



HAL
open science

Diversité et biologie des plantes au Paléozoïque et début du Mésozoïque : des premiers arbres aux forêts polaires.

Anne-Laure Decombeix

► To cite this version:

Anne-Laure Decombeix. Diversité et biologie des plantes au Paléozoïque et début du Mésozoïque : des premiers arbres aux forêts polaires.. Systématique, phylogénie et taxonomie. Museum National d'Histoire Naturelle, 2018. tel-03099325

HAL Id: tel-03099325

<https://hal.inrae.fr/tel-03099325>

Submitted on 6 Jan 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Habilitation à diriger des Recherches

Spécialités : Pluri-sciences de la vie, de la santé, de la terre et de l'univers.

Diversité et biologie des plantes au Paléozoïque et début du Mésozoïque : des premiers arbres aux forêts polaires.



Présenté par **Anne-Laure DECOMBEIX**

Soutenance publique prévue le le 18/12/18 devant les membres du jury :

Dario DE FRANCESCHI,	Maitre de conférences HDR, MNHN, Paris	Rapporteur
Séverine FAUQUETTE	Chargée de Recherches CNRS HDR, Université de Montpellier	Rapporteur
Carles MARTIN-CLOSAS	Professor, Universitat de Barcelona	Rapporteur
Pierre-Olivier ANTOINE	Professeur, Université de Montpellier	Examineur
Sylvie CRASQUIN	Directeur de Recherche, MNHN, Paris	Examineur
Hans KERP	Professor, University of Münster	Examineur

Un soir de décembre sur un glacier à plus de 15 000 km de Montpellier, certains de mes collègues ont avoué avoir de temps en temps des cauchemars dans lesquels ils se retrouvaient à nouveau devant leur jury de thèse. Heureusement ont-ils conclu, “ça n’arrive qu’une fois”. C’est sans compter sur les joies du système français. Onze ans après avoir rédigé ma thèse, me voilà assise dans le même bureau à écrire un autre mémoire et préparer une autre soutenance (pas de cauchemars à signaler !).

Pendant ces 11 ans j’ai quand même bougé un peu, géographiquement et thématiquement. Après la fin de ma thèse sur les arbres du Dévonien et Carbonifère en 2007, je suis partie en postdoc à l’Université du Kansas à Lawrence aux États-Unis. J’y ai passé 3 ans et demi à travailler sur une nouvelle thématique passionnante, celle des flores du Permien et Trias d’Antarctique. J’ai été recrutée au CNRS en 2011 et j’ai regagné avec plaisir Montpellier. Pendant ces 11 ans, j’ai profité d’avoir un de ces rares métiers où on voyage pour le travail pour participer à des conférences mais aussi pour « ramasser des cailloux » dans des endroits plus ou moins exotiques. Je n’ai aperçu que deux manchots antarctiques dont un était bizarre et l’autre mort et j’ai vu beaucoup (trop) d’araignées mais j’ai participé à la collecte de tonnes (littéralement) de fossiles nouveaux.

Pendant ces 11 ans, j’ai aussi rédigé pas mal de comptes rendus d’activité sous diverses formes... Une partie très importante qui manque dans tous ces rapports est celle des remerciements, ici on peut le faire ! Pour sauver des arbres, je vais quand même essayer d’être synthétique.

Tout d’abord un très grand merci à Dario De Franceschi, Séverine Fauquette et Carles Martin-Closas d’avoir accepté d’être relecteurs ce mémoire et à Pierre-Olivier Antoine, Sylvie Crasquin et Hans Kerp d’avoir accepté de faire partie de mon jury.

Le travail présenté dans ce mémoire n’existerait tout simplement pas sans l’aide et le soutien de quatre très grands paléobotanistes : mes directeurs de thèse Brigitte Meyer-Berthaud et Jean Galtier et mes « chefs » de postdoc Edith Taylor et Thomas Taylor. Je les remercie pour tout ce qu’ils m’ont appris, pour leurs encouragements et pour leur très grande générosité.

Je remercie aussi les nombreux collaborateurs dont les noms apparaissent au fil de ces pages et qui rendent ce travail si agréable que mes amis pensent que je suis toujours en vacances ;-) Merci aux étudiants que j’ai eu la chance d’encadrer et qui m’ont aussi beaucoup appris.

A tremendous thank you to those with which I’ve had the chance to share the two equally unique environments that were the 6th floor office at KU and the Antarctic deep field: Andrew, Benni, Carla, Nacho, Patty and Rudy. Thank you to the brave mountaineers who have kept us alive and –mostly– sane on the Ice. Thank you also to Jeannie for her help with paperwork and much more important things over the years.

Je tiens à remercier tous mes collègues montpellierains, ceux que je vois à la cantine ou au café et ceux que je croise plus occasionnellement. Je sais qu’il y a toujours une conversation intéressante qui m’attend au détour d’un couloir –ou parfois autour d’un gâteau. Merci aux directeurs successifs d’AMAP, Pierre Couteron et Thierry Fourcaud, qui maintiennent cette

ambiance stimulante et chaleureuse. Merci à Marie-Laure De Guillen, qui s'occupe avec patience de tous les détails techniques des missions et budgets. Pour tous les autres, sachez que j'avais commencé une liste de noms et de blagues personnalisées mais comme vous le savez si vous m'avez croisée ces derniers jours, je suis un peu juste question timing... Je vous dis donc un grand MERCI collectif, n'hésitez pas à passer dans mon bureau et à réclamer *votre* merci !

Je remercie enfin ma famille et mes amis pour leur soutien et leur bonne humeur au cours de ces années et pour la source intarissable de distractions sportives, « culturelles » ou justes *bizarres* qu'ils arrivent si facilement à me fournir quand j'ai besoin de procrastiner ;-)

TABLE DES MATIERES

I. SYNTHÈSE DES TRAVAUX DE RECHERCHE 2007-2018	7
A. CONTEXTE GENERAL	9
1. Comprendre la diversité systématique et fonctionnelle des plantes fossiles	9
2. Contexte climatique : des périodes plus chaudes que l'actuel.....	11
3. Contexte géographique : les continents du sud.	12
4. Groupes étudiés : un focus sur les lignophytes arborescentes.....	12
B. ORIGINE ET PRÉPARATION DU MATÉRIEL FOSSILE.....	14
C. DIVERSITÉ ET DISTRIBUTION DES FLORES DU DÉVONIEN ET CARBONIFÈRE ET LA QUESTION DE LA LIMITE D-C.	17
1. Les flores du Gondwana au Dévonien et Carbonifère : une diversité sous-estimée. ...	19
2. Le Carbonifère inférieur et la diversification des lignophytes arborescentes.....	26
D. QUELLE ÉTAIT LA COMPOSITION DES FLORES EN ANTARCTIQUE AU PERMIEN, TRIAS ET JURASSIQUE ?.....	32
1. Le Permien et la composition des premières forêts de très haute latitude.....	34
2. L'Antarctique au Trias: des forêts diversifiées à l'intérieur du cercle polaire.	39
3. L'Antarctique au Jurassique : zone tempérée et volcanisme.....	47
E. BIOLOGIE DES PLANTES FOSSILES : QUELQUES ASPECTS DE L'ÉVOLUTION DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF.	48
1. L'évolution du port arborescent.	49
2. Evolution des tissus vasculaires secondaires et de l'écorce.	51
3. Et sous terre ? Etude des racines de quelques lignophytes du Paléozoïque.	57
4. Pousses épïcormiques et drageons dans le registre fossile.	61
5. Feuillage caduc ou persistant ? Anatomie et isotopes.	65
7. Interactions entre plantes & micro-organismes.	67

8. Petite incursion chez les plantes actuelles.	72
II. ANALYSE & PERSPECTIVES	73
A. ORIGINALITE DES TRAVAUX EFFECTUES.....	75
1. Un focus sur les arbres.....	75
2. Les flores du Gondwana comme un élément indispensable pour mieux comprendre l'évolution végétale.	75
3. Un éventail d'approches classiques et pionnières pour étudier la biologie des plantes fossiles à partir de leur anatomie.	76
B. PERSPECTIVES.	78
1. Documenter la diversité systématique et fonctionnelle	78
2. Mécanismes de la diversité.....	79
3. Diversité dans les environnements de haute latitude.	80
III. REFERENCES	82
IV. CV SYNTHETIQUE	91
V. LISTE DES TRAVAUX	98
ANNEXES.....	109

I. SYNTHÈSE DES TRAVAUX DE RECHERCHE 2007-2018

Dans cette synthèse je présente d'abord de façon très générale le contexte de mes travaux (A) ainsi que le matériel et les méthodes utilisés (B) puis j'expose les résultats obtenus depuis ma thèse en 2007. Ces résultats sont regroupés dans trois grandes thématiques (C-E).

Une échelle géologique détaillée, des schémas des principaux tissus végétaux et deux phylogénies détaillées des lignophytes sont fournis en annexes 1, 2 et 3 pour faciliter la lecture.

Quatre publications les plus récentes (2018) représentant la diversité des travaux menés sont aussi reproduites à la fin du document.

A. CONTEXTE GENERAL

1. Comprendre la diversité systématique et fonctionnelle des plantes fossiles

Les plantes vasculaires sont représentées aujourd'hui par un peu plus de 390 000 espèces différentes (RGB Kew, 2016). De nouvelles études et le développement d'outils de plus en plus performants (moléculaires, informatiques, etc.) apportent chaque jour des informations supplémentaires sur cette diversité et sur les processus qui la structurent et la font évoluer. Cependant cette diversité actuelle ne représente qu'une petite fraction de celle qui a existé au cours des temps géologiques et la paléobotanique reste une source de données irremplaçable pour comprendre les patterns observés aujourd'hui et prédire les changements à venir.

Après avoir commencé à travailler sur des plantes fossiles du Dévonien supérieur et Carbonifère inférieur durant mon DEA et ma thèse (2004-2007), j'ai peu à peu étendu mon travail à des taxons du Permien et début du Mésozoïque durant mon postdoctorat (2008-2011). Depuis mon recrutement au CNRS en 2011, j'ai continué à étudier des plantes d'âge Dévonien moyen à Jurassique inférieur. Cette période d'étude qui couvre environ 200 millions d'années correspond évidemment à des moments très différents de l'histoire évolutive des plantes, de la conquête des continents à l'apparition des angiospermes. Bien que l'on retrouve des contextes environnementaux et évolutifs propres à chaque période, cette « diversité temporelle » est pour moi un facteur très positif, qui donne un regard plus général sur l'évolution végétale.

Mes travaux s'articulent selon deux problématiques complémentaires : identifier la diversité végétale dans le registre fossile et comprendre comment se structure cette diversité.

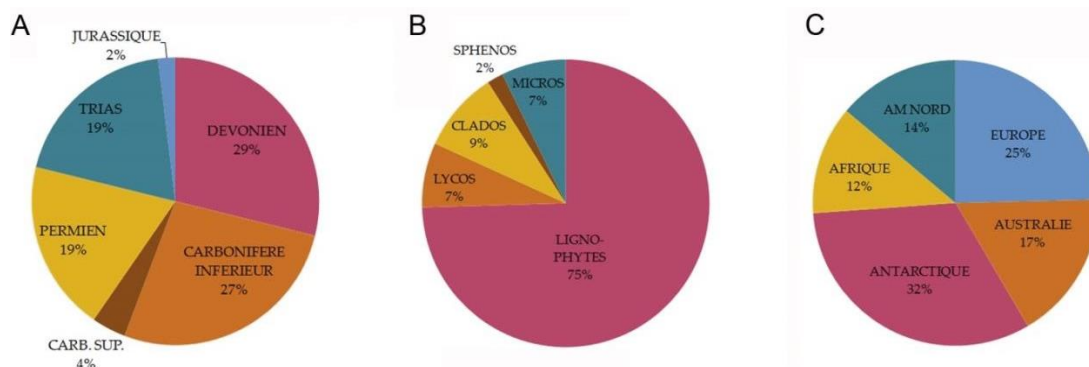


Fig. 1. Distribution des travaux publiés par (A) période géologique, (B) taxon (voir aussi Fig. 5) et (C) zone géographique. Micro : micro-organismes.

1.1. Identifier la diversité.

La reconnaissance de la diversité systématique et fonctionnelle des plantes fossiles passe par une **analyse détaillée des caractères morphologiques et/ou anatomiques** qui ont été conservés. Contrairement aux animaux, la conservation de l'anatomie des plantes fossiles est relativement fréquente, grâce aux propriétés de la cellule végétale dont la paroi peut être préservée lors des processus de perminéralisation et pétrification (cf. Fig. 8). Les caractères anatomiques sont donc un élément clé de la reconnaissance de la diversité végétale passée. Parmi eux, l'école de Montpellier a notamment contribué à mettre en avant l'importance des caractères vasculaires primaires. J'ai poursuivi cette approche en rajoutant lorsque cela était

possible des **caractères du phloème et de l'écorce comme marqueurs supplémentaires de la diversité systématique et fonctionnelle**. L'utilisation des traits morpho-anatomiques m'a permis de **décrire 2 nouvelles espèces et 7 nouveaux genres de plantes fossiles**.

Les caractères anatomiques permettent aussi de faire le lien entre des organes végétaux trouvés dispersés dans le registre fossile (e.g., troncs, feuilles, structures reproductrices). Parce que l'évolution en mosaïque est importante dans le règne végétal, ces organes différents n'ont pas toujours évolué au même rythme et suivant les mêmes contraintes (e.g., Knoll *et al.*, 1984). Il est donc crucial de reconstruire des plantes entières pour pouvoir comprendre l'évolution de la diversité à l'échelle des organismes. Ce travail est long et dépend de la découverte de spécimens montrant des connections anatomiques entre les organes ou des similarités anatomiques fortes comme la présence d'un même type de cellules sécrétrices. **J'ai ainsi participé à la reconstruction de deux plantes entières du Trias, un conifère et une herbacée appartenant à un groupe potentiellement proche des premières angiospermes.**

L'étude des caractères morpho-anatomiques peut enfin permettre de reconnaître des processus développementaux ou physiologiques similaires à ceux connus chez les plantes actuelles. On peut ainsi par inférence accéder à la biologie des plantes fossiles. **J'ai par exemple pu documenter la production de rejets dans des arbres fossiles.** En poussant plus loin cette approche grâce à la modélisation, il devient possible de réaliser des études fonctionnelles complexes. J'ai ainsi participé récemment à des études qui ont permis **(1) d'estimer la biomasse d'un des premiers genres arborescents, (2) de modéliser la résistance hydraulique d'un bois fossile à l'échelle du tissu et (3) de comprendre les propriétés géométriques et mécaniques de racines fossiles ayant une anatomie sans équivalent chez les plantes actuelles**

1.2. Comprendre comment se structure la diversité dans le registre fossile.

La question « Qu'est-ce qui détermine les patterns de diversité spécifique ? » était un des 25 thèmes de recherche clés pour le futur identifiés par la revue *Science* en 2005 (Pennisi, 2005). Or le registre fossile offre des opportunités uniques de tester les hypothèses existantes en offrant des exemples de conditions environnementales sans équivalent actuel. Par exemple alors qu'aujourd'hui il existe un fort gradient latitudinal de biodiversité, cela ne semble pas avoir été le cas durant les périodes où le climat global était plus chaud qu'aujourd'hui (Mannion *et al.*, 2014).

La géographie et un facteur structurant bien identifié de la diversité actuelle et il est important de documenter comment la paléodiversité a pu elle aussi varier selon les zones géographiques et comment le changement de position des continents a pu influencer cette diversité. J'ai ainsi beaucoup travaillé sur la description de plantes fossiles nouvelles provenant des continents du sud, moins bien connus que ceux d'Europe et d'Amérique du nord. **J'ai pu mettre en évidence des similarités au niveau générique et en terme de dynamique générale de la diversité entre l'Australie et la Laurussie (Europe/Amérique du nord) durant le Dévonien et le début du Carbonifère.** J'ai aussi **montré la présence en Antarctique au Permien et Trias de genres auparavant connus dans d'autres régions.**

Comme évoqué précédemment, la paléobotanique nous permet d'étudier la diversité végétale dans des conditions environnementales sans équivalent actuel. Dans ce cadre, j'ai travaillé sur un milieu très particulier, celui des zones de hautes latitudes au Permien, Trias et Jurassique. Ces milieux étaient alors beaucoup plus chauds qu'aujourd'hui mais avec la contrainte a priori très forte de la saisonnalité de l'éclairement (plusieurs mois de jour en été et de nuit en hiver).

J'ai contribué à montrer que l'on trouvait dans ces zones de hautes latitudes des écosystèmes diversifiés malgré cette contrainte environnementale a priori forte.

Le registre fossile permet aussi d'étudier les conséquences à long terme sur la diversité de changements environnementaux majeurs. Les grandes crises biologiques identifiées à partir du registre des invertébrés marins ont impacté de façon variable les autres organismes. Leur effet sur les plantes pourra nous aider à anticiper les changements à venir. J'ai travaillé en particulier sur **la question de l'impact des changements environnementaux de la limite Dévonien-Carbonifère sur les plantes. J'ai notamment pu montrer que les arbres étaient présents et diversifiés bien plus tôt qu'on ne le pensait après cette limite.**

Enfin on sait que la diversité est aussi influencée par les interactions biologiques. **J'ai participé à plusieurs études sur les interactions entre micro-organismes et plantes dans le registre fossile, avec des exemples de saprotrophie, parasitisme et symbiose.**

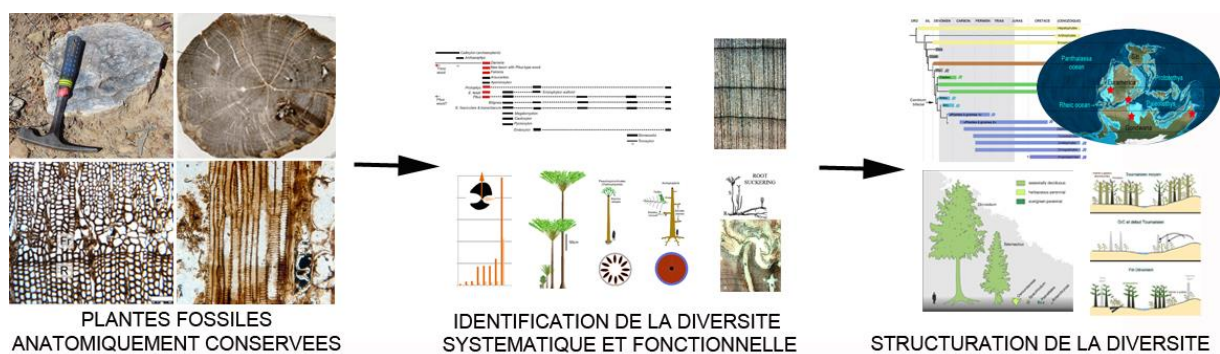


Fig. 2. Etude de la diversité des plantes fossiles .

2. Contexte climatique : des périodes plus chaudes que l'actuel.

Durant les périodes que j'étudie le climat global était généralement bien plus chaud qu'actuellement (Fig.3), à l'exception du Carbonifère supérieur et début du Permien qui correspondent à une période froide. La plupart des flores sur lesquelles j'ai travaillé datent du Dévonien, Mississippien (= Carbonifère inférieur), Permien supérieur, Trias et Jurassique inférieur, qui correspondent toutes à des **périodes chaudes voire très chaudes par rapport à l'actuel.**

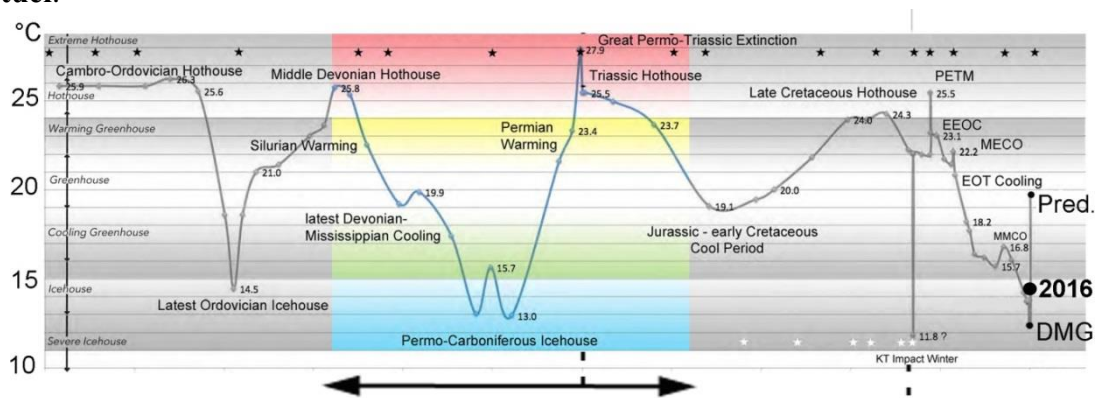


Fig. 3. Périodes étudiées et reconstructions des températures globales par Scotese (2015). 2016 : température moyenne de la Terre en 2016, DMG : dernier maximum glaciaire, Pred. Températures prédites pour le futur.

3. Contexte géographique : les continents du sud.

Un point commun à travers les périodes étudiées est le groupement de tous les continents du sud actuels (Afrique, Amérique du Sud, Australie, Antarctique, Inde) qui forment le **supercontinent Gondwana** (Fig.4). Cette région mal connue pour des raisons notamment historiques a été le focus d'une grande partie de mon travail. Des cartes plus précises seront présentées dans chaque partie.

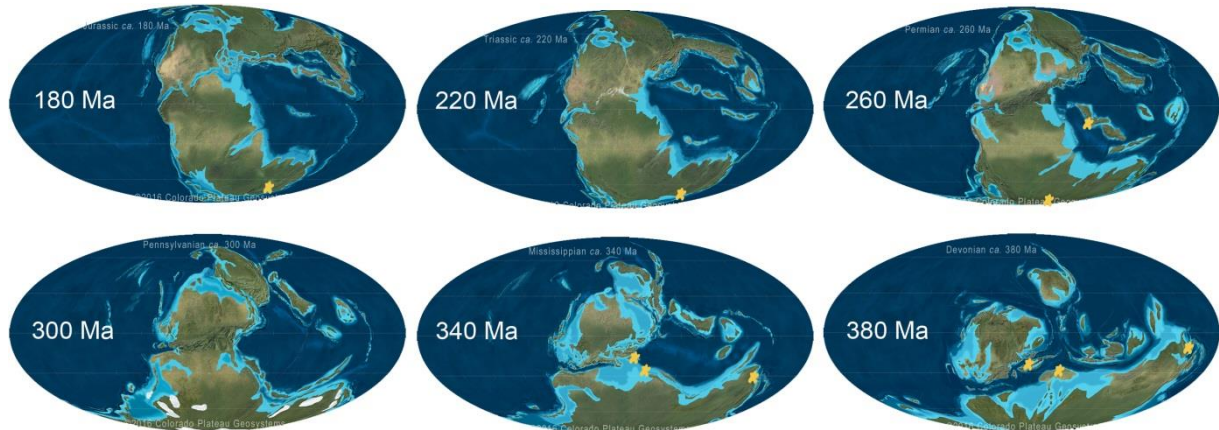


Fig. 4. Position des continents aux périodes étudiées, du Dévonien (en bas à droite) au Jurassique (en haut à gauche). Les astérisques jaunes indiquent les principales zones étudiées. Source : Deep Time maps/Colorado Systems 2016.

4. Groupes étudiés : un focus sur les lignophytes arborescentes.

D'un point de vue taxonomique, je m'intéresse principalement au **clade des lignophytes** (Figs. 1, 5) **qui a toujours été une composante majeure de la végétation terrestre depuis le Dévonien et qui domine les flores actuelles** puisqu'il contient les gymnospermes et les angiospermes. Ce groupe est défini par la possession d'un cambium vasculaire bifacial, un méristème latéral qui produit d'un côté du xylème secondaire et de l'autre du phloème secondaire. Il comprend les spermatophytes ou plantes à graines et les progymnospermes, qui avaient une reproduction par spores (Fig. 5 ; Annexe 3 ; Kenrick & Crane, 1997).

Au sein du groupe des lignophytes je suis particulièrement intéressée par l'apparition, la diversité et la biologie des **formes arborescentes**. Ces dernières présentent en effet des contraintes particulières (trade-off entre soutien mécanique et conduction hydraulique, longue durée de vie, etc) (e.g., Petit & Hampe, 2006 ; Rowe & Speck, 2004 ; Annexes 5 et 6) et présentent aussi l'intérêt d'enregistrer les conditions environnementales, en particulier au niveau du bois (cernes de croissance).

Je me suis aussi intéressée de façon plus ponctuelle à des représentants d'autres grands groupes de plantes vasculaires (Figs. 1, 5), notamment des lycophytes du Dévonien et du Permien, des sphénophytes du Carbonifère et du Permien et des cladoxylopsides du Dévonien. Ces travaux m'ont permis d'avoir des informations complémentaires sur la composition des flores étudiées et d'aborder l'évolution et la biologie de ces autres groupes.

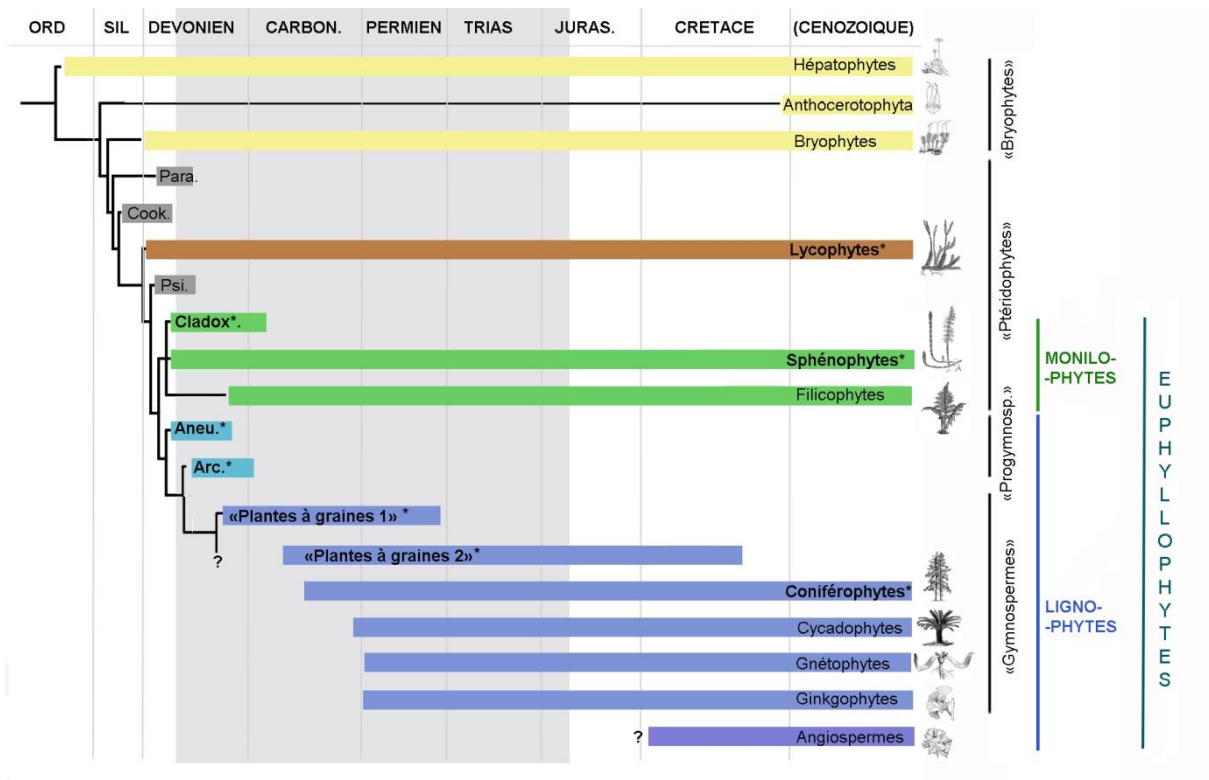


Fig. 5. Phylogénie et distribution stratigraphique des plantes terrestres. Les groupes entre guillemets correspondent à des grades utilisés dans le langage courant. Les groupes sur lesquels j'ai travaillé et qui sont évoqués dans ce document sont indiquées par un astérisque : Lycophytes, Cladoxylopsides, Sphénophytes, Aneurophytales, Archaeopteridales, « plantes à graines 1 » et « 2 » (« Ptéridospermales » de certains auteurs) et Coniférophytes. Non représentés : les champignons, voir p.67 [d'après une figure originale fournie par P. Gerrienne].

B. ORIGINE ET PREPARATION DU MATERIEL FOSSILE

1. Origine du matériel

Une grande partie des fossiles que j'étudie appartient aux collections de l'Université de Montpellier et de l'Université du Kansas. Ce matériel est complété par des spécimens empruntés à d'autres collections.

Depuis 2007 j'ai participé à plusieurs missions de terrain importantes à l'étranger pour récolter du matériel inédit d'âge Dévonien à Jurassique (Fig.6, 7).

❖ **Australie** (3 missions, ~7 semaines). Une mission en 2008 dans l'état du Queensland a permis notamment de compléter le matériel du Carbonifère inférieur récolté en 2005 pendant ma thèse. Une autre mission en 2013 dans l'Etat du New South Wales a été focalisée sur les flores du Dévonien et a permis de récolter de nouveaux spécimens en empreinte et anatomiquement conservés du Dévonien moyen et supérieur. Ces missions se sont faites avec Brigitte Meyer-Berthaud (AMAP) et en collaboration avec Francis Hueber (Smithsonian Institute, USA) John Talent et Ruth Mawson (Macquarie University, Australie) en 2008, avec Gavin Young et Robert Dunstone (Australian National University, Australie) en 2013. Le matériel est conservé dans les collections de l'Université de Montpellier. Une nouvelle mission au New South Wales doit avoir lieu en septembre-octobre 2018 dans le cadre d'un projet sur les changements faunistiques et floristiques autour de la limite Dévonien-Carbonifère.

❖ **Antarctique** (4 missions, ~25 semaines). La première mission a eu lieu en 2010 dans la région du Glacier Beardmore, dans le centre des Monts Transantarctiques. En 2012 et 2014 nous avons prospecté dans la région d'Allan Hills, les vallées sèches de McMurdo et les Prince Albert Mountains en Terre de Victoria du Sud. Enfin la dernière mission à laquelle j'ai participé, en 2016, s'est focalisée sur la région du glacier Shackleton, dans le centre des Monts Transantarctiques. Ces 4 missions ont permis de récolter plusieurs tonnes de fossiles datés du Permien, Trias et Jurassique. Elles se sont faites dans le cadre de projets NSF dirigés par T.N. et E.L. Taylor (University of Kansas) et J. Isbell et E.L. Gulbranson (University of Wisconsin-Milwaukee) avec de 5 à 10 participants par mission. Le matériel est conservé dans les collections de l'University of Kansas.

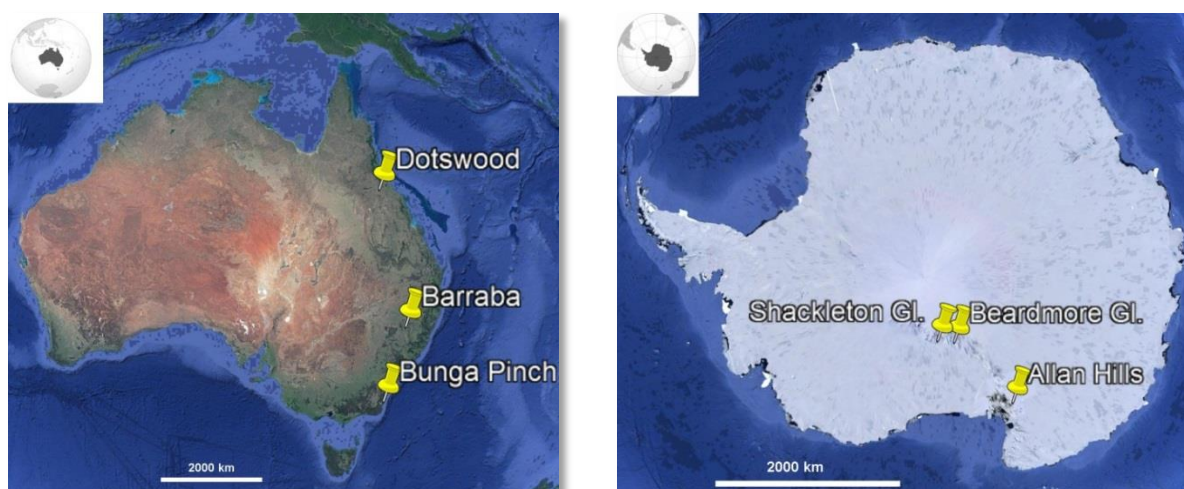


Figure 6. Zones prospectées lors de missions de terrain depuis 2007 en Australie (2008, 2013, 2018) et en Antarctique (hivers 2010, 2012, 2014 et 2016) [cartes Google Earth].

Etats/régions : Dotswood : Queensland ; Barraba et Bunga Pinch : New South Wales ; Shackleton Glacier et Beardmore Glacier: Centre des Monts Transantarctiques ; Allan Hills: Terre de Victoria du Sud.

En plus de ces deux grandes zones géographiques, j'ai aussi travaillé sur du matériel venant du **Maroc** (Dévonien), de **France** (Carbonifère et Permien) et d'**Allemagne** (Carbonifère inférieur). Une partie des fossiles était déjà présente dans des collections de l'Université de Montpellier et du matériel supplémentaire a été collecté ces dernières années en particulier au Maroc et dans la Montagne Noire en France (Fig.7). On notera aussi quelques spécimens algériens collectés dans les années 80 et faisant partie des collections de Montpellier, ainsi que des spécimens d'autres régions antarctiques collectés ces dernières années par des collaborateurs allemands et sud-coréens. Finalement, en août 2018, j'ai participé à une mission d'une semaine en Irlande pour récolter des empreintes et des spécimens anatomiquement conservés du Dévonien supérieur (Famennien).

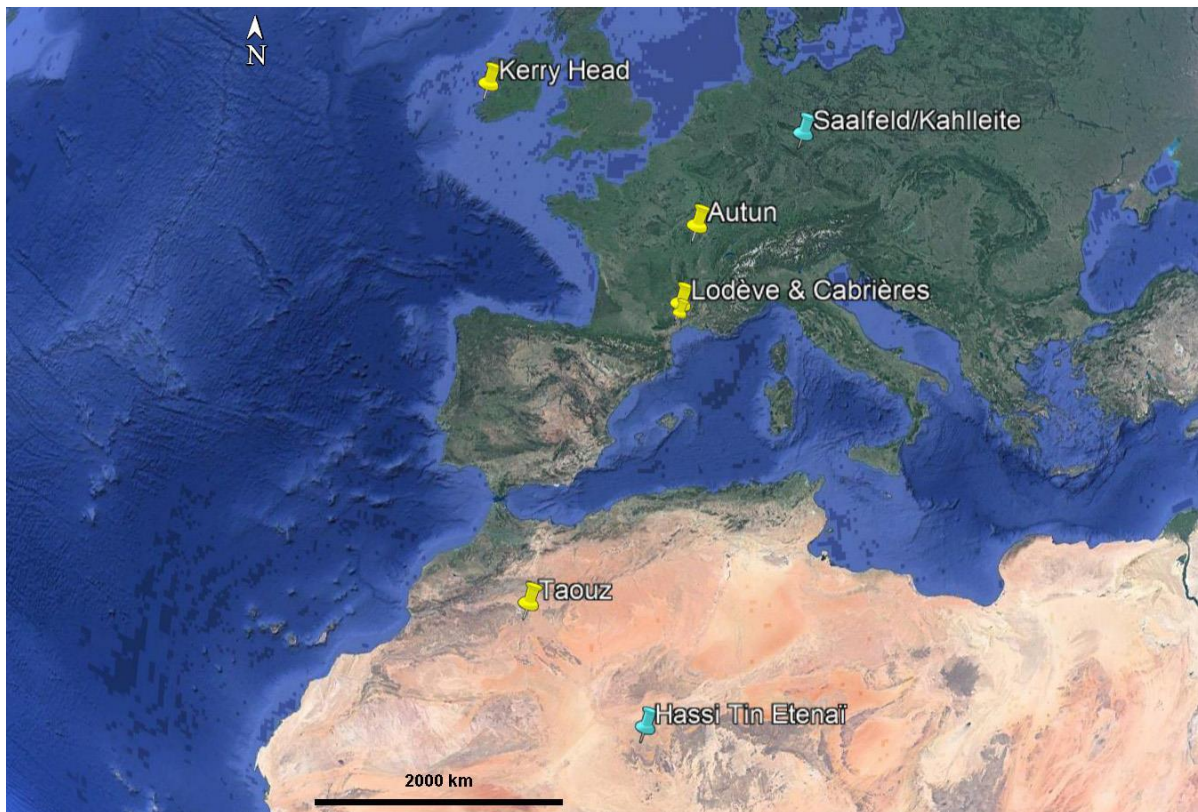


Fig. 7. Autres localités étudiées. En jaune : celles où j'ai participé à la récolte de nouveau matériel : région de Taouz, Maroc (2013), régions de Cabrières et Lodève, France (2011-...), Autun, France (2015), Kerry Head, Irlande (2018). En bleu les localités pour lesquelles j'ai seulement étudié du matériel de collection : Saalfeld/Kahleite en Allemagne, Hassi Tin Etenai en Algérie, Mader au Maroc (non figuré, près de Taouz) [carte Google Earth].

2. Préservation et préparation des fossiles

Les fossiles sur lesquels je travaille sont pour la très grande majorité **anatomiquement conservés**, c'est-à-dire que la structure des tissus a été conservée et que l'on peut étudier l'anatomie comme on le ferait sur une plante actuelle.

Ces fossiles sont préparés selon deux méthodes principales :

- lames minces : une fine tranche est découpée à la scie, puis collée sur une lame de verre et usée jusqu'à devenir transparente (Hass & Rowe, 1999).
- peel-sections/dépelliculations : quand la matière organique des parois végétales est conservée, on utilise un acide sur la surface du spécimen pour attaquer la partie minérale, puis on applique un fil d'acétate ramolli par de l'acétone pour « peeler » la partie organique. Le « peel » obtenu peut être monté entre lame et lamelle pour l'observation au microscope (Galtier & Phillips, 1999). Cette technique permet de faire des séries très rapprochées et

entraîne moins de pertes de matière fossile que la précédente. Elle ne peut cependant pas s'appliquer à tous les fossiles.

Je note ici qu'en dehors d'une aide technique ponctuelle très bienvenue, la plupart des fossiles décrits dans les pages suivantes ont été préparés par moi-même et/ou mes collaborateurs, ce qui demande évidemment un temps relativement long.

