa fin.

En nous montrant comment les plantes vivent, croissent et se reproduisent, ce livre fascinant et richement illustré nous ouvre à nouveau les portes du monde végétal et de sa complexité. C'est un portrait intime qui nous permet d'approfondir notre compréhension de l'ordinaire et de l'exotique. Ce faisant, il dévoile la beauté des plantes d'une façon nouvelle. Leur diversité est mise en valeur à travers de passionnants exemples et d'enrichissantes réflexions. Et pour emprunter une expression à Darwin, il y a de la grandeur dans cette vision des plantes. Je suis certain que vous y prendrez plaisir.

⌚ Même les plus petites plantes paraissent remarquables observées à fort grossissement. La forme la plus répandue de l'hépatique des fontaines (*Marchantia polymorpha* ssp. *ruderalis*), présente dans les habitats artificialisés ou perturbés par l'homme, arbore des écailles colorées qui protègent ses extrémités végétatives.

⌚ En poussant, les fougères se déploient en une forme caractéristique, appelée « crosse » à cause de sa ressemblance avec la forme ornant les bâtons du même nom qui sont l'attribut des évêques. Les petites écailles qui recouvrent leur surface fournissent une protection aux frondes en croissance.



# Préface de l'éditeur : le monde végétal

Autour de nous, dans le tumulte de nos vies pressées, un miracle se produit quotidiennement : les plantes effectuent leur magie silencieuse et discrète, capturant l'énergie du Soleil et alimentant la vie sur Terre. À les observer, au premier abord, elles semblent pourtant bien peu actives ; à peine se balancent-elles doucement dans la brise ! Mais si l'on y regarde de plus près, comme nous allons le faire dans ce livre, on s'aperçoit vite que les plantes sont des dures à la tâche. Absorbant l'eau et les minéraux du sol et le dioxyde de carbone de l'air, elles travaillent à la création d'elles-mêmes, alimentant leur croissance grâce aux produits de la photosynthèse.



## La magie de la photosynthèse

Ce processus remarquable, qui produit des glucides et de l'oxygène, est apparu il y a des milliards d'années au sein des premières algues marines unicellulaires. Il a rendu les océans, puis l'atmosphère, riches en oxygène, plantant un décor pour l'évolution de millions d'espèces animales, la nôtre y compris. Les animaux et les plantes se trouvent face aux mêmes défis : le besoin de nourriture comme source d'énergie, celui d'un endroit sûr où vivre et se reproduire. En s'alimentant à

la source solaire, les plantes ont résolu le problème de l'énergie mais, au contraire des animaux, elles doivent faire face aux autres défis sans jamais pouvoir se rendre à un autre endroit que celui où elles ont planté leurs racines.

Il est clair que les plantes ont réussi, et ce grâce à nombre d'ingénieuses adaptations. Elles sont plus de 400 000 espèces dans le monde – et de nouvelles sont découvertes chaque année – et se sont répandues sur la Terre partout où l'eau est accessible à l'état liquide. Seuls les déserts les plus secs, les régions polaires gelées en permanence et les sommets des plus hautes montagnes sont dépourvus de végétation. La diversité des milieux végétaux, qui définissent et modèlent les paysages de la planète, est énorme : forêts pluviales, savanes, forêts boréales, toundras, mangroves, prairies alpines... Notre monde est plein de vie parce qu'il est vert.

Ce livre explore la manière dont les plantes se sont diversifiées depuis l'aube de la vie sur la terre ferme, et celle dont elles se sont adaptées pour survivre sous mille et une formes différentes. Il les examine depuis les espèces microscopiques et éphémères jusqu'au séquoia géant

(*Sequoiadendron giganteum*), le plus gros être vivant que la planète ait jamais porté, capable de vivre plusieurs millénaires. Débutant par l'histoire de l'évolution des végétaux, il détaille les plantes organe par organe afin de comprendre en quoi leur anatomie interne et externe constitue une réponse finement ajustée aux défis physiques et biologiques qu'elles rencontrent.

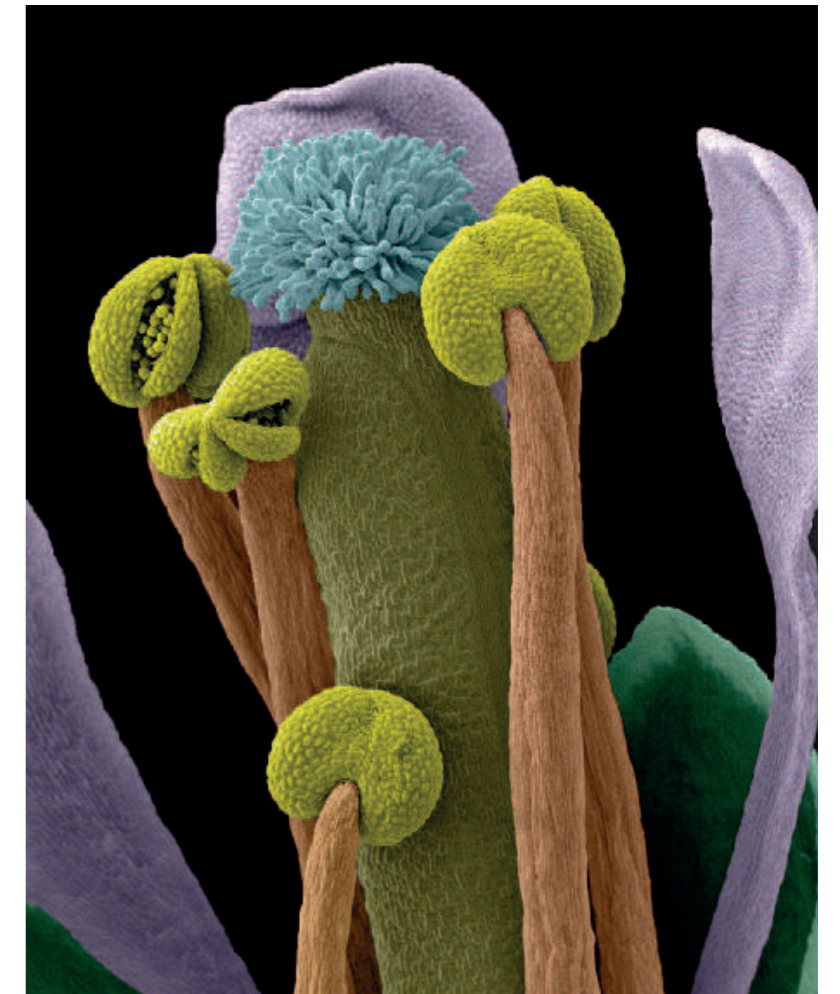
On va d'abord découvrir que les racines, allant bien au-delà des seuls rôles d'ancrage et d'absorption d'humidité, interagissent dynamiquement avec le milieu physique de la roche et du sol. À leur niveau, une foule de phénomènes biologiques se déroulent, certaines racines s'associant avec des champignons qui les aident à absorber les nutriments du sol, d'autres mettant à profit les capacités de bactéries à capter l'azote de l'air pour enrichir le sol dans lequel elles poussent. Les tiges et les branches, quant à elles, élèvent les plantes vers la lumière, leur architecture complexe visant souvent à accroître leur surface d'exposition. En leur sein, des cellules et des tissus spécialisés véhiculent l'eau jusqu'au sommet des arbres et font circuler les sucres de haut en bas, entre les feuilles et le système racinaire. La feuille est, en effet, l'unité fondamentale de production photosynthétique. Elle peut prendre de nombreuses formes. Certaines flottent à la surface de l'eau tandis que d'autres sont des pièges qui capturent et digèrent des insectes et autres petits animaux.

Les cycles vitaux et la reproduction des plantes seront ensuite abordés. Leur reproduction sexuée est plus variée que celle des animaux : chez certaines, les gamètes mâles nagent librement dans de minces films d'eau, chez d'autres, elles sont délivrées à l'ovule par des tubes polliniques. Les plantes se multiplient aussi végétativement, sans mécanisme sexué, de sorte qu'un individu peut à lui seul établir une nouvelle colonie. L'immense diversité des organes reproducteurs des végétaux – les cônes et les fleurs – reflète celle de l'histoire évolutive et des modes de reproduction sexuée. Le vent, l'eau et les animaux – insectes, oiseaux, mammifères – servent comme agents pollinisateurs. La diversité des graines et des fruits est le résultat d'adaptations pour assurer la dissémination, et de diverses autres interactions avec les animaux.

On terminera en constatant combien nous, humains, sommes dépendants des plantes dans notre vie quotidienne. Leur domestication, avec l'apparition de l'agriculture, a marqué la naissance de nos civilisations. Mais sur notre planète aujourd'hui surpeuplée, nombre d'entre elles sont désormais en danger d'extinction.

Les contributeurs de ce livre espèrent susciter chez ses lecteurs le regain d'intérêt et d'attention aux relations qu'ils entretiennent avec les plantes. Elles sont les garantes de notre survie et nous devons les considérer et les chérir en tant que telles. Ce livre est aussi une célébration de la beauté et de la riche complexité de la vie végétale. Dans les jardins et dans les arts, les plantes sont nos inspiratrices, nous aimons en installer dans nos maisons et un bouquet de fleurs peut-être le plus chaleureux des présents. Alors posons-nous un instant, prenons une profonde inspiration en nous souvenant d'où provient l'oxygène qu'elle contient, et tournons les pages.