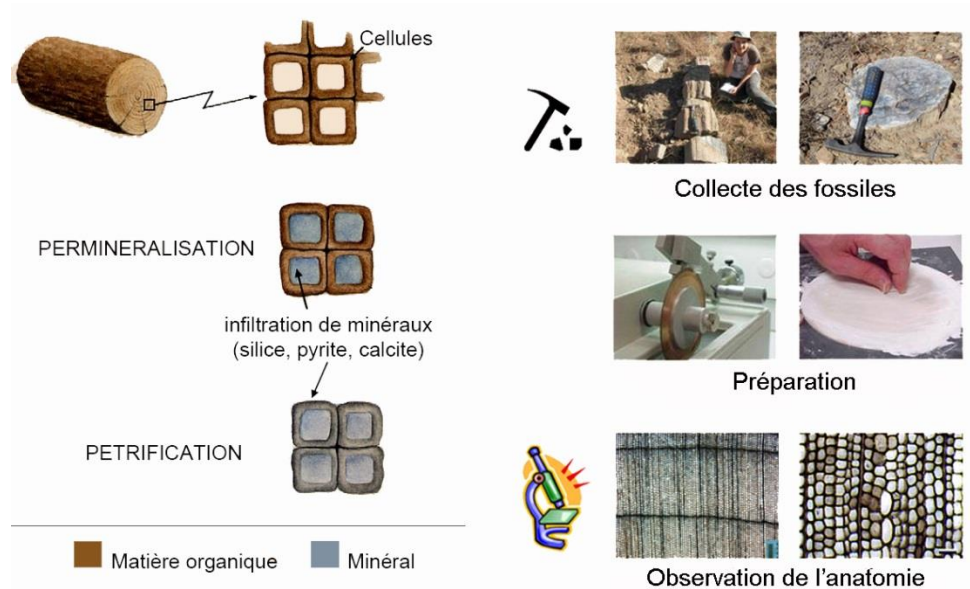


Fig. 8. Préservation et préparation du matériel anatomiquement conservé.

Je détaille dans les 3 parties suivantes l'ensemble des travaux menés après la fin de ma thèse en décembre 2007.

📄 indique les publications parues pour chacun des résultats présentés. Les quatre publications présentées en annexes de ce document sont aussi indiquées.

🗨️ indique les résultats présentés en congrès mais pas encore publiés.

C. DIVERSITE ET DISTRIBUTION DES FLORES DU DEVONIEN ET CARBONIFERE ET LA QUESTION DE LA LIMITE D-C.

Le Dévonien et le début du Carbonifère voient la colonisation des surfaces continentales par les plantes vasculaires et la mise en place de nombreuses innovations (feuille, graine, bois, etc.) (Bateman *et al.*, 1998 ; Donoghue, 2005 ; Taylor *et al.*, 2009). Il s'agit donc d'une période clé dans l'évolution des plantes et la mise en place des écosystèmes terrestres. Mon travail sur les fossiles de cette période s'oriente selon deux grands objectifs complémentaires :

- Mieux comprendre les flores de ces deux périodes à travers la description de fossiles inédits, en particulier de régions peu étudiées du Gondwana comme l'Australie.

- Utiliser ces nouvelles données pour évaluer l'existence possible d'une crise en milieu terrestre à la limite Dévonien-Carbonifère (D-C).
Bien que ne faisant pas partie des 5 grands événements d'extinctions reconnus historiquement sur la base des faunes d'invertébrés marins, l'événement de Hangenberg à la limite D-C reçoit de plus en plus d'attention (Caplan & Bustin, 1999; House, 2002 ; Kaiser *et al.*, 2015). En particulier, des travaux récents sur les vertébrés (Sallan & Coates, 2010 ; Smithson *et al.*, 2012 ; Wilson *et al.*, 2018) peuvent être mis en parallèle avec ce que l'on observe chez les plantes (macro-restes : Fairon-Demaret, 1986 ; spores : Streeel *et al.*, 2000 ; arbres : Decombeix *et al.*, 2011) à savoir :

- L'existence d'un renouvellement taxonomique important autour de la limite Dévonien-Carbonifère.
- Une période au début du Carbonifère où peu de taxons sont connus
- Une diversification taxonomique et fonctionnelle au cours du Carbonifère inférieur.

On se demande donc quels sont les causes et les mécanismes du changement floristique observé a priori autour de la limite Dévonien-Carbonifère :

- Y a-t-il vraiment une réorganisation de la végétation, comme suggéré par Cascales-Miñana *et al.* (2010) et comme on l'observe au niveau des limites Permien-Trias et Crétacé-Paléogène (Vajda & McLoughlin, 2007 ; McElwain & Punyasena, 2007) ?

- Le changement est-il rapide? Concerne-t-il toutes les zones géographiques?

- Les taxons du début du Carbonifère ont-ils un fonctionnement différent de ceux du Dévonien supérieur ? Le renouvellement observé peut-il être mis en rapport avec l'acquisition de caractères particuliers ?

Pour répondre à ces questions il est absolument nécessaire dans un premier temps de **mieux documenter la diversité végétale de part et d'autre de la limite D-C**. En effet le registre fossile des plantes est très incomplet (1) pour certaines périodes de temps critiques comme le tout début du Carbonifère et (2) pour certaines zones géographiques qui ont été traditionnellement moins étudiées. Il est donc possible que les changements observés soient en fait liés en partie ou en totalité à un biais d'échantillonnage. Les travaux présentés ci-après apportent de nouveaux éléments de réponse qui permettront à plus long terme de mieux comprendre la dynamique de la végétation autour de cette limite D-C et de tester l'hypothèse d'une crise en milieu continental.

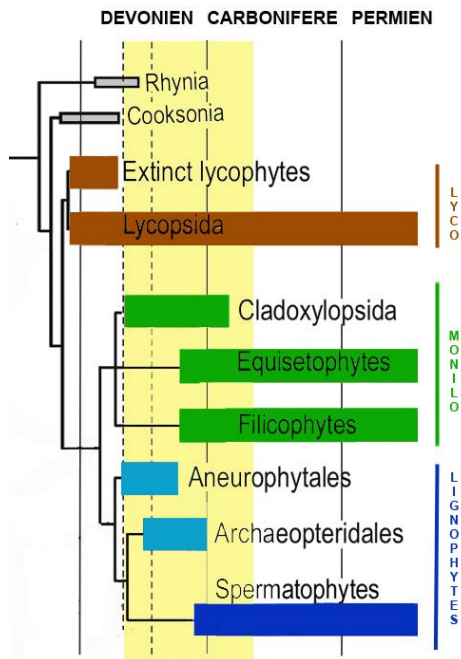


Fig. 9. Grands groupes de plantes vasculaires au Paléozoïque. Leur moment d'apparition est basé essentiellement sur des données provenant d'Amérique du Nord et d'Europe. Les périodes discutées dans cette partie sont indiquées en jaune : Dévonien moyen, Dévonien supérieur et Carbonifère inférieur. Les globes ci-dessous représentent la taille et la position du Gondwana au Dévonien supérieur (haut) et Carbonifère inférieur (bas)

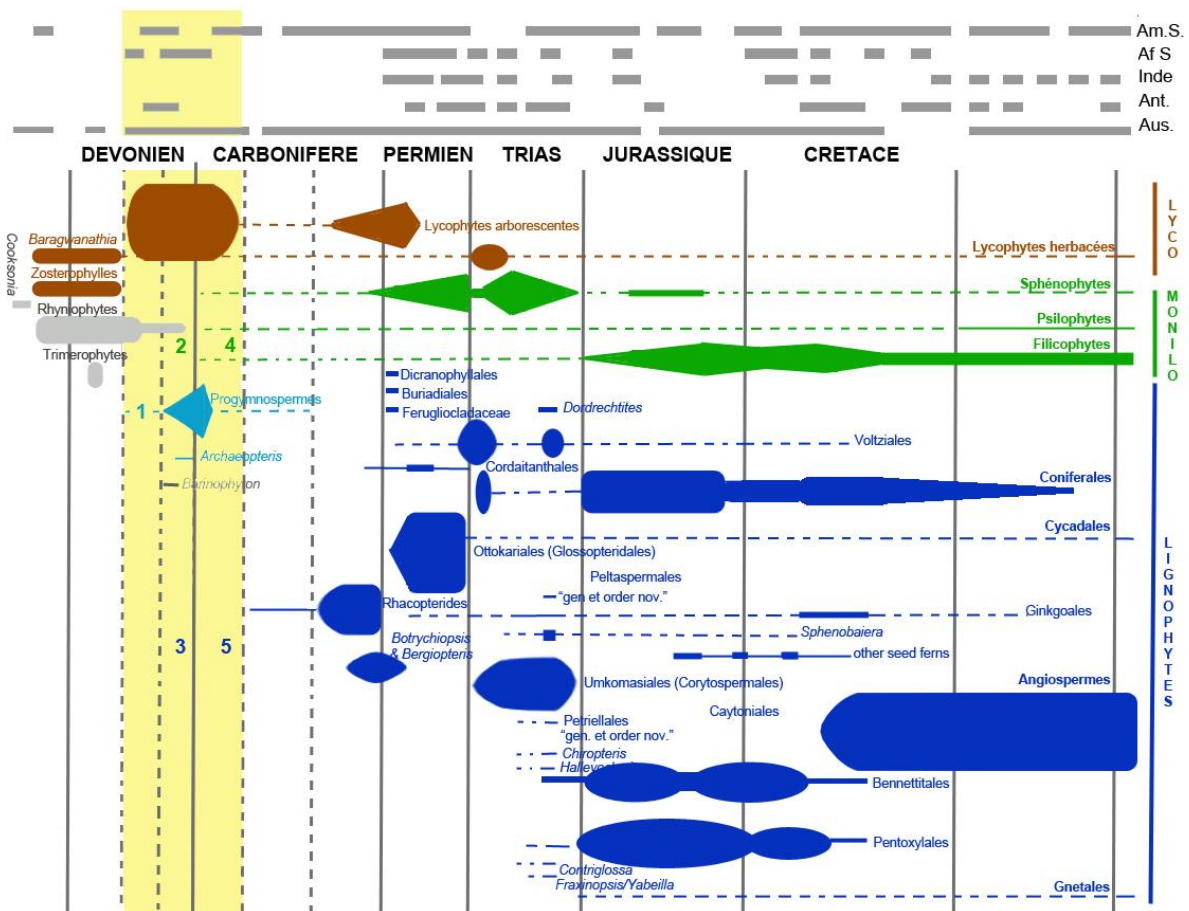


Fig. 10. Mégaflores du Gondwana d'après Anderson *et al.* (1999). Comparer notamment le moment d'apparition des plantes à graines (bleu foncé) et des fougères s.l. (= Monilophytes vert) avec la figure 9. La partie supérieure indique les localités à mégarestes végétaux utilisées dans l'analyse (Amérique du Sud, Afrique du Sud, Inde, Antarctique et Australie). Les chiffres 1-5 indiquent des découvertes récentes discutées dans cette partie (voir aussi Tableau 1 p. 22).

1. Les flores du Gondwana au Dévonien et Carbonifère : une diversité sous-estimée.

Une très grande partie de notre compréhension de l'évolution végétale au Dévonien et début du Carbonifère est basée sur des données provenant d'Europe et d'Amérique du nord, principalement pour des raisons historiques, et plus récemment de Chine. De plus, la plupart des flores qui ont été décrites en Gondwana pour le Dévonien et début du Carbonifère correspondent à des empreintes/compressions. Ce type de préservation, bien que très important, tend d'une part à sur-représenter les flores de milieux humides (Scott & Galtier, 1996) et d'autre part ne permet pas d'accéder à des informations anatomiques clés comme par exemple l'organisation du système vasculaire. Les tiges de plantes différentes vont souvent avoir un aspect similaire en compression ce qui empêche d'identifier correctement tous les taxons présents. Ceci est peut être encore plus vrai pour le Dévonien, une période où certains groupes n'ont pas de vraies feuilles et sont distingués par des détails anatomiques des axes.

La synthèse sur l'évolution des flores gondwaniennes d'Anderson et collaborateurs parue en 1999 suggère un « retard » par rapport aux continents du nord, en particulier en ce qui concerne la diversification des plantes à graines et des fougères s.l. (Monilophytes) qui ne se ferait que dans la seconde moitié du Carbonifère vs. fin Dévonien-début Carbonifère pour l'Europe et l'Amérique du nord (Figs. 9, 10). On note aussi que les études paléophytogéographiques pour cette période sont souvent anciennes et considèrent souvent l'ensemble du Gondwana comme une seule entité géographique (e.g., Rowley *et al.*, 1985) alors qu'il correspond à un continent immense couvrant de très nombreuses zones climatiques (Fig. 9). Or des travaux récents montrent que, quand des localités gondwaniennes ont été étudiées pour ces périodes, elles ont toujours apporté des données inédites. Ces dernières indiquent souvent la présence de flores plus complexes qu'on le pensait et amènent à revoir les scénarios de diversification et de migration des groupes végétaux (e.g., Galtier *et al.*, 2007 pour l'Australie ou Prestianni *et al.*, 2015 pour l'Argentine).

Trois missions de terrain en 2005, 2008 et 2013 ont permis de récolter des spécimens inédits en compression et anatomiquement conservés du Dévonien et du Carbonifère du Queensland et de New South Wales. Ajouté à des spécimens déjà présents dans les collections de l'Université de Montpellier et des spécimens empruntés dans d'autres collections (Museum Victoria, Australie, Smithsonian Institute, USA, et Stockholm, Suède), ce matériel a permis de commencer à documenter la diversité insoupçonnée des flores gondwaniennes.

Les recherches que j'ai menées montrent que **les flores australiennes étaient diversifiées** :

- **au Dévonien**, où nous avons documenté la présence de nouveaux taxons appartenant aux lycophytes, fougères s.l. et lignophytes (§1.1).
- **au Carbonifère inférieur**, où nous avons documenté la présence de plusieurs genres de lignophytes arborescentes (§1.2).

D'autre part, nos descriptions d'**une nouvelle espèce de *Callixylon* du Dévonien du Maroc** (§1.3) et d'**un nouveau genre de lignophyte arborescente du Carbonifère inférieur d'Algérie** (§1.4) suggèrent que les flores d'Afrique du Nord étaient elles aussi plus diversifiées que ne le laissent supposer les données historiques.

1.1. De nouveaux éléments sur la diversité végétale en Australie au Dévonien.

La mission en Australie de l'été 2013 en collaboration avec B. Meyer-Berthaud (Montpellier) et G. Young (Canberra) a mis en évidence la **présence de progymnospermes aneurophtales en Australie au Dévonien moyen** (« 1 » sur la Fig.10, Fig. 11). Ce groupe basal de lignophytes au sein duquel pourrait être enracinées les plantes à graines était

auparavant connu dans des dépôts d'âge Dévonien moyen d'Europe, Amérique du nord et Chine pour les continents du nord. En Gondwana, le groupe était connu par des spécimens du Venezuela (Hammond & Berry, 2005) et du Maroc (Gerrienne *et al.*, 2010). La présence de spécimens végétatifs et d'un spécimen fertile dans la localité de Bunga Pinch Quarry (New South Wales) a permis de montrer la présence en Australie du genre *Tetraxylopteris*, aussi connu en Europe, en Amérique du Nord et au Venezuela (Beck & Wight, 1988 ; Hammond & Berry, 2005). La morphologie et la disposition des appendices végétatifs ultimes suggèrent toutefois qu'il s'agirait d'une nouvelle espèce indiquant une certaine endémicité. Les autres spécimens trouvés dans la même localité suggèrent que ***Tetraxylopteris* formait le sous-bois d'une forêt dominée par des lycophytes**. Ceci contraste avec l'environnement reconstruit en Amérique du nord à cette période, en particulier dans la localité givétienne de Riverside Quarry (NY, USA) où les Aneurophytales formaient le sous-bois d'une forêt dominée par des cladoxylopsides (fougères s.l., Stein *et al.*, 2012).

☐ Meyer-Berthaud B, Decombeix A-L, Dunstone R, Gerrienne P, Momont N & Young G. 2016. *Tetraxylopteris* Beck emend. Hammond and Berry (2005), the first aneurophytalean genus recorded in Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 224: 54-65

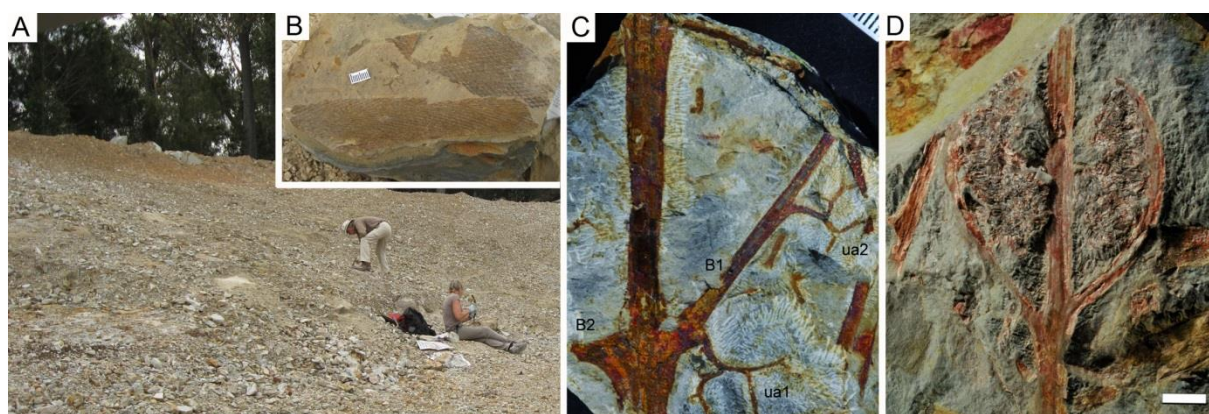


Fig. 11. Localité de Bunga Pinch Quarry, New South Wales, Australie. (A) vue de la localité, (B) empreintes de lycophytes, (C) partie végétative de *Tetraxylopteris* sp. (Aneurophytale), (D) partie fertile de *Tetraxylopteris* sp. Echelles : B = 1 cm, D = 5 mm.

Une autre localité australienne importante est celle de Barraba (New South Wales). Cette localité correspond à un dépôt marin de fossiles du Dévonien supérieur (Famennien). On y trouve de nombreuses empreintes, en particulier de la lycophyte *Leptophloeum*, mais aussi des axes anatomiquement conservés (Fig. 12). L'étude de cet assemblage qui avait été commencé par Brigitte Meyer-Berthaud (Meyer-Berthaud *et al.*, 2007) s'est poursuivi notamment avec les stages de Romain Blanchard (diversité de la flore), Mathilde Evreinoff (anatomie d'un cône de lycophyte) et Antoine Champreux (diversité des fougères s.l) que j'ai co-encadrés en 2007, 2012 et 2017.

Le recensement des taxons présents à Barraba indique la présence de lycophytes (*Leptophloeum*, *Cymastrobus*), de plusieurs types de fougères s.l. appartenant aux Cladoxylopsidales (*Polyxylon*, *Hierogramma*, *Cladoxylon*, un nouveau taxon, « 2 » sur la Fig. 10), de progymnospermes Archaeopteridales (bois de type *Callixylon*) et de plantes à graines (pétiole de type *Kalymma*, empreintes de frondes bifurquées, « 3 » sur la Fig. 10). Plusieurs axes de grands diamètres présents en impression à la localité indiquent qu'une partie de ces taxons étaient arborescents. Ces fossiles indiquent une **diversité comparable à ce que l'on trouve dans les localités contemporaines des continents du Nord**. On note en particulier une ressemblance au niveau générique avec la flore des New Albany Shales aux États-Unis (Read & Campbell, 1939 ; Scott *et al.*, 1984)

Parce que les spécimens anatomiquement conservés sont très rares à Barraba (moins d'une dizaine récoltés par mission de terrain), l'étude de ces spécimens par des méthodes diversifiées a été privilégiée. Ainsi si une partie a été étudiée par des méthodes classiques de lames minces et/ou peel sections, nous avons aussi utilisé la microscopie électronique à balayage pour un échantillon de bois qui s'est révélé appartenir à la progymnosperme *Archaeopteris*. Il s'agit de la seule occurrence documentée à ce jour de bois de cette plante en Australie (du feuillage en compression a été décrit par McCoy en 1876). D'autre part, un unique cône de lycophyte collecté par un amateur de la région de Barraba, Mr Irving, en 1964 a été étudié par **tomographie à rayons X au synchrotron de Grenoble** dans le cadre du stage de M2 de Mathilde Evreinoff. Cette méthode non-destructrice a permis de révéler l'appartenance du cône à un genre nouveau, connu pour le moment uniquement en Australie.

Evreinoff M, Meyer-Berthaud B, Decombeix A-L, Lebrun R, Steemans P & Tafforeau P. 2017. A new Late Devonian isoetalean lycopsid from New South Wales, Australia: *Cymastrobos irvingensis* gen. et sp. nov. *Paleontologica Electronica* 20.3.47A: 1-16.

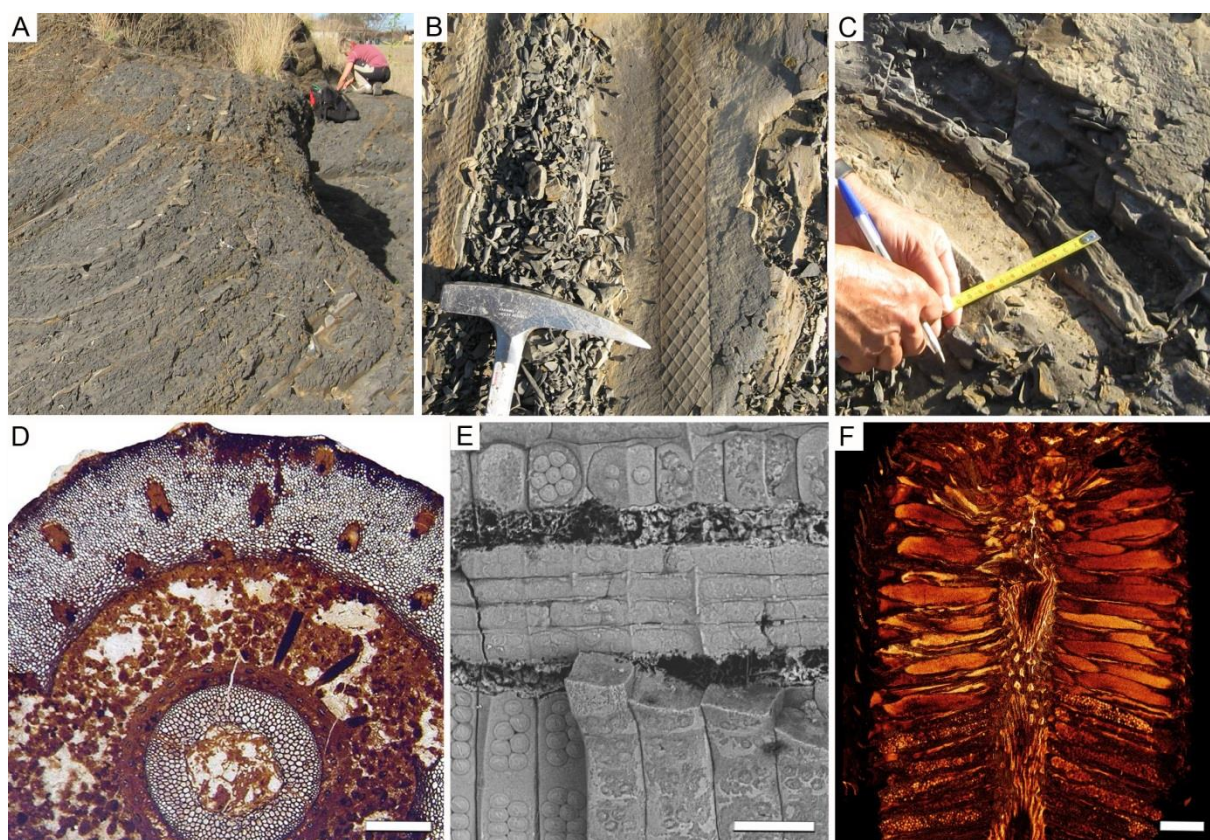


Fig. 12. Barraba, New South Wales, Australie. (A) vue de la localité en 2013, (B) empreinte de *Leptophloeum* (Lycophyte), (C) récupération d'un axe anatomiquement conservé, (D) vue en coupe transversale d'un axe de lycophyte préparé en lame mince, (E) bois de *Callixylon* vu au microscope électronique, (F) section longitudinale virtuelle d'un cône de lycophyte (*Cymastrobos*) après passage au synchrotron. Echelles : D = 1 mm, E = 50 μ m, F = 5 mm.

Une nouvelle mission à l'automne 2018 avec B. Meyer-Berthaud et C. Girard doit permettre de récolter du nouveau matériel à Barraba mais aussi de rechercher des dépôts un peu plus jeunes (Carbonifère inférieur) livrant à la fois de la faune marine et des plantes terrestres dans la même région.

1.2. Diversité des lignophytes arborescentes dans le Carbonifère inférieur d'Australie.

En Australie, les descriptions classiques de Gould (1975a) et Morris (1985) reconstruisent une flore du Carbonifère inférieur peu diversifiée, dominée d'abord par la lycophyte

Lepidodendropsis, puis par *Lepidodendron*. Cependant des indices suggéraient la présence d'une flore plus complexe. Ainsi des prospections menées dans la localité d'âge Tournaisien moyen de Dotswood (Burdekin Basin, Queensland) par Francis Hueber dans les années 1970 avaient révélé la présence d'autres plantes, en particulier une fougère arborescente, *Symplocopteris* (Hueber & Galtier, 2002). Celle-ci représentait la plus ancienne occurrence d'une fougère zygoptéride en Gondwana. L'assemblage contemporain de Ruxton étudié par Galtier *et al.* (2007) contenait lui des restes de fougères s.l. et de lignophytes documentées pour la première fois dans cette région du monde et qui remettait en cause la vision d'une diversification « décalée » en Gondwana pour ces deux groupes. Certains spécimens trouvés à Ruxton sont similaires au niveau générique avec ce qui est connu à la même période en Europe ; d'autres comme la cupule *Ruxtonia* représentent des taxons nouveaux. **Il existait donc des indices suggérant que, comme pour le Dévonien, la différence de diversité observée avec la Laurussia était probablement le résultat d'un biais/manque d'échantillonnage plus qu'une réalité biologique.** De plus, il existait plusieurs rapports anciens mentionnant la présence dans l'état du Queensland et du New South Wales de restes de troncs perminéralisés avec un bois de type gymnosperme (Morris, 1985). La plupart de ces troncs avaient été attribués au genre *Pitus*, initialement décrit dans le Carbonifère inférieur d'Europe (Gordon, 1935 ; Long, 1979). Cependant toutes ces études étaient anciennes et la plupart attribuaient ces troncs au genre *Pitus* uniquement sur la base de quelques caractères du bois (Walkom, 1928).

A partir de nouveau matériel récolté durant ma thèse en 2005 puis lors d'une seconde mission en 2008 dans deux localités du Burdekin Basin dans l'état du Queensland, Dotswood et Montgomery Dam (Fig. 13), nous avons pu montrer qu'au moins 3 types de lignophytes arborescentes étaient présents dans cette flore du début du Carbonifère inférieur (Tournaisien moyen, Tn2):

- *Protopytis*, un genre de progymnosperme connu en Europe à la même période et représenté dans la localité de Dotswood par des troncs atteignant 1 m de diamètre
- un second taxon présent à Dotswood dont le bois est effectivement être comparable à celui du genre *Pitus*, mais qui s'en distingue par l'anatomie de son écorce et par le mode de production de ses traces foliaires.
- *Dameria*, un genre nouveau de lignophyte présent à Montgomery Dam

On a donc en Australie au Tournaisien au moins 3 types de lignophytes arborescentes, dont un genre partagé avec l'Europe et deux genres qui ne sont pas connus en Europe à cette période. Ces fossiles sont associés à des dépôts volcaniques et il est possible qu'ils représentent la végétation de milieux plus secs et/ou perturbés que les lycophytes qui sont trouvées en compression. La présence de ces arbres indique que l'on observe en Australie le même pattern qu'en Laurussia de diversification des lignophytes arborescentes au début du Carbonifère (cf. §2).

Morris (1985) considérait que vers la fin du Carbonifère inférieur on trouvait en Australie des forêts ombrophiles dominées par *Pitus* avec un étage inférieur composé de fougères arborescentes. La localité de Dotswood avec ses lignophytes arborescentes et sa fougère *Symplocopteris* (points « 4 » et « 5 » sur la Fig. 10) indique que cette association est plus ancienne. Il est intéressant de noter que ce type d'association n'est pas documenté en Laurussia. **Comme dans le cas de Bunga Pinch Quarry pour le Dévonien, on retrouve donc des groupes de plantes communs avec l'Europe et l'Amérique du nord mais des structures de végétation probablement différentes.**

Decombeix A-L, Meyer-Berthaud B, Galtier J, Talent J & Mawson R. 2011. Diversity of arborescent lignophytes in the Tournaisian vegetation of Queensland (Australia): paleoecological and paleogeographical significance. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 301: 39-55

Ces données ont été complétées au cours du stage de M1 de Bertrand Laloux que j'ai encadré en 2015 par l'étude de 4 spécimens collectés à Dotswood. Là encore les taxons ligneux semblent proches de ceux observés en Europe à la même période, mais certains représentent des espèces ou genres distincts.

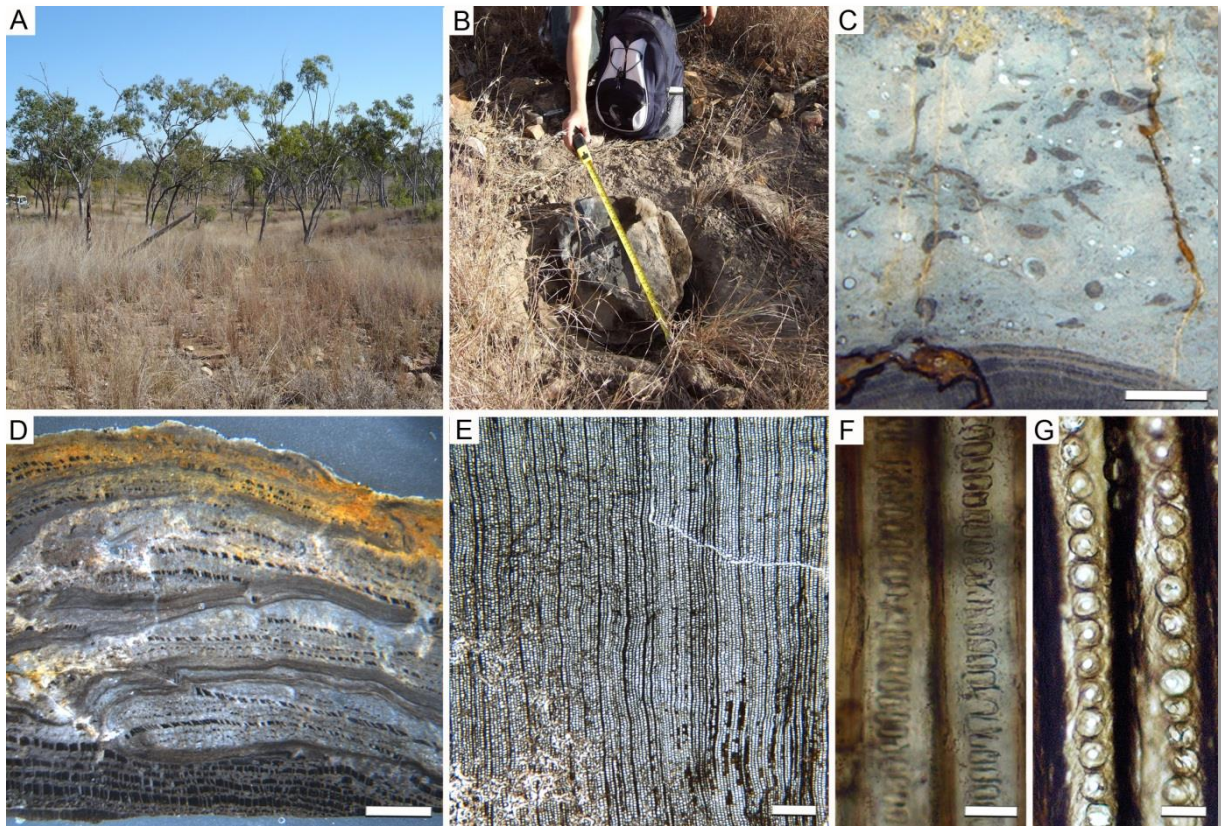


Fig. 13. Arbres du Tournaisien du Queensland. (A) localité de Dotswood, (B) tronc de fougère arborescente à Dotswood, (C) matrice d'origine volcanique contenant des fragments végétaux, (D) écorce conservée d'une (pro)gymnosperme, (E) localité de Montgomery Dam : bois de *Dameria* sans cerne de croissance, (F) et (G) diversité des ponctuations radiales : *Prototypis* vs. *Dameria*. Echelles : C = 5 mm, D = 2 mm, E = 500 μ m, F-G = 25 μ m.

Des bois un peu plus jeunes collectés par les géologues du Geological Survey of Queensland apportent des éléments supplémentaires sur la diversité des taxons ligneux en Australie au Carbonifère inférieur (Fig.14). Dans le Drummond Basin, une dizaine de bois d'âge Tournaisien supérieur (Tn3) et avec une anatomie de type *Pitus* ont été étudiés. Ils montrent une diversité de taille de rayons qui indique la présence de **trois grands morphotypes**. Les 3 spécimens qui contiennent un peu d'information sur le système vasculaire primaire (moelle et/ou traces foliaires) suggèrent que ces bois n'appartiennent pas au genre *Pitus*. Comme dans les dépôts du Tournaisien moyen décrit précédemment, ces bois sont associés à des restes de fougères arborescentes. Deux petits troncs d'une quinzaine de cm de diamètre provenant de dépôts viséens du Yarrol Basin présentent eux une combinaison de caractères anatomique qui ne correspond à aucun taxon déjà décrit. Ils sont attribués à un **nouveau genre, *Ninsaria***.

Alors qu'en Australie les bois d'âge Carbonifère inférieur ayant des rayons multisériés ont été traditionnellement référés au genre *Pitus*, **nos résultats montrent que les lignophytes arborescentes d'Australie étaient d'une part particulièrement diversifiées à cette époque et d'autre part qu'elles n'appartenaient pas au genre *Pitus***. Ce dernier genre reste donc connu uniquement en Europe et Amérique du nord au Carbonifère inférieur.

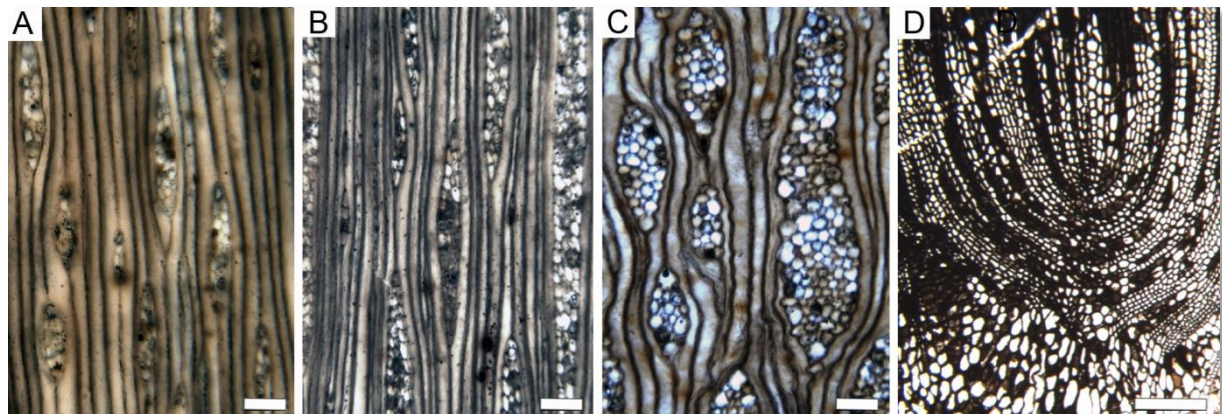


Fig. 14. Bois du Tournaisien supérieur et Viséen du Queensland. (A-C) trois morphotypes du Drummond Basin distinguables par la taille de leurs rayons, (D) trace vasculaire complexe typique du nouveau genre *Ninsaria*, provenant du Yarrol Basin. Echelles : A-C = 100 µm, D = 500 µm.

• Au Carbonifère inférieur comme au Dévonien, la recherche et l'étude détaillée de nouveaux spécimens australiens ont permis d'augmenter significativement la diversité connue, en particulier pour les fougères s.l. et les lignophytes (Tabl. 1). Il apparaît donc que le « retard » de ces groupes évoqué au début de cette partie est en partie lié à un biais d'échantillonnage.

TAXON	AGE	LOCALITE	Fig.10	REF.
FOUGERES S.L. (= MONILOPHYTES)				
<i>Cladoxylon</i>	Fa	Barraba - NSW	2	(<i>mémoire M2 Champreux</i>)
<i>Polyxylon</i>	Fa	Barraba - NSW	2	<i>Meyer-Berthaud et al, 2007</i>
<i>New tax ?</i>	Fa	Barraba - NSW	2	(<i>mémoire M2 Champreux</i>)
<i>Hierogramma</i>	Fa, Tn	Barraba - NSW, Ruxton- QLD	2, 4	(<i>mémoire M2 Champreux</i>) <i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Cf. Psalixochlaena</i>	Tn	Ruxton- QLD	4	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Stauropteris</i>	Tn	Ruxton- QLD	4	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Clepsydropsis</i>	Tn	Ruxton- QLD	4	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Symplocopteris</i>	Tn	Mont St Michael- QLD	4	<i>Hueber & Galtier, 2002</i>
LIGNOPHYTES				
<i>Tetraxylopteris</i>	Dev. moyen	Bunga Pinch- NSW	1	<i>Meyer-Berthaud et al., 2016</i>
<i>Callixylon</i>	Fa	Barraba - NSW	-	(<i>mémoire M1 Blanchard</i>)
<i>Kalymma</i>	Fa	Barraba - NSW	3	(<i>mémoire M1 Blanchard</i>)
<i>Lyginorachis</i>	Tn	Ruxton- QLD	5	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Tristichia</i>	Tn	Ruxton- QLD	5	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Cf. Tetrastichia</i>	Tn	Ruxton- QLD	5	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Hydrasperma</i>	Tn	Ruxton- QLD	5	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Ruxtonia</i>	Tn	Ruxton- QLD	5	<i>Galtier et al, 2007</i>
<i>Dameria</i>	Tn	Montgomery Dam- QLD	5	<i>Decombeix et al 2011,</i>
<i>Protopitys</i>	Tn	Mont St Michael- QLD	5	<i>Decombeix et al 2011,</i>
Wood type I	Tn, V	Mont St Michael- QLD, Drummond Basin- QLD	5	<i>Decombeix et al 2011,</i> <i>Decombeix et al, soumis</i>
Wood type II	V	Drummond Basin- QLD	5	<i>Decombeix et al, soumis</i>
Wood type III	V	Drummond Basin- QLD	5	<i>Decombeix et al, soumis</i>
<i>Ninsaria</i>	V	Yarrol Basin- QLD	5	<i>Decombeix et al, soumis</i>

Tableau 1. Genres de fougères s.l. et lignophytes décrites en Australie depuis 2007. En bleu/gris : genres aussi connus en Europe/Amérique du Nord, en jaune : taxons connus uniquement en Australie à ce jour, en gras les études auxquelles j'ai participé directement ou à travers des encadrements. Fa : Famennien, Tn : Tournaisien, V : Viséen. La colonne de chiffres renvoie à la position de ces taxons sur la distribution stratigraphique des plantes du Gondwana d'Anderson *et al.* (1999) présentée à la Fig. 10.

1.3. Une nouvelle espèce de *Callixylon* dans le Dévonien supérieur du Maroc.

Les niveaux d'âge Dévonien moyen et supérieur du Maroc renferment des plantes préservées en compression et en anatomie. L'étude des restes anatomiquement conservés de la région de Mader (Anti-Atlas) ont déjà permis de documenter la présence de cladoxylopsides, de lycophytes et de progymnospermes archaeopteridales (Meyer-Berthaud et al., 1999, 2000 ; Soria *et al.*, 2001 ; Soria & Meyer-Berthaud, 2005). Le travail effectué dans le cadre des stages de L3 (2014) et M2 (2016) de Mélanie Tanrattana a permis d'identifier dans cette région **une nouvelle espèce de *Callixylon***, le morphogène qui correspond aux axes aériens et souterrains de la progymnosperme *Archaeopteris*. Cette espèce est la seule de ce genre à posséder des nids scléreux dans sa moelle.

☐ Tanrattana M, Meyer-Berthaud B & Decombeix A-L. (Sous presse). *Callixylon wendtii* nov., a new species of archaeopteridalean progymnosperm from the Late Devonian of Anti-Atlas, Morocco. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. [ANNEXE 8]

1.4. Un nouveau genre de lignophyte du Carbonifère inférieur d'Algérie.

Comme pour l'Australie, les flores d'Afrique du nord au Carbonifère inférieur sont traditionnellement considérées comme très pauvres et dominées par les lycophytes (Lejal-Nicol, 1985). Les localités contenant des plantes anatomiquement conservées sont rares et/ou mal connues et il existe très peu de données à leur sujet. Les collections de Montpellier contiennent quelques spécimens collectés dans la région de l'Ahnet en Algérie par J. Conrad durant sa thèse d'état (Conrad, 1984) et transmis à J. Galtier pour étude. Parmi eux, **un axe ligneux très bien conservé d'âge Tournaisien supérieur (Tn3) présentait une combinaison unique de caractères anatomiques qui nous a conduits à définir un nouveau genre, *Ahnetia***. Ce genre est notamment caractérisé par une large moelle avec des nids scléreux, de très petits faisceaux de xylème primaire en position péri-médullaire, des traces foliaires simples sans faisceau réparateur apparent et un phloème secondaire avec de larges bandes tangentielles de fibres.

Ce spécimen unique apporte des connaissances précieuses pour cette région pour laquelle les données sont extrêmement rares et où de nouvelles prospections ne peuvent pas être envisagées actuellement. Quelques spécimens supplémentaires du Tournaisien inférieur (Tn1b) correspondant à de petits axes de fougères s.l. seront étudiés dans les années à venir.

☐ Decombeix A-L & Galtier J. 2017. *Ahnetia*, a new lignophyte stem from the Early Carboniferous of southern Algeria. *Review of Palaeobotany and Palynology* 237: 62-74

2. Le Carbonifère inférieur et la diversification des lignophytes arborescentes.

La partie précédente illustre comment la découverte de nouveaux spécimens provenant de régions et/ou périodes peu documentées peut changer notre vision de la diversité végétale passée. Les implications sont nombreuses, à la fois en termes de paléo-phytogéographie et d'évolution des grands groupes végétaux.

Dans le cadre de mon travail sur les plantes du Dévonien et Carbonifère inférieur, je me suis intéressée depuis ma thèse à la **diversité des arbres du groupe des lignophytes de part et d'autre de la limite Dévonien-Carbonifère** (Fig. 15). Les formes arborescentes sont en effet particulièrement intéressantes en raison des caractéristiques biologiques qui leur sont propres (Petit & Hampe, 2006 ; Annexes 2 et 3). Pour les périodes de crises biologiques les mieux étudiées à ce jour (Permien-Trias et Crétacé-Paléogène), on observerait chez les plantes une "sélectivité écologique" (Wing, 2004): les taxons de grande taille et à cycle de vie long (c.-à-d. arborescents) seraient les plus touchés ; la période qui suit la crise seraient caractérisée par une abondance des taxons de petite taille et à cycle de vie court (c.-à-d. herbacés). Selon cette hypothèse, les taxons arborescents seraient donc plus sensibles aux grands changements environnementaux et donc de bon candidats pour tester l'existence d'une crise en milieu terrestre près de la limite D-C.

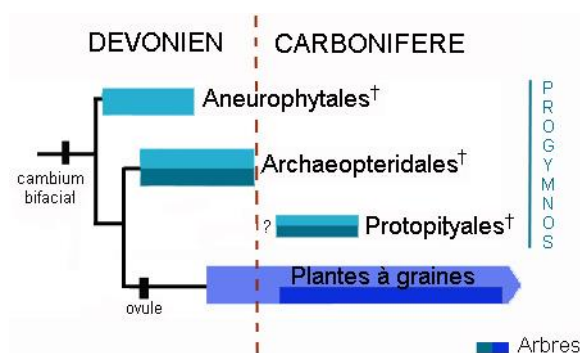


Fig. 15. Phylogénie simplifiée des lignophytes montrant les taxons présents au Dévonien et Carbonifère inférieur : trois groupes de progymnospermes (reproduction par spores) et les premières plantes à graines. Les bandes plus foncées indiquent la présence de taxons arborescents dans un groupe.

La disparition près de la limite D-C des Archaeopteridales, un groupe très abondant au Dévonien, et l'absence supposée de formes arborescentes au début du Carbonifère peut suggérer un événement ayant touché les formes arborescentes dans le groupe des lignophytes.

Selon la littérature disponible au début de mon travail sur cette problématique, la conquête des surfaces continentales par les arbres du groupe des lignophytes pouvait être divisée en 4 étapes :

(1) Dévonien moyen et supérieur : les zones basses (« lowlands ») sont colonisées par les progymnospermes **Archaeopteridales** qui forment les premières forêts denses et ombragées (Beck & Wight, 1988) et ont une très large distribution paléogéographique. Les premières plantes à graines qui s'établissent au Dévonien supérieur sont de petite stature et trouvées dans des environnements perturbés (Scheckler, 1986; Cressler, 2006; Prestianni & Gerrienne, 2010).

(2) limite D-C à fin du Tournaisien moyen (Tn2) : Les Archaeopteridales disparaissent autour de la limite D-C. La plupart des taxons de lignophytes trouvés dans les niveaux suivants sont de petite taille (Scott *et al.*, 1984; Galtier, 1988; Galtier *et al.*, 1988). Cela a été interprété comme l'évidence d'une végétation basse et d'un milieu ouvert à la suite de la disparition des forêts d'Archaeopteridales. Selon DiMichele & Hook (1992) «*No tree-sized counterparts of Archaeopteris capable of forming dense, shady forests are known prior to the end of the Tournaisian and beginning of the Viséan, when the gymnosperm Pitus appeared*». Les auteurs décrivent la végétation de cette période comme caractérisée par des plantes à graines buissonnantes de moins de 2 m de hauteur. Cependant la présence dans le Tournaisien moyen

de morceaux de bois et d'axes ligneux présentant une organisation générale comparable à celle de taxons arborescents comme *Archaeopteris* ou *Pitus* suggérait que des plantes de plus grande stature étaient présentes (en particulier *Archaeopitys* dans les New Albany Shales ou *Aporoxylon* en Thuringe).

(3) Tournaisien supérieur (Tn3) à Serpukhovien: cette période voit une très forte augmentation du nombre de taxons de lignophytes arborescentes décrits. L'un d'eux est *Protopitys*, un genre énigmatique interprété comme une progymnosperme hétérosporee et placé dans son propre ordre, les **Protopityales** (Beck & Wight, 1988). Une dizaine d'autres genres sont suspectés d'appartenir aux **plantes à graines** en raison de caractères foliaires et de l'organisation de leur système vasculaire primaire (Galtier & Meyer-Berthaud, 2006). Ces taxons sont souvent associés à des environnements bien drainés et/ou avec une activité volcanique.

(4) Carbonifère supérieur : cette période est caractérisée par la diversification des premières coniférophytes (c'est-à-dire cordaites et conifères d'après Hilton & Bateman, 2006 ; **Annexe 3**) et premières évidences indiscutables de forêts de « uplands » (Falcon-Lang & Scott, 2000; Falcon-Lang & Bashforth, 2005).

Ce scénario présente un certain nombre de points à éclaircir. Depuis ma thèse je me suis focalisée en particulier sur le point (2) pour essayer de mieux comprendre la transition entre Archaeopteridales et nouveaux taxons de lignophytes arborescentes au début du Carbonifère.

Les travaux que j'ai mené ces dernières années ont montré que

- **d'autres lignophytes arborescentes qu'*Archaeopteris* ont pu être présentes à la fin du Dévonien** (§2.1)
- **les lignophytes arborescentes étaient diversifiées au Tournaisien moyen** et certains taxons avaient une large distribution géographique (§2.2)

Ces résultats ont mené à un **nouveau scénario de transition entre lignophytes arborescentes du Dévonien et du Carbonifère** (§2.3). Ils montrent que l'absence apparente d'arbres ligneux au Tournaisien moyen est le résultat d'un sous-échantillonnage.

2.1. Les Archaeopteridales sont-elles vraiment les seules lignophytes arborescentes présentes au Dévonien supérieur ?

L'étude de fusains du Dévonien supérieur de Belgique nous a permis d'avoir une vision plus complète des flores de cette période. Il existe en effet très peu de dépôts de ce types connus pour le Dévonien supérieur, les seuls autres exemples dans le monde étant en Pennsylvanie (U.S.A.) et en Allemagne (Cressler, 2006; Fairon-Demaret and Hartkopf-Fröder, 2004; Rowe and Jones, 2000). Les fusains sont des restes fossiles issus d'incendies. Ils sont de petite taille et peuvent être transportés sur de longues distances jusqu'aux zones de dépôt. Un point particulièrement important pour ma problématique est la présence dans une des localités étudiées d'un axe ligneux fusinisé dont le **bois est clairement distinct de celui d'*Archaeopteris*, ce qui suggère la présence d'un autre type de lignophyte arborescentes**. Un autre point à noter est que l'anatomie de ce bois est similaire à *Dameria*, un genre que nous avons décrit initialement dans le Carbonifère inférieur d'Australie (**Fig. 13**). Cette étude a encore une fois souligné que les fossiles anatomiquement conservés (dans ce cas des fusains) peuvent apporter des informations complémentaires par rapport aux empreintes en donnant des indices sur la présence de taxons plus rares ou poussant plus loin des zones de dépôt.

☞ Prestianni C, Decombeix A-L, Thorez J, Fokand D & Gerrienne P. 2010. Famennian charcoal of Belgium. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 291:60-71.

2.2. Le Tournaisien moyen : arbres absents ou ... diversifiés ?

Mes travaux de thèse ont montré la présence de taxons ligneux dans les localités du Tournaisien moyen d'Allemagne, de France et d'Australie. Ces données ont été depuis complétées par de nouvelles informations. Ainsi nous avons pu mettre peu à peu en évidence :

- qu'il existait plusieurs taxons de lignophytes arborescentes dès le Tournaisien moyen, une période décrite dans la littérature classique comme dépourvue d'arbres de ce type
- que cela était vrai en Europe (Allemagne et France) mais aussi en Australie, située à l'extrémité est du Gondwana et donc à une grande distance géographique, et peut-être en Afrique du nord.
- que les genres *Protopitys* et *Eristophyton*, les plus largement distribués au Carbonifère inférieur, étaient déjà présents au Tournaisien moyen. Dans le cas de *Protopitys* on retrouve des spécimens en Europe et en Australie à la même période, ce qui suggère une origine plus ancienne du groupe.

Decombeix A-L, Galtier J & Prestianni C. 2015. The Early Carboniferous progymnosperm *Protopitys*: new data on vegetative and fertile structures, and on its geographic distribution. *Historical Biology* 27: 345-354

Decombeix A-L, Meyer-Berthaud B & Galtier J. 2008. Diversity of Mississippian arborescent lignophytes : a new species of *Eristophyton* from the middle Tournaisian of France. *International Journal of Plant Sciences* 169: 1116-1127.

Decombeix A-L, Galtier J & Meyer-Berthaud B. 2006. *Faironia difasciculata*, a new gymnosperm from the Early Carboniferous of the Montagne Noire (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 142: 79-92.

Decombeix A-L, Meyer-Berthaud B, Rowe N & Galtier J. 2005. Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction of *Archaeopteris*: new data from the middle Tournaisian of Thuringia (Germany). *Review of Palaeobotany and Palynology* 137: 69-82.

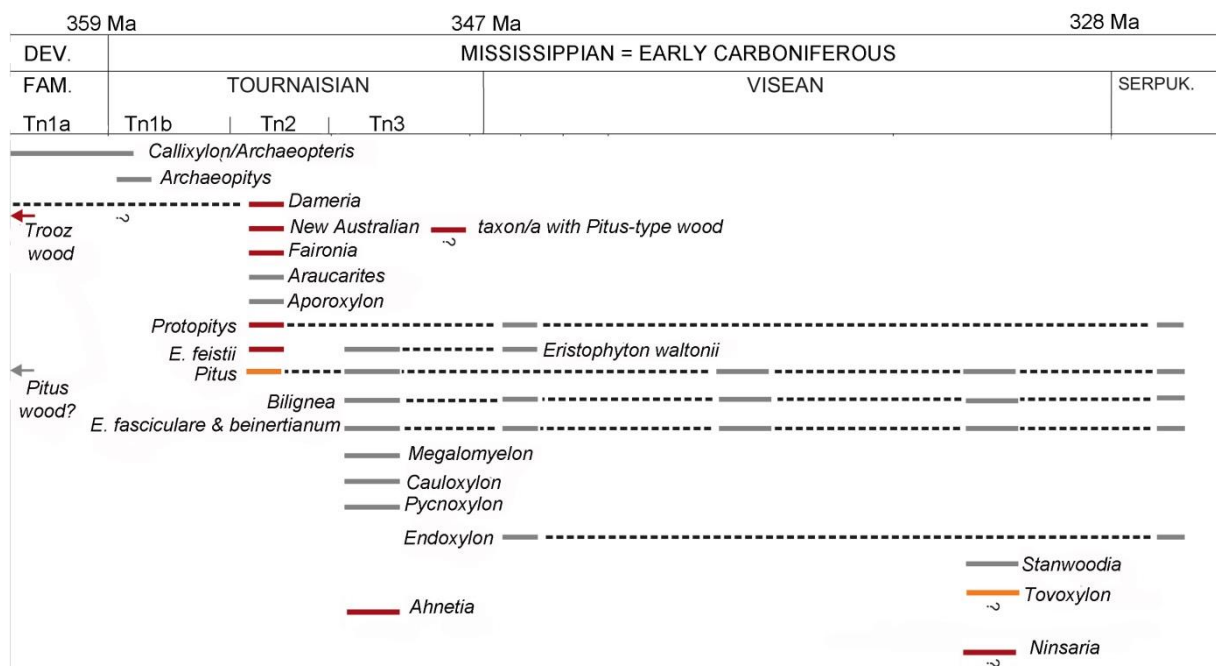


Fig. 16. Diversité des lignophytes arborescentes au Dévonien supérieur et Carbonifère inférieur en 2018. Les taxons en rouge sont ceux qui ont été documenté depuis 2005 par mes collaborateurs et moi-même, ceux en orange par d'autres paléobotanistes : Falcon-Lang & Galtier au Canada (2010) et Orlova en Russie (2009) [mis à jour d'après Decombeix *et al.*, 2011].

2.3. Vers un nouveau scénario.

Peu à peu un nouveau scénario se dessine (Figs. 16, 17). L'analyse des changements phénotypiques des lignophytes arborescentes au Dévonien et Carbonifère (Decombeix *et al.*,

2011) soutient l'idée d'une forte diversification de l'appareil végétatif au Tournaisien. Les taxons arborescents du Tournaisien occupent un espace morphologique bien plus grand que celui occupé par les différentes espèces d'*Archaeopteris* au Dévonien. Cette disparité anatomique diminue ensuite au cours du Viséen. **Loïn d'être une période sans arbres, le Tournaisien apparaît donc comme une période de diversification.** Il est intéressant de remarquer que cette diversification s'observe aussi au niveau des formes non-arborescentes : de manière générale, les lignophytes montrent au Tournaisien une diversification de leur port, de leur morphologie, et potentiellement de leur habitat. Au niveau anatomique on observe une disparité de l'anatomie du bois et du phloème (voir §E.2.) à mettre en relation avec cette diversification. On observe aussi des variations importantes dans des caractères du système vasculaire et les modalités de formation des traces foliaires qui n'ont a priori pas de valeur adaptative forte (ex : maturation endarche/mésarche du protoxylème dans les tiges). Ceci pourrait indiquer que cette diversification du Tournaisien correspond en partie à une radiation non adaptative, avec l'apparition de nouveautés phénotypiques dans un paysage avec un faible taux de compétition (e.g., DiMichele & Bateman, 2005).

Decombeix A-L, Meyer-Berthaud B & Galtier J. 2011. Transitional changes in arborescent lignophytes at the Devonian/Carboniferous boundary. *Journal of the Geological Society London* 168: 547-557

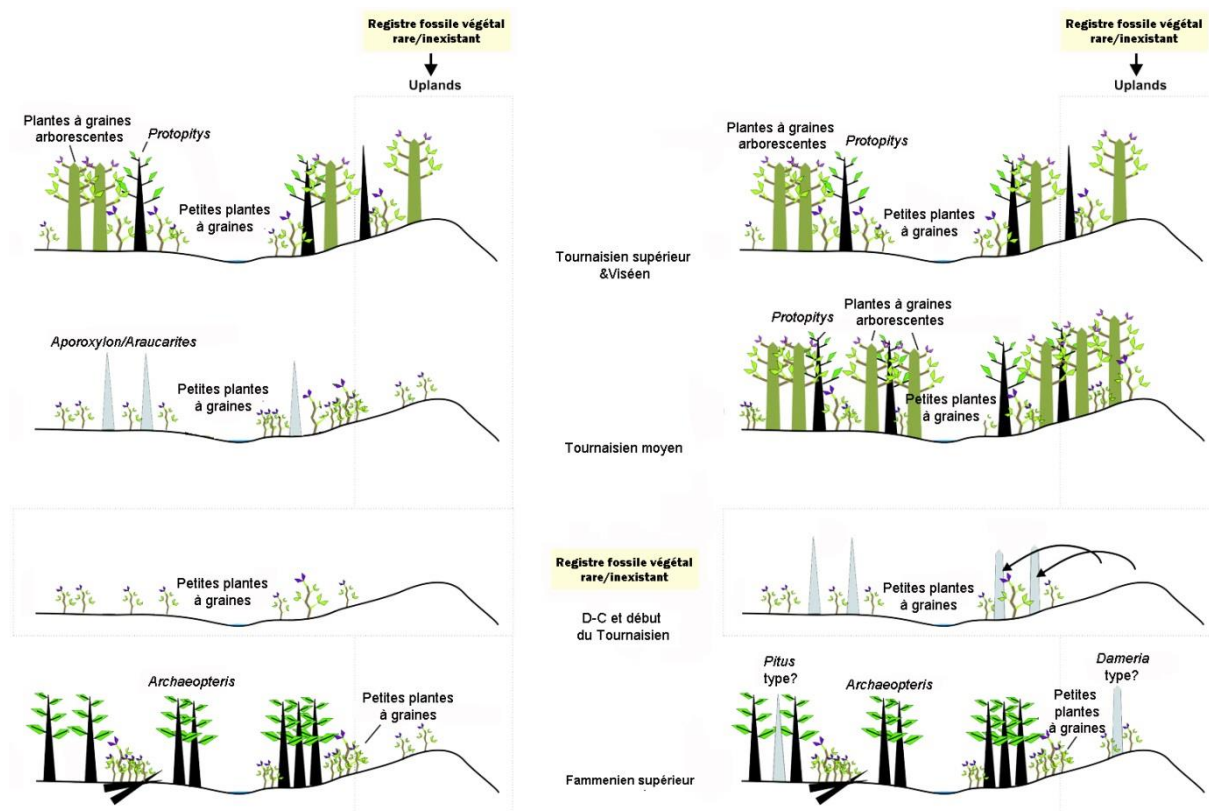


Fig. 17. Ancien (gauche) et nouveau (droite) scénario de transition entre les lignophytes arborescentes du Dévonien et du Carbonifère. Les troncs grisés correspondent aux taxons dont la présence est suggérée par un très petit nombre de spécimens. Voir Fig. 16 pour les âges [modifié d'après Decombeix *et al.*, 2011].

Les lignophytes arborescentes ne sont bien sûr pas le seul groupe à considérer pour étudier les changements de végétation autour de la limite Dévonien-Carbonifère. C'est pourquoi le travail sur les autres taxons présent dans les flores du Famennien et Tournaisien est important. On a pu voir dans les pages précédentes le cas de la flore du Famennien de Barraba en Australie avec ses lycophytes et fougères s.l. Une autre région particulièrement intéressante pour cette problématique se situe en France, dans la **Montagne Noire** à environ 50 km au

nord de Montpellier. Cette région contient en effet le stratotype de la limite Dévonien-Carbonifère (Feist *et al.*, 2000). Des restes de plantes représentant une flore diversifiée y sont trouvés dans des dépôts datés du Tournaisien moyen (Galtier *et al.*, 1988). Le travail mené par Hugues Terreaux durant son stage de M1 que j'ai encadré en 2017 a permis de décrire des spécimens anatomiquement conservés de *Sphenophyllum* de la Montagne Noire. Ce genre de sphénophyte (groupe qui comprend aujourd'hui les prêles) connu du Dévonien au Permien était déjà documenté dans la Montagne Noire sous forme de compressions très fragmentaires. L'étude des spécimens anatomiquement préservés a permis une comparaison plus détaillée avec les Sphenophyllales connues au Dévonien et plus tard dans le Carbonifère supérieur. **Avec la description récente en Chine de spécimens de *Sphenophyllum* au Dévonien supérieur (Huang *et al.*, 2018) on aurait un nouvel exemple de taxon à large distribution géographique et traversant la limite Dévonien-Carbonifère.**

☛ Decombeix A-L, Terreaux de Felice H. & Galtier J. 2018. Anatomy, affinities, and evolutionary implications of new Early Carboniferous silicified stems of *Sphenophyllum*. 10th European Paleobotany-Palynology Conference, Dublin, Ireland.

Au-delà des considérations purement botaniques, il me semble nécessaire de voir comment ce progrès de nos connaissances peut être mis en parallèle avec les travaux menés sur les vertébrés. Le **Romer's gap** correspond à une période couvrant le Tournaisien et le début du Viséen pour laquelle très peu de restes de tétrapodes terrestres ont été décrits dans la littérature classique (Romer, 1956). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer ce gap : cause environnementale, biais taphonomique ou manque de collecte. Les partisans de la cause environnementale expliquent ce gap par un taux très bas d'oxygène au début du Carbonifère qui aurait empêché les tétrapodes de vivre en dehors de l'eau (e.g., Ward *et al.*, 2006 ; McGhee, 2013). Cette hypothèse serait aussi soutenue par le faible nombre d'arthropodes terrestres connus pour cette période. Ces auteurs ont parfois inclus des données sur la végétation mais qui ne prennent en compte que des données anciennes. Ainsi McGhee (2013) décrit de façon dramatique le "Tournaisian Gap", reprenant les données des années 90 « *When the sun rose in the sky at the dawn of the Tournaisian age (...) The great forests were gone* » et « *the tallest land plants outside of the peat swamps during the Tournaisian Gap were only two meters high* ».

Cependant des travaux récents montrent que lorsque des localités fossilifères de cette période sont identifiées, des restes de tétrapodes sont non seulement présents mais aussi diversifiés (Smithson *et al.*, 2012; Anderson *et al.*, 2015 ; Fig 18). On y retrouve également des arthropodes (Smithson *et al.*, 2012). De plus certains taxons retrouvés dans ces localités auraient franchi la limite D-C. Ces travaux sont soutenus par une étude récente qui montre que certains actinoptérygiens auraient traversé la limite D-C et qui argumente en faveur d'un turnover graduel entre faunes de vertébrés du Dévonien et du Carbonifère (Wilson *et al.*, 2018 et références incluses). Enfin il faut noter que l'abondance de charbons tournaisiens indique que le taux d'oxygène (dont dépend la combustion) n'a pas connu de chute importante au début du Carbonifère (Clack *et al.*, soumis).

On a donc au niveau de plusieurs groupes d'animaux une situation très similaire à celle qui a été précédemment décrite pour les lignophytes arborescentes, à savoir que la découverte de nouveaux fossiles durant la période du « gap » plaide en faveur (1) d'une transition graduelle entre taxons du Dévonien et du Carbonifère et (2) d'une diversification au Tournaisien.

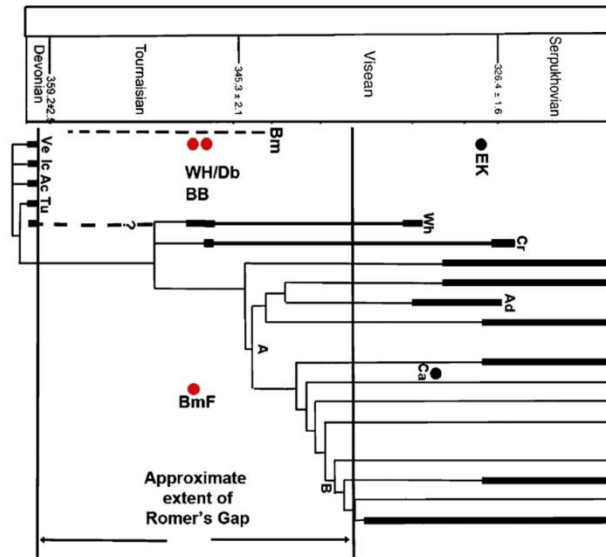


Fig. 18. Représentation du Romer's gap. Les points rouges indiquent les localités récemment étudiées contenant des restes diversifiés de tétrapodes (et d'arthropodes) qui suggèrent que ce gap est plus vraisemblablement lié à un problème de manque de données qu'à une vraie cause environnementale [d'après Smithson *et al.*, 2012].

Nos résultats sur les lignophytes arborescentes n'excluent pas qu'il ait pu y avoir une crise en milieu terrestre à la limite D-C, en tout cas un changement important de végétation. Les données sédimentologiques et isotopiques indiquent qu'il y a eu sans aucun doute des événements environnementaux importants à cette période (House, 2002 ; Kaiser *et al.*, 2015) Cependant il semble que la période « sans arbres », si elle a existé, a été bien plus limitée qu'on ne le pensait et que l'absence apparente d'arbres ligneux au Tournaisien moyen est le résultat d'un sous-échantillonnage.

D. QUELLE ETAIT LA COMPOSITION DES FLORES EN ANTARCTIQUE AU PERMIEN, TRIAS ET JURASSIQUE ?

Les données climatiques actuelles montrent que les zones de haute latitudes sont d'une part particulièrement affectées par les effets des changements climatiques actuels (eg., Fig 19) et d'autre part qu'elles jouent un rôle clé dans la régulation du climat à l'échelle globale (Bonan, 2008). Par exemple la présence de forêts a un fort effet limitant sur l'albedo dans les régions enneigées en hiver (8-13 % vs. 40-85% sans forêt) et favorise un réchauffement de l'atmosphère (Bonan, 2008 et références citées).

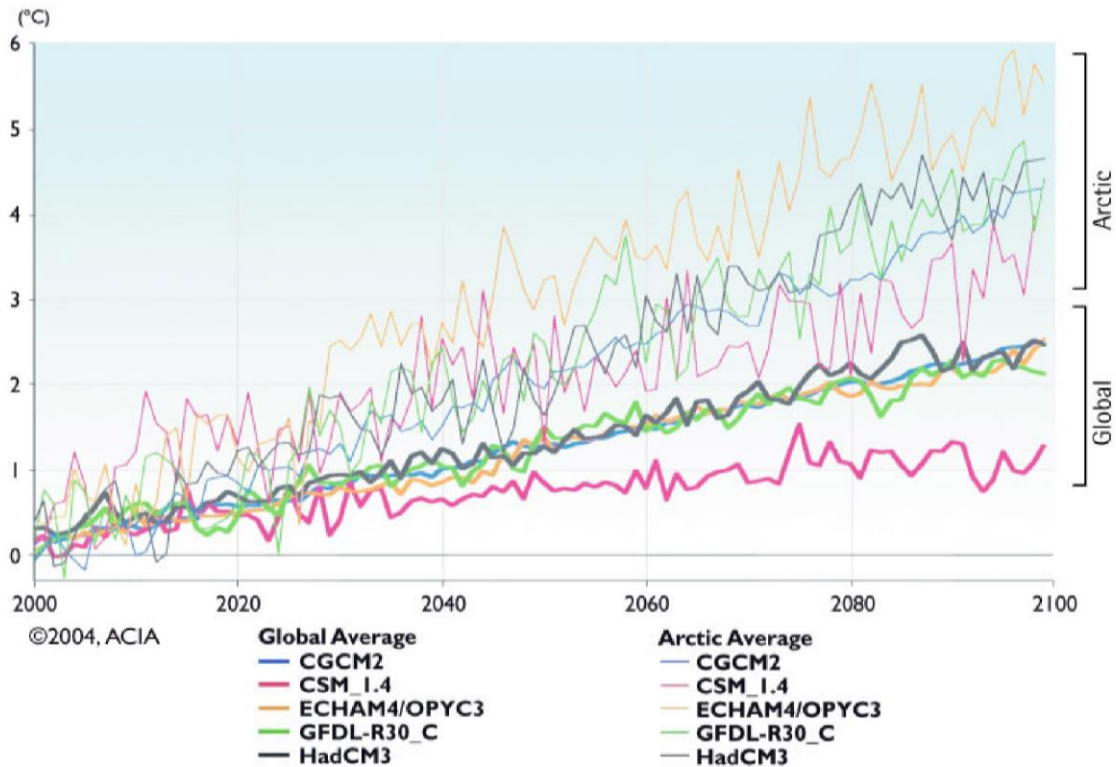


Fig. 19. Changements de température prédits par différents modèles pour le siècle en cours. Les traits épais représentent le changement global, les traits fins les changements dans la zone arctique (60°-90° N). Le fort réchauffement observé et prédit dans la zone arctique aura un fort impact sur la végétation de ces régions, avec notamment la colonisation de zones couramment peu/non végétalisées [Arctic Climate Impact Assessment, 2004].

L'existence de forêts dans les régions de haute à très haute latitude pendant les périodes géologiques où le climat global était plus chaud qu'actuellement sont donc un objet d'étude particulièrement intéressant car susceptible d'apporter des clés pour prédire l'évolution des forêts boréales dans le contexte des changements climatiques actuels (e.g., Taggart & Cross, 2009; Swann *et al.*, 2010). L'information apportée par les fossiles des végétaux qui poussaient dans les régions polaires nous permet d'étudier la diversité, la biologie et l'écologie de ces plantes. **Toutes ces caractéristiques apportent peu à peu des pistes pour comprendre comment des plantes d'affinités taxonomiques différentes se sont adaptés à la vie aux hautes latitudes, comment elles se sont diversifiées et quelles pourraient être les réponses des forêts boréales actuelles à un réchauffement global.**

L'existence en Antarctique de couches de charbon, de bois fossiles et d'empreintes de feuilles a été rapportée dès les premières explorations du continent à la fin du XIX^e siècle et l'importance de ces découvertes est rapidement devenue évidente. Ainsi les fossiles de plantes collectés lors de l'expédition britannique Discovery (1901-1904) furent étudiés par E.A.N. Arber (1907) qui conclut que « malgré leur mauvaise préservation » ces fossiles « soutenaient

l'idée que le climat de l'Antarctique avait été bien plus clément par le passé ». Depuis ces premières découvertes, de très nombreux fossiles ont démontré l'existence de forêts antarctiques durant le Permien, le Trias, le Jurassique, le Crétacé et une partie du Cénozoïque (e.g., Taylor *et al.*, 1992; Falcon-Lang & Cantrill, 2001; Cúneo *et al.*, 2003; Cantrill & Poole, 2012 ; Miller *et al.*, 2016). Alors que lors des premières découvertes la théorie de la dérive des continents¹ n'avait pas été généralement acceptée, le développement des méthodes de reconstructions paléogéographiques a par la suite permis de reconstruire les mouvements des plaques et la paléo-latitude de l'Antarctique au cours du temps. Il est ainsi apparu clairement que ce qui est aujourd'hui le continent Antarctique a été placé à des latitudes hautes à très hautes durant presque toute l'histoire des plantes vasculaires (Fig. 20). La présence de forêts antarctiques n'est donc pas seulement le reflet d'une position différente du continent mais également le marqueur de climats plus chauds que l'actuel.

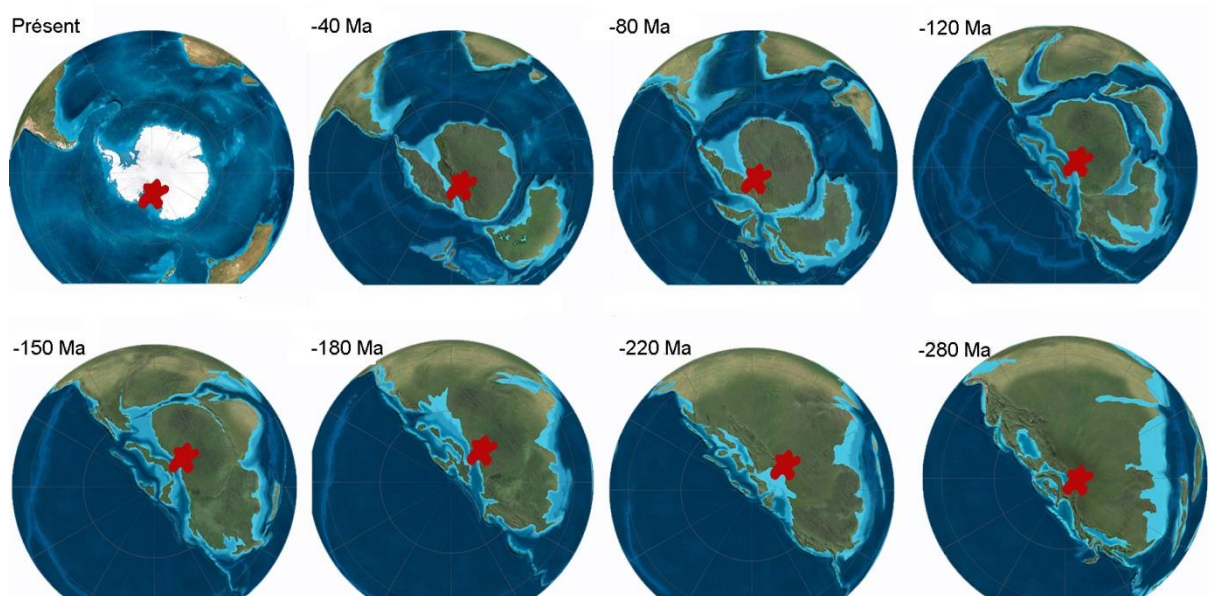


Fig. 20. Reconstruction paléogéographiques en vue polaires (sud) et présence ou non de calotte polaire entre l'actuel (en haut à gauche) et le Permien (en bas à droite). La croix rouge indique l'emplacement des Monts Transantarctiques, une des principales régions de provenance des fossiles étudiés.

Alors qu'aujourd'hui les forêts sont en majorité localisées en dehors du cercle polaire, avec quelques îlots isolés capables de pousser jusqu'à 70-72° de latitude en Sibérie (<http://www.fao.org>), on trouve, au cours des temps géologiques, l'évidence de forêts à des paléolatitudes de 70-85° dans les deux hémisphères. Si le climat global plus chaud permettait la présence de telles forêts, elles étaient cependant contraintes par la très forte saisonnalité de l'éclairement caractéristique de ces latitudes (annexes 4 et 5). Le cas de l'Antarctique est particulièrement intéressant en raison de sa position géographique au centre du Gondwana durant le Paléozoïque et une partie du Mésozoïque.

J'ai commencé à travailler sur les flores fossiles d'Antarctique au cours de mon posdoctorat à l'Université du Kansas de janvier 2008 à août 2011 et je continue d'y consacrer une partie importante de mon temps. Dans cette partie je présente les questionnements et résultats ayant trait à l'étude de la **diversité des plantes présentes dans les forêts d'Antarctique pendant 3 périodes clés** :

¹ Bien que plusieurs scientifiques aient évoqué depuis au moins le XVI^e siècle que certains continents étaient autrefois groupés en se basant notamment sur le contour des côtes, ce n'est qu'après les travaux de Wegener publiés en 1915 que le concept de dérive des continents s'est vraiment répandu.

- le Permien, qui voit un fort réchauffement climatique global et la mise en place des premières forêts connues de très haute latitude (>70°S)
- le Trias, qui voit un renouvellement important des flores après la limite P-T et une très grande diversité végétale aux hautes latitudes (60-70°S)
- le Jurassique, pendant lequel l'Antarctique est situé à des latitudes plus basses, en partie en dehors du cercle polaire, mais dans un contexte de très fort volcanisme.

1. Le Permien et la composition des premières forêts de très haute latitude.

Le Permien est une période de fort réchauffement climatique qui fait suite à la plus longue période de glaciation du Phanérozoïque (cf. Fig. 3). L'Antarctique à cette période se situait à de très hautes latitudes et les localités étudiées se trouvaient bien au-delà du cercle polaire ; l'analyse des sédiments permien y indique une arrivée rapide des plantes après le retrait des glaciers (Fig. 21).