☑ Fleur d'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), utilisée comme modèle dans les études de biologie du développement et première plante dont le génome ait été séquencé. Des couleurs artificielles permettent de différencier les pétales (violet), les étamines (anthères jaune-vert et filaments bruns), le stigmate (bleu) et l'ovaire (vert olive).





# La morphologie des plantes : une introduction

Les plantes sont des éléments tellement familiers de nos paysages que nous n'en faisons, le plus souvent, aucun cas. Certes, nous savons leur importance en tant que sources de nourriture, de matériaux et de molécules pharmaceutiques, mais bien peu ont conscience du rôle fondamental qu'elles jouent dans le maintien de la vie sur Terre. Par le truchement de la photosynthèse, elles captent l'énergie du soleil et l'utilisent pour convertir le dioxyde de carbone et l'eau en molécules organiques. Lorsque les plantes sont consommées par d'autres êtres vivants, ces derniers incorporent ce carbone et cette énergie à leur propre organisme. Et le rôle des plantes ne s'arrête pas là : c'est aussi par leurs racines, fermement ancrées dans le sol, que passent virtuellement tous les minéraux qui pénètrent dans la biosphère. Par ce contact intime avec la lumière solaire, l'air et le sol, les plantes forment le lien entre le vivant et le non-vivant.

Les végétaux n'ont, toutefois, pas toujours fait partie de l'environnement terrestre. C'est en entreprenant de coloniser la terre ferme, il y a 400 millions d'années, que les plantes ont lentement changé la donne, permettant aux animaux, jusqu'alors aquatiques, de les suivre hors de l'eau. Cette conquête a conduit au développement des biotes complexes que nous connaissons aujourd'hui. Ce chapitre est une introduction au monde des plantes : ce qui les caractérise, leurs origines, leur structure et leurs différents types. Il plante le décor de l'étude plus approfondie qui occupera les chapitres suivants.



# C'est quoi, une plante ?

Les plantes sont des organismes pluricellulaires autotrophes qui se sont adaptés à la vie sur la terre ferme. Leurs cellules spécialisées sont organisées pour former des tissus et des organes. Elles sont couvertes d'un dépôt protecteur externe fait de cutine, et leurs organes reproducteurs présentent une couche externe de cellules végétatives pour protéger leurs cellules sexuelles. Une fois fécondé par reproduction sexuée, le gamète femelle se développe en embryon qui est maintenu sur la plante parente, où il continue d'être alimenté ; c'est ce qui vaut aux plantes terrestres leur nom scientifique : Embryophyta, ou Embryophytes.

⑦ Si des prêles grandes comme des arbres dominèrent jadis la flore terrestre, seules les espèces herbacées, comme cette prêle des champs (*Equisetum arvense*), sont présentes aujourd'hui.

⑧ Les *Conocephalum* comptent parmi les plus grosses des Hépatiques.



## Les Bryophytes

Les plantes les plus primitives sont les Hépatiques, les Anthocérotes et les mousses ; on les nomme de manière informelle les Bryophytes. Il s'agit de plantes dépourvues de tissus conducteurs d'eau, qui sont donc également décrites pour cette raison comme les plantes terrestres non vasculaires. Petites et poussant généralement au ras de leur substrat, ce qui leur permet

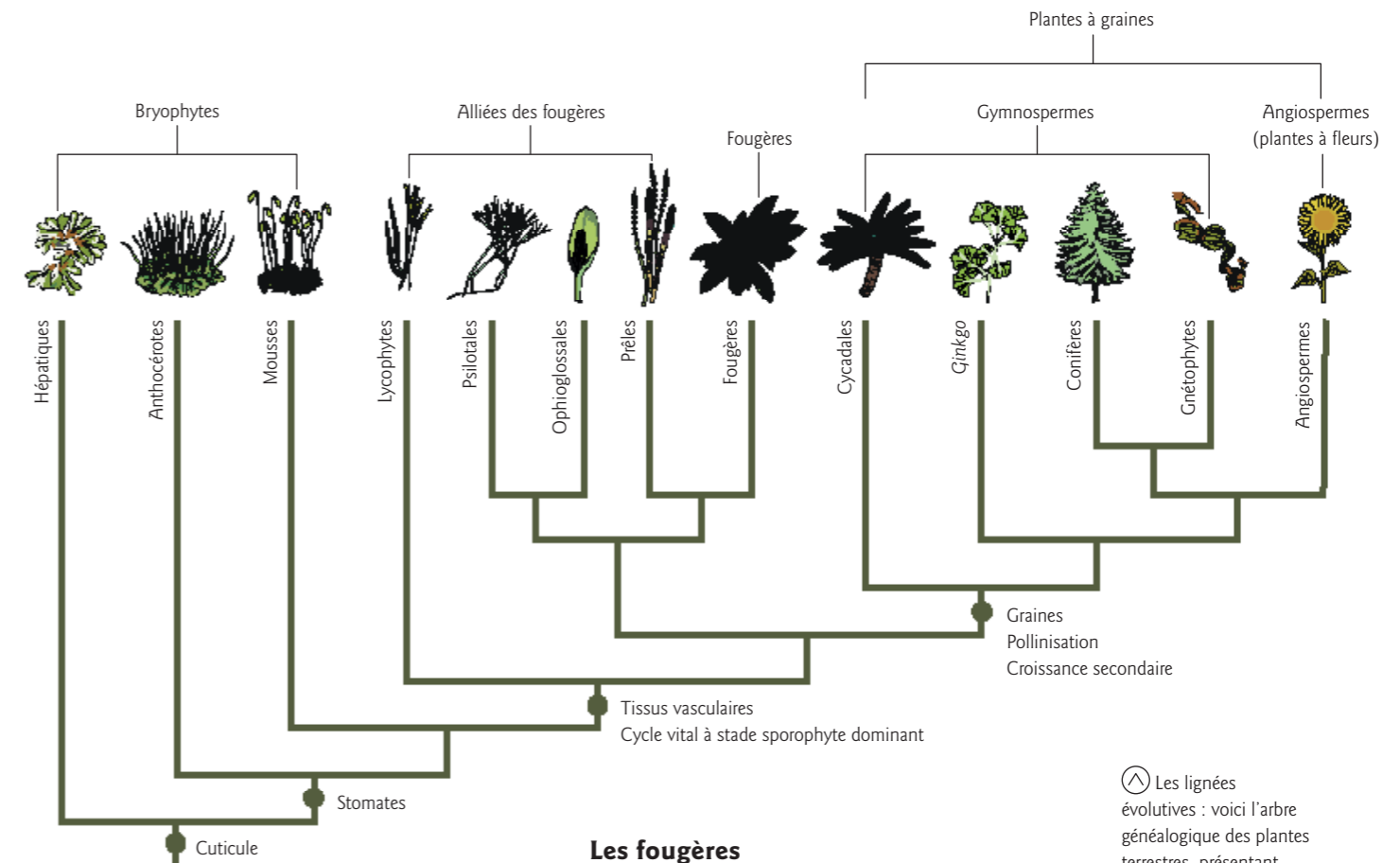


l'absorption directe de l'eau, on les trouve généralement dans les environnements humides. Les Bryophytes se reproduisent en dispersant de minuscules spores dans le milieu.

Certaines Hépatiques, comme celles des genres *Marchantia* et *Lunularia*, communes dans les jardins, forment de simples thalles aplatis ancrés dans le sol par un tapis de filaments appelés rhizoïdes ; d'autres Hépatiques sont petites et feuillues. Les Anthocérotes ressemblent superficiellement aux Hépatiques plates. Les mousses, en revanche, sont feuillues et, bien que de petite taille et dépourvues de tissus de soutien, certaines sont assez rigides : la plus grande espèce, *Dawsonia superba*, atteint 40 cm de haut dans les forêts d'eucalyptus du Sud-Est australien.