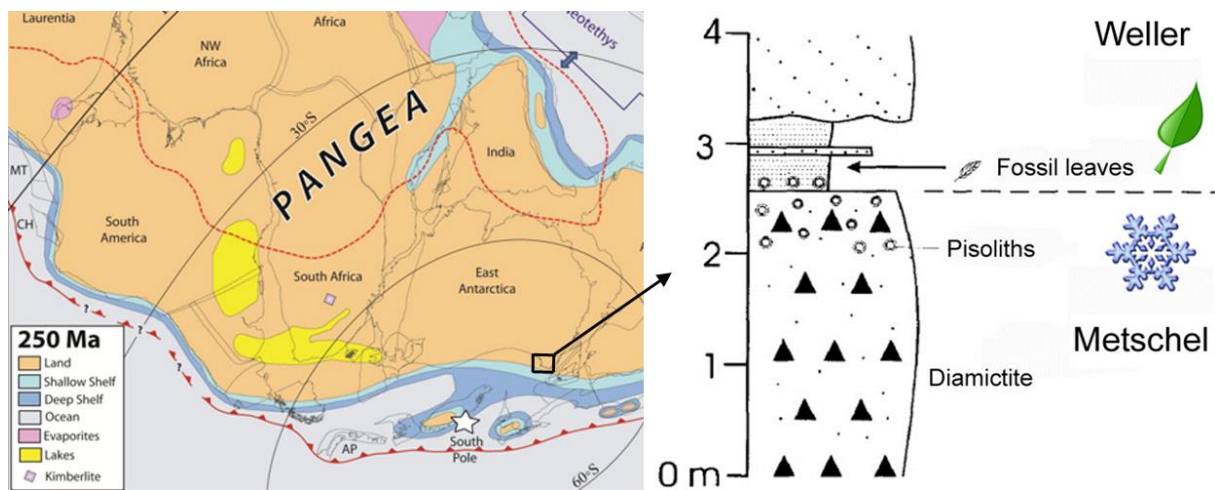


Fig. 21. L'Antarctique au Permien : contexte paléogéographique et climatique. (A) Position de l'Antarctique à la fin du Permien [Torvisk & Cocks, 2013]. Noter qu'au Permien inférieur la localité indiquée dans le carré était à une latitude plus élevée. (B) Transition entre des dépôts glaciaires (Metschel Formation) et des dépôts contenant des restes végétaux en abondance (Weller Coal Measures, 250 m d'épaisseur) au cours du Permien inférieur en Terre de Victoria, Antarctique [d'après Isbell & Cúneo, 1996].

Les fossiles végétaux abondants et extrêmement bien conservés du Permien d'Antarctique constituent une opportunité exceptionnelle pour comprendre les caractéristiques des plus anciennes forêts connues à avoir poussé au-delà du cercle polaire. Les flores du Permien supérieur d'Antarctique poussaient en effet à des paléolatitudes comprises entre 75°S et 80°S et les flores un peu plus anciennes, moins bien connues, probablement jusqu'à 85°S (Grunow, 1999; Scotese, 2002 ; Fig. 21). Les forêts du Permien supérieur, les mieux connues, sont caractérisées par une faible diversité taxonomique et largement dominées par un groupe de plantes à graines aujourd'hui éteint, les Glossoptéridales (Figs. 22, 23).

Decombeix A-L. 2010. Understanding the biology of high-latitude trees in a greenhouse world. *PALAIOS* 25: 223-225

Les **Glossoptéridales** sont un groupe Permien (et peut être Trias) de plantes à graines (Taylor *et al.*, 2009 et références incluses). Leurs feuilles (*Glossopteris*) et leurs racines (*Vertebraria*) très caractéristiques ainsi que de nombreux morphotypes de structures reproductrices ont été découverts dans toutes les régions du supercontinent Gondwana. L'importance de ce groupe de plantes peut se résumer en trois points. Premièrement d'un point de vue historique, la distribution des fossiles de feuilles de *Glossopteris* à travers l'Afrique, l'Antarctique, l'Australie, l'Inde et l'Amérique du Sud a apporté un soutien important au début du XX^e

siècle à la théorie de la dérive des continents (Wegener, 1915) et à la reconstruction du supercontinent Gondwana. D'un point de vue évolutif, les feuilles à nervation réticulée des Glossoptéridales ont pu être comparées à celle des angiospermes dicotylédones et leurs structures reproductives complexes au carpelle (e.g., Plumstead, 1956; Retallack & Dilcher, 1981; Taylor & Taylor, 1992; mais voir position actuelle selon Hilton & Bateman, 2006, et Rothwell & Stockey, 2016, Annexe 3). Enfin du point de vue de la paléoécologie, les Glossoptéridales apparaissent comme un composant majeur des écosystèmes du Gondwana au Permien. Leurs restes abondants démontrent une distribution paléolatitudinale très étendue, des zones tempérées à péri-glaciaires (McLoughlin, 2011; Fig. 22). De plus, les Glossoptéridales sont trouvées dans des environnements de dépôts variés, des zones tourbeuses (peatlands) à des environnements mieux drainés, des bords de lacs voire des zones plus élevées (uplands) (e.g., Cúneo *et al.*, 1993).

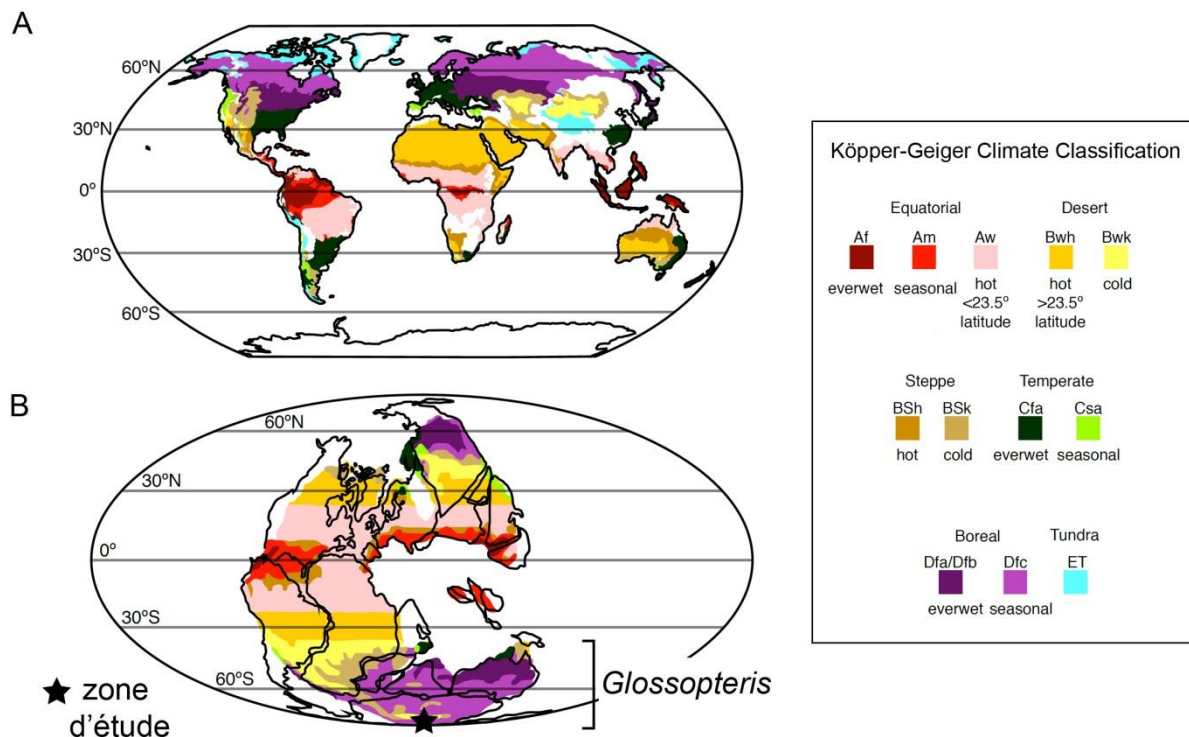


Fig. 22. Position des continents et distribution des grandes zones climatiques (A) aujourd'hui et (B) au Permien supérieur montrant la distribution des flores dominées par les Glossoptéridales et la position des localités antarctiques étudiées [modifié d'après Gulbranson *et al.*, 2014].

Les fossiles anatomiquement conservés du Permien d'Antarctique ont apporté énormément d'information sur ces flores et sur la biologie des plantes qui les composaient, notamment les Glossopteridales (e.g. ; Pigg & Nishida, 2006; Taylor & Ryberg, 2007 ; Slater *et al.*, 2012, 2015 ; Harper *et al.*, 2013, Harper *et al.*, 2015 ; Miller *et al.*, 2016).

Par rapport à ces données, **les recherches auxquelles j'ai participé ont permis :**

- de **mieux comprendre la biologie des Glossoptéridales** (systèmes racinaires, productions de pousses épicrotiques, interactions avec des champignons). Ces résultats plus focalisés sur l'aspect fonctionnel que systématique seront présentés plus loin dans ce document (§E)
- de **documenter la présence de trois autres taxons** dans ces forêts de haute latitude. Deux correspondent à des plantes de petite taille, une lycophyte et une sphénophyte (§1.1). Le troisième nouveau taxon est une plante à graine arborescente (§1.2)

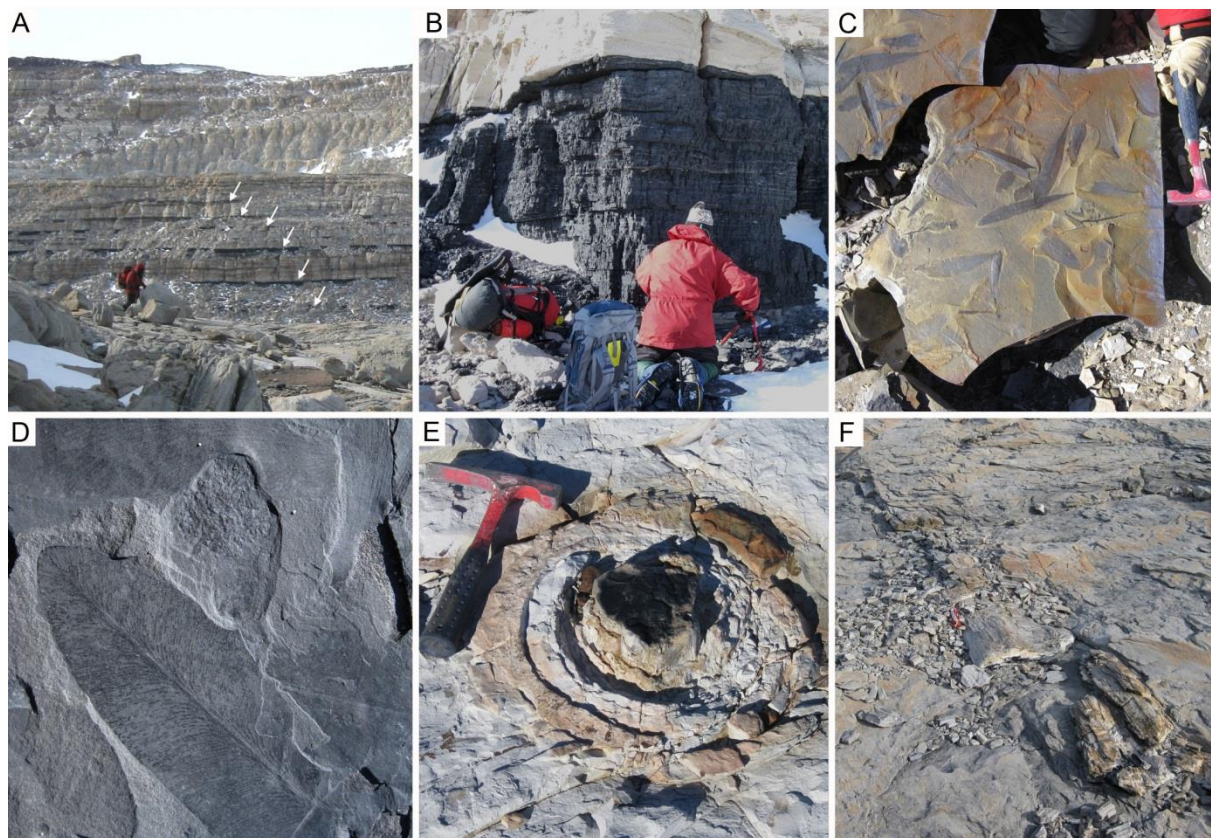


Fig. 23. Restes de Glossoptéridales du Permien supérieur d'Antarctique. (A) Alternance de dépôts gréseux et de couches de charbon (flèches) formées par des marais à Glossoptéridales dans les Weller Coal Measures à Allan Hills, Terre de Victoria du Sud. (B) Détail d'une couche de charbon formé par des restes de Glossoptéridales. (C) Empreintes de feuilles de Glossoptéridales dans un dépôt lacustre à Skaar Ridge, Centre des Monts Transantarctiques. (D) Empreintes de feuilles et d'un organe pollinique dans un shale noir, Allan Hills, Terre de Victoria du Sud. (E) Petit tronc *in situ*, Mt Archenar, Centre des Monts Transantarctiques. (F) Tronc transporté dans un système de rivière et préservé dans les grès, Allan Hills, Terre de Victoria du Sud. Voir Fig. 27 pour la position des localités. [ALD 2010, 2012]

1.1. Deux nouveaux types de plantes dans la strate herbacée du Permien d'Antarctique

En dehors des Glossoptéridales peu de taxons sont connus dans les gisements du Permien d'Antarctique. Parmi les plantes de petite taille seule une bryophyte (*Merceria*) et une fougère (*Skaaripteris*) anatomiquement conservées ont été décrites (Smoot & Taylor, 1986 ; Galtier & Taylor, 1994). Il est donc important de rechercher quelle était la diversité des plantes de la strate herbacée qui constituaient des éléments plus rares que les Glossoptéridales mais étaient cependant présents aussi dans ces forêts de très haute latitude. Dans ce contexte, j'ai participé en 2010 à la description d'un **nouveau genre de lycophyte herbacée, *Collinsonites schopfii***, retrouvée associée avec des restes de *Glossopteris* dans la localité de Mt Archenar, dans le centre des Monts Transantarctiques (Fig. 24).

Des restes de lycophytes par la suite ont été trouvés dans les Prince Charles Mountains (McLoughlin *et al.*, 2015) et une structure reproductrice anatomiquement conservée a été retrouvée dans les Monts Transantarctiques (Ryberg *et al.*, 2012). Ces résultats sont venus confirmer la présence de lycophytes dans le sous-bois des forêts de Glossoptéridales de haute latitude.

☞ Schwendemann AB, Decombeix A-L, Taylor TN & Taylor EL. 2010. *Collinsonites schopfii* gen. et sp. nov., an herbaceous lycopsid from the Late Permian of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158: 291-297.

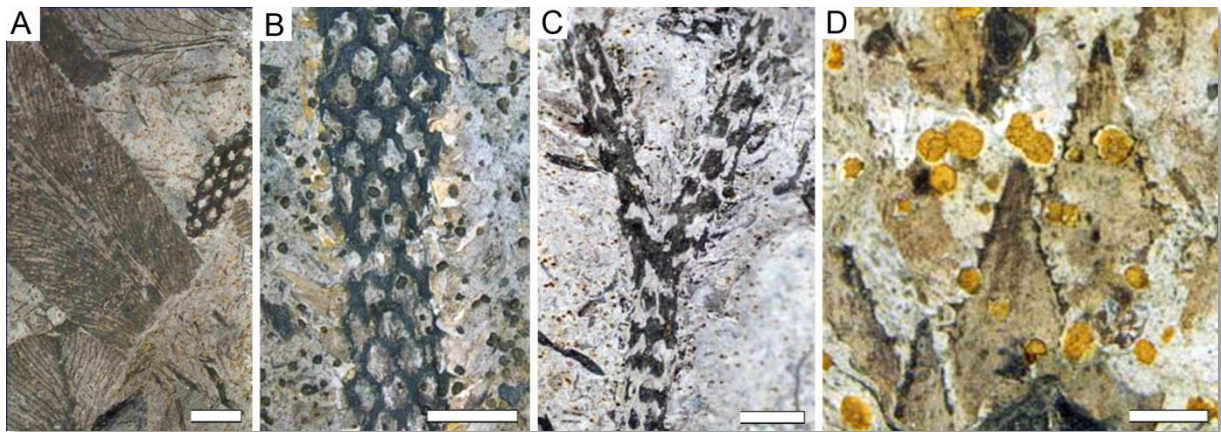


Fig. 24. *Collinsonites schopfii*, lycophyte herbacée du Permien supérieur d'Antarctique. (A) petit axe associé avec du feuillage de *Glossopteris*, (B) détail d'un axe, (C) ramification dichotome, (D) détail des feuilles épineuses. Echelles : A-C = 2.5 mm, D = 0.5 mm.

Plus récemment, au cours d'une mission dans la région du Glacier Shackleton en 2016, nous avons découvert un assemblage en compression inédit qui contient des **restes très abondants de sphénophytes** associés à des feuilles de plusieurs espèces de *Glossopteris* (Fig. 25).

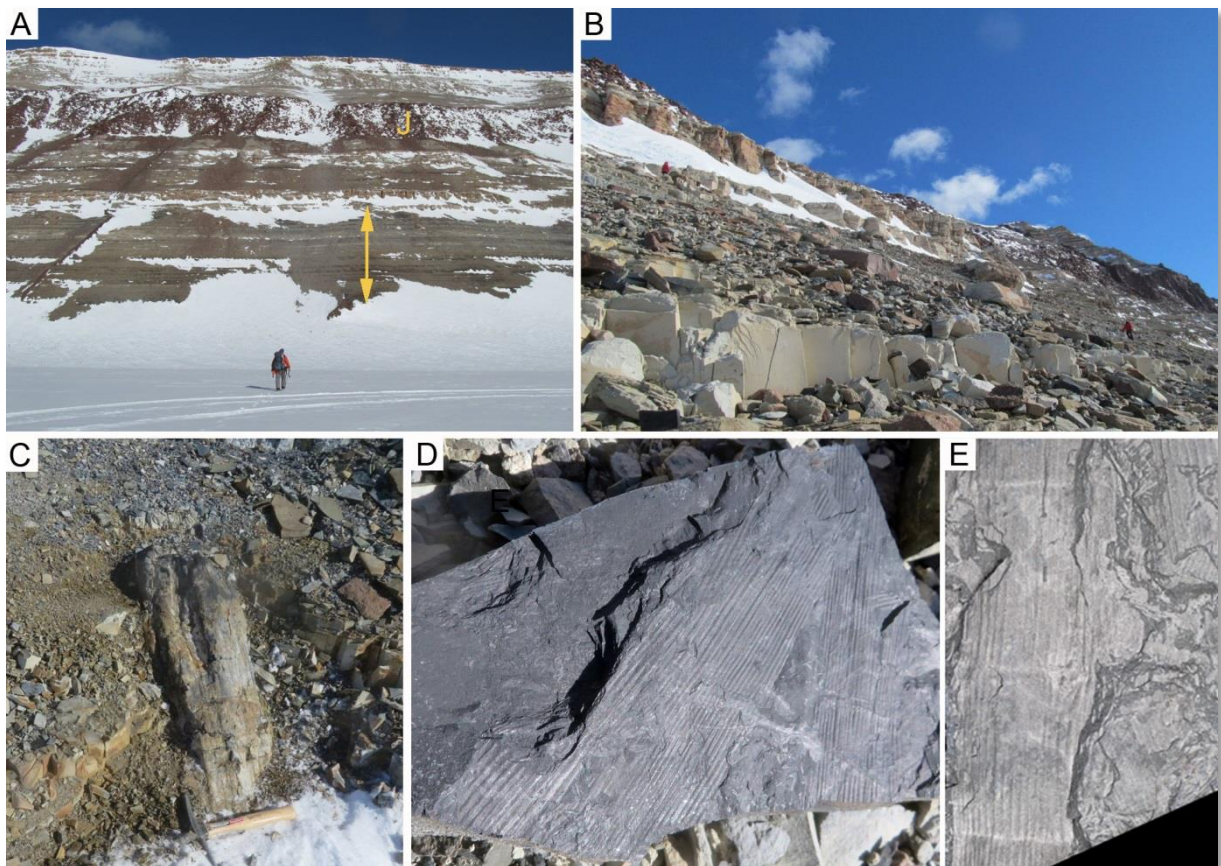


Fig. 25. (A) vue générale de la localité de McIntyre Promontory, avec des dépôts d'âge Permien moyen à supérieur et une intrusion de rhyolithes d'âge Jurassique (J). La double flèche indique la zone prospectée en 2016, (B) au premier plan une des couches de cendres qui permettra la datation, (C) petit tronc de *Glossopteridale*, (D) spécimen montrant des axes de sphénophytes et des feuilles de *Glossopteris*, (E) détail d'un axe de sphénophyte d'environ 2 cm de largeur [A-B : ALD 2016, C-E : Serbet 2016]

Il faut noter que la zone où ces échantillons ont été collectés correspond à des dépôts plus anciens que ceux évoqués précédemment, probablement d'âge Permien moyen. Une datation plus précise est en cours grâce aux zircons présents dans des couches de cendres volcaniques présentes dans cette localité. Cette découverte indique que dans certains cas la strate herbacée contenait de sphénophytes. A ce jour ce groupe est seulement connu en compression dans les dépôts Permien d'Antarctique et n'a pas encore été identifié dans les assemblages anatomiquement conservés.

1.2. Un nouveau genre de plante à graine arborescent pour le Permien d'Antarctique

En ce qui concerne la présence de plantes à graines arborescentes autres que les Glossoptéridales, leur présence est suggérée par des bois perminéralisés isolés (Maheshwari, 1972), des feuilles différentes de *Glossopteris* (en particulier *Noegerathiopsis* et *Gangamopteris*, Cuneo *et al.*, 1993) et des graines isolées, préservées en anatomie ou en compression. La présence de compressions de rameaux feuillés et d'ovules de *Buriadia* indique aussi la présence de coniférophytes au Permien inférieur (Serbet *et al.*, 2010). En 2012 nous avons reporté la présence d'arbres de type *Kaokoxyton*, un genre précédemment connu dans d'autres régions du Gondwana (Afrique, Inde et Amérique du Sud) mais pas en Antarctique (Fig. 26). Des travaux d'identification sont aussi en cours sur des bois collectés en 2010 dans une nouvelle localité permienne, Mt Sirius.

Decombeix A-L, Taylor EL & Taylor TN. 2012. Gymnosperm trees from the Permian of Antarctica: an anatomically preserved trunk of *Kaokoxyton sp.* *Comptes Rendus Palevol.* 11: 21-29.

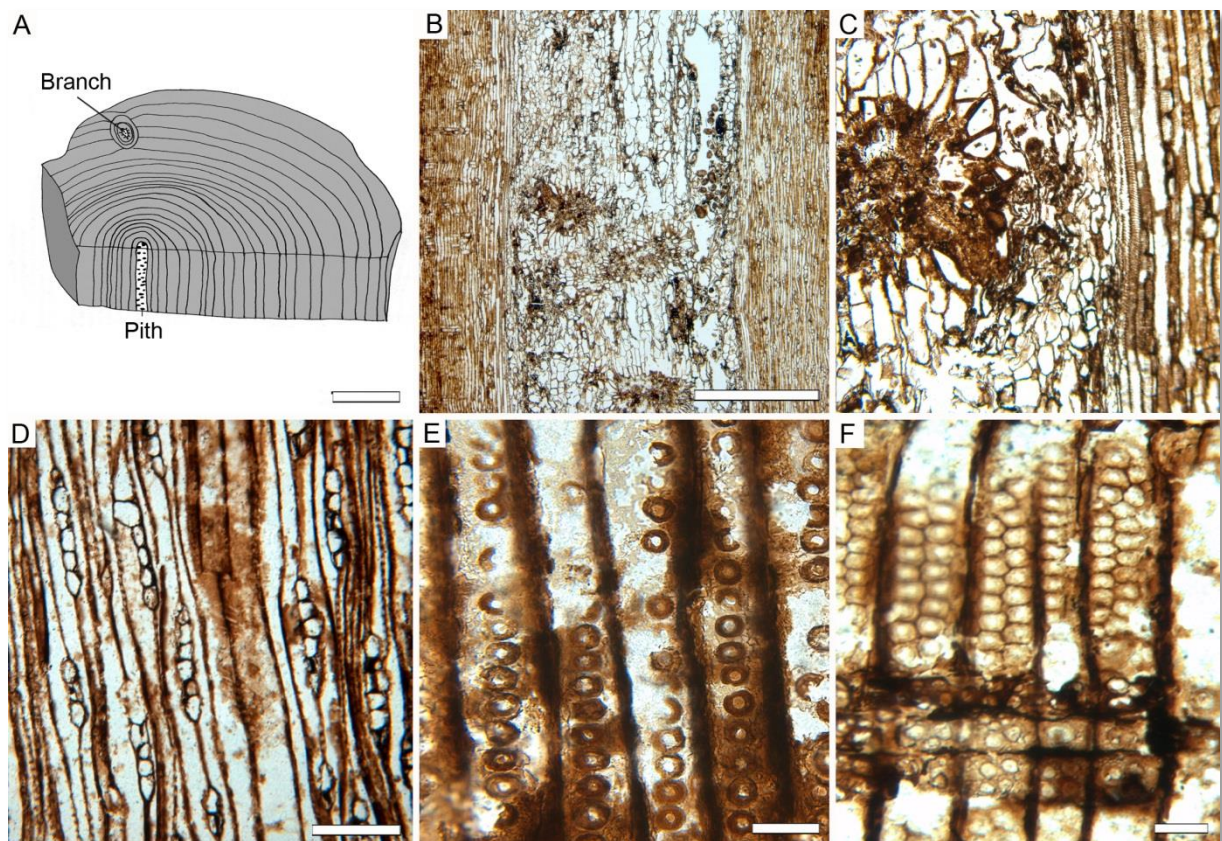


Fig. 26. *Kaokoxyton sp.* du Permien supérieur d'Antarctique. (A) schéma du spécimen, (B) coupe longitudinale montrant la petite moelle avec nids scléreux caractéristique du genre, (C) détail d'un nid scléreux, (D) coupe tangentielle du bois montrant les petits rayons, (E) coupe radiale montrant des ponctuations unisériées, (F) ponctuations radiales multisériées et champs de croisements. Echelles : A = 2 cm, B = 2 mm, D = 100 μ m, E, F = 25 μ m.

2. L'Antarctique au Trias: des forêts diversifiées à l'intérieur du cercle polaire.

La crise de la limite Permien-Trias est une des rares à avoir impacté la végétation et elle entraîne un renouvellement significatif des flores à l'échelle globale (Vajda & McLoughlin, 2007 ; McElwain & Punyasena, 2000 ; Cascales-Miñana *et al.*, 2016). En Antarctique comme dans la plus grande partie du Gondwana, on observe le passage d'une flore dominée par les Glossoptéridales à des flores plus diversifiées dans lesquelles les éléments dominants sont généralement les *Corystospermales* (un groupe éteint de ptéridospermales) et les conifères (Retallack & Krull, 1999). D'autres gymnospermes comme les cycadales et les ginkgoales ainsi que plusieurs groupes de ptéridospermales font aussi leur apparition dans ces flores.

Au cours du Trias, le mouvement du supercontinent Gondwana entraîne une légère remontée de l'Antarctique vers des latitudes un peu plus basses. Les reconstructions paléogéographiques indiquent quand des latitudes comprises entre 60 et 70 °S. Comme dans le cas des Glossoptéridales au Permien, les taxons trouvés en Antarctique au Trias sont aussi retrouvés à des latitudes plus basses à la même période (e.g., Fig.10 ; Anderson *et al.*, 1999 ; Anderson & Anderson, 2003 ; Taylor *et al.*, 2009 ; Escapa *et al.*, 2011).

Mon travail sur ces flores du Trias a permis d'éclaircir les affinités des troncs de *Corystospermales* retrouvés en Antarctique (§2.1) et de reconstruire deux plantes entières, un conifère (*Telemachus*) et une ptéridospermale (*Petriella*) (§2.2 et §2.3). Je participe aussi à la description d'un nouvel assemblage dominé par les gymnospermes découvert en Terre de Victoria du Sud en 2014 (§2.4).

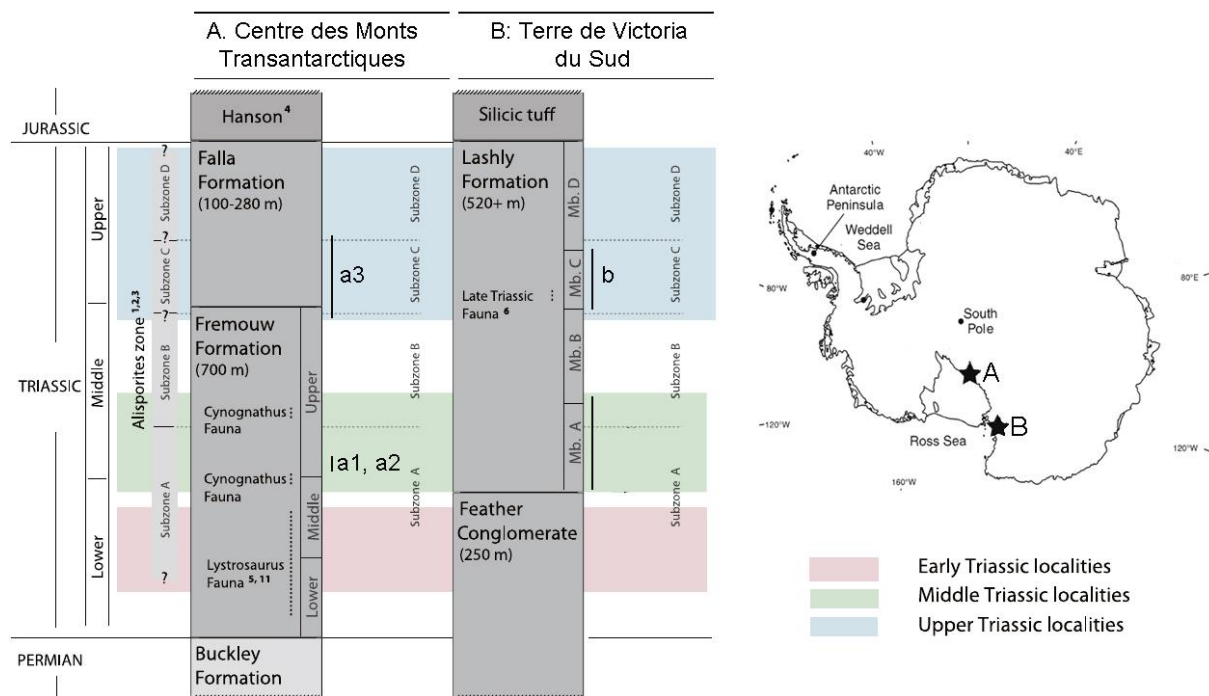


Fig.27. Position stratigraphique des localités du Trias d'Antarctique sur lesquelles j'ai travaillé et qui sont mentionné dans ce document. Dans la région du Centre des Monts Transantarctiques (A) : Fremouw Peak (a1), Gordon Valley (a2) et Mt Falla (a3), dans la région de Terre de Victoria du Sud (B): Allan Hills zone C (b).

Noter l'absence de localités à plantes dans le Trias inférieur, une situation qui empêche de bien comprendre la dynamique de la végétation de ces régions autour de la limite P-T. L'analyse de localités à plantes découvertes dans des dépôts situés au niveau ou légèrement au-dessus de la limite lors d'une mission menées par des collègues en 2017 pourrait apporter des informations cruciales sur ce point dans un futur proche [modifié d'après Escapa *et al.*, 2011].

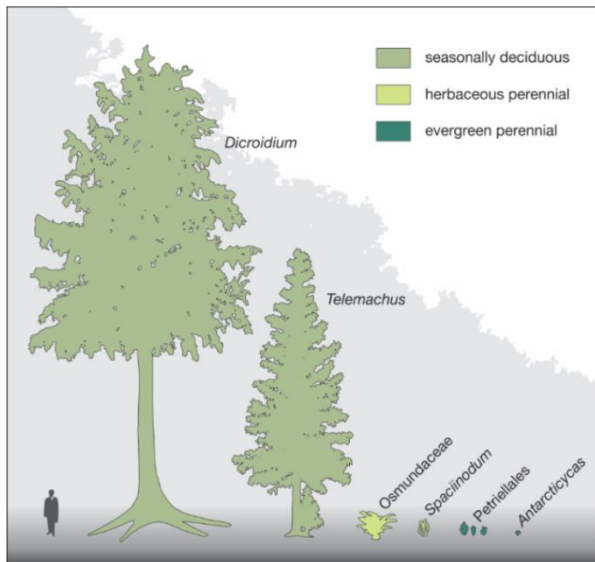


Fig. 28. Reconstruction des éléments principaux de la flore anatomiquement conservée de la localité de Fremouw Peak, Centre des Mts Transantarctiques [d'après Bomfleur *et al.*, 2014].

Les principaux taxons discutés ci-après sont les Crystospermales (*Dicroidium*), les conifères (*Telemachus*) et les Petriellales (cf. Annexe 3). Les données de cette flore anatomiquement conservée de Fremouw Peak sont complétées par des spécimens en anatomie ou compression provenant des autres localités indiquées sur la Fig. 27

2.1. Quelle-s affinité-s pour les troncs de Crystospermales d'Antarctique ?

Après la disparition des Glossoptéridales à la fin du Permien, la plupart des flores de haute latitude du Gondwana vont être dominées par un autre groupe éteint de plantes à graines, les Crystospermales. Ce dernières sont vraisemblablement apparues dans la zone tropicale à la fin du Permien (Kerp *et al.*, 2006 ; Fig. 29) et ont migré vers des latitudes plus élevées au cours du Trias. Les Crystospermales sont caractérisées par des feuilles de type *Dicroidium*, à rachis dichotome, et des organes reproducteurs de type *Unkomasia* et *Pteruchus* (Thomas, 1933).

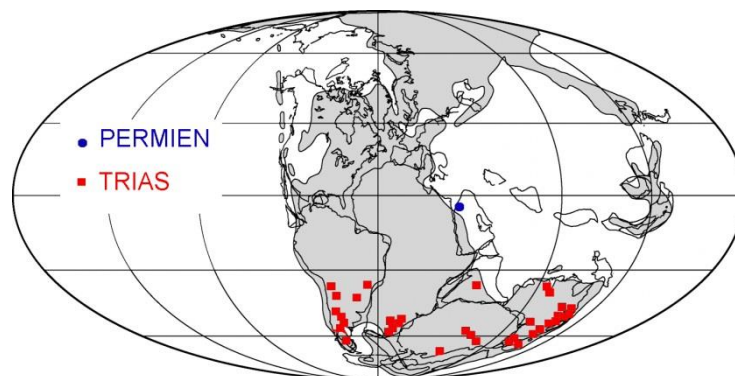


Fig. 29. Distribution des restes de Crystospermales montrant les changements de région et d'abondance entre le Permien (péninsule arabique actuelle) et le Trias (moyennes et hautes latitudes du Gondwana).

En ce qui concerne la diversité des axes attribués à ce groupe, elle comprend plusieurs genres décrits en Afrique, Amérique du Sud et Antarctique. Le premier morphogène d'axe attribué aux Crystospermales est *Rhexoxylon*, qui présente un système vasculaire inhabituel, avec un cylindre de bois disséqué et un développement de faisceaux médullaires (Fig. 31) qui l'a d'abord fait interpréter comme étant une liane (Walton, 1923). La présence de feuilles de type *Dicroidium* attachées à de jeunes axes de type *Rhexoxylon* (Archangelsky, 1968) a par la suite permis de faire le lien entre axe et feuillage. Par la suite 3 autres genres de troncs ont été attribués aux Crystospermales sur la base de leur co-occurrence avec *Dicroidium* et/ou des particularités de leur croissance secondaire : *Tranquiloxyton* (Herbst & Lutz, 1995), *Cuneumxyton* (Artabe & Brea, 2003) et *Elchaxylon* (Artabe & Zamuner, 2007). Un des problèmes de l'identification des axes de crystospermales est que **les morceaux de bois isolés** (i.e., sans structure primaire comme la moelle, le xylème primaire ou l'émission de traces foliaires) **ne présentent pas de caractéristiques anatomiques qui permettraient de**

les distinguer d'autres gymnospermes, en particulier des conifères. Il est donc nécessaire d'étudier en priorité des spécimens dans lesquels les structures primaires sont conservées afin d'éviter toute erreur d'identification. Cela est d'autant plus vrai que l'on sait grâce aux restes de feuillage et de structures reproductrices que des conifères étaient présents dans la plupart des localités où on trouve des corystospermes (e.g., Anderson & Anderson, 2003 ; Brea *et al.*, 2008; Escapa *et al.*, 2011).

Quand j'ai commencé à travailler sur les flores du Trias d'Antarctique, les axes attribués aux Corystospermales sur ce continent comprenaient :

- de jeunes axes de quelques années portant des feuilles de type *Dicroidium* attachées provenant de la localité de Fremouw Peak (Meyer-Berthaud *et al.*, 1993). Ces axes constituaient le genre monospécifique *Kykloxylo*n et possédaient un cylindre de bois « normal »
- la partie externe d'un axe unique attribué à *Rhexoxylo*n sur la base de son bois fortement lobé, provenant aussi de Fremouw Peak (Taylor, 1992)
- des troncs *in situ* trouvés en association avec des empreintes de *Dicroidium* et attribués au genre *Jeffersonioxylo*n dans la localité de Gordon Valley, à environ 10 km de Fremouw Peak (Cuneo *et al.* 2003). Ces troncs avaient été initialement décrits comme des conifères podocarpaceés sur la base de l'anatomie de leur bois (Del Fuyeo *et al.*, 1995).

Les genres *Kykloxylo*n et *Jeffersonioxylo*n avaient été décrits uniquement en Antarctique et chacun dans une seule localité. Même si l'évidence de leur appartenance aux Corystospermales étaient indiscutable (connexion anatomique avec *Dicroidium* pour *Kykloxylo*n) à très forte (association exclusive avec *Dicroidium* pour *Jeffersonioxylo*n), le fait qu'aucun des deux ne présentait un système vasculaire complexe de type *Rhexoxylo*n poussait certains auteurs à considérer ces taxons antarctiques comme étant à part (e.g., Artabe & Brea, 2003).

En 2010, j'ai commencé à réexaminer les bois collectés à Fremouw Peak et conservés dans les collections de l'Université du Kansas. L'étude de spécimens dans lesquels l'écorce était conservée m'a permis de les comparer à la fois aux jeunes tiges de *Kykloxylo*n et au spécimen décrit comme *Rhexoxylo*n. Les grandes similarités de l'anatomie non seulement du bois mais aussi de l'écorce suggéraient que ces axes plus âgés étaient très proches voire identiques à *Kykloxylo*n. De plus certains de ces bois montraient une activité cambiale irrégulière qui leur donnait un aspect plus ou moins lobé. Ceci suggérait que le spécimen attribué à *Rhexoxylo*n pouvait en fait représenter la partie externe d'un de ces troncs.

Decombeix A-L, Taylor EL & Taylor TN. Anatomy and affinities of permineralized gymnospermous trunks with preserved bark from the Middle Triassic of Antarctica. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 163: 26-34.

Lors de la mission de terrain de l'hiver 2010-2011, j'ai pu observer directement et échantillonner les troncs perminéralisés présents à la localité de Fremouw Peak (Figs. 27, 28, 30) et collecter des axes de plus petite taille correspondant à des individus plus jeunes ou des branches. Une partie de ces axes présentait un bois plus ou moins lobé et souvent en partie disséqué dans le plan radial par des structures parenchymateuses. L'étude anatomique détaillée a révélé que tous ces axes présentaient des structures primaires et secondaires identiques et similaires à ce qui avait été décrit pour *Kykloxylo*n. Ces données venaient donc confirmer l'hypothèse soulevée par l'étude précédente, à savoir **qu'une partie des larges troncs présents à Fremouw Peak représentaient des spécimens âgés de *Kykloxylo*n** et appartenaient aux Corystospermales. Les seules différences entre les jeunes axes de *Kykloxylo*n et ces axes plus âgés étaient une activité de plus en plus irrégulière du cambium vasculaire et l'apparition d'anneau tangentiels parenchymateux (« cernes anormaux »).

Ce travail a donc permis de montrer :

- la présence en Antarctique d'un genre d'axe de Corystospermales, *Kykloxylon*, qui présente un bois « normal » dans ces premières années de croissance. *Kykloxylon* et *Rhexoxylon* sont aujourd'hui les seuls genres assignés aux Corystospermales pour lesquels il existe une évidence indiscutable de production de feuilles de type *Dicroidium* ;
- qu'au moins une partie des troncs de la forêt *in situ* de Gordon Valley appartiennent aussi au genre *Kykloxylon* ;
- que *Kykloxylon* présente de très fortes similarités avec les troncs de *Cuneumxylon* décrits en Amérique du Sud et sont vraisemblablement congénériques ;
- qu'il existe bien deux grands types de troncs de Corystospermales, une hypothèse suggérée initialement par Artabe & Brea (2003) mais qui n'incluait pas *Kykloxylon* (Fig. 31)

Decombeix A-L, Bomfleur B, Taylor EL & Taylor TN. 2014. New insights into the anatomy, development, and affinities of corystosperm trees from the Triassic of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 203: 22-34

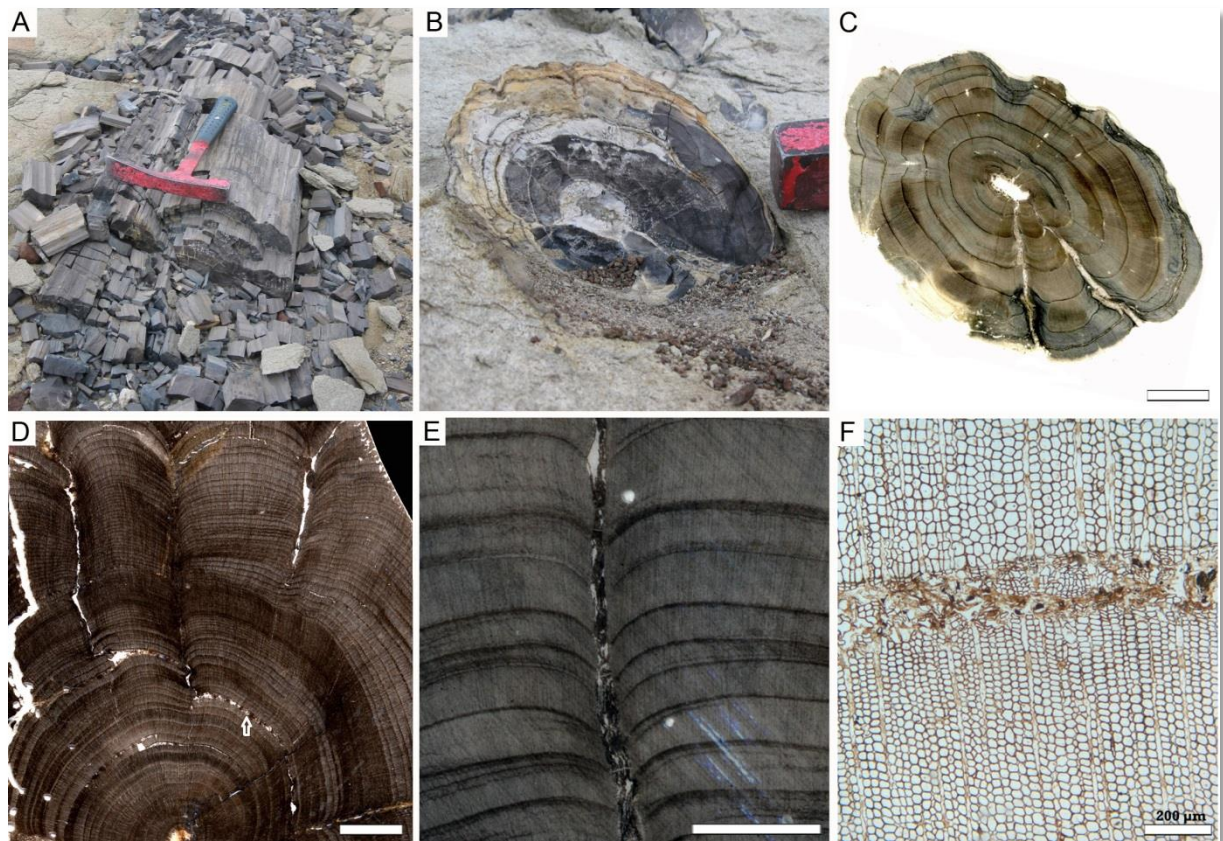


Fig. 30. Troncs et branches de *Kykloxylon fremouwense* (Corystospermales) du Trias d'Antarctique. (A) tronc montrant un bois lobé à Fremouw Peak, CTM, (B) branche conservée dans le grès à Fremouw Peak CTM. (C) peel montrant une coupe transversale de la branche illustrée en B. Noter une activité un peu irrégulière du cambium et deux traces qui interrompent le cylindre de bois sur plusieurs cernes, (D) tronc montrant des zones de parenchyme tangentielles (flèche) et un bois lobé en particulier dans la partie externe, (E) détail d'une trace traversant le bois à travers de nombreux cernes dans un gros tronc, (F) détail d'une zone de parenchyme dans le bois. Echelles : C= 1 cm, D, E = 5 mm, F = 200 µm.

La découverte par la Korea Antarctica Geological Expedition (KAGEX I) en 2013-2014 de troncs perminéralisés présentant une anatomie similaire en terre de Victoria du Nord a permis d'élargir la distribution de ce taxon et de confirmer que cette anatomie « inhabituelle » du bois (« unusual secondary growth » *sensu* Artabe & Brea, 2003) n'est pas liée à un phénomène local.

Oh C, Park T-YS, Woo J, Bomfleur B, Philippe M, Decombeix A-L, Kim Y-HG & Lee JI. 2016. Triassic *Kykloxylon* wood (Umkomasiaceae, Gymnospermopsida) from Skinner Ridge, northern Victoria Land, East Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 233: 104-114

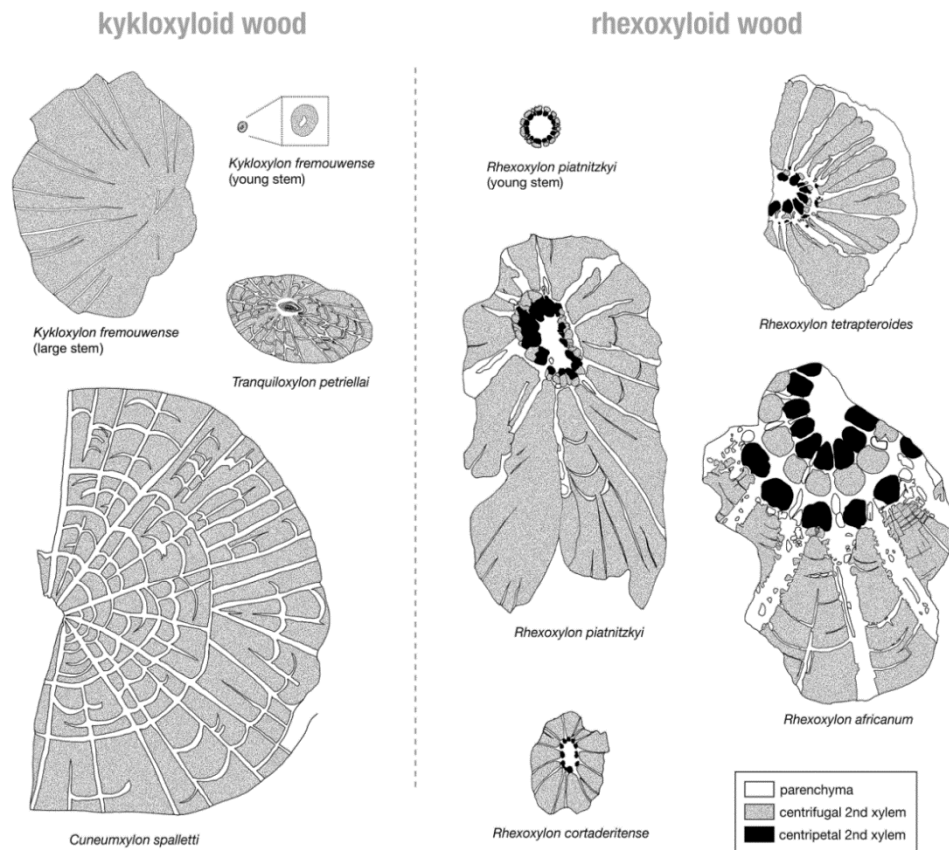


Fig. 31. Les deux grands types d'axes de Corystospermales : type *Kykloxyloideae*, avec une petite moelle et un développement normal (= uniquement centrifuge) du bois et type *Rhexoxyloideae*, avec une grande moelle, présence de bois centripète et dans certains cas plusieurs faisceaux ligneux dans la moelle. D'autres différences sont observées, notamment le type de ponctuations de champ dans le bois. Les deux types tendent à avoir un bois lobé [d'après Decombeix *et al.*, 2014].

2.2. Conifères : reconstruction du genre *Telemachus*.

Un autre groupe de plantes bien représenté dans les flores du Trias d'Antarctique est celui des conifères. Comme pour les Corystospermales évoquées précédemment, ces conifères sont aussi connus à des latitudes plus basses. Nous avons étudié en particulier le genre *Telemachus*, représenté en Antarctique par plusieurs espèces. L'abondance de restes de *Telemachus* conservés à la fois en anatomie et sous forme d'empreintes dans de nombreuses localités antarctiques nous a permis de reconstruire la plante entière ainsi que son écologie et ses relations avec plusieurs autres organismes (Fig. 32).

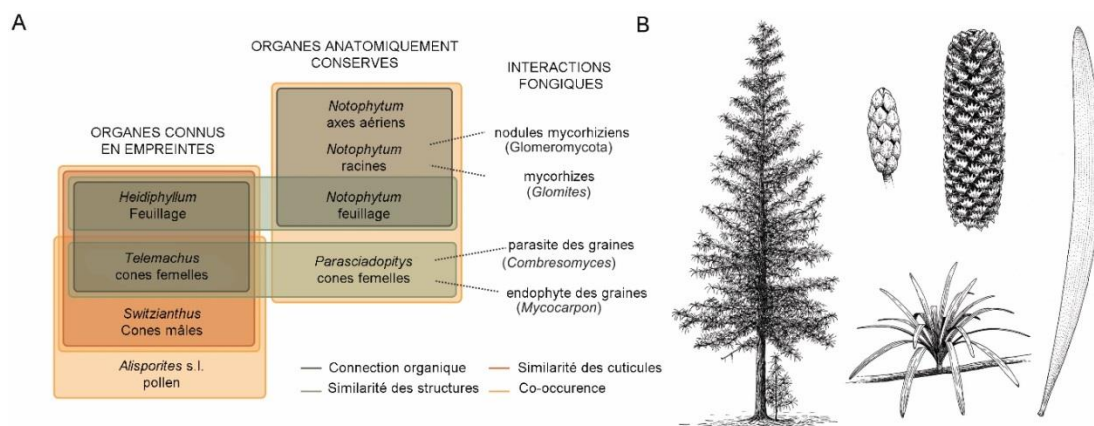


Fig. 32. Reconstruction d'un conifère du Trias d'Antarctique. (A) Méthode de reconstruction à partir d'organes isolés et interactions fongiques. (B) Reconstruction et détail des différents organes [d'après Bomfleur *et al.*, 2013].

- Escapa IH, Decombeix A-L, Taylor TN & Taylor EL. 2010. Evolution and relationships of the conifer *Telemachus*: evidence from the Triassic of Antarctica. *International Journal of Plant Sciences* 171:560-573
- Bomfleur B, Decombeix A-L, Escapa IH, Schwendemann AB, Axsmith B. 2013. Whole-plant concept and environment reconstruction of a *Telemachus* conifer (Voltziales) from the Triassic of Antarctica. *International Journal of Plant Sciences* 174: 425-444

2.3. Les Petriellales : un groupe énigmatique proche des angiospermes ?

Les Petriellales sont un ordre éteint de plantes à graines encore peu connu mais qui apparaît comme abondant et largement distribué à travers le Gondwana au Trias (Fig. 33). Alors que seules les parties reproductrices (cupules et graines) avaient été décrites en Antarctique (Taylor *et al.*, 1994), nous avons pu montrer récemment la présence de leurs parties végétatives (feuillage et tiges). Ceci nous a permis de

(1) **reconstruire une plante entière** (Fig. 34)

(2) démontrer par des éléments anatomiques, morphologiques et taphonomiques que ces plantes avaient probablement un **feuillage persistant**. Ceci est important car si des plantes à feuilles persistantes ont été présentes aux très hautes latitudes (>70°) à d'autres périodes (ex. Crétacé) tous les taxons décrits précédemment dans le Trias d'Antarctique avaient un feuillage caduc.

Les Petriellales représentent un groupe systématique particulièrement important en raison de leur proximité phylogénétique possible avec les angiospermes. En plus de nombreuses similarités anatomiques, elles présentent en effet une écologie comparable à ce qui a été proposé pour les premières angiospermes (e.g., Field *et al.*, 2004 ; Coiffard *et al.*, 2012). **Notre reconstruction de ces plantes et de leur mode de vie a permis de les inclure dans des analyses phylogénétiques qui les placent en groupe frère des angiospermes** (Rotwell & Stockey, 2016 ; Annexe 3).

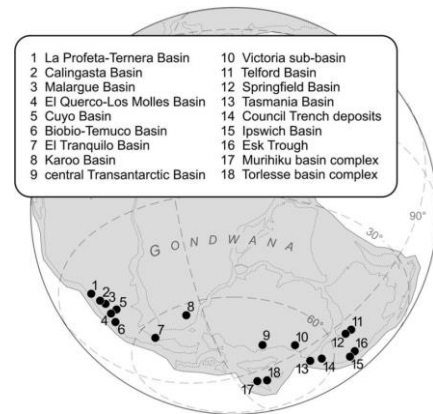


Fig. 33. Distribution des Petriellales au Trias [d'après Bomfleur *et al.*, 2014]

- Bomfleur B, Decombeix A-L, Schwendemann AB, Escapa IH, Taylor EL, Taylor TN & McLoughlin S. 2014. Habit and ecology of the Petriellales, an unusual group of seed plants from the Triassic of Gondwana. *International Journal of Plant Sciences* 175: 1062-1075

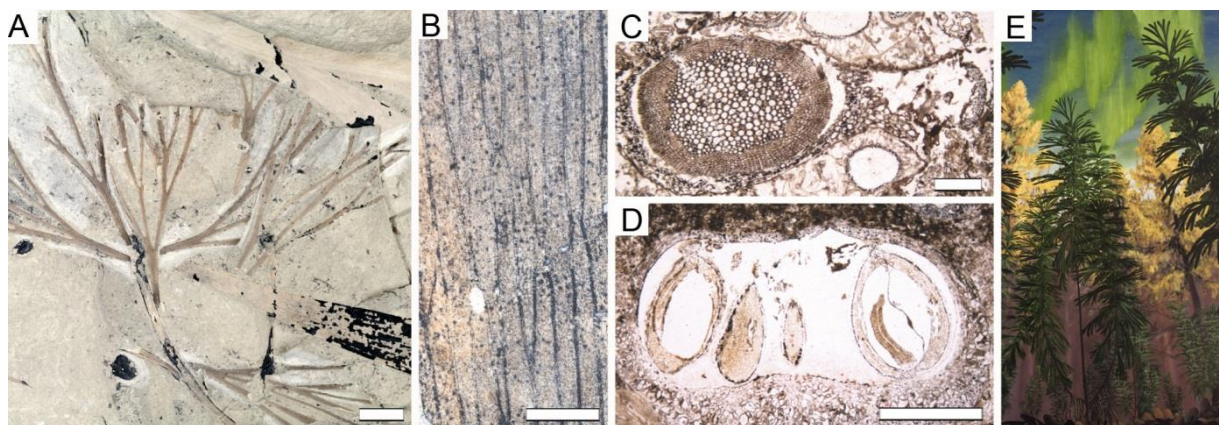


Fig. 34. Petriellales du Trias d'Antarctique. (A) Feuillage en compression (*Rochipteris*), (B) détail des anastomoses dans la nervation des feuilles qui permettent de les distinguer des Ginkgoales, (C) petite tige (*Rudixylon*) et base de feuille anatomiquement conservées, (D) cupule et graines (*Petriella*), (E) reconstruction. Echelles : A = 1 cm, B = 2 mm, C = 250 µm, D = 0.5 mm

2.4. Escapa Heights : un assemblage exceptionnel du Trias

Au cours de la mission de terrain de l'été austral 2014-2015, nous avons découvert une nouvelle localité datée du Trias supérieur en Terre de Victoria du Sud. Les plantes y sont conservées en empreintes, la plupart correspondant à des feuilles et des structures reproductrices. La préservation dans une matrice de type siltite¹ très noire indique que ces restes se sont déposés dans le chenal abandonné d'un système de rivière à méandres. La conservation des feuilles indique un transport très minime avant fossilisation et l'assemblage nous donne donc une image assez fiable de la végétation d'une zone riparienne. Un peu plus de 1000 blocs ont été collectés, chacun présentant plusieurs restes de taxons différents. Bien que des restes de sphénophytes et de fougères osmondacées soient présents, ce sont les gymnospermes qui dominent nettement ce nouvel assemblage (cf. Annexe 3 pour la position phylogénétique de ces différents groupes):

- Les **cycas** sont représentés par plusieurs feuilles et un cône. Des feuilles de type *Taeniopteris* pourraient appartenir à cet ordre mais les affinités de ce genre restent incertaines et elles pourraient aussi correspondre à des **Benettitales** ou des **Pentoxylales**.
- Des axes fertiles de **Peltaspermales** ont été trouvés pour la première fois en Antarctique.
- Les **Corystospermales** sont le groupe dominant, en termes d'abondance et de diversité. De nombreuses espèces de feuillage de type *Dicroidium* sont présentes : *icroidium crassinervis*, *D. coriaceum*, *D. dubium*, *D. elongatum*, *D. lineatum*, *D. odontopteroides*, *D. superbum* et *D. zuberi*. Certaines de ces feuilles présentent une morphologie aberrante (*sensu* Anderson & Anderson, 2003) avec une double dichotomie, un phénomène qui n'avait pas été montré auparavant en Antarctique. Les structures reproductrices de Corystospermales sont aussi très diversifiées : 4-5 types de *Pteruchus* (structures mâles) et 2-3 d'*Umkomasia* (structures femelles). C'est la plus grande diversité documentée à ce jour en Antarctique.
- Les feuilles de **Gingkoales** (*Baiera*) sont relativement courantes.
- Au moins deux types de **conifères** sont présents, représentés par les morphotaxons *Telemachus* et *Rissikia*.
- L'assemblage contient aussi des graines isolées et des feuilles comparables au genre *Batiopteris*, qui correspond à de très grandes feuilles réticulées d'affinités incertaines.

Il s'agit de l'assemblage végétal du Trias le plus diversifié trouvé à ce jour en Antarctique. Son étude détaillée est en cours et se prolongera au cours des années à venir.

📍 Serbet R, Decombeix A-L, Escapa IH, Harper CJ, Gulbranson EL, Taylor EL & Taylor TN. 2016. A diverse Late Triassic flora from the Allan Hills (Lashly Formation), Southern Victoria Land, Antarctica. *Botany 2016*, Savannah, USA

¹ Roche sédimentaire dont la granulométrie est située entre 1/256 et 1/16 mm, intermédiaire entre le grès et les lutites (ou pélites). Elle est composée de plus de 2/3 de limon et n'a pas la fissibilité typique des schistes.

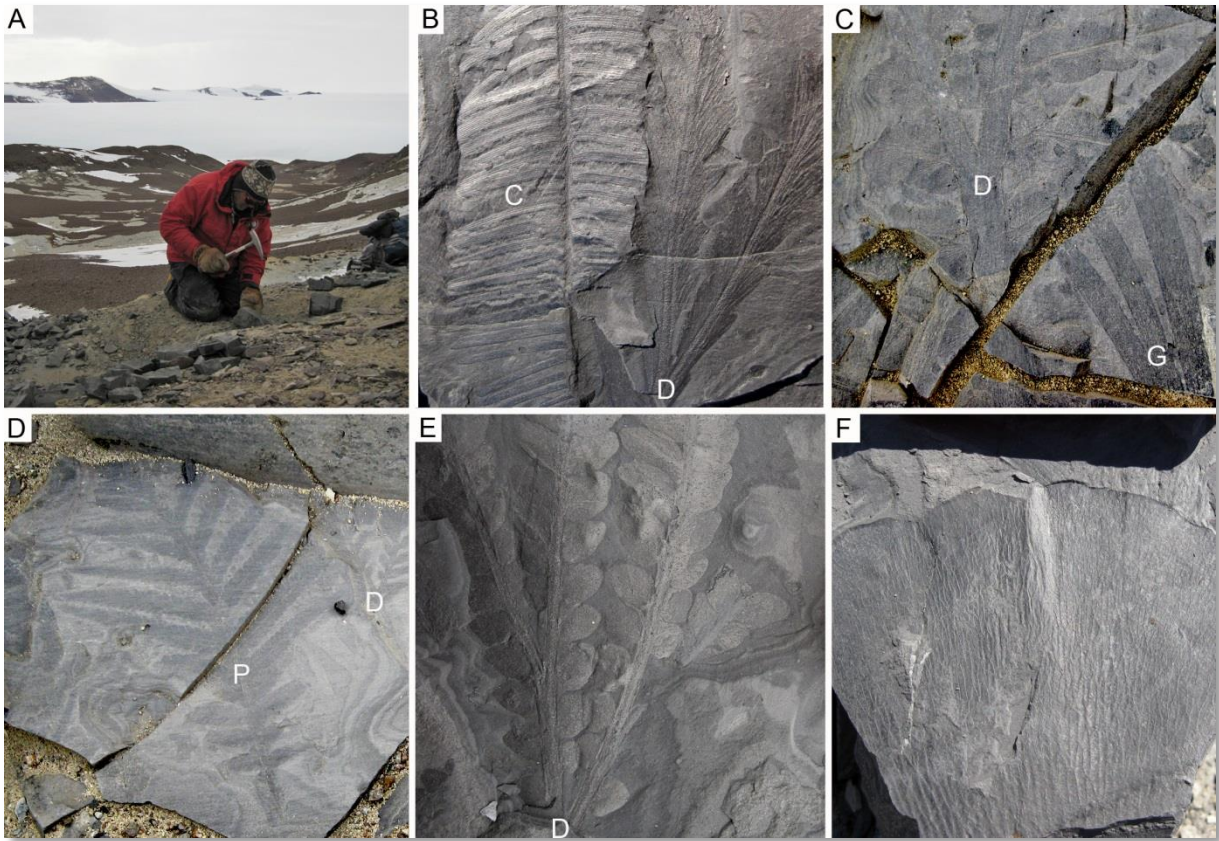


Fig. 35. Escapa Heights (Terre de Victoria). (A) Vue de la localité, (B) feuille de cycadale et de *Dicroidium* (Corytospermales), (C) autre espèce de *Dicroidium* et *Ginkgo*phyte, (D) feuille de *Peltasperma* et *Dicroidium*, (E) *Dicroidium* avec double dichotomie, (F) feuille à nervation réticulée (cf. *Batiopteris*) [ALD 2014].

3. L'Antarctique au Jurassique : zone tempérée et volcanisme.

Au cours du Jurassique l'Antarctique va se retrouver à des latitudes relativement basses, majoritairement hors du cercle polaire. Il fait alors partie d'une super province volcanique et peu de restes végétaux sont connus en raison de ce volcanisme (e.g., Cantrill & Poole, 2002). Au cours de la mission de terrain de l'hiver austral 2014-2015 nous avons récoltés plusieurs spécimens de bois en Terre de Victoria du Sud. A l'exception d'un tronc unique partiellement carbonisé (Garland, 2007), ces spécimens sont **les seuls bois d'âge Jurassique Inférieur connus en Terre de Victoria du Sud à ce jour**. Ils ont été étudiés dans le cadre du stage de M1 d'Agathe Toumoulin que j'ai encadré en 2016. Deux types de bois différents ont été identifiés : *Agathoxylon* et *Brachyoxylon*. Ce dernier appartient aux Cheirolepidiacées, une famille éteinte de conifères caractéristiques de zones chaudes. Ceci confirme les modèles climatiques les plus généralement acceptés pour cette période et s'oppose au modèle de Rees *et al.* (2000) qui prédit une zone froide au niveau de l'Antarctique à cette période (Fig. 36). D'autre part la présence de fusain dans la matrice entourant les bois suggère l'existence d'épisodes de feux.

📍 Toumoulin A, Decombeix A-L, Harper CJ, Serbet R & Taylor EL. 2016. XIVth International Organisation of Paleobotany Congress, Salvador de Bahia, Brésil (poster)

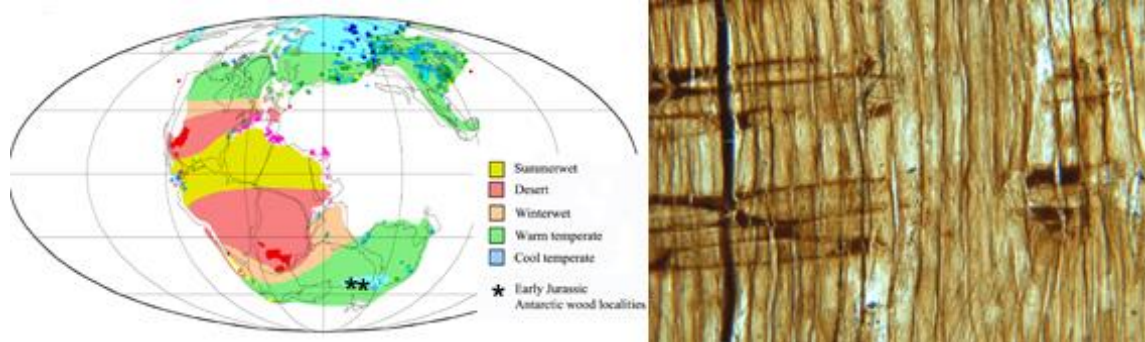


Fig. 36. Position des localités jurassiques d'Antarctique sur la reconstruction climatique de Rees *et al.* (2000) et détail de l'anatomie de *Brachyoxylon* (conifère)

D'autres bois jurassique provenant de la région voisine de Terre de Victoria du Nord sont actuellement en cours d'étude.

E. BIOLOGIE DES PLANTES FOSSILES : QUELQUES ASPECTS DE L'EVOLUTION DE L'APPAREIL VEGETATIF.

J'ai regroupé dans cette section un certain nombre de travaux qui auraient facilement pu trouver leur place dans les sections précédentes car ils sont aussi liés à l'étude de la diversité taxonomique. J'ai cependant fait le choix de favoriser l'aspect plus « biologique » afin de mettre en avant le type d'informations fonctionnelles que l'on peut tirer de l'étude des plantes fossiles.

Ce chapitre est divisé en plusieurs parties. Pour chacune un court contexte est donné avant une synthèse des résultats obtenus:

La première partie synthétise le travail effectué avec Brigitte Meyer-Berthaud sur **l'évolution du port arborescent au Dévonien** et les différentes organisations anatomiques qui ont permis de « construire » des arbres dans différents groupes de plantes vasculaires.

La seconde partie présente les études auxquelles j'ai participé sur **l'anatomie des tissus vasculaires secondaires** dans plusieurs groupes. En ce qui concerne le bois, elles comprennent des analyses anatomiques classiques et un aspect plus fonctionnel avec les approches hydrauliques développées ces dernières années. J'y traite aussi de l'étude du phloème secondaire et de l'écorce dans des lignophytes allant du Dévonien au Jurassique et des tendances évolutives qui peuvent en être dégagées.

La troisième partie s'intéresse à **l'anatomie des racines** de plusieurs lignophytes emblématiques du Paléozoïque.

La quatrième partie aborde des notions de **potentiel de régénération de l'appareil végétatif**, avec la description de la production de pousses épïcormiques dans deux types d'arbres du Permien et Trias, ainsi que la formation de drageons chez un conifère du Trias.

La cinquième partie illustre une approche récemment développée combinant l'analyse à haute résolution de l'anatomie et des isotopes du carbone au sein des cernes de croissance pour identifier la présence d'un **feuillage caduc vs. persistant** chez les lignophytes fossiles.

La sixième partie synthétise mes incursions du « côté obscur » : les travaux auxquels j'ai collaboré sur **les champignons fossiles et en particulier sur leurs interactions avec les plantes** en tant que symbiotes et dégradeurs du bois.

Tous ces points s'appuient fortement sur les connaissances botaniques obtenues par l'observation de l'anatomie et du fonctionnement des plantes actuelles. La septième partie présente une courte incursion dans ce monde des plantes actuelles avec **la question du continuum feuille-tige** dans le groupe des Sapindales.

1. L'évolution du port arborescent.

A partir du Dévonien moyen on observe une augmentation forte de la taille des plantes et la mise en place en parallèle dans plusieurs groupes de plantes vasculaires de formes arborescentes (Fig. 37 ; Mosbrugger, 1990 ; Bateman *et al.*, 1998 ; Donoghue, 2005).

Mes contributions à l'étude de ces premiers arbres incluent un travail de **synthèse sur les différentes stratégies qui ont évolué à partir du Dévonien moyen** et une **estimation de la biomasse d'un de ces premiers arbres, *Pseudosporochnus***, grâce à la modélisation de son architecture et de sa croissance.

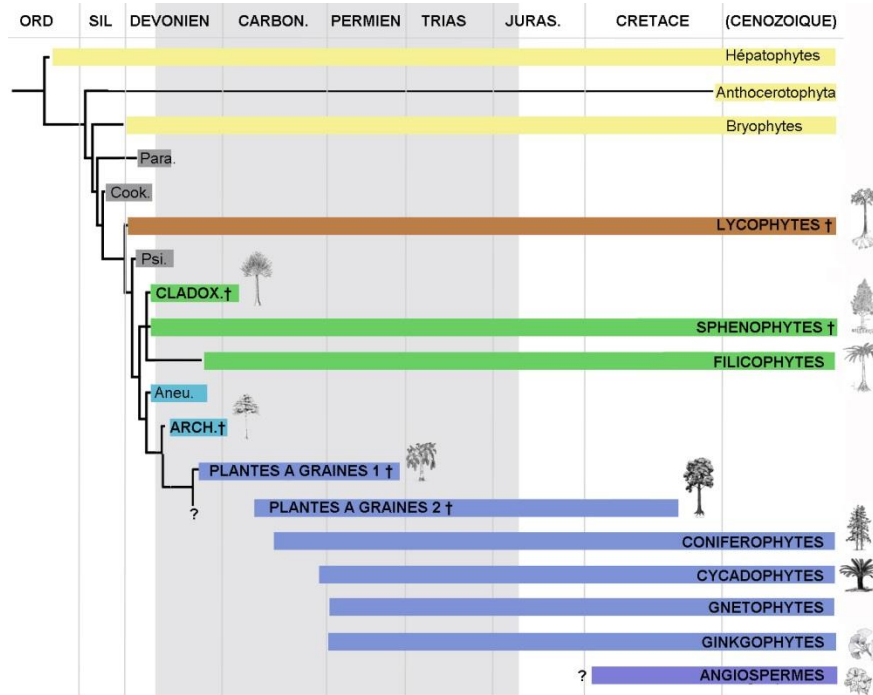


Fig. 37. Les taxons produisant ou ayant produit des formes arborescentes sont indiqués en majuscules. Les groupes éteints et/ou qui ne produisent plus de formes arborescentes sont indiqués par †.

Le seuil symbolique des 10 cm de diamètre pour une hauteur potentielle d'un peu moins de 5 m est atteint au début du Dévonien moyen (autour de 395 Ma). En raison de leurs affinités différentes, ces premiers arbres ont une anatomie, une morphologie et des contraintes de croissance différentes (Fig. 38). Les premiers arbres appartiennent à trois groupes. Les **Cladoxylopsida**, un groupe éteint proche des fougères s.l. (Fig. 37), sont représentées au Dévonien moyen par plusieurs taxons. L'un d'eux, *Wattieza/Eospermatopteris*, est le composant majeur de la forêt de Riverside Quarry près de Gilboa dans l'état de New York, la plus ancienne forêt *in situ* connue à ce jour (Stein *et al.*, 2007). Le genre de Cladoxylopsida présentant la plus large distribution paléogéographique est actuellement

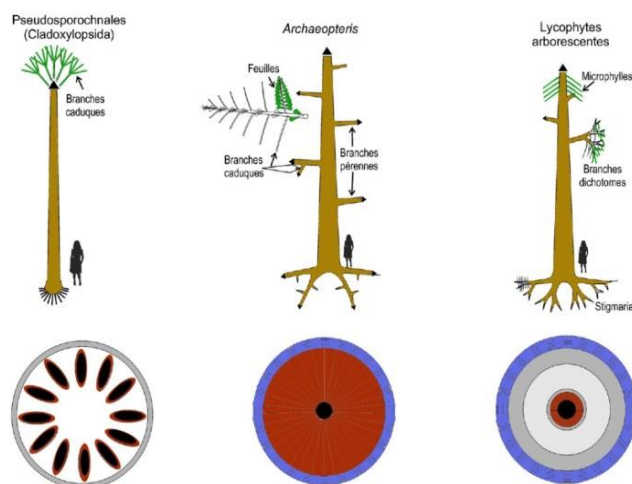


Fig. 38. Comparaison des principales caractéristiques morpho-anatomiques des trois grands types d'arbres présents à partir du Dévonien moyen. Les cercles représentent une coupe transversale du tronc avec la position des différents tissus : noir : xylème primaire, rouge : xylème secondaire (bois), gris et bleu : phloème et écorce, blanc : parenchyme.

Pseudosporochnus (Berry & Fairon-Demaret, 2002 ; voir ci-après).

Les **Archaeopteridales** (un groupe de progymnospermes) sont le second type d'arbre présent dès le Dévonien moyen, avec le genre *Archaeopteris* (Meyer-Berthaud *et al.*, 1999) qui sera un composant important des flores jusqu'à la fin du Dévonien.

Enfin les premières **lycophytes** arborescentes apparaissent aussi au Dévonien moyen.

☞ Meyer-Berthaud B, Soria A & Decombeix A-L. 2010. The land plant cover in the Devonian: a reassessment of the evolution of the tree habit. In « *The terrestrialization process: Modelling complex interactions at the biosphere-geosphere interface* », M. Vecoli, G. Clément, B. Meyer-Berthaud (eds). Geol. Soc. London Spe. Pub. 339: 57-68

☞ Meyer-Berthaud B & Decombeix A-L. 2009. Evolution of first trees: the Devonian strategies. *C. R. Palevol* 8: 155-16

La mise en place de ces premiers arbres et des premières forêts a eu un impact majeur sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Algeo *et al.*, 2001 ; Beerling & Berner, 2005 ; Gibling & Davies, 2012 ; Morris *et al.*, 2015 ; Meyer-Berthaud *et al.*, 2016). Une des grandes questions liée à cet évènement est de pouvoir estimer l'impact des différents types d'arbres présentés précédemment sur leur environnement et en particulier sur le cycle du carbone. Ceci nécessite cependant d'avoir des plantes bien reconstruites, que ce soit au niveau de leur architecture, de leur développement ou de leur anatomie. Dans ce contexte j'ai participé à une étude visant à **calculer la biomasse aérienne des arbres du genre *Pseudosporochnus* (Cladoxylopsida, 1^{er} type sur la Fig. 38) du Dévonien moyen**. Un modèle architectural 3D de *Pseudosporochnus* a été généré et la dynamique de ses changements morphologiques au cours de la croissance a été visualisée avec le logiciel AmapSim et son simulateur informatique (Fig. 39). La teneur en carbone de l'arbre et de ses composants a pu être calculée à différents moments de la croissance en utilisant la densité de carbone moyenne de deux plantes du Carbonifère de structure comparable (*Medullosa* et *Psaronius*). Les contributions relatives du tronc et des branches à la teneur totale en carbone de l'arbre ont été comparées à tous les stades de croissance ce qui a permis de souligner l'importance des branches latérales. Celles-ci étaient régulièrement perdues et contribuaient vraisemblablement à former une litière. La teneur en carbone de la partie aérienne d'un *Pseudosporochnus* de 3 m de haut a pu être estimée entre 837 et 1300 g C. La teneur en carbone d'une forêt de *Pseudosporochnus* a pu être estimée entre 4,3 à 15,3 t C / ha en utilisant les données de densité de la forêt *in situ* de Riverside Quarry (Stein *et al.*, 2012). La faible biomasse par rapport aux arbres et aux forêts modernes pourrait résulter d'une adaptation à des environnements contraints.

☞ Dambreville A, Meyer-Berthaud B, Barczy J-F, Decombeix A-L, Griffon S & Rey H. 2018. Using architecture modeling of the Devonian tree *Pseudosporochnus* to compute its biomass. In *Transformative Paleobotany: Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*. M. Krings, C. Harper, N. Cuneo & G. Rothwell (eds), pp. 35-47 [ANNEXE 9].

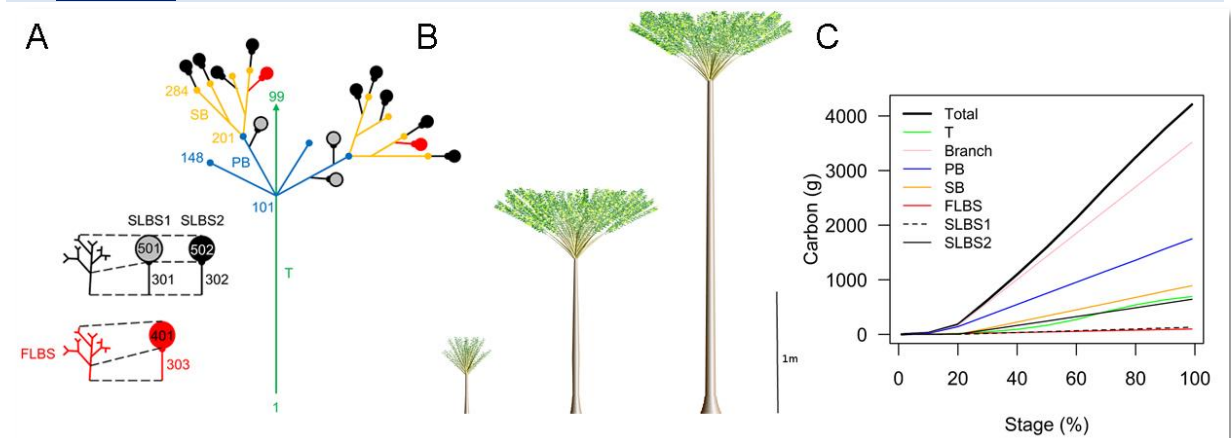


Fig. 39. Modélisation de *Pseudosporochnus*. (A) position des différents organes, (B) modélisation de l'aspect de la plante à différents stades de croissance, (C) estimation du contenu en carbone des différents organes identifiés en A au cours de la croissance [d'après Dambreville *et al.*, 2018].