## Les plantes alliées des fougères

Un autre groupe de plantes qui dispersent librement leurs spores – mais qui disposent, quant à elles, de vaisseaux pour conduire l'eau dans leurs tissus et peuvent donc croître plus grandes et plus complexes – est désigné sous les termes d'« alliées des fougères ». On y trouve les Lycophytes, parmi lesquels figurent les lycopodes, les isoètes et les sélaginelles, dont l'existence à l'état fossile remonte à quelque 400 millions d'années,



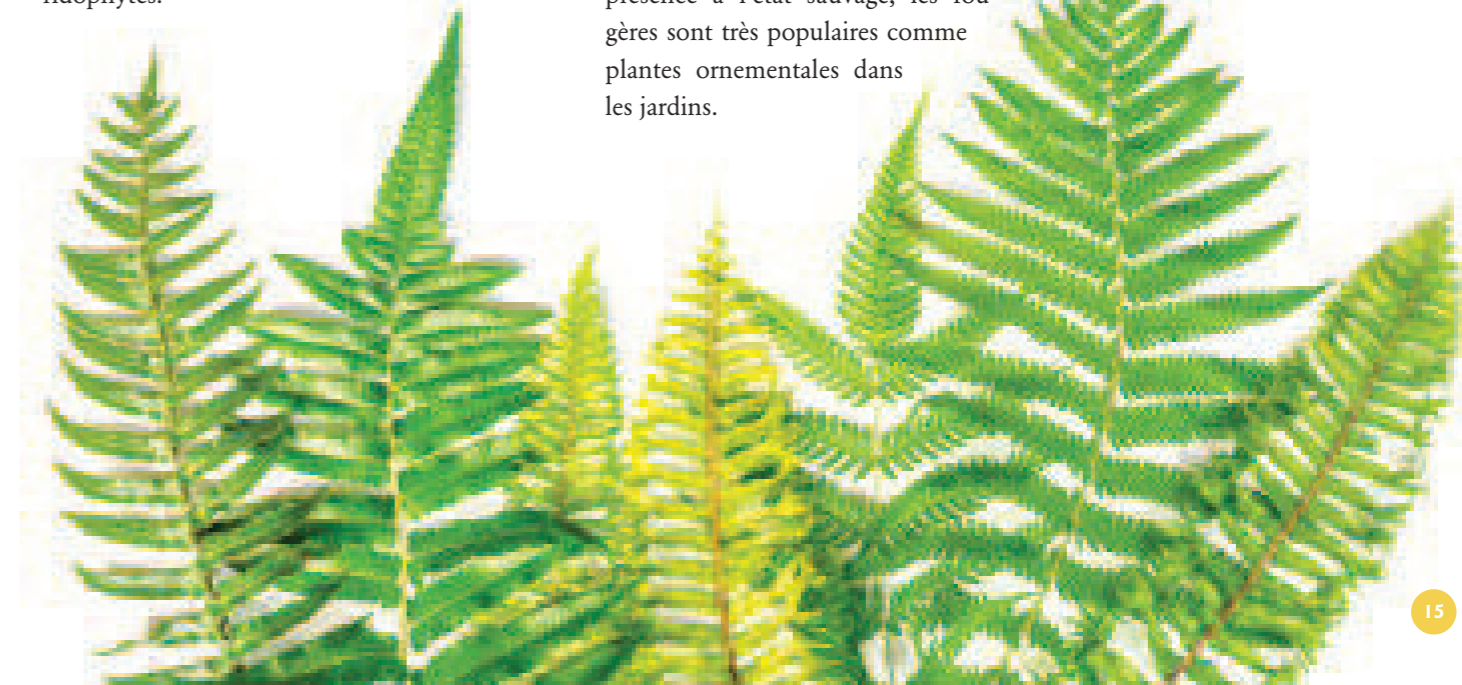
① Les lignées évolutives : voici l'arbre généalogique des plantes terrestres, présentant l'apparition des caractères importants

② Les fougères sont les plus répandues et les plus visibles des plantes à spores.

## Les fougères

ce qui en fait la plus ancienne lignée de plantes actuelles. Les Psilophytes (Psilotales et Ophioglossales) sont également de lignage ancien, quoiqu'ils ne tiennent qu'une place mineure dans la flore moderne. Autres alliées des fougères, les prêles (*Equisetum* spp.) se rencontrent fréquemment dans l'hémisphère Nord ; leurs fossiles remontent à près de 300 millions d'années. Toutes ces plantes, ainsi que les fougères vraies, sont appelées de façon informelle les Pteridophytes.

Les fougères vraies sont les plus diversifiées et les plus visuellement présentes des plantes productrices de spores. Largement réparties dans le monde, elles sont localement abondantes dans les forêts pluviales et les milieux humides et ombrés. Leur taille varie de celle des fougères arborescentes – pourvues de troncs pouvant atteindre 20 m de haut surmontés d'une massive couronne de frondes – à celles des petites formes dont les frondes ne dépassent pas quelques centimètres de long. Outre leur présence à l'état sauvage, les fougères sont très populaires comme plantes ornementales dans les jardins.



## Les Gymnospermes

Les plantes qui produisent des graines sont dites Spermatophytes et sont divisées en deux grands groupes : les Gymnospermes (ce qui signifie « graines nues »), et les Angiospermes, qui sont les plantes à fleurs. Les Gymnospermes comptent dans leurs rangs les Cycadales, le ginkgo (*Ginkgo biloba*), les Gnétophytes et les conifères.

Les Cycadales, qui comptent quelque 70 espèces réparties dans trois familles encore existantes, ressemblent à de petits palmiers mais sont les représentants vestigiaux d'un groupe

ayant connu son apogée au Mésozoïque – l'ère des dinosaures – il y a 252 à 266 millions d'années. Le genre *Ginkgo*, qui n'est représenté aujourd'hui que par une unique espèce vivante confinée à une petite région du sud-est de la Chine, est une autre relique : ses cousines tenaient également une place majeure dans la végétation du Mésozoïque. Avec son délicat feuillage ornemental, le ginkgo est prisé de longue date en horticulture. Les Gnétophytes, également apparues au Mésozoïque, comptent aujourd'hui trois genres : *Gnetum*, *Welwitschia* (avec une seule espèce) et *Ephedra*.

Les conifères, dont le nombre d'espèces actuelles atteint près de 630, sont les plus familières des plantes sans fleurs ; ils produisent leurs graines essentiellement dans des cônes ligneux. Les pins (*Pinus* spp.), les épicéas (*Picea* spp.), les sapins (*Abies* spp.) et les mélèzes (*Larix* spp.) dominent les vastes étendues des forêts boréales, et d'autres conifères sont représentés dans la plupart des types de végétation du monde, depuis les forêts pluviales jusqu'aux régions arides. Le séquoia géant (*Sequoiadendron giganteum*) de Californie est la plus haute de toutes les plantes connues, certains individus dépassant sans peine 100 m de haut. Le pin Bristlecone (*Pinus longaeva*), également californien mais présent aussi dans le Nevada et l'Utah, est la plante ayant la plus grande durée de vie : les comptages d'après le nombre de leurs anneaux de croissance ont montré que certains individus étaient âgés d'environ 5000 ans. Les conifères

constituent une importante ressource forestière, fournissant des bois tendres qui sont utilisés dans la construction, l'ameublement et dans l'industrie papetière.

## Les Angiospermes

Les plantes à fleurs, ou Angiospermes, constituent le groupe végétal le plus abondant et diversifié. Comptant plus de 250 000 espèces, on trouve dans ses rangs les représentants les plus marquants et dominants des flores du monde entier. Ceux-ci vont de toutes petites plantes herbacées jusqu'aux arbres les plus grands : un *Eucalyptus regnans* de Tasmanie, en Australie, atteint 99,80 m de haut – à peine moins que les séquoias géants. Avec une telle diversité, les Angiospermes sont parvenues à occuper la plupart des habitats dans le monde entier, y compris les herbiers marins, en eau salée. Leurs stratégies de reproduction reposent sur la pollinisation et sur la dispersion des graines par le vent, l'eau ainsi que les animaux, ces derniers étant mis à profit à travers divers modes d'interaction, notamment d'étonnants exemples de récompenses et de supercheries.

✓ Les pins (*Pinus* spp.) sont plantés extensivement pour fournir des bois tendres utilisés en construction, en menuiserie et dans la production de papier.



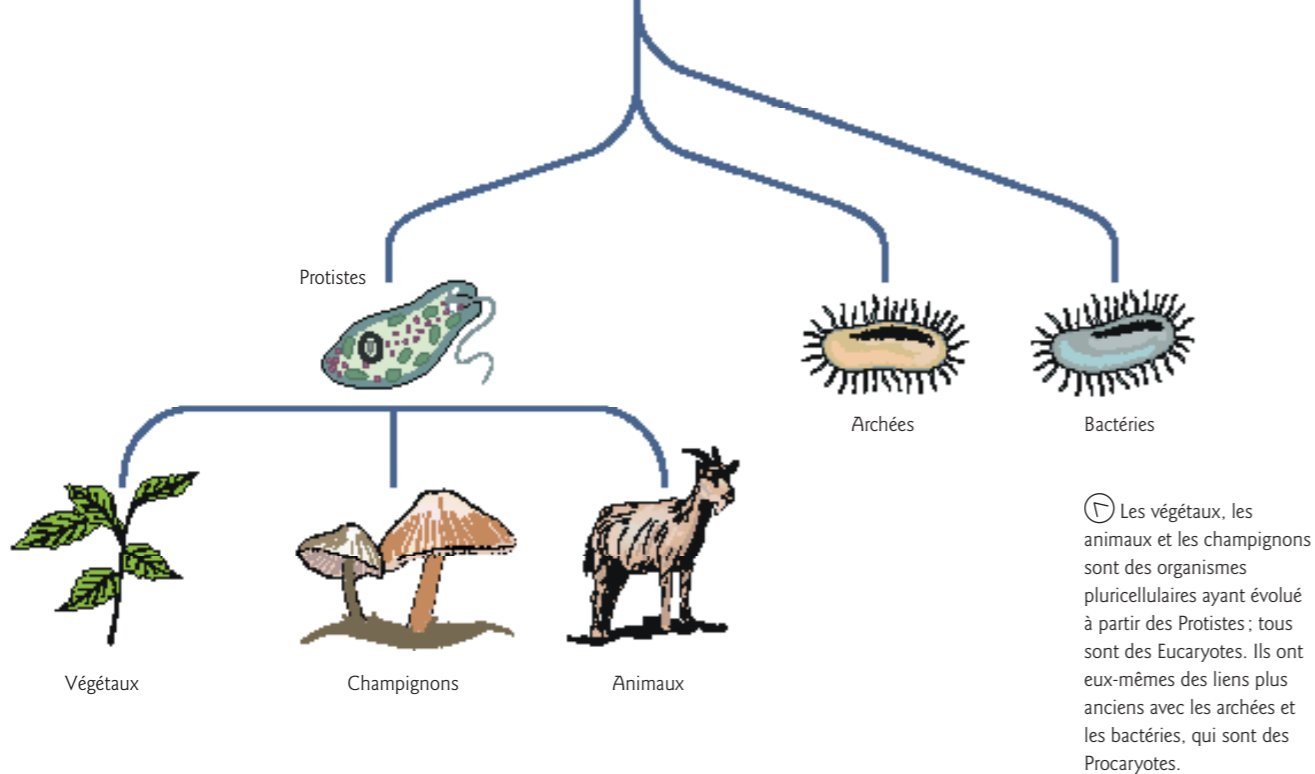
Ⓛ *Amborella trichopoda*, un petit arbre des forêts pluviales de Nouvelle-Calédonie, est la plus primitive des plantes à fleurs.