2. Evolution des tissus vasculaires secondaires et de l'écorce.

Un élément clé de l'anatomie végétale est la mise en place dans certains taxons d'une **croissance secondaire** qui va avoir des implications majeures pour l'architecture et le fonctionnement des plantes. Cette croissance secondaire est le résultat de l'activité de méristèmes latéraux situés au niveau du système vasculaire et de l'écorce (cf. [Annexe 2](#)). L'origine et l'évolution de ces tissus secondaires ont des implications majeures en termes de systématique et de paléobiologie.

Mes travaux sur le **bois** (§2.1) ont apporté de nouvelles données sur
 - son **anatomie dans le groupe des Stenokoleales**, un ancêtre possible des plantes à graines,
 - la **disparité présente chez les lignophytes du Carbonifère inférieur**.
 - **les propriétés hydrauliques de bois du Dévonien** à travers la mise au point d'un modèle à l'échelle du tissu

En ce qui concerne le **phloème secondaire et l'écorce** (§2.2), j'ai contribué à leur **description dans plusieurs groupes arborescents** (e.g., Archaeopteridales, Glossoptéridales, Corystospermales) ainsi qu'à une **synthèse sur l'évolution du phloème secondaire** chez les lignophytes du Dévonien et Carbonifère.

2.1. Le bois des lignophytes : origine, disparité et propriétés hydrauliques.

Le xylème secondaire (bois) est une des innovations majeures de l'histoire des plantes: **il apporte à la fois un soutien mécanique et un système de conduction** de la sève brute au-delà de ce qui est possible avec les seuls tissus primaires. Le registre fossile montre que du bois a été produit dans plusieurs groupes de plantes vasculaires au Paléozoïque (e.g., Cichan & Taylor, 1990 ; Spicer & Groover, 2010). Ainsi, alors qu'actuellement seules des lignophytes produisent du bois, on en retrouvait au Paléozoïque et Mésozoïque dans des lycophytes, des sphénophytes, des euphyllophytes basales (e.g., *Psilophyton*), des cladoxylopsides et certains autres taxons rapprochés des fougères s.l. comme *Rhacophyton* (Fig. 40).

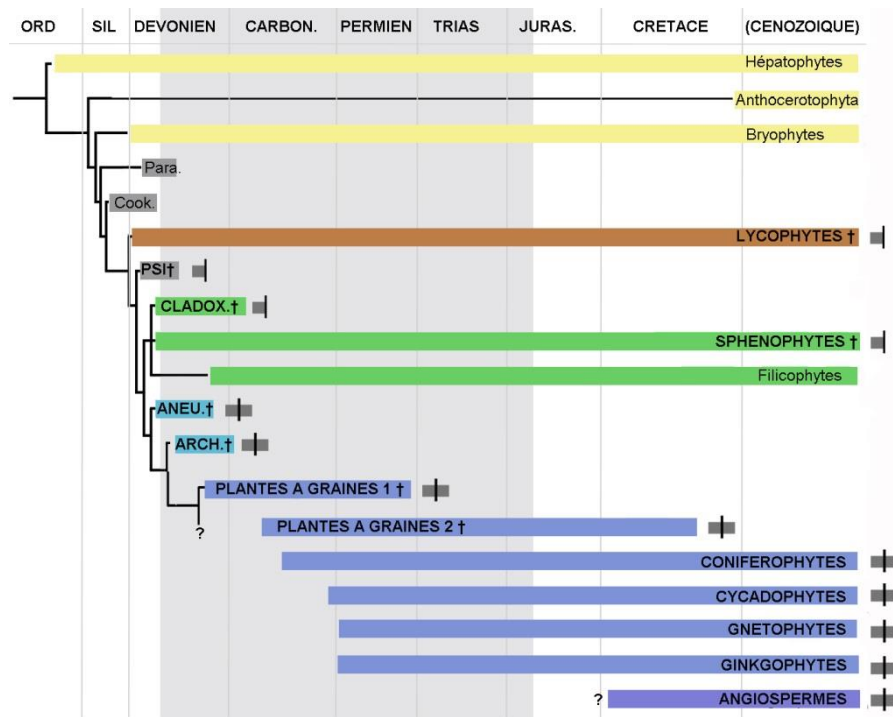


Fig. 40. Les taxons produisant ou ayant produit du bois sont en majuscule, † indique les groupes éteints et/ou qui ne produisent plus de bois.
 Psi : *Psilophyton* (une euphyllophyte basale),
 Cladox : Cladoxylopsida,
 Aneu : progymnospermes aneurophytales,
 Arch : progymnospermes archaeopteridales.
 Les Stenokoleales (voir paragraphe ci-dessous) ne sont pas représentées en raison de leurs affinités incertaines.

Les plus anciennes plantes connues à avoir produit du bois sont les euphyllophytes basales *Armoricaphyton* (Gerrienne *et al.*, 2011) et *Franhueberia* (Hoffman & Tomescu, 2013), datées du Dévonien inférieur de France et du Canada respectivement. Il a été suggéré que ces plantes pouvaient être des précurseurs des lignophytes (Gerrienne *et al.*, 2011) mais cela n'a pas été démontré de façon non-équivoque. Parmi les plus anciennes lignophytes, on retrouve un spécimen de *Rellimia* Leclercq and Bonamo (Aneurophytales) du Dévonien inférieur (Gerrienne *et al.*, 2010) à moyen (Prestianni *et al.*, 2012) du Maroc et peut être des axes perminéralisés de *Crossia* (Beck & Stein, 1993), du Dévonien moyen de Virginie (USA). Ces derniers appartiennent aux Stenokoleales, un groupe assez énigmatique du Dévonien et Carbonifère inférieur qui a été rapprochées des plantes à graines par certains auteurs (Matten, 1992).

Suite à la découverte dans un gisement du Dévonien moyen de Belgique d'un nouveau genre de Stenokoleale (*Brabantophyton*) présentant un bois très bien développé, nous avons étudié en détail l'anatomie de ce tissu dans le cadre de la thèse de Nicolas Momont. Nous avons montré que **le bois de *Brabantophyton* était plus proche anatomiquement de celui des premières plantes à graines**. Ceci renforce encore le lien proposé par Matten (1992) entre Sténokoléales et plantes à graines. En l'absence de la présence non-équivoque de phloème secondaire, il reste cependant impossible de prouver si ces Sténokoléales avaient un cambium bifacial et appartiennent bien aux lignophytes. Dans le cas contraire, les similarités anatomiques du bois pourraient être un caractère partagé par l'ancêtre commun des Stenokolaeales et des lignophytes.

📄 Momont N, Decombeix A-L, Gerrienne P & Prestianni C. 2016. New information, including anatomy of the secondary xylem, on the genus *Brabantophyton* (Stenokoleales) from Ronquières (Middle Devonian, Belgium). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 234: 44-60

Le Carbonifère inférieur voit une augmentation importante de la disparité morpho-anatomique de l'appareil végétatif des lignophytes, notamment au niveau des tissus conducteurs (Decombeix *et al.*, 2011). Le bois de ces plantes est comparable à celui des conifères actuels en termes de type de cellules présents (trachéides + rayons) mais la disparité anatomique de ces bois semble supérieure à celle observée chez les conifères actuels. Cette disparité a notamment été mise en relation avec la diversification du port des lignophytes à cette période. Dans ce contexte le stage de M2 de Malo Tartevet que j'ai encadré en 2018, s'est focalisé sur la **disparité anatomique du bois dans la flore tournaisienne de la Montagne Noire** (Hérault, France), qui contient 9 genres différents de lignophytes présentant des bois très différents. L'objectif était de réaliser une étude détaillée des caractères qualitatifs (ex : type de ponctuation) et quantitatifs (ex : diamètre des cellules) de ces bois afin de comparer les taxons entre eux, ainsi qu'à d'autres taxons fossiles d'âge et d'origine géographique différents. Ce travail a notamment souligné que **les principales différences étaient quantitatives, en particulier liées à la taille des trachéides et des rayons**.

📄 Tartevet M, Decombeix A-L. 2018. (Pro)gymnosperms from the Early Carboniferous of the Montagne Noire: morphoanatomical disparity of wood and functional implications. *Vth International Paleontological Congress*, Paris, France (poster)

Depuis 2016, je participe à un projet de **reconstruction des capacités hydrauliques de plantes fossiles** qui s'intéresse à la conductance hydraulique des premiers arbres ligneux du Dévonien et Carbonifère. Bien qu'ayant tous un port arborescent, ces derniers présentent une grande diversité anatomique du bois, en particulier au niveau de la taille des rayons. Pour la toute première fois dans ce type d'étude, nous avons développé une approche non seulement à l'échelle de la cellule (trachéide) mais aussi à l'échelle du tissu (trachéides + rayons). Ceci permet de mieux établir les contraintes hydrauliques (cellules conductrices vs. non

conductrices) mais aussi les contraintes mécaniques (cellules parenchymateuses vs. lignifiées) dans le bois. Les objectifs à long terme seront **(1) de tester si la disparité anatomique observée dans le bois des arbres du Dévonien et Carbonifère entraîne une diversité de fonctionnement hydraulique et (2) de comparer les capacités de conductance du bois de ces arbres à celles d'autres taxons fossiles et actuels.**

Ce travail a commencé avec le master 2 de Mélanie Tanrattana (2016) qui a permis de développer pour la première fois un **modèle hydraulique à l'échelle du tissu** (Fig. 41), qui permet de prendre en compte la plasticité du bois (différence de tailles des trachéides) et la présence d'éléments parenchymateux (rayons) dont le rôle dans la conduction axiale est réduit.

L'application de ce modèle à deux spécimens de *Callixylon* (progymnosperme Archaeopteridale) du Dévonien supérieur du Maroc a montré que des fossiles ayant une conduction différente à l'échelle d'une trachéide (en raison par exemple d'un diamètre différent) peuvent avoir des propriétés similaires à l'échelle du tissu. Il a aussi permis de mettre en avant l'importance de la hauteur des rayons, qui limite la conduction en limitant les zones d'échange entre trachéides.

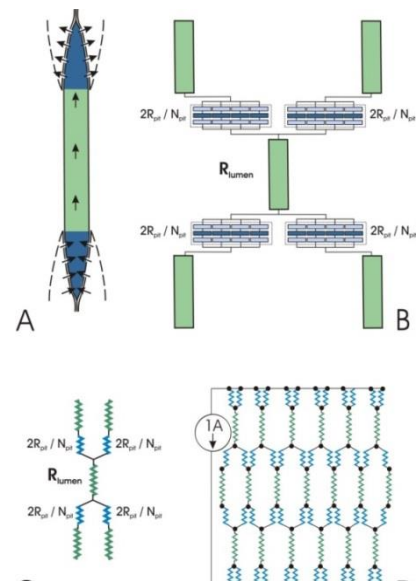


Fig. 41. Modèle hydraulique : la résistance hydraulique est assimilée à une résistance électrique, une démarche déjà proposée par à l'échelle d'une trachéide individuelle (Comstock & Sperry, 2000 ; Wilson *et al.*, 2008). Dans le modèle « tissu », les trachéides sont assimilées à des résistances montées en série dans un circuit.

☛ Tanrattana M, Barzi J-F, Decombeix A-L, Meyer-Berthaud B & Wilson JP. 2018. Affinities and hydraulic properties of Late Devonian archaeopterids from Anti-Atlas, Morocco. *10th European Paleobotany-Palynology Conference*, Dublin, Ireland (oral).

Tanrattana M, Barzi J-F, Meyer-Berthaud B, Decombeix A-L, & Wilson J. A new approach for modelling water transport in fossil plants and its application to a Late Devonian archaeopteridalean progymnosperm, *Callixylon*. En révision pour IAWA Journal

2.2. Evolution du phloème secondaire & de l'écorce

Le phloème secondaire est un tissu rarement étudié dans le registre fossile, en particulier par rapport au bois (e.g., Taylor, 1990). Ceci est dû en très grande partie à un problème de préservation. L'écorce des plantes a tendance à sécher et se séparer naturellement au niveau du cambium. Beaucoup d'axes fossiles sont donc trouvés décortiqués, avec les tissus extérieurs au bois perdus. D'autre part, quand le phloème reste en connexion avec le reste de la plante, il est souvent mal conservé en raison de la fragilité des cellules qui le forment. Or le phloème secondaire peut nous apporter des informations :

- systématiques : parmi les gymnospermes actuelles, l'anatomie du phloème secondaire est généralement constante au sein d'un même genre (e.g., Chang, 1954 ; Roth, 1981 ; Angyalossy *et al.*, 2016) et peut être utilisée en systématique. Certains fossiles que j'ai étudiés présentaient un bois très semblable mais une anatomie de l'écorce très différente, ce qui a permis de mettre en évidence leur diversité systématique (e.g., Decombeix, 2013).
- fonctionnelles : le phloème secondaire joue un rôle important dans la physiologie de la plante

Il est aussi important de comparer les données fossiles de l'évolution de ce tissu avec les hypothèses qui ont pu être posées à partir de l'observation de taxons actuels (Den Outer, 1967). Beaucoup d'études montrent en effet que la diversité anatomique observée dans le registre fossile inclut souvent des organisations que l'on ne retrouve pas aujourd'hui.

❖ Archaeopteridales (Progymnospermes, Dévonien supérieur)

L'étude détaillée du phloème secondaire d'*Archaeopteris* a montré des similarités avec le phloème secondaire des premières progymnospermes et des plantes à graines, ce qui renforce les affinités anatomiques au sein des lignophytes. D'autre part les changements anatomiques entre le phloème jeune et âgé montrent une **prolifération du parenchyme qui pouvait permettre le stockage de composés au niveau du phloème**, une stratégie absente chez les taxons arborescents contemporains qui n'ont pas de phloème secondaire (lycophytes et cladoxylopsides ; voir Fig. 38).

Decombeix A-L & Meyer-Berthaud B. 2013. A *Callixylon* (Archaeopteridales, Progymnosperms) trunk with preserved secondary phloem from the Late Devonian of Morocco. *American Journal of Botany* 100: 2219-2230

❖ Lignophytes du Carbonifère inférieur

L'étude d'un tronc du Carbonifère inférieur d'Australie m'a permis de documenter la **plus ancienne occurrence d'une écorce de type rhytidome** (Figs. 13D, 42D). Ce type de structure caractérisé par une alternance de bandes de phloème secondaire et de périderme permet la formation d'une écorce épaisse et isolante qui protège mieux le cambium. Ce travail a reçu le Michael Cichan Award de la Botanical Society of America en 2013.

Decombeix A-L. 2013. Bark anatomy of an Early Carboniferous tree from Australia. *IAWA Journal* 34: 183-19

La synthèse des données disponibles et des nouveaux éléments que j'ai obtenu sur la diversité anatomique du phloème secondaire chez les plantes à graines du Carbonifère inférieur montre que **la diversification anatomique du phloème secondaire à cette époque parallèle celle des autres tissus conducteurs** (xylème primaire et secondaire, Decombeix *et al.*, 2011b ; Figs. 42, 43). Le développement au sein des plantes à graines du Carbonifère inférieur d'une variété de ports, couplé à la colonisation de nouveaux milieux rendus possible par la reproduction par graines entraîne une diversité architecturale et anatomique dans ce groupe.

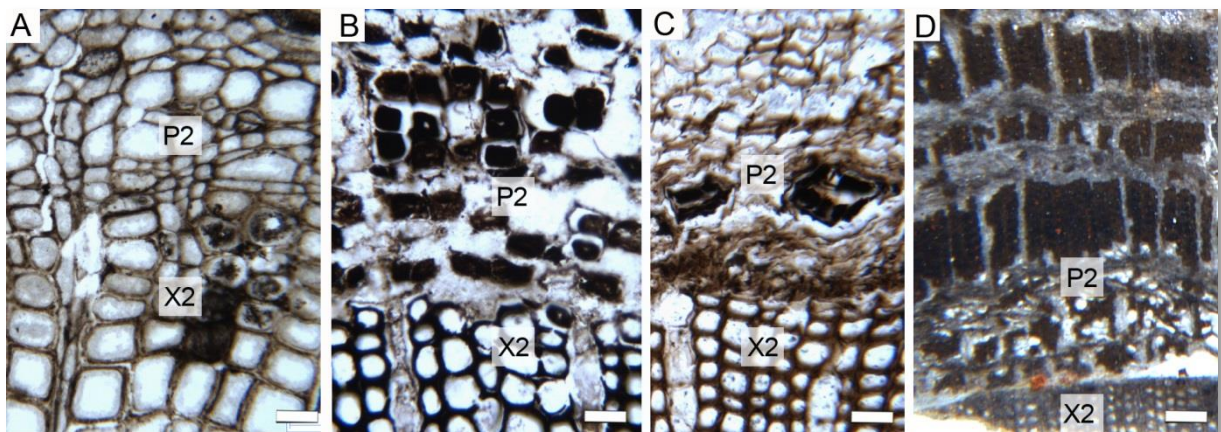


Fig. 42. Illustrations du phloème secondaire de quelques taxons du Carbonifère inférieur: (A) *Calamopitys*, sans fibres (B) *Stanwoodia*, avec quelques fibres, (C) *Bilignea*, avec cellules sécrétrices, (D) « Australian tree » avec bandes de fibres épaisses. X2 : xylème secondaire, P2 : phloème secondaire. Echelles: A = 100 μ m, B -C = 50 μ m, D = 250 μ m.

Il est important de considérer le fait que le phloème secondaire peut interagir avec les composants vivants du bois (rayons, parenchyme axial) pour réparer les embolies (e.g., Salleo *et al.*, 1996; Zwieniecky *et al.*, 2004). De plus le parenchyme présent dans le phloème peut servir à stocker des sucres qui seront redistribués dans la plante. Les parties âgées du phloème secondaire chez les plantes actuelles peuvent protéger le cambium contre les herbivores, soit par une protection mécanique (bandes tangentielles de fibres ou de scléréides) soit par une protection chimique (phénols ou alcaloïdes e.g., Franceschi *et al.*, 1998). Bien qu'un rôle dans

les échanges osmotiques soit impossible à tester dans le registre fossile, la présence dans le phloème âgé (non-fonctionnel) des lignophytes du Dévonien et Carbonifère de caractères tels que la prolifération du parenchyme (e.g., *Callixylon*, *Stanwoodia*), des bandes épaisses de fibres (e.g., Australian taxa) ou des structures sécrétrices (e.g., *Bilignea*) suggère des adaptations à des rôles de stockage et/ou de protection comparables à ce que l'on trouve dans les groupes actuels.

Decombeix A-L, Galtier J, Meyer-Berthaud B. 2014. Secondary phloem in Early Carboniferous seed plants: anatomical diversity and evolutionary implications. *International Journal of Plant Sciences* 175: 891-910

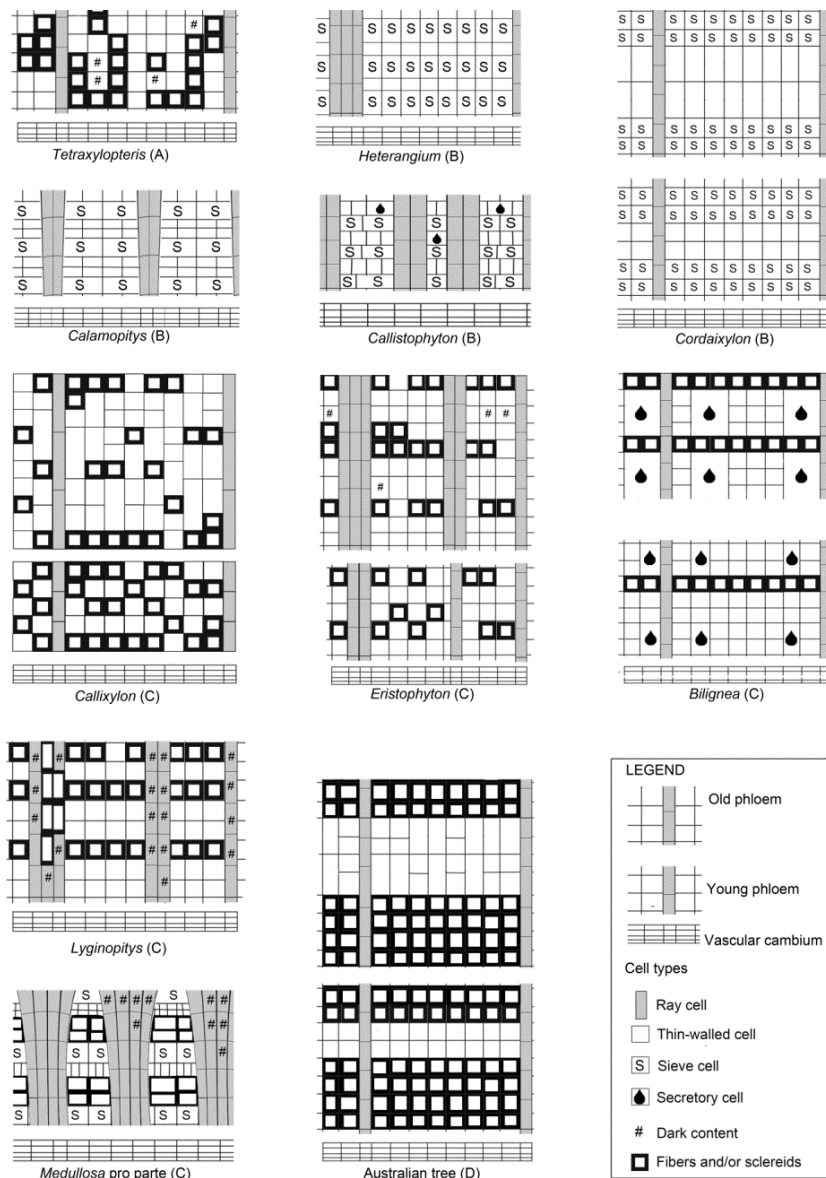


Fig. 43. Diversité anatomique du phloème secondaire chez les lignophytes du Dévonien et Carbonifère. Quatre grands modèles anatomiques sont reconnus : Modèle A (le plus ancien) : contient des fibres, pas d'arrangement en bandes tangentielles ; modèle B : pas de fibres, arrangement en bandes tangentielles ; modèle C : contient des fibres, arrangement en bandes tangentielles ; modèle D : bandes de fibres de plusieurs cellules d'épaisseur radiale (non documenté chez les gymnospermes actuelles). Voir Fig. 42 pour des exemples de photos.

❖ Glossoptéridales (Permien)

L'étude morpho-anatomique d'un tronc de Glossoptéridale, le premier groupe d'arbres à coloniser les très hautes latitudes au Permien montre que ces dernières possédaient une écorce

fibreuse de type rhytidome (Fig. 44). Cette écorce pouvait atteindre au moins 3 cm d'épaisseur et permettait la protection et l'isolation thermique du cambium, du phloème secondaire et des bourgeons épicromiques présents chez ces arbres (Decombeix *et al.*, 2010, voir §4). Il s'agit certainement d'un caractère supplémentaire ayant contribué à l'adaptation des glossoptéridales à des latitudes et milieux très divers ainsi qu'à des évènements de feux.

Decombeix A-L, Taylor EL & Taylor TN. 2016. Bark anatomy of Late Permian glossopterid trees from Antarctica. *IAWA Journal* 37: 444-458

❖ **Corystospermales (Trias)**

Les corystospermales de haute latitude ont une écorce moins épaisse que celle des Glossoptéridales qui peuplaient les mêmes régions au Permien. Elle est aussi beaucoup plus parenchymateuse, avec toutefois des groupes de scléréides. La présence d'une écorce similaire a été une des premières étapes pour déterminer les affinités des différents restes attribués au Corystospermales dans la localité de Fremouw Peak (§C.2.1).

Decombeix A-L, Taylor EL & Taylor TN. 2010. Anatomy and affinities of permineralized gymnospermous trunks with preserved bark from the Middle Triassic of Antarctica. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 163: 26-34

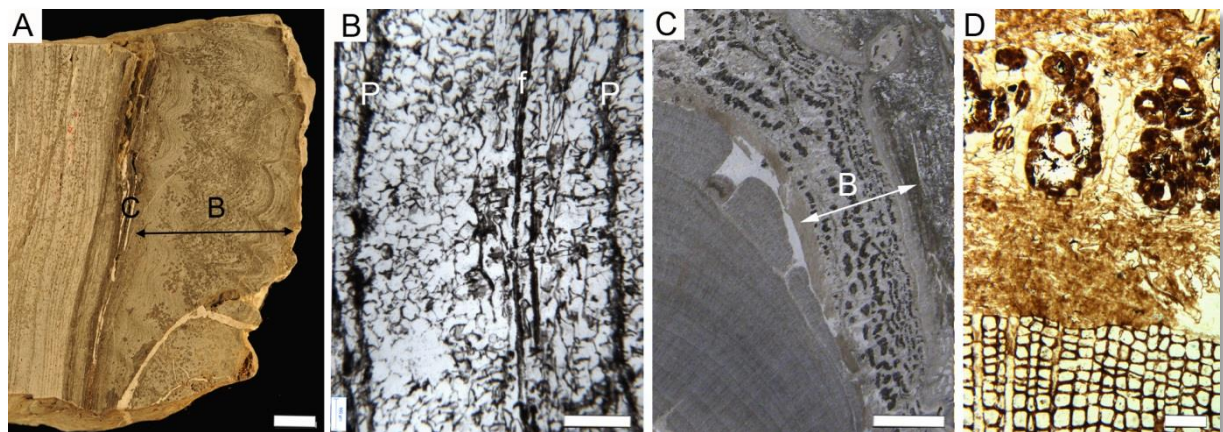


Fig. 44. Aspect général et détail de l'anatomie de l'écorce d'une Glossoptéridale (Permien, A-B, coupes longitudinales) et d'une Corystospermale (Trias, C-D, coups transversales). B : écorce, C : cambium, P : péricorde, F : fibres. Echelles : A = 10 mm, B = 250 µm, C = 5 mm, D = 100 µm.

3. Et sous terre ? Etude des racines de quelques lignophytes du Paléozoïque.

Malgré leur importance évidente pour comprendre non seulement l'évolution des plantes mais aussi leurs interactions avec leur environnement, les racines fossiles ont reçu bien moins d'attention que les parties aériennes (Ravens & Edwards, 2001). Ceci est en partie dû au fait que, de manière générale, les racines des plantes présentent moins de caractères morpho-anatomiques discriminants d'un point de vue taxonomique. Ainsi, alors que les tiges présentant de nombreuses variations de l'organisation des tissus primaires à forte valeur systématique, les racines sont caractérisées par une organisation protostélisque simple (Esau, 1965; Beck, 2005). De même l'anatomie et le mode de production des traces foliaires qui sont des caractères importants dans l'identification des tiges isolées ne peuvent évidemment pas être utilisés dans le cas de racines. Une racine isolée est donc particulièrement difficile à rattacher à un groupe précis et notre compréhension des systèmes racinaires fossiles est donc limitée. Dans le cas des lignophytes cependant, la capacité des axes à produire des tissus vasculaires secondaires apporte des caractères systématiques supplémentaires qui, ajoutés à des informations de co-occurrence notamment, permettent d'attribuer certaines racines isolées à des taxons définis au moins au niveau du genre.

Mes travaux ont contribué à une **meilleure connaissance des racines de 3 groupes clés de plantes du Paléozoïque** :

- les **progymnospermes archaeopteridales (Dévonien)**, dont le système racinaire complexe et étendu représente une percée architecturale (§3.1.)
- trois genres de **lignophytes du Carbonifère inférieur (Tournaisien)** dont les racines ont été décrites en détail pour la première fois (§3.2)
- les **Glossoptéridales (Permien)** dont les racines ont une anatomie unique dans le règne végétal qui résulte d'un décalage développemental et leur confère un avantage pour une croissance rapide dans un sol hétérogène (§3.3)

3.1. Archaeopteridales (Dévonien): les premiers systèmes racinaires profonds

Beaucoup d'intérêt a été apporté aux systèmes racinaires de plantes du Dévonien, en particulier depuis qu'il a été proposé que l'augmentation de leur abondance, de leur taille et de leur complexité a profondément influencé les cycles biogéochimiques et, à travers eux, le climat global durant cette période (e.g., Algeo *et al.*, 2001; Godderis & Joachimsky, 2004; Beerling & Berner, 2005; Morris *et al.*, 2015).

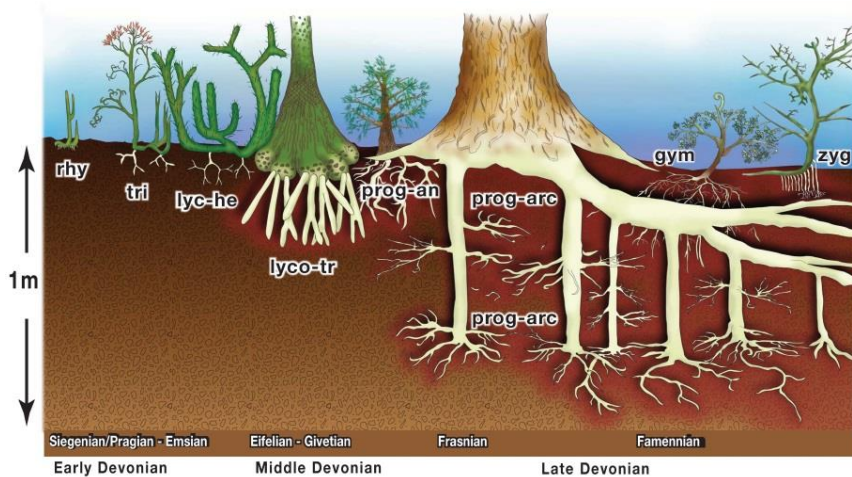



Fig. 45. Reconstruction classique de l'augmentation de la profondeur et de la complexité des systèmes racinaires au cours du Dévonien. Groupes représentés : rhyniophytes, trimérophytes, lycophytes, progymnospermes, gymnospermes, zygoptéridales (fougères s.l.) [source : <http://homepages.uc.edu/~algeot/Devonian.htm>]

Dans ce contexte, les progymnospermes archaeopteridales sont particulièrement importantes car elles représenteraient le premier taxon à avoir eu des systèmes racinaires vraiment développés et profonds (Fig. 45). L'abondance et la large distribution géographique des Archaeopteridales au Dévonien supérieur auraient selon cette hypothèse directement provoqué le refroidissement global qui commence à cette période (Algeo *et al.*, 2001).

Les Archaeopteridales présentant un bois avec une anatomie unique (morphogène *Callixylon*, avec des ponctuations radiales groupées, cf. Fig. 12E) il est facile de reconnaître les racines de ce groupe. **Des spécimens du Dévonien supérieur du Maroc nous ont permis d'apporter des précisions sur le système racinaire de ces arbres.** Ce système racinaire est constitué d'au moins trois ordres d'axes. Les petites racines sont étroites, courtes, ont une croissance déterminée et peuvent être produites par les deux autres ordres d'axes. Les grosses racines comprennent les tissus secondaires et ont une croissance indéterminée.

Par rapport aux progymnospermes Aneurophytales qui auraient de petites racines adventives portées en groupes sur les rhizomes (Stein *et al.*, 2012), **le système racinaire complexe et étendu des Archaeopteridales représente une percée architecturale.** Elle a sans aucun doute conduit à des améliorations significatives en termes d'exploration et de l'exploitation de l'espace souterrain. Cela a certainement contribué au succès des archaeopteridales et notamment à leur capacité à se développer dans un large éventail d'habitats au cours de la fin du Dévonien. Les nouveaux spécimens suggèrent une origine endogène des racines latérales, comme chez les plantes à graines. Cependant, parce que la ramification est apparemment restée essentiellement dichotomique à la transition tige-racine, il n'y a aucune preuve que les progymnospermes Archaeopteridales aient réalisé une croissance bipolaire à partir d'un embryon cotylédonnaire similaire à celle des plantes à graines (Rothwell, 1995)

 Meyer-Berthaud B, Decombeix A-L, Ermacora X. 2013. Archaeopterid root anatomy and architecture: new information from permineralized specimens of Famennian age from Anti-Atlas (Morocco). *Int. J. Plant Sci* 174: 364-381.

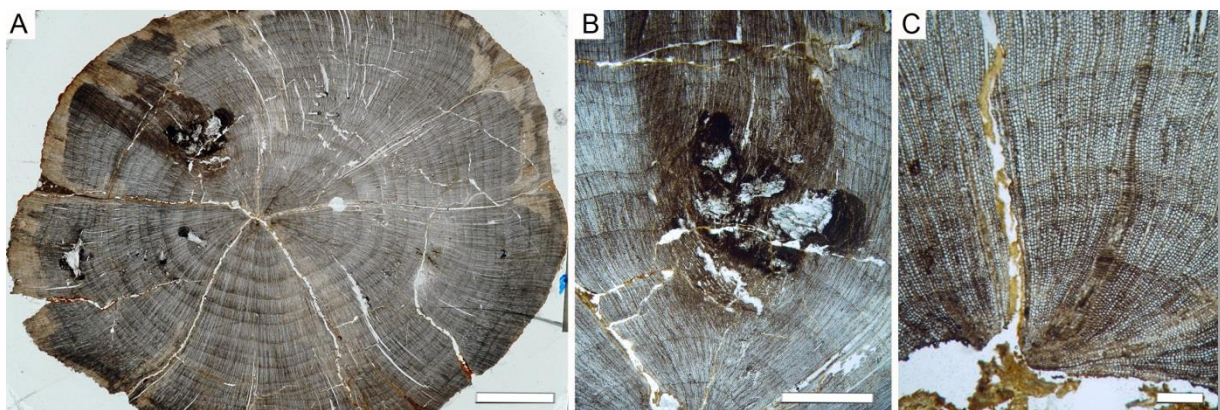


Fig. 46. Racines d'Archaeopteridales du Dévonien supérieur du Maroc. (A) vue générale d'une grosse racine ligneuse en coupe transversale, (B) départ d'une grosse racine latérale, (C) départ d'une petite racine latérale. Echelles : A = 5 mm, B = 2.5 mm, C = 500 μ m.

3.2. Lignophytes du Carbonifère inférieur

Dans le cadre des stages de licence de Dorothee Letellier (2014, 2015) nous nous sommes intéressé aux racines du Tournaisien de la Montagne Noire (France), un dépôt qui contient 9 genres de lignophytes. Les résultats obtenus indiquent que les systèmes racinaires d'au moins 3 types de plantes ligneuses différents sont présents dans le gisement : deux correspondent à des plantes arborescentes (*Eristophyton*, *Prototypis*) et un à une plante lianescente de type

Calamopitys. L'étude détaillée de leur anatomie et de leur ramification a permis de comparer ces racines entre elles et avec celles des plantes ligneuses du Dévonien.

Decombeix A-L, Letellier D, Meyer-Berthaud B. 2017. Whose are these roots? Linking anatomically preserved roots and stems from the Early Carboniferous of Montagne Noire, France. *Int. J. Plant Sci.* 178: 42-56.

3.3. Glossoptéridales (Permien): des racines sans équivalent actuel

Les racines des Glossoptéridales ont une anatomie unique qui leur confère un aspect particulier et elles ont reçu un nom de genre séparé : *Vertebraria*. Après avoir été attribuées à plusieurs organes et groupes végétaux, la découverte de spécimens anatomiquement conservés en Antarctique et leur description détaillée par Schopf (1965) a permis d'établir qu'il s'agissait bien de racines et de nombreuses évidences ont mené à établir qu'il s'agissait des racines des Glossoptéridales (Gould, 1975b). Ces racines sont caractérisées par la présence de larges lacunes dans leur xylème secondaire (Fig. 47), un caractère qui n'est connu dans aucune autre racine actuelle ou fossile.

Neish *et al.* (1993) avaient commencé à étudier ce genre à partir de spécimens des Prince Charles Mountains. Notre travail sur les spécimens de la localité de Skaar Ridge a permis de confirmer que **l'anatomie unique de *Vertebraria* était liée à une différence de timing développemental** : dans les racines de lignophytes classiques le cambium vasculaire se met d'abord en place dans les régions entre les pôles de protoxylème puis devient rapidement continu. Dans le cas de *Vertebraria*, le cambium reste discontinu pendant plusieurs saisons de croissance, provoquant la formation des lacunes dans le bois.

Decombeix A-L, Taylor EL, & Taylor TN. 2009. Secondary growth in *Vertebraria* roots from the Late Permian of Antarctica: a change in developmental timing. *Int. J. Plant Sci.* 170:644-656

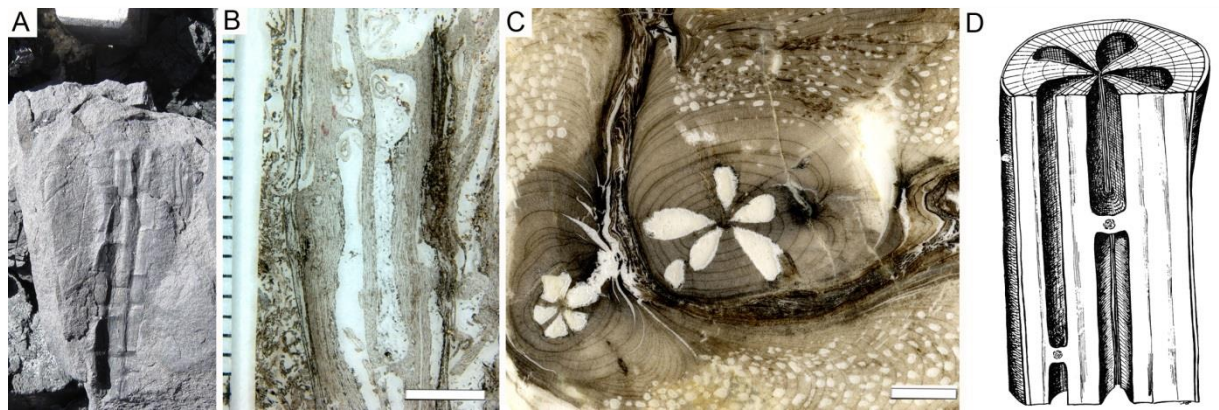


Fig. 47. *Vertebraria* (Glossoptéridales). (A) Aspect "de vertèbres" en empreinte, (B) coupe longitudinale et (C) coupe transversale de deux axes âgés montrant les « lacunes » au centre du bois (comparer par exemple avec Fig. 46.A pour une coupe de racine avec une anatomie classique). (D) reconstruction en 3 dimensions par Schopf (1965) ; noter l'interruption longitudinale des lacunes par la production de racines latérales. Echelles : B = 5 mm, C = 10 mm.