Ⓢ *Eucalyptus regnans* (*Eucalyptus regnans*), la plus haute des plantes à fleurs, domine de vastes étendues de forêts de montagne dans le sud-est de l'Australie.



## REDÉFINIR LES LIENS ÉVOLUTIFS

La méthode traditionnelle pour déterminer le degré de parenté entre les plantes, et ainsi les classer, repose sur la comparaison de caractères morphologiques faciles à observer : stomates, tissus vasculaires, tissus ligneux, fleurs... Toutefois, depuis les années 1990, des progrès croissants ont été réalisés dans le séquençage de l'ADN, au point que la plupart des études en systématique reposent maintenant sur cette méthode. L'ADN (acide désoxyribonucléique) est le matériel génétique des cellules. Dans les cellules végétales, il en existe trois ensembles : un dans le noyau, un autre dans les chloroplastes et le troisième dans les mitochondries. Ces trois ensembles peuvent être utilisés pour déterminer le degré de similarité entre les groupes végétaux. L'étude de l'ADN a donc entraîné, ces deux dernières décennies, certains changements significatifs dans la classification des plantes. On a, entre autres, reconnu les Lycophytes comme les plantes vasculaires les plus primitives, constaté les affinités des Gnétophytes avec les conifères, regroupé des Psilotales avec les fougères et confirmé *Amborella trichopoda*, de Nouvelle-Calédonie, au poste de la plus primitive des plantes à fleurs.



## D'où viennent les plantes ?

Les plantes constituent une part à ce point omniprésente de notre environnement que nous aurions peine à imaginer un monde dont elles seraient absentes. Il fut pourtant un temps où elles n'existaient pas. Avant la fin de la période cambrienne, il y a environ 485 millions d'années, la vie sur Terre était beaucoup plus simple, présente surtout dans la mer, ou, plus généralement, dans l'eau. Les animaux avaient déjà entamé leur aventure évolutive et la variété de leurs formes était en rapide expansion dans les eaux marines. Les plantes, quant à elles, étaient en retard de plusieurs centaines de millions d'années sur leurs cousins animaux.

### Les six règnes du vivant

Les organismes vivants sont regroupés dans une classification comprenant six règnes. Une division majeure est celle qui sépare les deux règnes Procaryotes (bactéries et archées) des règnes Eucaryotes (Protistes, végétaux, champignons et animaux). Les Procaryotes sont de simples cellules dépourvues de noyau délimité ; les Eucaryotes présentent des cellules beaucoup plus élaborées avec un noyau délimité par une membrane et des structures intracellulaires complexes. Un trait significatif de toutes les cellules eucaryotes est la présence en leur sein de mitochondries. Ces organites spécialisés, qui collectent l'énergie des molécules provenant de l'alimentation, étaient eux-mêmes jadis des

bactéries qui furent incorporées aux cellules eucaryotes par un processus nommé endosymbiose.

### Les Protistes

Les Eucaryotes les plus simples sont les Protistes, un ensemble hétérogène d'organismes essentiellement unicellulaires. Principalement aquatiques, ils comptent aussi certains de nos parasites pathogènes majeurs. Ils peuvent être autotrophes (à activité photosynthétique) ou non (dépourvus de couleur). Les diatomées et les Dinophytes sont autotrophes et jouent un rôle majeur dans la capture de l'énergie solaire par la biosphère. Les Dinophytes produisent les marées rouges toxiques ; leurs proches cousins les apicomplexés sont un groupe de parasites

qui provoquent des maladies comme le paludisme et la toxoplasmose. Les Protistes incolores sont les amibes, les ciliés et les flagellés, dont certains sont aussi responsables de maladies humaines. La plupart des Protistes étant des organismes unicellulaires et microscopiques, on ne les observe généralement que lorsqu'ils forment des amas gélatineux dans les eaux. Seules les grandes algues marines multicellulaires brunes, rouges et vertes sont observables à l'œil nu.

### Les organismes supérieurs

Les trois autres règnes Eucaryotes – champignons, animaux et végétaux – ont émergé indépendamment à partir des Protistes et se distinguent par leur évolution sous la forme d'organismes pluricellulaires complexes. Les champignons et les animaux ont des origines proches, ce que démontrent des caractères communs comme la présence de chitine dans les parois cellulaires.

Les plantes sont nées de la lignée Protiste comprenant les algues rouges et vertes, appelée « lignée verte ». Celle-ci réunit les descendants des organismes ayant capturé les chloroplastes



originels il y a environ 900 millions d'années (voir p. 145). Les algues vertes partagent avec les plantes certains caractères, tels les pigments photosynthétiques appelés chlorophylle *a* et *b*, le stockage par les glucides (amidon) et leurs membranes cellulaires composées de cellulose.

Ⓐ Les algues vertes marines sont des Protistes, situées sur la lignée évolutive qui mène aux plantes.

## LOINTAINES COUSINES

On pense que les algues vertes d'eau douce des ordres des Charales et des Coleochaetales (en particulier les membres du genre *Coleochaete*), sont les plus proches parentes actuelles des plantes terrestres. Elles partagent avec elles plusieurs caractères importants, notamment un type particulier de division cellulaire inconnu chez la plupart des autres algues, ainsi que la forme de leurs cellules sexuelles mâles et certaines enzymes qui apparaissent similaires.

L'étude des séquences d'ADN des *Coleochaete* confirme cette proche parenté. Les Charales et les Coleochaetales étant aquatiques, on pense que leur divergence de la lignée des plantes s'est produite bien avant la colonisation de la terre ferme par ces dernières.

⊗ Les algues comme cette *Chara globularis*, comptent parmi les algues vertes les plus proches des plantes. Elles sont communes dans les milieux d'eau douce.

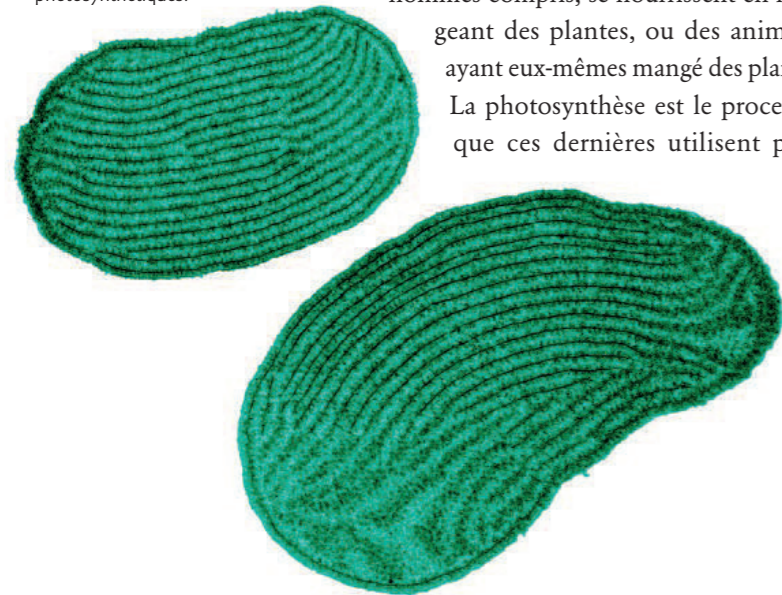


# Pourquoi sont-elles vertes ?

Le caractère sans doute le plus évident des plantes, et de la végétation qu'elles composent, c'est la constance de leur couleur. Évidemment, du vert profond des forêts au vert tendre d'une prairie de printemps et au gris-vert de la végétation des déserts, on note des variations de teinte. Mais la dominante demeure ! Curieusement, cette verdure, si importante à nos yeux, ne nous est visible que parce que le vert est la seule couleur dont les plantes n'ont que faire.



Les chloroplastes sont de minuscules organites présents dans les cellules végétales renfermant des appareils membraneux sur lesquels sont localisés les pigments photosynthétiques.



## La couleur réfléchie

Ce qui différencie fondamentalement les plantes des animaux, c'est leur capacité à fabriquer elles-mêmes les molécules dont elles se nourrissent : les glucides (sucres) que toutes les cellules utilisent comme source d'énergie. Les animaux, hommes compris, se nourrissent en mangeant des plantes, ou des animaux ayant eux-mêmes mangé des plantes. La photosynthèse est le processus que ces dernières utilisent pour

fabriquer leurs molécules alimentaires, et par lequel elles captent l'énergie du soleil et s'en servent pour convertir en glucides le dioxyde de carbone puisé dans l'air et l'eau puisée dans le sol.

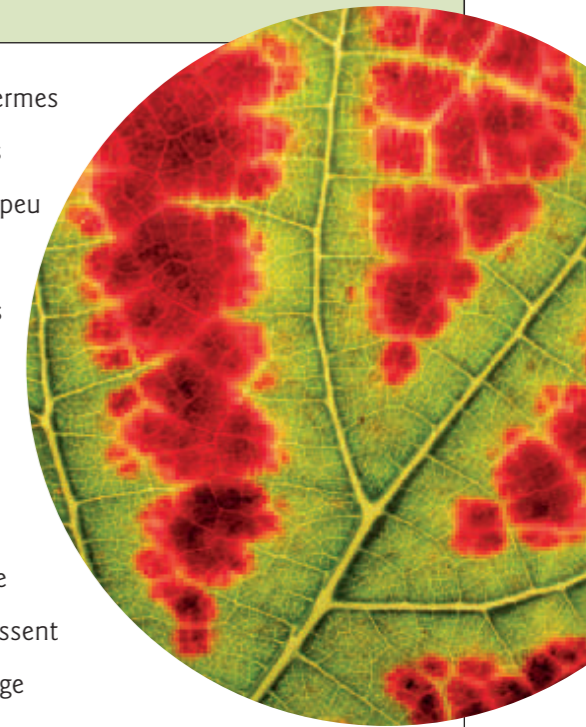
Pour capter la lumière solaire et son énergie, les plantes renferment diverses molécules pigmentaires. La plus importante, qui capte la plus grande quantité de lumière, est la chlorophylle.

La lumière solaire est de couleur blanche, mais ce spectre visible est en réalité un mélange de lumières de plusieurs longueurs d'onde différentes, chacune ayant sa propre couleur. Ces différentes longueurs d'onde peuvent être séparées, comme c'est le cas quand les rayons solaires traversent des gouttes d'eau et produisent un arc-en-ciel. Le rouge, l'orange et le jaune se situent du côté des grandes longueurs d'onde ; le bleu, l'indigo et le violet du côté des courtes longueurs d'onde. Le vert, quant à lui, est juste entre les deux. Or, les pigments chlorophylliens absorbent la lumière surtout aux extrémités bleue et rouge du spectre, mais pas au centre. La lumière verte n'étant pas absorbée, c'est surtout

## DES VERTS DIVERS

Il existe chez les plantes deux types de chlorophylle, désignés sous les termes de chlorophylle *a* et chlorophylle *b*, qui absorbent des longueurs d'ondes lumineuses légèrement différentes. Les plantes vivant en environnement peu lumineux disposent de plus de chlorophylle *b* que de *a*, et apparaissent vert foncé. Celles des milieux bien éclairés présentent les caractéristiques inverses : elles ont plus de chlorophylle *a* et sont d'un vert plus vif. Celles des milieux arides apparaissent grisâtres parce que leur épaisse cuticule cireuse affecte la façon dont la lumière est réfléchie.

Les chlorophylles dominant la composition pigmentaire des feuilles en bonne santé, celles-ci apparaissent presque invariablement de quelque nuance de vert. Mais d'autres pigments présents dans les feuilles réfléchissent des couleurs différentes : les xanthophylles jaunes, les caroténoïdes orange et les anthocyanes violettes. Lorsque les feuilles des arbres caduques cessent leurs fonctions à l'automne, la chlorophylle est dégradée et les couleurs de ces autres pigments apparaissent.



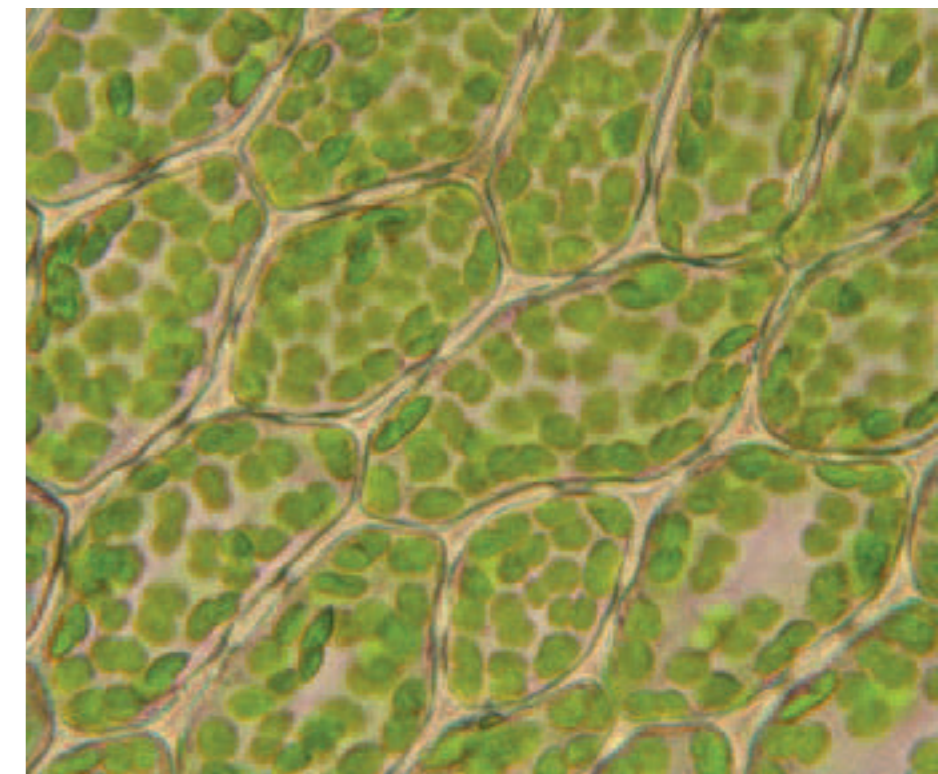
Quand les feuilles tombent en automne, leur chlorophylle est dégradée, révélant les couleurs des pigments sous-jacents.

elle qui est renvoyée (réfléchie). C'est pourquoi les plantes nous apparaissent vertes.

## Les origines de la photosynthèse

Ce ne sont pourtant pas les plantes qui ont inventé la photosynthèse ; le processus est apparu chez les cyanobactéries il y a plus de 2,5 milliards d'années. Puis survint, il y a près d'un milliard d'années, l'un des événements les plus importants de l'histoire de la vie : une cyanobactérie fut absorbée par un autre organisme et incorporée en tant qu'organite spécialisé, devenant un chloroplaste. Cela donna naissance à une nouvelle lignée d'organismes pratiquant la photosynthèse, qui mena aux algues rouges, aux algues vertes et aux plantes, toutes ayant hérité leurs chloroplastes du même ancêtre commun.

Les cellules de la mousse *Plagiomnium affine* renferment de nombreux chloroplastes, pressés contre les membranes cellulaires pour être exposés aux rayons solaires.

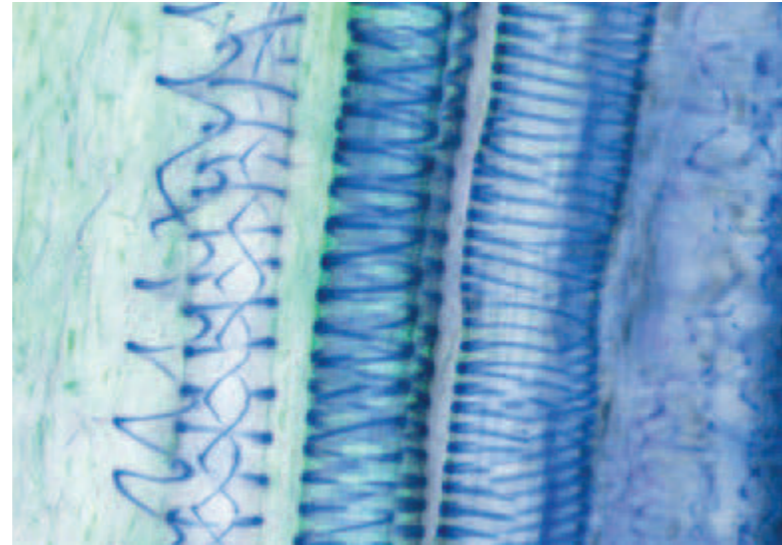
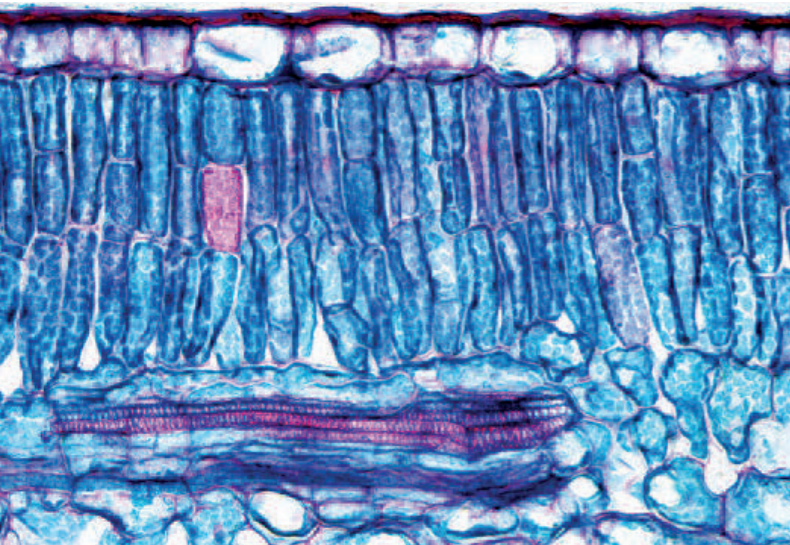