Suite à ce travail, nous avons voulu explorer la **signification fonctionnelle de cette anatomie unique**. Il n'existe pas d'évidence indiscutable que ces lacunes dans le bois avaient un rôle d'aération comme cela est proposé traditionnellement (Gould, 1975b). En effet l'émission de racines latérales interrompt la continuité longitudinale des lacunes et empêche une circulation des gaz dans la racine (cf. Fig. 47D). En 2017, j'ai réalisé avec Nick Rowe (Montpellier) une étude focalisée sur les propriétés géométriques et mécaniques de *Vertebraria* (Figs. 48, 49). Nos résultats montrent que la production discontinue de bois donne aux jeunes formes un aspect en étoile qui

- permet d'atteindre un diamètre donné plus rapidement et à moindre coût (en cellules ligneuses) qu'une racine classique
- facilite l'ancrage dans un milieu hétérogène comme celui des marais à *Glossopteris*.

Ces avantages se font au détriment de la surface de conduction hydraulique disponible dans les stades jeunes. Ainsi la forme unique des jeunes *Vertebraria* permettrait un établissement très rapide et peu coûteux dans un milieu riche en eau. Dans les stades plus âgés, le cambium devient continu et nous faisons l'hypothèse que ceci est lié à un changement vers des fonctions plus classiques de racines (transport, stockage, etc).

Decombeix A-L & Rowe NP. 2018. Functional significance of cambial development in *Vertebraria* roots: How do unusual xylem traits serve life at high latitude? In *Transformative Paleobotany: Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*. M. Krings, C. Harper, N. Cuneo & G. Rothwell (eds), pp. 629-643 [ANNEXE 10]

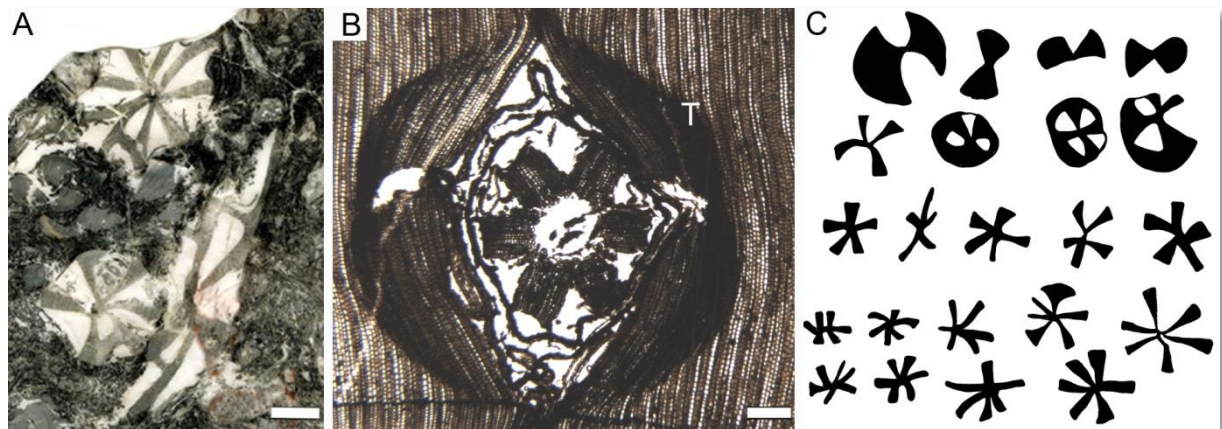


Fig. 48. Jeunes *Vertebraria* en coupe transversale montrant l'aspect étoilé du bois unique à ces racines (A) dans la matrice de tourbe silicifiée, (B) dans un bois (noter la déformation du bois provoquée par le développement en largeur de la racine), (C) exemple de formes de jeunes *Vertebraria* (< 2 cm de diamètre) en coupe transversale. Noter l'asymétrie de beaucoup de spécimens (adaptation au substrat hétérogène). Echelles : A = 1 cm, B = 500 µm.

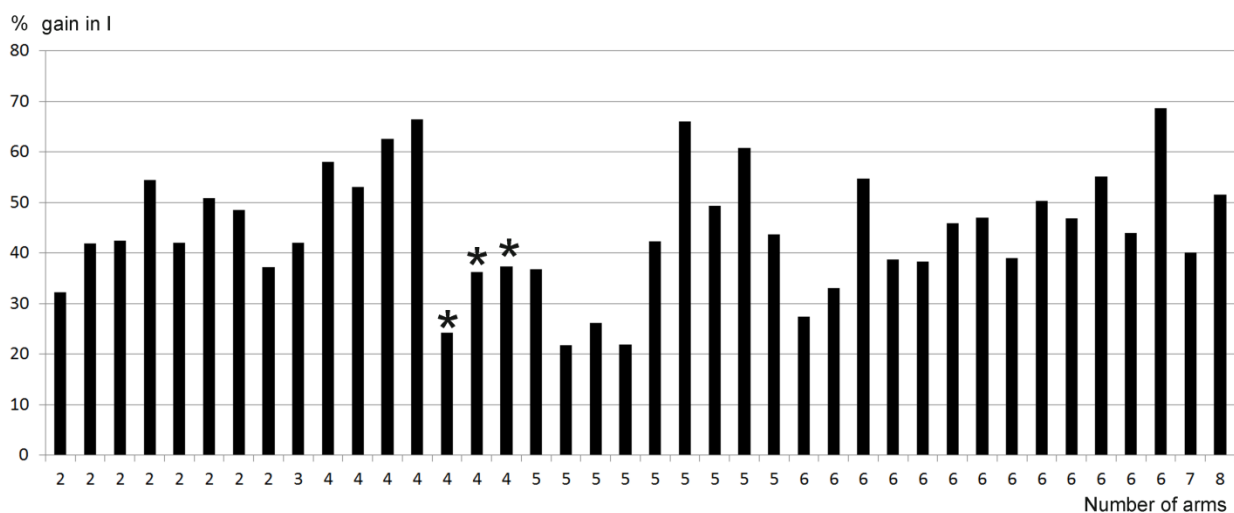


Fig. 49. Gain en valeur du moment d'inertie (I^1) de jeunes racines de *Vertebraria* par rapport à des racines classiques (section transversale circulaire) ayant une même surface de tissus vasculaires. Le développement unique des *Vertebraria* leur confère des propriétés mécaniques très différentes d'une racine classique dans les stades jeunes.

¹ (I) est une propriété géométrique d'une poutre en flexion qui décrit la surface en section transversale et sa distance par rapport au centroïde et à l'axe neutre. En général, le matériau qui est placé plus loin du centre de la section est exponentiellement plus efficace pour résister aux forces de flexion.

4. Pousses épicorniques et drageons dans le registre fossile.

La production de rejets sur les axes aériens (pousses épicorniques/gourmands) et les racines (drageons) est un phénomène très répandu chez les arbres actuels (Del Tredici, 2001; Bond & Midgley, 2003). Ces phénomènes sont cependant très peu documentés dans le registre fossile. Or, ils permettent une régénération des parties végétatives de l'arbre, donnant la possibilité de remplacer/renouveler la couronne en cas de stress environnemental. Dans le cas des drageons, il y a aussi possibilité de multiplication végétative (Del Tredici, 2001).

Mes travaux ont apporté **trois nouveaux exemples de production de rejets dans des arbres fossiles** :

- la production de **pousses épicorniques** dans deux groupes éteints de plantes à graines, les Glossoptéridales et les Corystospermales (§4.1)
- la production de **drageons** dans un conifère du Trias (§4.2)

4.1. Production de pousses épicorniques dans deux familles éteintes de plantes à graines.

L'étude des plantes actuelles montre que les pousses épicorniques ("gourmands") sont formées par l'activation sur une branche ou un tronc d'un bourgeon dormant (Kramer & Kozlowski, 1979 ; Meier *et al.*, 2012; Fig. 50) suite à une diminution de la dominance apicale. Ce bourgeon peut avoir une origine préventive ou adventive (Büsgen *et al.*, 1929). Dans le premier cas, les pousses épicorniques sont formées à partir de bourgeons axillaires pré-existants et sont connectée à travers eux à la moelle de l'axe parent. Leur organisation reflète la phyllotaxie originelle de la plante. Dans le second cas, les pousses seront produites en dehors de la phyllotaxie normale et ne sont connectées qu'aux tissus vasculaires externes de l'axe parent.

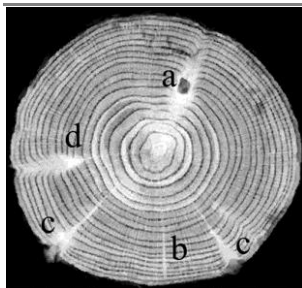


Fig.50. Tronc actuel montrant l'aspect anatomique de différents types de traces vasculaires (a) branche, (b) bourgeon épicornique n'ayant pas feuillé, (c) bourgeon épicornique ayant donné un axe, (d) bourgeon épicornique ayant produit un axe qui est ensuite mort (Meier *et al.*, 2012). De la même manière, on peut détecter des traces de bourgeons épicorniques dans les axes fossiles dont l'anatomie est conservée.

Plusieurs causes sont évoquées pour la formation des pousses épicorniques à partir de bourgeon dormants. Elles sont typiquement produite par des arbres qui subissent un **stress environnemental** et leur présence peut être un indicateur de mauvaise croissance dans certaines espèces forestières (Nicolini *et al.*, 2003). Les pousses épicorniques ont tendance à apparaître sur des arbres endommagés par des activités humaines mais aussi suite à des attaques de pathogènes, des tempêtes, des feux etc (e.g., Cooper-Ellis *et al.*, 1999; Burrows, 2002). On les trouve aussi sur des individus qui ont subi de forts changements dans la quantité de lumière reçue, soit avec une augmentation brutale de l'éclairage (« light suckers ») ou inversement une augmentation de l'ombrage par les arbres voisins ('agony branches'; e.g., Nicolini *et al.*, 2001). Enfin dans certains cas, la production de pousses épicorniques peut faire partie de **la construction normale de la couronne** et de son maintien dans les sujets âgés (Barthelemy & Caraglio, 2007 et références citées).

Alors que les mécanismes et les causes de la production de pousses épicorniques chez les angiospermes et gymnospermes actuelles ont fait l'objet de nombreuses études, en particulier à cause de leur importance pour la qualité des bois en foresterie, il y a très peu d'éléments sur l'occurrence de ce phénomène chez des arbres fossiles. Au sein des lignophytes

(progymnospermes[†] + plantes à graines), la plus ancienne évidence de production de pousses épïcormiques est trouvée dans un spécimen de progymnosperme du Dévonien supérieur appartenant au genre *Archaeopteris* (Trivett, 1993; Meyer-Berthaud *et al.*, 2000). Ceci suggère que **cette capacité à produire des pousses nouvelles sur les axes principaux à partir de bourgeons dormants serait une caractéristique très ancienne du groupe**. Les cônes de la cordaite *Cordaixylon* (Carbonifère supérieur) peuvent être portés sur des pousses épïcormiques sur la partie proximale des branches (Rothwell, 1993). Des traces vasculaires vers des pousses épïcormiques d'origine préventive ont aussi été documentées dans le conifère fossile *Woodworthia arizonica* (Permien-Trias, Brésil et USA ; Creber & Collinson, 2006) et plus récemment dans des cordaites d'une forêt du Carbonifère supérieur d'Argentine (Césari *et al.*, 2012).

En étudiant les **Glossoptéridales du Permien d'Antarctique** nous avons identifié des axes présentant des traces de pousses épïcormiques, en particulier deux morceaux de troncs montrant un groupe de traces sur la face externe (décortiquée) du tronc (Fig. 51). Les sections successives ont révélé qu'il s'agissait bien de pousses épïcormiques, produites dans ce cas par la division d'un petit nombre de bourgeons initiaux (peut être un seul). Cette production se faisant à proximité d'une branche en partie dégradée, **il est possible que la production des pousses épïcormiques se soit faite en rapport avec la perte de cette branche et/ou à son infection par des pathogènes**.

Decombeix A-L, Taylor EL & Taylor TN. 2010. Epicormic shoots in a Permian gymnosperm from Antarctica. *International Journal of Plant Sciences* 171: 772-782

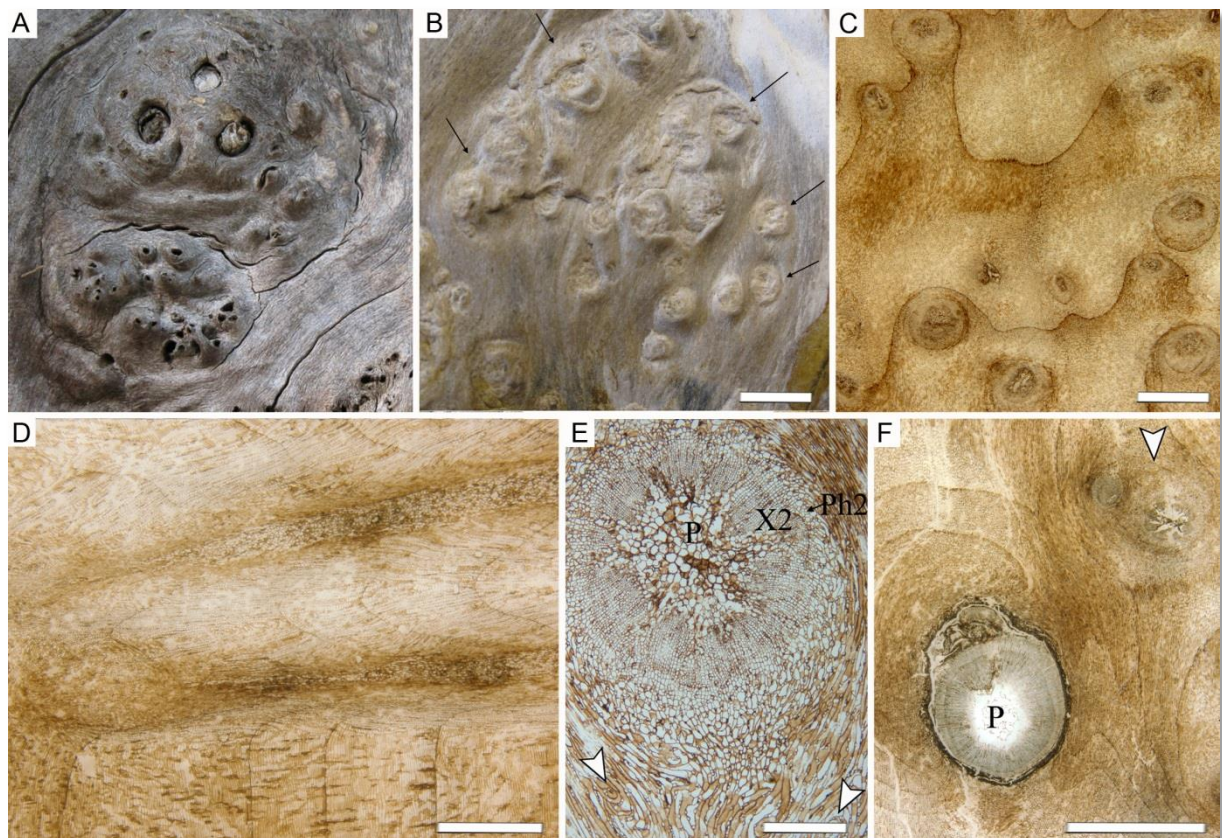


Fig. 51. Pousses épïcormiques (A) sur le tronc d'un érable actuel ayant perdu son écorce, (B-F) sur le tronc décortiqué d'une Glossoptéridale du Permien d'Antarctique : (B) vue externe, (C, D) sections montrant les traces vasculaires vues de face et longitudinalement, (E) détail d'une trace, (F) branche morte isolée au centre du tronc (noter la compartimentalisation indiquée par le tissu sombre autour de la branche). La perte/décomposition de cette branche pourrait avoir entraîné la formation des rameaux épïcormiques dans cette zone. Echelles : B = 5 mm, C, F = 2.5 mm, D = 2 mm, E = 500 µm.

Parallèlement à ce travail, nous avons récolté dans un niveau **Trias de la localité de Gordon Valley** plusieurs morceaux de troncs portant de nombreuses petites cicatrices de pousses épicorniques lors de la mission de terrain dans les Monts Transantarctiques de l'hiver 2010-2011 (Fig. 52). Dans ce cas on observe aussi une perturbation des files radiales de bois dans les spécimens et des « frost rings ». Ces derniers témoignent d'une perturbation du cambium liée à un stress hydrique qui peut être causé par le gel, la sécheresse et/ou une défoliation. L'ensemble suggère que **les pousses épicorniques se seraient formées et répondu à un stress environnemental** et que ces individus vivaient dans des conditions plus stressantes que les autres arbres décrits à ce jour dans la même formation. Ces troncs appartiendraient aux **Corystospermales** et représenteraient donc une nouvelle famille de gymnospermes éteintes capable de produire des pousses épicorniques en réponse aux stress environnementaux.

Decombeix A-L, Serbet R & Taylor EL. 2018. Under pressure? Epicormic shoots and frost rings in high-latitude Triassic trees from Antarctica. *Annals of Botany* 121: 681-689 [ANNEXE 11].

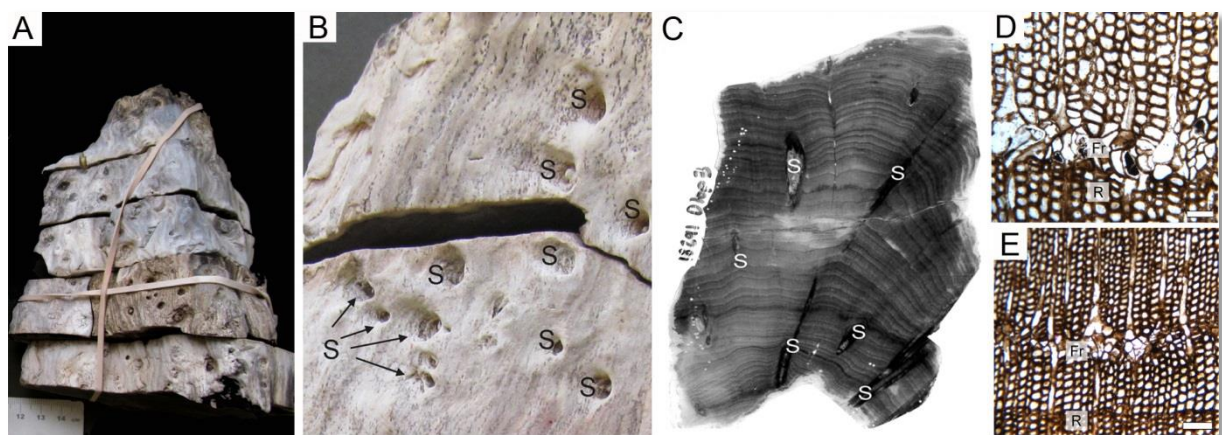


Fig. 52. Troncs du Trias d'Antarctique avec pousses épicorniques. (A) et (B) vue externe d'un spécimen, les pousses sont indiquées par « S », (C) coupe transversale montrant la course des pousses dans le bois, (D) et (E) « frost rings » dans le bois indiquant une croissance perturbée. Echelles : D = 50 µm, E = 100 µm.

4.2. Production de drageons dans un conifère du Trias.

De nombreuses plantes actuelles produisent des drageons. Ces pousses peuvent augmenter la capacité photosynthétique de la plante et, dans certains cas, se transformer en nouveaux troncs (Del Tredici, 2001). Elles peuvent être produites après des stress environnementaux ou faire partie du développement normal chez les espèces clonales. La production de drageons sur les racines est courante chez les angiospermes, mais elle n'a été rapportée que dans un nombre très limité de conifères (Del Tredici, 2001; Bond & Midgley, 2003) comme *Araucaria cunninghamii* (Araucariaceae ; Burrows, 1990). Certains auteurs (par exemple, Hill, 1997) ont suggéré que la production de rejets limitée, voire absente était une plésiomorphie chez les conifères.

Au cours de l'étude de restes silicifiés du conifère *Telemachus* du Trias d'Antarctique, nous avons trouvé un spécimen qui correspond à une grosse racine de cet arbre produisant de nombreuses pousses. L'observation anatomique détaillée confirme (1) que l'axe porteur est bien une racine (protostèle centrale) et (2) que cette racine produit non seulement des racines latérales mais aussi de jeunes tiges, reconnaissables notamment par leur moelle bien développée (eustèle). Certaines de ces jeunes tiges préservées en périphérie de la racine portent de jeunes feuilles et leur nature de drageons ne fait donc pas de doute (Fig. 53).

Ce spécimen indique que **certaines des gymnospermes arborescentes qui poussaient aux hautes latitudes au Trias avaient le potentiel de régénérer leur appareil végétatif voire**

potentiellement de se propager par des drageons. Ce type de croissance clonale est aujourd'hui important dans de nombreux environnements, y compris à des latitudes élevées (e.g., Homma *et al.*, 2003). La présence de ces drageons chez *Notophytum* est aussi intéressante d'un point de vue évolutif puisqu'elle suggère que la capacité à produire des drageons existait chez certains conifères du Trias. Aujourd'hui, les Podocarpaceae s.l. (y compris *Phyllocladus*, Kelch, 1998), et les Araucariaceae, sont les deux seules familles de conifères dans lesquelles la production de drageons est bien documentée.

Decombeix A-L, Taylor EL & Taylor TN. 2011. Root suckering in a Triassic conifer from Antarctica: paleoecological and evolutionary implications. *American Journal of Botany*. 98: 1222-1225

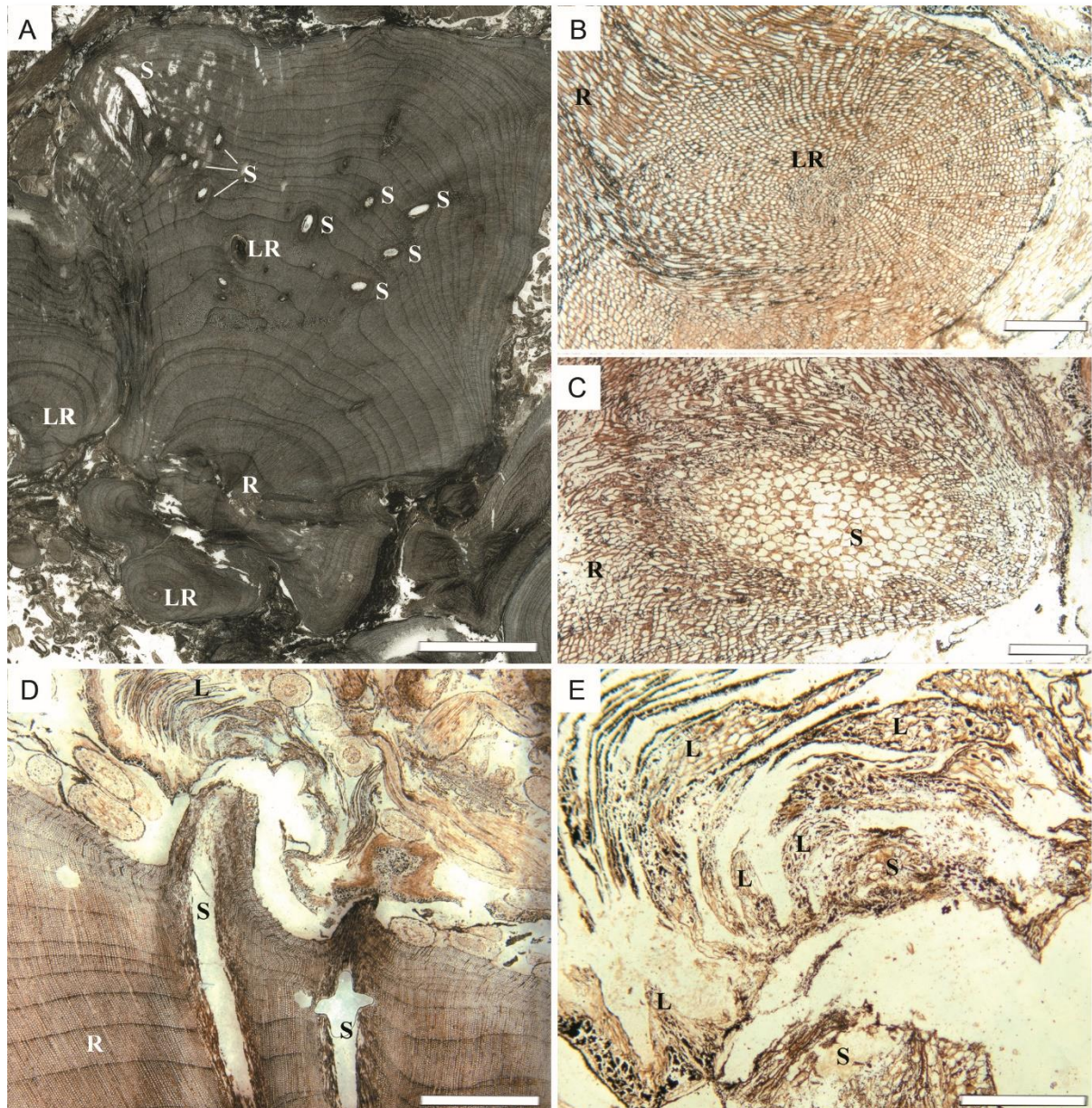


Fig.53. Grosse racine de conifère du Trias d'Antarctique produisant des drageons. (A) vue générale montrant la production de racines latérales et de drageons par la racine, (B) détail d'une racine latérale, (C) détail d'un drageon, (D) vue de deux drageons coupés longitudinalement dans la partie externe de la racine, (E) détail de la coupe précédente montrant le bourgeon feuillé produit par un drageon. R : racine principale, LR : racines latérales, S : drageons, L : feuilles. Echelles : A =10 mm, B-C, E = 0.5 mm, D = 2 mm.

5. Feuillage caduc ou persistant ? Anatomie et isotopes.

Une information importante mais souvent difficile à obtenir est de savoir si les taxons fossiles étudiés avaient un feuillage caduc ou persistant. Plusieurs approches sont possibles pour déterminer si une plante fossile avait un feuillage caduc ou décidu. La découverte de **niveaux d'accumulation de feuilles** dans certains dépôts lacustres peut suggérer une saisonnalité et donc un caractère décidu de la végétation. Quand on dispose de bons détails anatomiques, il est possible de **voir si la vascularisation des feuilles traverse le bois au –delà du premier cerne** de croissance, indiquant une durée de vie de la feuille supérieure à un an (e.g., Falcon-Lang, 2000). Cependant cette méthode nécessite que le centre des arbres fossiles soit bien conservé et ne soit pas déformé, ce qui est rarement le cas.

La combinaison d'approches anatomiques et isotopiques à haute résolution nous a permis de documenter une **diversité phénologique inattendue chez les Glossoptéridales de hautes latitudes** (§5.1).

Un travail similaire est en cours sur des **arbres tropicaux du Carbonifère** (§5.2).

5.1. Co-existence de taxons à feuillage caduc et persistant chez les Glossopteridales de hautes latitudes au Permien.

si aujourd'hui les arbres de hautes latitudes sont essentiellement à feuillage persistant, par le passé des plantes à feuillage caducs ont aussi été présentes dans ces régions (e.g., Cantrill & Poole, 2002). Des études en atmosphère/éclairage contrôlé montrent que les deux stratégies ont des avantages et des inconvénients dans un milieu polaire chaud, caractérisé par une très forte saisonnalité de l'éclairage. Il semblerait que la stratégie décidue serait probablement plus coûteuse en carbone (Royer *et al.*, 2003 ; Osborne *et al.*, 2004 ; Fig. 54). Cependant il faut garder à l'esprit que ces études sont basées sur des plantes souvent très éloignées phylogénétiquement des fossiles auxquels on les compare et placées dans des conditions où elles ne poussent pas naturellement.

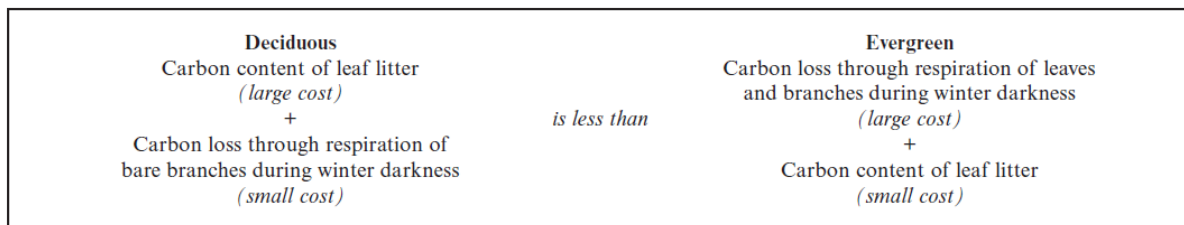


Fig. 54. Comparaison du coût en carbone des feuillages caduc et persistant aux hautes latitudes [Osborne *et al.*, 2004].

Depuis 2013, je participe à l'utilisation de nouvelles méthodes pour tester la caducité du feuillage de plantes fossiles, en particulier dans le cas où on ne connaît que des morceaux de troncs, sans centre présent. Le postulat de départ, basé sur l'étude d'arbres actuels, est que l'accumulation du carbone au cours de la saison de croissance se fait différemment entre plantes à feuilles caduques et à feuilles persistantes (Fig. 55). En réalisant des **études anatomiques et isotopiques très fines à l'intérieur de chaque cerne d'un bois fossile on peut donc obtenir des informations sur la nature**

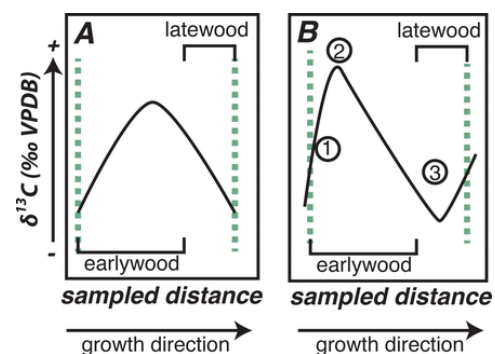


Fig. 55. Aspect typique des variations du ^{13}C à l'intérieur du cerne de croissance (1) d'un arbre à feuillage persistant, (2) d'un arbre à feuillage décidu (3) [Gulbranson *et al.*, 2014].

caduque ou persistante du feuillage pour chaque taxon identifié (e.g., Jahren & Sternberg, 2008).

Des premiers résultats sur des bois du Permien d'Antarctique collectés en 2011 ont montré que les Glossoptéridales, un groupe traditionnellement considéré comme ayant un feuillage caduc (accumulation de feuilles dans certains niveaux lacustres), comprenait aussi des taxons à feuillage persistant (Fig. 56). On aurait donc dans ce groupe une **diversité phénologique** comparable par exemple à celle des *Quercus* actuels qui comprennent des espèces à feuillage caduc et d'autres à feuillage sempervirent.

D'un point de vue plus général, ce résultat montre que, comme plus tard au Trias, **les deux stratégies (feuillage caduc ou persistant) ont coexisté aux hautes-latitudes durant le Permien.**

Gulbranson EL, Ryberg PE, Decombeix A-L, Taylor EL, Taylor TN & Isbell J. 2014. Leaf habit of Late Permian *Glossopteris* trees from high-paleolatitude forests. *Journal of the Geological Society* 171: 193-507

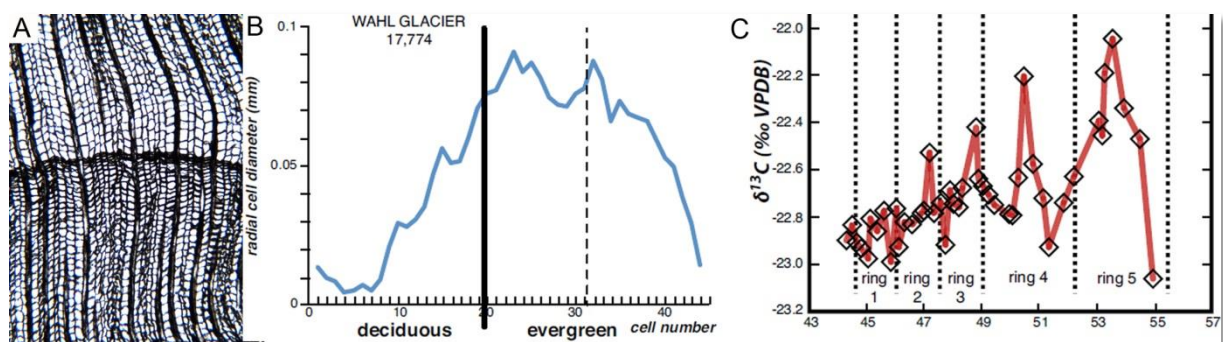


Fig. 56. Analyses à haute résolution pour la détermination de la caducité des feuilles : exemple d'un tronc du Permien d'Antarctique (Wahl Glacier) renvoyant un signal de plante à feuillage persistant (A) limite de cernes dans le bois, (B) analyse de la taille des cellules du bois au sein d'un cerne, (C) analyse des isotopes du ^{13}C au sein de 5 cernes successifs.

5.2. Analyses isotopiques de taxons tropicaux du Carbonifère.

Les résultats prometteurs que nous avons pu obtenir sur ces bois très anciens m'ont incitée à proposer un projet utilisant cette méthode pour la période du Carbonifère inférieur. En collaboration avec E. Gulbranson (University of Wisconsin, USA) nous nous intéressons depuis début 2015 au signal qui pourrait être présent dans 3 taxons de bois australiens ne présentant pas de cernes marqués. En effet des études sur l'actuel ont montré que les analyses fines anatomiques et isotopiques permettent de détecter une rythmicité en zones tropicales (Poussart *et al.*, 2004 ; Ohashi *et al.*, 2009). Notre objectif est de tester si, comme dans l'actuel, les bois fossiles ne présentant pas de cernes de croissance marqués peuvent cependant renfermer un signal environnemental important. Les analyses ont été financées par le programme INTERRVIE de l'INSU à travers le projet CARBWOOD (2015, responsable : ALD). Les résultats sont en cours d'analyse et montrent déjà (1) qu'il est possible de réaliser des analyses isotopiques fines sur des bois du début du Carbonifère (~350 Ma), les plus anciens testés à ce jour et (2) que les différents taxons présentent un signal différent, probablement lié à des différences de phénologie.

7. Interactions entre plantes & micro-organismes.

Rapidement après la généralisation de la confection de lames minces pour observer l'anatomie des plantes perminéralisées au XIX^{ème} siècle, les paléobotanistes ont commencé à observer la présence de micro-organismes dans certains tissus végétaux fossiles (e.g., Renault 1896, 1898). Cette préservation permet non-seulement d'avoir accès à une partie du registre fossile de ces micro-organismes « protégé » dans les cellules végétales mais aussi d'étudier les interactions entre plantes et micro-organismes dans le registre fossile.

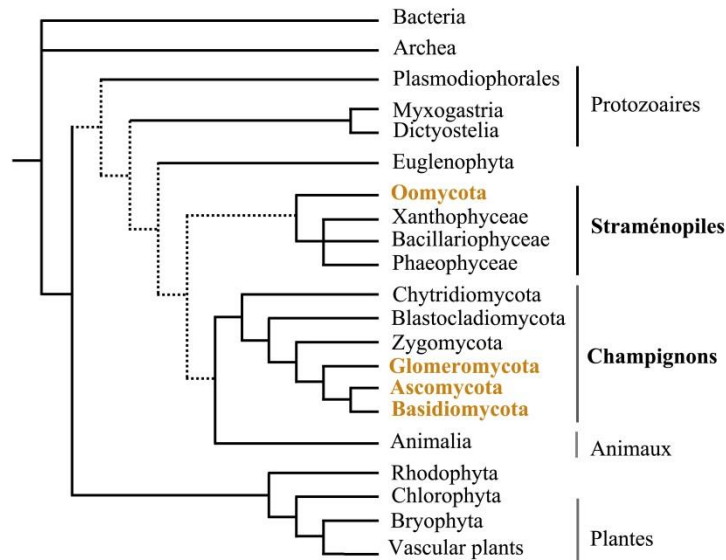


Fig. 57. Phylogénie simplifiée des êtres vivants montrant en marron la position des micro-organismes mentionnés dans cette partie.

Les travaux auxquels j'ai participé sur les interactions plantes-micro-organismes ont permis

- de décrire **un nouveau genre d'Oomycota endophyte fossile** (§7.1)
- de décrire dans les racines d'un conifère du Trias **les plus anciens nodules mycorrhiziens** connus à ce jour ainsi que les champignons (Glomeromycota) présent dans ces nodules (§7.2)
- de documenter **deux exemples d'attaque du bois par des champignons** : un champignon xylophage (Basidiomycota) dans un bois du Permien et un champignon lignicole (probablement Ascomycota) dans un bois du Jurassique (§7.3)

7.1. Un oomycète endophyte du Carbonifère.

Les Oomycètes (Oomycota, Fig. 57) sont des micro-organismes hétérotrophes qui ont un mode de vie saprotrophe ou parasitent des plantes, animaux ou champignons. Bien qu'autrefois inclus dans les champignons en raison de ressemblances morphologiques, ils appartiennent en fait à un autre règne, celui des Straménopiles (Fig. 56). Ils se distinguent notamment des champignons par des filaments non cloisonnés dans les parties végétatives et des parois cellulaires dépourvues de chitine. Les Oomycètes sont communs dans l'eau et sur les détritiques organiques. Plusieurs espèces sont des pathogènes majeurs, comme par exemple *Plasmospora viticola*, le mildiou de la vigne. Le registre fossile des Oomycètes est assez pauvre (Taylor *et al.*, 2014). Une des raisons est que les complexes oogone-anthéridie qui caractérisent la phase de reproduction et permettent d'identifier avec certitude les Oomycètes sont rarement observables dans les fossiles. Seuls deux oomycètes avec leurs structures reproductrices bien conservées étaient connus, un au Dévonien inférieur (*Hassliella*

monospora Taylor *et al.*, 2006) et un au Carbonifère et Trias (*Combresomyces cornifer* Dotzler *et al.*, 2008, Schwendemann *et al.*, 2009). Nous avons pu mettre en évidence en 2010 l'existence **d'un nouveau genre d'Oomycète fossile, *Galtierella biscalithecae*** à l'intérieur d'un organe reproducteur de fougère zygoptéride du Carbonifère supérieur de France.