## DES CHLOROPLASTES DIFFÉRENTS

Les chloroplastes des algues rouges présentent une structure et des pigments similaires à ceux des cellules des cyanobactéries. L'aspect granuleux de la membrane de leur appareil photosynthétique, où sont localisés des pigments rouges et bleus capteurs de lumière appelés phycobilines, est révélateur à la fois du lien entre les cyanobactéries et les chloroplastes, et de l'état primitif des chloroplastes des algues rouges. Les chloroplastes des algues vertes et des plantes en diffèrent par leur appareil photosynthétique à membrane lisse et à structure empilée comme des crêpes, où dominent les pigments verts capteurs de lumière appelés chlorophylles.

# De la vie aquatique à la vie terrestre

Les plantes sont des organismes dits terrestres en ce sens qu'ils vivent sur la terre ferme. Nous savons néanmoins que, ayant évolué à partir des algues vertes, ils ont commencé leur existence dans l'eau. Or, les conditions terrestres sont très différentes des conditions aquatiques et l'adoption de ce nouveau mode de vie s'est accompagné, pour les plantes, de plusieurs défis. Ceux-ci touchaient essentiellement à quatre fonctions majeures : l'équilibre et le transport hydriques, le support structurel, les échanges gazeux et la reproduction.



④ La cuticule est une couche cireuse sécrétée à la surface des feuilles pour empêcher les cellules sous-jacentes de perdre de l'eau par évaporation dans l'environnement.

⑦ Le xylème forme un réseau de vaisseaux qui transporte les fluides à travers toute la plante. Les parois des cellules qui le composent sont renforcées par un squelette spiralé de lignine pour empêcher les vaisseaux de se refermer.

## L'équilibre et le transport hydriques

Aquatiques, les algues baignent dans l'eau. Elles n'ont, de ce fait, nul besoin de structures spécialisées pour absorber l'eau et la faire circuler dans leur organisme, ni de mécanisme pour lutter contre le dessèchement. Terrestres, les plantes habitent en revanche des milieux où l'eau est rare, généralement confinée dans le sol dans lequel elles poussent. Elles ont donc besoin d'organes spécialisés — les racines — pour extraire cette eau du sol, de tissus complexes pour la transporter dans les parties aériennes de leur organisme, et d'une enveloppe protectrice imperméable — la cuticule — pour minimiser leurs pertes en eau dans l'atmosphère. Le degré de développement de ces diverses structures chez une plante détermine largement la façon dont elle croît et ses tolérances écologiques.

Le xylème est le tissu qui conduit l'eau au sein des organismes végétaux, formant un système vasculaire ininterrompu de cellules creuses allongées. Les parois de ces cellules apparaissent nettement renforcées par une armature rigide de lignine qui les empêche de se refermer sur elles-mêmes lorsque les fluides sont aspirés à travers elles. À cause du besoin d'alimenter en eau toutes les parties de son organisme, la taille d'une plante est limitée par son système vasculaire.

## Le support structurel

Les organismes aquatiques sont soutenus par leur flottabilité. Ainsi, les algues brunes formant les forêts de kelp géant (*Macrocystis pyrifera*) de la côte Pacifique américaine, peuvent atteindre 50 m de hauteur, mais si l'eau venait à disparaître, elles s'affaleraient sur le fond marin.

④ Le réseau complexe des nervures d'une feuille pour alimenter ses cellules en eau contient du xylème.



En milieu terrestre, si elles veulent gagner en hauteur dans la compétition pour la conquête de lumière, les plantes doivent assurer elles-mêmes le soutien de leur organisme. La lignine, ce composé rigide qui renforce les parois des cellules vasculaires, est également employée pour renforcer les autres tissus de la tige. Chez les arbustes et les arbres, le bois ancien, qui n'est plus utilisé pour le transport de l'eau, fournit le support structurel des troncs et des branches.

## La reproduction

Les algues se reproduisent dans l'eau, beaucoup libérant leurs cellules sexuelles mâles dans l'élément liquide, où elles doivent se déplacer à la recherche d'une cellule femelle. En milieu terrestre, compter sur l'eau pour assurer sa reproduction est risqué. C'est ce que font les plantes primitives telles les Hépatiques, mousses et fougères, avec pour conséquence de se voir confinées aux milieux suffisamment humides pour le permettre. Les plantes à graines ont résolu le problème par la pollinisation. Les cellules mâles sont libérées par les grains de pollen, mais seulement après que ceux-ci ont été déposés sur les fleurs, porteuses des organes femelles. Ils développent alors dans l'ovaire des fleurs un tube pollinique menant directement aux cellules femelles pour y déposer avec précision les cellules mâles.

## RETOUR VERS L'ÉLÉMENT PREMIER

Un certain nombre de plantes à fleurs sont aquatiques, mais toutes celles-ci ont évolué à partir d'ancêtres terrestres revenues vers l'eau *a posteriori*. La plupart ont colonisé les milieux humides d'eau douce, mais quelques-unes, comme les posidonies, ont choisi l'eau salée. Ces plantes ont dû revisiter les défis de la vie aquatique armées des caractères précédemment acquis pour l'adaptation à la vie sur la terre ferme. Le plus souvent, elles n'ont eu qu'à faire machine arrière : les plantes immergées n'ont plus de cuticule pour les prémunir contre le dessèchement ni de stomates pour respirer, leurs tissus vasculaires sont très réduits et leur flottabilité fait que leurs tissus de soutien ont disparu. Mais il est un domaine dans lequel elles ont dû innover : celui de la reproduction. Contraintes par l'existence de leurs fleurs et de la pollinisation, apparemment trop difficiles à faire disparaître — ou trop efficaces pour être sacrifiées —, elles fleurissent à la surface de l'eau ou au-dessus de celle-ci et assurent leur pollinisation de manière conventionnelle.

⑤ Pollinisation de l'enhalus courbée (*Enhalus acoroides*), une plante sous-marine. Les fleurs femelles, pourvues de trois stigmates, sortent à la surface de l'eau, où elles entrent en contact avec les fleurs mâles, détachées et dérivantes, porteuses de pollen.

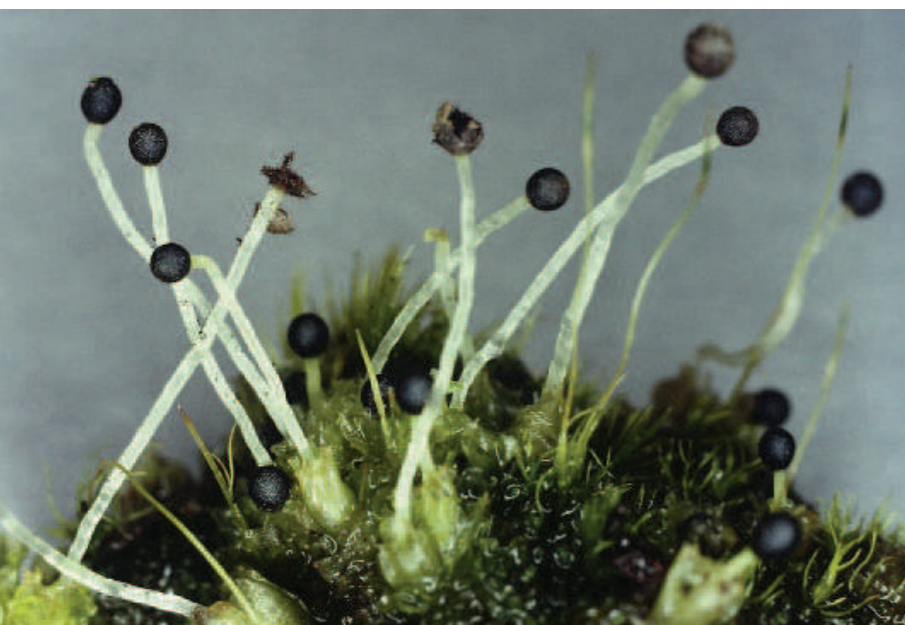


# L'évolution des plantes sur la terre ferme

La complexité et la spécialisation croissantes des appareils végétatifs et reproducteurs des plantes, apparues avec leur colonisation du milieu terrestre, sont la clé pour comprendre la remarquable diversité de la vie végétale sur Terre. L'étude du cycle vital des plantes est, à ce titre, particulièrement révélatrice.

⑦ Gamétophyte de l'Hépatique *Fossombronia*, montrant ses organes sexuels mâles. Ces anthéridies éclateront pour libérer des cellules sexuelles mâles nageuses.

⑨ Les sporophytes des Hépatiques poussent à partir du gamétophyte et en sont totalement dépendants. Comme le montrent ceux de *Fossombronia* (ci-dessous), ils sont constitués d'une tige nue surmontée d'une capsule terminale productrice de spores.



## Le cycle de vie d'une plante

Le cycle de vie, ou végétatif, des plantes est l'ensemble de leur processus de reproduction sexuée. Il met en jeu un mode de division cellulaire particulier – la méiose – qui, pour une partie du cycle, sépare en deux moitiés le stock chromosomique initial. La méiose est suivie par la production de cellules sexuelles et leur fusion – la syngamie – pour reconstituer le nombre originel de chromosomes dans l'autre partie du cycle.

Il existe en effet, dans le cycle végétatif des plantes, deux stades distincts appelés générations. Il s'agit d'une caractéristique commune à toutes les plantes – des mousses et Hépatiques aux plantes à fleurs – sur laquelle s'appuie toute étude



comparative de la diversité végétale. La génération gamétophyte est haploïde (pourvue d'un unique jeu de chromosomes par cellule) et produit deux types de cellules sexuelles, ou gamètes. L'un des types de gamètes (appelé conventionnellement gamète mâle) est libéré, tandis que l'autre (le gamète femelle, contenu par l'ovule) est maintenu captif sur la plante. Les gamètes mâles et femelles se rencontrent et fusionnent alors, doublant ainsi le nombre de chromosomes de l'œuf, ou zygote, qui en résulte. La nouvelle cellule constituée par l'œuf se divise alors et se développe en une génération sporophyte, qui est diploïde (disposant de deux jeux de chromosomes par cellule).

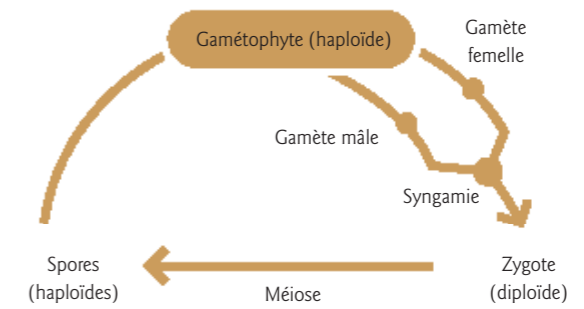
Les sporophytes subissent ensuite la division réductrice de la méiose pour produire des spores (de nouveau haploïdes) qui germeront pour donner de nouveaux gamétophytes. Les générations sporophyte et gamétophyte, en se donnant tour à tour naissance l'une à l'autre, alternent donc au cours du cycle végétatif; le phénomène est d'ailleurs nommé l'alternance de générations, ou métagenèse (voir encadré p. 185). Dans le cas des Hépatiques, plantes les plus primitives, la plante verte persistante que l'on voit correspond au gamétophyte, le sporophyte prenant l'aspect d'une tige munie d'une capsule sombre sphérique à l'extrémité. Les spores sont produites par méiose dans la capsule, qui s'ouvre pour les disperser. Les

gamètes et les organes qui les produisent ne peuvent être observés qu'avec un microscope.

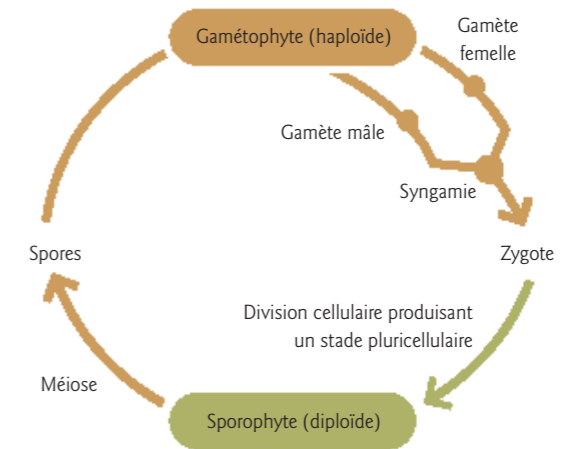
## L'évolution du cycle de vie

Pour étudier l'évolution du cycle végétatif des plantes terrestres, il faut adopter une approche comparative, et les sujets de comparaison les plus évidents sont leurs plus proches parents parmi les algues vertes : le genre *Coleochaete*. Ses représentants sont de petites algues pluricellulaires en forme de disque croissant dans les eaux douces. Elles sont haploïdes et produisent des gamètes femelles captifs et des gamètes mâles qui sont libérés pour aller féconder d'autres gamètes femelles. La fusion résultant de cette fécondation est un zygote (ou œuf), diploïde. Jusque-là, tout est conforme. Mais chez les *Coleochaete*, le zygote ne se développe pas en un sporophyte pluricellulaire. Au lieu de cela, il subit immédiatement une méiose pour produire quatre spores, qui sont donc haploïdes et vont produire une nouvelle génération gamétophyte.

Si l'on part du principe que le cycle végétatif des *Coleochaete* est celui d'un état primitif à partir duquel celui des plantes a évolué, on ne peut qu'interpréter la génération sporophyte, pluricellulaire, comme particulière aux plantes terrestres; elle apparaît comme un stade de développement venu s'insérer dans le cycle de vie entre l'œuf et la méiose. En quoi cela est-il significatif? En ce qu'aux degrés les plus avancés de l'évolution végétale que sont, par exemple, les gigantesques séquoias géants ou *Eucalyptus regnans*, les arbres que nous observons sont la génération sporophyte. Ces arbres massifs sont les exacts équivalents – biologiquement parlant – de la minuscule capsule sur sa tige chez les Hépatiques. Tout ce qui relève de la structure et de la complexité associées au succès des plantes sur la terre ferme, et qui tient dans la diversité des conifères et des plantes à fleurs, s'est développé dans la génération sporophyte. Et cette génération sporophyte existe uniquement chez les plantes terrestres.



⑥ Le cycle vital des *Coleochaete*. Le gamétophyte haploïde est l'unique stade pluricellulaire.



⑧ Le cycle vital des plantes. Il existe deux stades pluricellulaires : le gamétophyte haploïde et le sporophyte diploïde issu de l'œuf (zygote).

⑨ Le séquoia géant (*Sequoiadendron giganteum*) est la plus grande plante du monde. Les arbres qu'il forme sont la génération sporophyte.



# Les adaptations à la vie terrestre

Nombre de caractères majeurs particuliers aux plantes se révélèrent essentiels à leur conquête du milieu terrestre. Nous en avons déjà évoqué certains, telles la cuticule imperméable et les cellules spécialisées dans la circulation de l'eau. Ces caractères ne sont pas tous apparus d'un seul coup : ils ont évolué graduellement sur des centaines de millions d'années, chacun s'appuyant sur les avantages procurés par le succès de ceux qui l'avaient précédé. Curieusement, certains de ces caractères furent testés plusieurs fois par différentes plantes au cours de l'évolution, parfois pour seulement stagner et finir par disparaître, tandis que d'autres furent conservés jusqu'à nos jours.

## Des adaptations successives

La cuticule est un caractère présent chez tous les végétaux et fut le premier des caractères clés à faire son apparition. Chez les Hépatiques et les mousses, celle-ci est très fine ; néanmoins, ces plantes ne pourraient survivre à l'air libre sans elle. Les stomates, pores spécialisés permettant au dioxyde de carbone de pénétrer dans l'organisme de la plante, ont suivi de près. Ils sont absents chez les Hépatiques, apparaissant chez les mousses et des Anthocérotes. Les tissus vasculaires conducteurs de sève voient le jour chez les lycopodes. C'est aussi à cette étape de l'évolution des plantes que le sporophyte devient la génération dominante dans le cycle vital, et que

celui-ci se ramifie, acquérant une anatomie et une morphologie plus complexes. C'est également chez les Lycophytes, et plus nettement encore chez les fougères, que l'on assiste à une différenciation de la plante en organes spécialisés tels que les tiges, les racines et les feuilles.

Avec l'accroissement de la complexité et de la taille naît un besoin plus grand en tissus conducteurs. Le problème sera résolu par l'apparition d'une zone de croissance dans la tige appelée cambium vasculaire, qui produit le bois. Ce caractère permettra le développement des arbustes et des arbres.

## La reproduction remaniée

Toutes les plantes depuis les Hépatiques jusqu'aux fougères libèrent leurs spores directement dans la nature, les livrant à elles-mêmes. Mais chez les plantes supérieures, à partir des Cycadales – en d'autres termes, chez toutes les plantes à graines –, les spores sont enveloppées dans une gaine protectrice et sont conservées sur la plante parente. La spore se développe à l'intérieur du gamétophyte, produit un gamète femelle qui est fécondé et forme l'embryon de la future plantule de la génération sporophyte suivante, qui continue d'être nourri par le sporophyte parent jusqu'à ce qu'il soit libéré sous la forme d'une graine. Les plantes à graines ont également développé la pollinisation, qui permet de délivrer le gamète mâle directement au gamète femelle, s'affranchissant du vecteur de reproduction que constitue l'eau pour les plantes inférieures.

🕒 Lycopode en massue (*Lycopodium clavatum*). Les Lycophytes furent les premières plantes à développer des tissus vasculaires et un cycle vital à sporophyte dominant.



## LES ROIS DU CARBONIFÈRE



⤴ Ce tronc fossilisé de *Sigillaria* témoigne de la taille énorme que pouvaient atteindre les Lycophytes arborescents aujourd'hui éteints.

Les Lycophytes furent les premières plantes vasculaires et, bien qu'elles ne constituent plus aujourd'hui qu'une part mineure de la flore mondiale, elles furent jadis l'un des groupes les plus prospères et certainement l'un des plus innovateurs. L'histoire étant toujours écrite par les vainqueurs, ce sont les plantes à graines qui jouissent aujourd'hui du statut de sommet de l'évolution végétale. Pourtant, les Lycophytes avaient fait une bonne part du travail avant elles.

Chez les Lycophytes, le sporophyte est ramifié

et complexe, et la pousse est différenciée en tiges et feuilles. Ces dernières ne sont certes pas semblables aux véritables feuilles des autres plantes, qui se développent indépendamment, mais elles assurent avec succès la fonction d'organes photosynthétiques depuis plus de 400 millions d'années.

Les Lycophytes furent aussi les premières plantes dotées de racines. Il y a quelque 300 millions d'années, au Carbonifère, elles ont même développé, grâce à leur cambium vasculaire, un type de tissu ligneux qui leur a permis d'atteindre la taille de grands arbres au tronc massif. Ceux-ci formèrent des forêts qui dominaient les milieux marécageux, et ils contribuèrent à la formation d'immenses dépôts de charbon en Europe et en Amérique du Nord.

Malgré leur succès, les Lycophytes étaient handicapés par leur biologie reproductrice par spores libres et leur besoin d'eau comme vecteur de fécondation. Dans le royaume impitoyable du milieu terrestre, ces rois du Carbonifère furent finalement détrônés par les nouveaux arrivants qui avaient résolu ce problème.

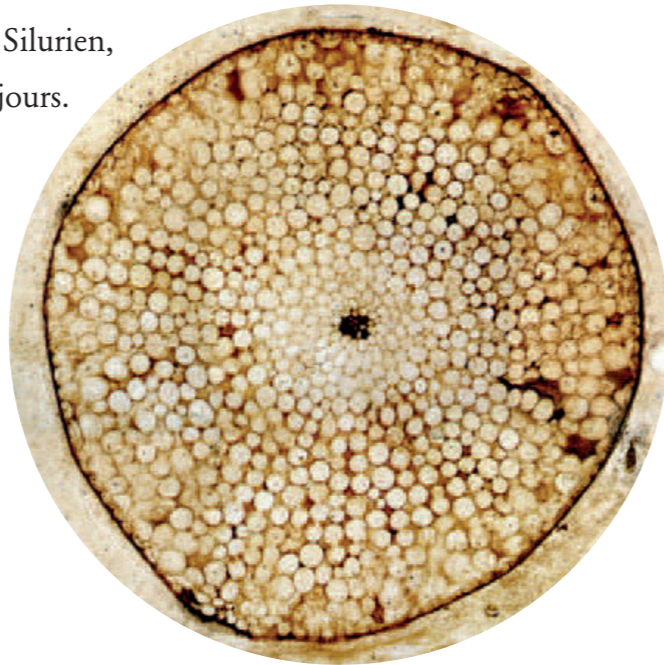
🌳 Reconstitution d'une forêt marécageuse de Lycophytes arborescents du Carbonifère, montrant combien leur aspect devait être étrange.



# La paléobotanique : l'étude des plantes fossiles

Les plantes fossiles sont nombreuses et racontent une histoire complexe se déroulant depuis leur apparition au Silurien, il y a plus de 400 millions d'années, jusqu'à nos jours. L'observation des plantes actuelles peut certes nous apprendre beaucoup sur leur évolution, mais les fossiles nous offrent une irremplaçable vision sur le passé. Ils nous parlent de groupes végétaux aujourd'hui éteints, témoignent de l'âge des plantes et de leur évolution avec l'apparition des caractères clés, et de leurs répartitions géographiques, très différentes de celles que nous connaissons aujourd'hui.

✓ Cette vue en coupe d'une tige de *Rhynia gwynne-vaughanii* révèle les remarquables détails de la structure cellulaire préservés dans les fossiles de la flore de la chaille de Rhynie, en Écosse.



## Les premiers fossiles

Les premières traces végétales connues à l'état fossile sont des spores, mais nous ne savons rien des plantes qui les ont produites. Compte tenu de leur nature délicate, la préservation des Bryophytes primitives dans la roche est improbable ; il est de fait que les plus anciens végétaux fossilisés connus à ce jour sont ceux de plantes vasculaires, plus robustes.

✓ Pièce polie de la chaille de Rhynie, montrant de nombreuses tiges de *Rhynia* préservées en position vivante dans la roche qui les a piégées.

L'un des gisements fossiles les plus impressionnants est celui de la chaille (ou chert) de Rhynie, près du village du même nom, en Écosse. Là, il y a environ 410 millions d'années, des plantes qui poussaient près d'une source se sont trouvées prises dans la roche qui s'est cristallisée autour d'elles à partir des minéraux dissous en forte concentration dans l'eau. Lorsque

➤ Reconstitution de *Rhynia gwynne-vaughanii* : la plante présentait des rhizomes rampants ancrés au sol qui supportaient des tiges dressées et ramifiées portant les sporanges.



## UNE SEULE ET MÊME ESPÈCE

Des plantes du genre *Archaeopteris* sont retrouvées à l'état fossile en de nombreux endroits dans le monde entier, dans les dépôts du Dévonien supérieur remontant à quelque 380 millions d'années. Elles possèdent de larges feuilles en forme de frondes et furent d'abord considérées comme des fougères parce qu'elles portaient des sporanges non protégés qui s'ouvraient pour libérer leurs spores. Des morceaux d'un bois fossilisé nommé *Callixylon* étaient également présents dans les dépôts de la même époque. Ce bois ressemblait superficiellement à celui des conifères et apparaissait clairement produit par une tige pourvue de cambium vasculaire. Dans les années 1960, des spécimens particulièrement bien préservés d'*Archaeopteris* furent découverts : les tiges qui portaient leurs frondes étaient faites de bois de *Callixylon*. Il apparut donc que les deux fossiles que l'on croyait distincts étaient en fait des parties d'une même plante. Tous les végétaux actuels qui produisent du bois portent aussi des graines, et vice versa. Or, on était ici en présence d'un fossile d'une espèce produisant du bois mais dépourvue de graines. Nous disposons aujourd'hui de plusieurs fossiles différents d'*Archaeopteris/Callixylon*, classés dans le groupe éteint des Progymnospermes.

Ces découvertes nous démontrent que le développement des tissus ligneux et celui des arbres ont précédé les plantes à graines, qui sont les seules, dans la flore moderne, à présenter ces caractères : un point essentiel qui ne nous serait jamais apparu avec l'étude des seules plantes actuelles.



Ⓐ *Archaeopteris* compte parmi les premiers arbres. Son tronc et son bois ressemblaient à ceux des conifères, mais il avait aussi, en guise de feuillage, des frondes porteuses de sporanges.

cette roche est tranchée très finement et observée au microscope, tous les détails des cellules végétales apparaissent, livrant une foule d'informations sur leur structure et leur biologie. Grâce à la flore de Rhynie, nous avons appris deux choses particulièrement importantes. La première est que les sporophytes s'étaient ramifiés avant l'apparition des tissus vasculaires (chez les plantes actuelles, ces caractères sont toujours associés). La seconde est que, dans l'évolution des premières plantes terrestres, les gamétophytes étaient ramifiés et complexes, comme les sporophytes, et pourvus de stomates, peut-être même de tissus conducteurs, caractères absents chez les gamétophytes des plantes vasculaires actuelles.

## Les *Glossopteris* du Gondwana

Entre - 300 et - 250 millions d'années, durant la période géologique nommée Permien, le monde était très différent de ce qu'il est aujourd'hui. Sur les continents de l'hémisphère Sud, les roches sédimentaires déposées durant cette période renferment de nos jours d'énormes dépôts de charbon, vestiges fossilisés de la végétation des marécages de l'époque. Dans ces dépôts dominent des plantes d'un ordre aujourd'hui éteint - les Glossoptéridales - dans lequel figurent les genres *Glossopteris* et *Vertebraria*. Il s'agissait de grands arbres pourvus de nombreux caractères distinctifs qui rendent leurs fossiles très reconnaissables. Le plus marquant