☞ Krings M, Taylor TN, Dotzler N & Decombeix A-L. 2010. *Galtierella biscalithecae* nov. gen. et sp., a Late Pennsylvanian endophytic water mold (Peronosporomycetes) from France. *Comptes Rendus Palevol* 9: 5-11

7.2. Les plus anciens nodules mycorhiziens.

Les mycorhizes sont le résultat d'une association entre un champignon et les racines d'une plante. Ce type de relation est généralement considéré comme symbiotique, même si il peut y avoir des déséquilibres dans la relation. Les endomycorhizes, dans lesquelles les hyphes du champignon pénètrent au sein des cellules végétales, sont les plus courantes (e.g., Simon *et al.*, 1993 ; Taylor *et al.*, 2015). Parmi elles, les **endomycorhizes à arbuscules** sont les plus abondantes aujourd'hui, présentes dans plus de 80% des plantes. Ces endomycorhizes à arbuscules tirent leur nom des structures en forme de petits arbres formées à l'intérieur des cellules végétales par le champignon, qui appartient toujours au groupe des **Gloméromycètes**. Ce type d'association est déjà connu au début du Dévonien, il y a plus de 400 millions d'années (Remy *et al.*, 1994). Parce que le champignon pénètre au sein des cellules végétales et y forme des structures caractéristiques, on peut en effet identifier les endomycorhizes à arbuscules dans les plantes fossiles anatomiquement conservées.

Dans la plupart des cas, les Gloméromycètes colonisent simplement le cortex des racines, cependant **certaines plantes développent des nodules spécialisés qui sont colonisés par le champignon**. De tels nodules sont par exemple produits chez certaines Fabacées ou Sapindacées pour les angiospermes. Parmi les conifères actuels, on les retrouve dans trois familles : les Araucariaceae, les Sciadopityacées et les Podocarpaceae s.l. (including *Phyllocladus*). Chez les conifères actuels, les Gloméromycètes colonisent le cortex des nodules développés sur les racines et ne se répandent pas au reste du système racinaire. Une conséquence directe est que chaque nodule racinaire de la plante peut être vu comme une petite colonie indépendante, avec parfois plusieurs types de Gloméromycètes différents dans les différents nodules des racines d'un même individu (Russell *et al.*, 2002).

Bien que leur morphologie très caractéristique (Fig. 58) permette de les reconnaître facilement aussi bien en compression que dans des perminéralisations, les racines portant des nodules mycorhiziens sont extrêmement rares dans le registre fossile. Jusqu'à récemment, le plus ancien exemple connu provenait de racines en compression du Crétacé inférieur (Cantrill & Douglas, 1988). En raison de l'absence de détails anatomiques, ces spécimens renseignaient sur la présence de nodules comparables morphologiquement aux actuels mais pas sur l'anatomie du nodule lui-même ou la présence effective d'un champignon associé.

L'étude en 2011 de racines anatomiquement conservées d'un conifère du Trias d'Antarctique (*Telemachus* voir p.43) nous a permis de montrer (1) que ce type d'association était plus ancien que le Crétacé, (2) que le mode de production des nodules était similaire dans ce conifère fossile et dans les conifères actuels et (3) que le champignon associé de type Gloméromycète était bien présent dans le cortex des nodules. Ce dernier point est particulièrement important car chez les Podocarpaceae actuelles par exemple, la formation de nodules sur les racines est constitutive et on peut les trouver même en l'absence de champignon associé.

Ces nouveaux spécimens ont donc permis de montrer que **les nodules mycorhiziens de conifères trouvés dans le registre fossile sont bien homologues en terme de**

fonctionnement avec ceux observés actuellement et que ce type d'association remonte au moins au début du Mésozoïque.

☞ Schwendemann AB, Decombeix A-L, Taylor TN, Taylor EL & Krings M. 2011. Morphological and functional stasis in mycorrhizal root nodules as exhibited by a Triassic conifer. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 108: 13630-13634

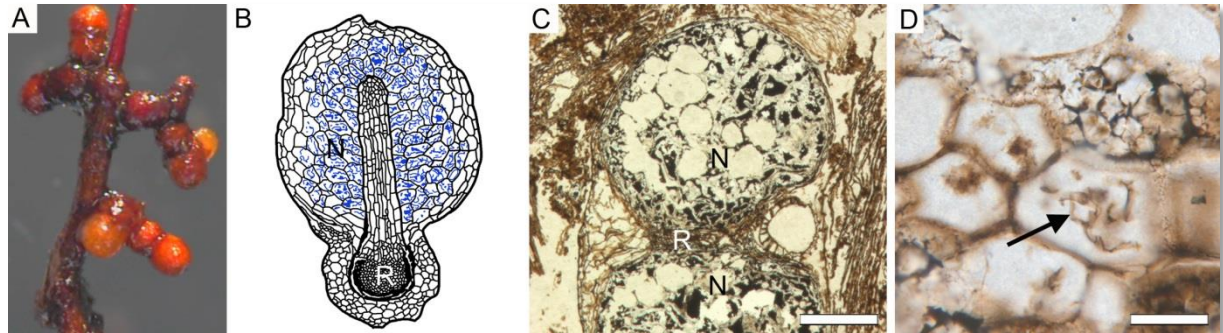


Fig. 58. Nodules mycorrhiziens. (A) sur une racine de kauri actuel, (B) schéma d'une racine (R) portant un nodule (N) contenant des champignons (en bleu), (C) racine de conifère du Trias d'Antarctique portant deux nodules, (D) détail d'un nodule fossile contenant des hyphes de champignon (flèche). Echelles : C = 250 µm, D = 30 µm.

7.3. A l'attaque du bois: champignons xylophages et lignicoles.

Les bois perminéralisés peuvent dans certains cas nous renseigner sur la présence et l'activité dans le registre fossile de champignons qui se nourrissent de cellules du bois. Ainsi un spécimen « mal conservé » pour un-e paléobotaniste est parfois un bois qui a été fossilisé après attaque par un champignon et qui fera le bonheur d'un-e paléomycologiste. Les deux exemples suivants sont le résultat du travail effectué dans le cadre de la thèse de Carla Harper (2010-2015) sur les champignons fossiles d'Antarctique.

Parmi les champignons qui attaquent le bois, on distingue :

- les **champignons xylophages**, capables de dégrader le bois et qui causent des pourritures. Selon le type de molécules dégradées (lignine et/ou cellulose) on distingue la pourriture fibreuse, la pourriture molle et la pourriture cubique.
- les **champignons lignicoles**, qui se nourrissent des composés de réserve présent dans les cellules parenchymateuses du bois mais ne possèdent pas les enzymes nécessaire à la dégradation de la lignine et de la cellulose. Ils peuvent provoquer des colorations du bois (« bleuissements ») mais ne détériorent pas ses propriétés mécaniques

Sur la base d'analyses moléculaires, Floudas *et al.* (2012) ont suggéré que les enzymes capables de dégrader la lignine sont apparues au début du Permien (~295 Ma). Cependant il faut noter que la plus ancienne évidence d'attaque du bois par un champignon remonte au Dévonien supérieur (~372 Ma), dans le bois d'une progymnosperme du genre *Archaeopteris* (Stubblefield *et al.*, 1985).

L'abondance de bois silicifiés de Glossopteridales du Permien d'Antarctique dans les collections de l'Université du Kansas nous a permis de mieux comprendre les champignons qui attaquaient le bois de ce groupe en fournissant des exemples de différents stades de dégradation du bois aussi bien dans les axes aériens des plantes que dans leurs racines. Les caractéristiques observées indiquent la présence de pourriture fibreuse (aussi appelée pourriture blanche) et plus précisément de **pourriture fibreuse alvéolaire** qui forme des poches dégradées entourées par un bois d'aspect encore sain (e.g., Montgomery, 1982; Blanchette, 1984). Cet aspect irrégulier est dû à la dégradation préférentielle de la lignine et

de l'hémicellulose -contrairement à la pourriture blanche dite simultanée qui attaque en même temps lignine, hémicellulose et cellulose.

Dans les premiers stades de l'infection, nous avons pu observer les hyphes du champignon passant d'une trachéide à l'autre à travers les ponctuations radiales (Fig. 59). On observe ensuite différentes étapes de dégradation des parois cellulaires. Au dernier stade, le bois est complètement dégradé et le champignon n'est plus présent. La pourriture blanche se développe typiquement sur des arbres vivants mais peut aussi se développer sur un bois mort qui reste humide. Les **polypores** (Basidiomycètes) actuels sont un exemple typique de champignons pouvant causer la pourriture blanche. Dans le cas des fossiles de Glossoptéridales du Permien d'Antarctique la présence de parois déformées et de contenus opaques obstruant certains lumens peut suggérer une réaction et donc une attaque durant la vie de la plante. Ces indices restent toutefois très spéculatifs et nous verrons après un exemple plus probant de réaction de l'hôte. C. Harper a reçu le Bailey Award¹ 2017 de l'International Association of Wood Anatomists pour cette étude.

Harper CJ, Decombeix A-L, Taylor TN, Taylor EL & Krings M. 2017. Fungal decay in Permian glossopteridalean stem and root wood from Antarctica. *IAWA Journal* 38: 29-48.

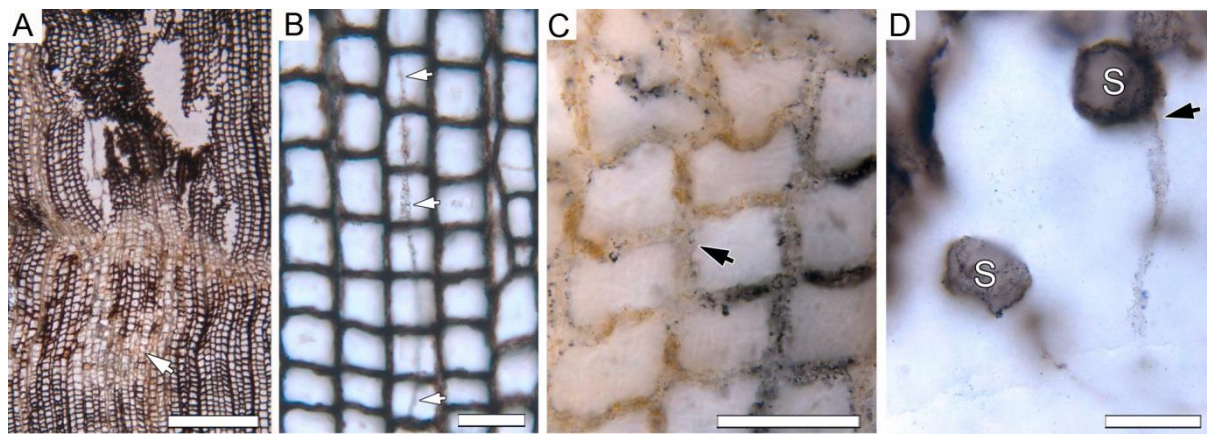


Fig. 59. Bois de Glossoptéridale du Permien d'Antarctique attaqué par un champignon xylophage. (A) Zones du bois en partie dégradées (flèche), (B) hyphe de champignon traversant les trachéides du bois, (C) détail de parois cellulaires en partie dégradées, (D) spores du champignon dans une zone très dégradée du bois. Echelles : A = 500 μm , B, C = 25 μm , D : 100 μm .

Deux spécimens de bois du Jurassique d'Antarctique nous ont permis d'observer la réaction d'un conifère fossile à l'infection de son bois par un champignon parasite. Contrairement au cas évoqué précédemment, la présence du champignon fossile n'est pas associée à une dégradation de la paroi des trachéides. De plus, il apparaît que le champignon se trouve préférentiellement dans les rayons parenchymateux, ainsi que dans le parenchyme du phloème secondaire. La présence d'hyphes dans les trachéides du bois permet seulement le passage d'un rayon à l'autre (Fig. 60). Ceci indique que l'on a à faire dans ce cas à un **champignon lignicole**, qui consomme les composés de réserves présents dans le bois.

Un aspect particulièrement intéressant est que ce bois présente aussi de nombreuses **tyloses**. Une tylose est une structure subérisée formée à partir d'une cellule parenchymateuse de rayon et qui vient occluser le lumen d'une trachéide ou d'un vaisseau. Leur formation chez les conifères actuels est typiquement liée à un dommage physique ou une attaque par un pathogène (e.g., Barry *et al.*, 2001). La présence de tyloses abondantes suggère que l'infection par le champignon lignicole s'est faite alors que la plante pouvait réagir et donc était vivante.

¹ Best paper submitted to the IAWA Journal by a PhD candidate or postdoc

Il s'agit donc d'une relation de **parasitisme** et non de simple saprotrophie. Actuellement il existe plus de 250 espèces de champignons causant des bleuissements du bois, surtout chez les conifères; ils appartiennent aux Ascomycètes ou aux Deuteromycètes.

Harper CJ, Bomfleur B, Decombeix A-L, Taylor EL, Taylor TN & Krings M. 2012. Tylosis formation and fungal interactions in an Early Jurassic conifer from northern Victoria Land, Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 175: 25-31

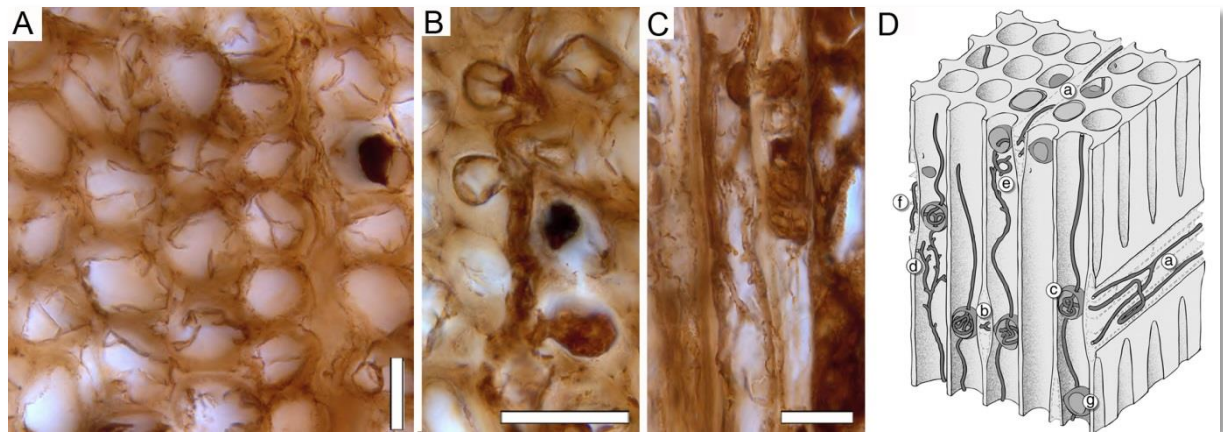


Fig. 60. Bois de conifère du Jurassique d'Antarctique attaqué par un champignon lignicole. (A) trachéides du bois contenant des hyphes de champignon, (B) et (C) pénétration du champignon dans le bois et formation de tyloses, (D) schéma de la progression du champignon dans le bois. Echelles A, B, C = 25 μ m.

8. Petite incursion chez les plantes actuelles.

Il est parfois difficile d'interpréter les structures morphologiques et anatomiques observées dans le registre fossile faute de données comparables sur les plantes actuelles. Je trouve donc intéressant de discuter et collaborer avec les botanistes de l'UMR AMAP pour :

- mieux comprendre la plasticité morpho-anatomique et l'évolution de certaines structures comme les feuilles, le bois ou l'écorce.

-essayer de dégager des liens entre certaines caractéristiques morpho-anatomiques et le mode de vie de la plante.

En 2014 et 2015, j'ai ainsi participé à une étude sur le continuum morpho-anatomique entre branche et feuille (Sattler & Jeune, 1992) chez des arbres tropicaux actuels, en collaboration avec E. Nicolini (UMR AMAP, Kourou, Guyane). En particulier dans le cadre du M1 puis du M2 de Pierre-André Waite, nous avons commencé une étude détaillée de l'anatomie, de la morphologie et du développement des feuilles composées à croissance indéterminées du genre *Guarea* et d'autres feuilles rencontrées dans le groupe des Sapindales (Fig. 61).

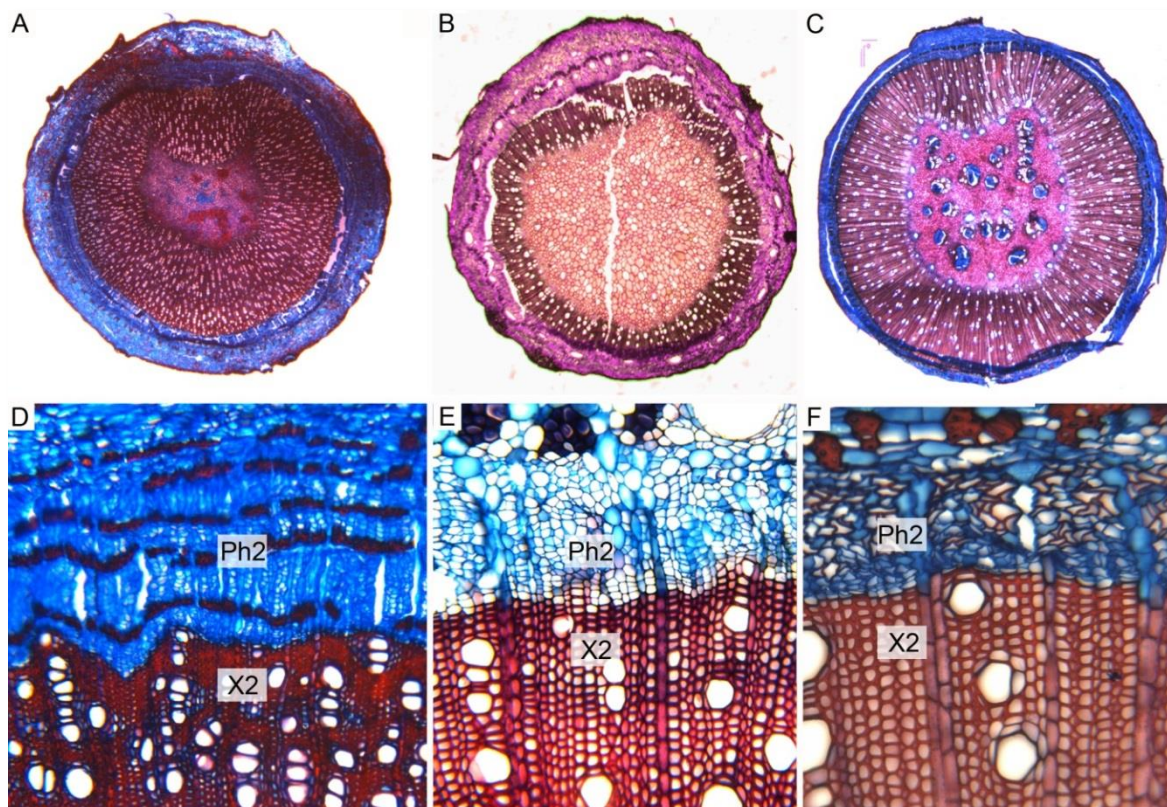


Fig. 61. Coupes de rachis de feuilles de Sapindales avec une croissance secondaire développée (X2 : xylème secondaire, Ph2 : phloème secondaire). *Guarea* (A, D), *Tapirira* (B, E) et *Simarouba* (C, F).

Ce travail a soulevé de nombreuses nouvelles questions sur le *continuum* feuille-rameau et soulève de possibles problèmes pour l'étude de l'évolution des feuilles à partir du registre fossile. En effet un nombre de feuilles actuelles, y compris des feuilles simples comme celle du manguier, présentent une croissance secondaire dans leur pétiole ou rachis et dans certains cas le pétiole/rachis a aussi une symétrie radiale (Fig. 61). Dans le registre fossile, une tige produisant des organes latéraux avec une symétrie radiale et de la croissance secondaire est considérée par défaut comme portant des axes. Nos résultats montrent que dans certains cas il pourrait en fait s'agir de la base de feuilles, ce qui pourrait remettre en cause certaines interprétations de l'évolution des feuilles (e.g., Sanders *et al.*, 2009 ; Galtier, 2010).

II. ANALYSE & PERSPECTIVES



Nuage de mots créé à partir des résumés des publications
[<https://www.wordclouds.com/>]

A. ORIGINALITE DES TRAVAUX EFFECTUES

Les recherches présentées dans les parties précédentes présentent pour moi trois aspects transversaux originaux que je souhaite continuer à développer dans les années à venir.

1. Un focus sur les arbres.

La majorité de mon travail porte sur des taxons arborescents : mes recherches sur les flores du Dévonien et du Carbonifère s'appuient principalement sur l'étude de taxons arborescents et en ce qui concerne les flores d'Antarctique j'ai aussi presque uniquement travaillé sur des arbres. Il s'agit donc d'une particularité déjà très présente dans mon profil et que je souhaiterais mettre encore plus en avant dans le futur.

Comme dit précédemment dans ce document, les arbres par leur grande taille et leur longue durée de vie sont l'objet de **compromis biologiques** particuliers (Petit & Hampe, 2006 ; Annexe 5) et constituent des objets d'études particulièrement intéressants. La production importante chez les lignophytes arborescentes de tissus conducteurs secondaires (xylème secondaire et phloème secondaire) permet d'aborder la question de la mise en place et de l'évolution de ces tissus d'un point de vue purement anatomique mais aussi du point de vue du compromis entre soutien mécanique et efficacité hydraulique (ex. Sperry, 2003 et références incluses). Les arbres seraient plus vulnérables lors de grands changements environnementaux, un aspect à mettre peut-être en relation avec leur cycle de vie long et un taux d'évolution plus lent (Smith & Donoghue, 2008 ; Annexes 4 et 5). Ceci en fait potentiellement de bons **indicateurs de changements environnementaux** majeurs en milieu terrestre au cours des temps géologiques. Les arbres sont aussi intéressants en raison de la présence de systèmes racinaires ligneux et généralement étendus, qui ont plus de chance de se retrouver dans le registre fossile et qui permettent d'appréhender l'évolution de l'exploitation du milieu souterrain et la formation des sols profonds. Par la production de bois tout au long de leur vie, les arbres fossiles agissent aussi comme des **enregistreurs des conditions environnementales** (Schweingruber, 2007). Ces données peuvent être exploitées à travers les études anatomiques classiques et isotopiques pour reconstruire la physiologie de ces arbres et les conditions environnementales dans lesquelles ils poussaient.

Enfin, il est évident que l'étude des arbres fossiles est cruciale pour comprendre d'une part **comment les premières forêts ont transformé la planète** et d'autre part **comment la diversité systématique et fonctionnelle présente dans les forêts a influencé et/ou répondu aux grandes variations climatiques du Paléozoïque et Mésozoïque.**

De par (1) leur large taille et (2) la dispersion/perte régulière d'organes comme les feuilles ou les fruits tout au long de leur vie les arbres fossiles ne sont que très rarement retrouvés entiers. La compréhension de l'organisme dans son entier passe donc par des reconstructions qui peuvent être (très) longues à réaliser. Il est cependant tout à fait possible pour les problématiques qui m'intéressent de travailler sans avoir reconstruit la plante entière comme on l'a vu dans les pages précédentes.

2. Les flores du Gondwana comme un élément indispensable pour mieux comprendre l'évolution végétale.

Alors que le Gondwana représentait une très grande surface continentale durant les périodes étudiées, ses flores ont été historiquement moins étudiées. Une partie importante du monde n'est donc pas prise en compte dans notre reconstruction de l'évolution végétale. Les données disponibles suggèrent que cela entraîne des **biais importants dans notre compréhension:**

- **des schémas évolutifs, en particulier le moment d'apparition de certains grands groupes.** Nous avons vu que bien que la synthèse la plus récente (Anderson *et al.*, 1999) suggère un décalage de plusieurs dizaine de millions d'années en ce qui concerne la diversification des plantes à graines et des fougères, l'étude de nouvelles localités gondwaniennes suggère une diversité équivalente à celle des continents du nord. L'étude des localités gondwaniennes permet de mieux comprendre ces flores et les migrations et échanges qui ont pu avoir lieu. Elle apporte de nouvelles données pour évaluer le moment d'apparition des grands groupes et calibrer les phylogénies.
- **de la biologie des plantes fossiles, y compris l'adaptation des plantes à diverses zones climatiques et leur réaction aux changements environnementaux à l'échelle mondiale.**

Nous avons vu dans les pages précédentes comment l'étude de quelques localités notamment australiennes et antarctiques pouvait apporter un éclairage nouveau sur notre compréhension de l'évolution végétale au sens large. Ceci est évidemment renforcé par les nombreuses découvertes faites ces dernières années par d'autres paléobotanistes pour d'autres périodes et/ou localités gondwaniennes, certaines suggérant même que les plantes vasculaires seraient apparues et se seraient initialement diversifiées en Gondwana (e.g. ; Steemans *et al.*, 2009 ; Rubinstein *et al.*, 2010). **Le Gondwana apparaît donc comme une source majeure de découvertes potentielles en paléobotanique.** Si toutes les régions d'intérêt ne peuvent pas être étudiées facilement pour des raisons pratiques ou politiques, le nombre de localités accessibles, de matériel déjà présent dans des collections et de collaborateurs potentiels offre un très large éventail de possibilités pour le futur.

3. Un éventail d'approches classiques et pionnières pour étudier la biologie des plantes fossiles à partir de leur anatomie (Fig. 62).

Comme illustré en particulier dans la partie I.E., **des caractères importants pour la paléobiologie et l'auto-écologie peuvent souvent être déduits directement de la morpho-anatomie des plantes fossiles**, par exemple la production de pousses épïcormiques ou l'épaisseur de l'écorce. L'étude des cernes de croissance est aussi un exemple classique de ce genre d'approche basée sur notre connaissance du fonctionnement des plantes actuelles. Nous avons également vu que des fossiles bien conservés permettent d'observer par exemple les interactions entre champignons fossiles et plantes à très petite échelle.

En plus de ces inférences relativement directes, j'ai également participé à **des études pionnières qui ont donné accès à des caractéristiques fonctionnelles plus complexes des plantes fossiles** : propriétés mécaniques de racines fossiles, modélisation de la croissance et du stockage du carbone dans l'un des types d'arbres les plus anciens ou propriétés hydrauliques de bois dévoniens.

Ces deux types d'approches sont en grande partie le fruit de discussions et collaborations avec les botanistes et modélisateurs de mon UMR accueil. Elles me permettent d'appréhender les plantes fossiles comme des organismes et non comme de simples noms dans des listes floristiques et **ouvrent des pistes de recherche très nouvelles et prometteuses pour comprendre la diversité fonctionnelle passée.**

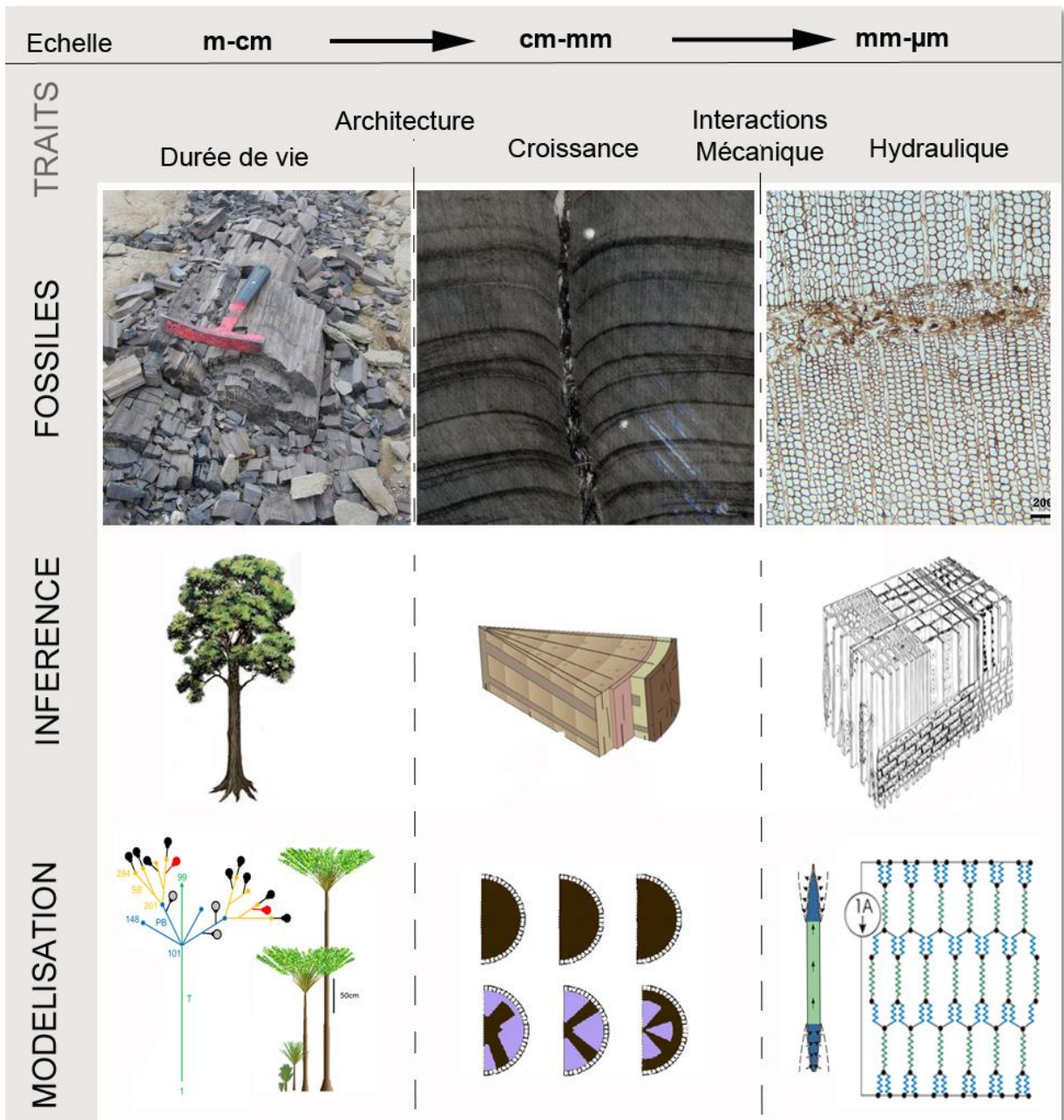


Fig. 62. Quelques grandes propriétés des plantes fossiles étudiées en utilisant l'inférence directe basée sur notre connaissance de la morpho-anatomie des plantes actuelles et/ou la modélisation.

Cette figure illustre aussi les différentes échelles d'observation utilisées. Par exemple, la reconstruction de l'architecture va par exemple être basée sur une plante la plus complète possible et des données par exemple de ramification et de durée de vie des organes. Les propriétés mécaniques elles vont plutôt être liées à l'observation de la nature et de la distribution géométrique des tissus.

B. PERSPECTIVES.

Cette partie présente des projets clés qui ont démarré récemment ou vont bientôt démarrer. Ils seront développés dans les années à venir et pourront servir de base à des propositions de stages et de thèses.

1. Documenter la diversité systématique et fonctionnelle

1.1. Descriptions de nouveaux taxons/assemblages

Il semble évident que la poursuite des prospections de zones géographiques et de niveaux stratigraphiques peu documentés est nécessaire pour répondre à l'ensemble des questions posées dans ce document. Il est aussi important d'augmenter le nombre de spécimens connus pour les taxons déjà documentés afin de pouvoir apprécier leur variabilité. Dans le cas des lignophytes du Carbonifère inférieur par exemple, certains taxons (e.g., *Faironia*, *Ahnetia*) ne sont représentés à ce jour que par un seul spécimen ! Ce travail dépend en partie de découvertes futures et/ou collaborations mais il existe aussi du matériel de collection disponible et qui sera étudié aux cours des années à venir. Une partie de ce matériel correspond à la **poursuite de l'étude des localités qui ont déjà été présentées dans ce document** (e.g., Dévonien supérieur du Maroc, Carbonifère de France et d'Australie, Permien et Trias d'Antarctique). Je citerai en plus deux exemples de matériel prometteur correspondant à des localités qui n'ont pas encore été évoquées.

❖ **Empreintes du Permien inférieur de Lodève.** Ce matériel renseigne sur la diversité des plantes des régions tropicales sèches au Permien. Bien qu'ayant fait l'objet de nombreuses études (e.g., Doubinger, 1956; Broutin *et al.*, 1992 et références citées), il reste encore du matériel à décrire et de nouveaux spécimens sont régulièrement collectés, notamment par des amateurs de la région. Nous avons commencé avec Jean Galtier à revoir la **diversité des feuillages de Ginkgophytes** du Permien inférieur du bassin de Lodève dans le cadre d'un stage d'été de Fanny Gaveriaux en 2017. Les résultats indiquent la présence de plusieurs types de feuillage (Fig. 63) et suggèrent que la diversification des ginkgophytes était déjà en cours au tout début du Permien.

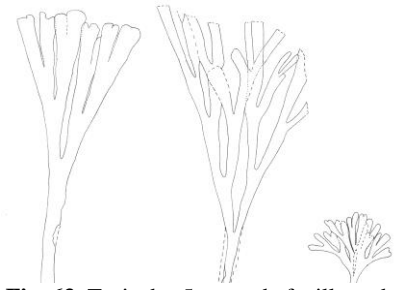


Fig. 63. Trois des 5 types de feuillage du Permien inférieur de Lodève attribués au Ginkgophytes [dessins F. Gaveriaux]

❖ **Axes anatomiquement conservés du Dévonien moyen d'Australie et du Maroc.** Ce matériel comprend une dizaine d'axes de petite taille collectés par Brigitte Meyer-Berthaud et moi-même dans une localité givétienne du Maroc lors de l'excursion d'un congrès en 2013 et des spécimens australiens provenant de la localité de Gollogong. Ces spécimens sont **les seuls restes de plantes anatomiquement conservées de cet âge connus à ce jour dans les deux régions**. Leur mode de minéralisation complique la préparation des lames minces mais la mise en place d'un protocole adapté est en cours et donne de premiers résultats prometteurs. La détermination de l'anatomie de ces axes permettra de connaître leurs affinités systématiques et de ré-évaluer les similitudes et les différences entre flores du Gondwana et de Laurussia dans le contexte paléogéographique et paléoclimatique du Dévonien moyen.

L'étude de nouveaux spécimens anatomiquement conservés se fera essentiellement par des méthodes classiques (lames minces, peel-sections) mais le développement actuel de **méthodes non-destructrices** comme la microtomographie par rayons X offre aussi des possibilités intéressantes, en particulier pour des spécimens rares ou difficiles à préparer avec les

méthodes conventionnelles. A l'heure actuelle, le compromis entre taille de l'échantillon observé et résolution reste un obstacle à l'observation anatomique détaillée. Il ne fait cependant aucun doute que le perfectionnement de ces méthodes permettra très bientôt des résultats comparables aux méthodes classiques tout en préservant les spécimens.

1.2. Comparaison des propriétés hydrauliques des arbres du Dévonien & Carbonifère

Le développement d'une méthode permettant de modéliser la résistance hydraulique à l'échelle du tissu dans des bois fossiles est une avancée importante pour étudier la biologie des plantes fossiles. dans les années à venir, ce modèle sera d'une part confronté à des données empiriques sur des bois de conifère actuels pour être validé et d'autre part utilisé pour d'autres taxons arborescents présents au Dévonien et Carbonifère inférieur. L'exemple des lignophytes arborescentes nous permettra de comparer des plantes ayant à la fois un port semblable et une grande disparité anatomique du bois et de tester :

- **si cette disparité anatomique entraîne une diversité fonctionnelle importante**, notamment si la taille des rayons a un effet significatif sur les flux hydrauliques et/ou le soutien mécanique
- **comment la conductance hydraulique de ces taxons se compare à celle d'autres arbres fossiles et actuels** et si certains des bois observés présentent des contraintes particulières.

2. Mécanismes de la diversité

2.1. Diversité systématique vs. disparité morpho-anatomique

Bien que beaucoup d'études de disparité aient été effectuées sur les animaux afin notamment de tester les différents modèles existants (Fig. 64) très peu ont été réalisées sur les plantes. Or afin de mieux comprendre l'évolution végétale, il est nécessaire de compléter les études classiques de diversité par des études de disparité. Ces deux phénomènes sont en effet non-corrélés et apportent des informations complémentaires sur l'évolution des groupes (Oyston *et al.*, 2016). **La période Dévonien- Carbonifère inférieur avec son augmentation importante de la diversité taxonomique et de la disparité morpho-anatomique de l'appareil végétatif des lignophytes offre un cas d'étude très prometteur.** Ce travail a débuté en 2018 avec le stage de M2 de Malo Tartevet focalisé sur la disparité anatomique du bois au Carbonifère Inférieur en France. Il se poursuivra dans les années à venir avec la réalisation d'analyses prenant en compte plus de caractères morpho-anatomiques.

☛ Decombeix A-L, Meyer-Berthaud B. & Galtier J. 2018. Seeing the trees for the woods: diversity vs. disparity in Mississippian lignophyte trees. *10th European Paleobotany-Palynology Conference*, Dublin, Irlande.

Tartevet M & Decombeix A-L. 2018. (Pro)gymnosperms from the Early Carboniferous of the Montagne Noire: morphoanatomical disparity of wood and functional implications. *Vth International Paleontological Congress*, Paris, France

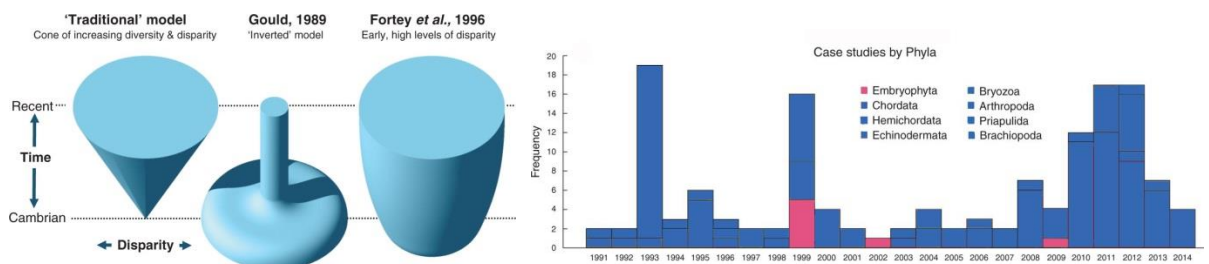


Fig. 64. Modèles d'évolution de la disparité au cours du temps et nombre d'étude de disparité en paléontologie par année et par groupe étudié montrant les plantes en rose et les animaux en bleu [modifié d'après Oyston *et al.*, 2016]

2.2. Dé-corrélation entre diversification des structures reproductrices et des structures végétatives.

Si comme évoqué au paragraphe précédent la disparité morpho-anatomique de l'appareil végétatif des lignophytes augmente de façon importante au début du Carbonifère, leurs organes reproducteurs et plus précisément les structures ovulées des plantes à graines suivent un tout autre pattern. En effet la disparité morpho-anatomique de ces structures présente un accroissement très important dès le Dévonien supérieur et peu de changement entre le Dévonien et le début du Carbonifère (e.g., Prestianni & Gerrienne, 2010). Cette dé-corrélation entre structures végétatives et reproductrices est actuellement en cours d'étude en collaboration avec C. Prestianni (Bruxelles). Ce travail permettra dans les années à venir de mieux comprendre ce décalage et de le replacer dans le contexte du phénomène **d'évolution en mosaïque** chez les végétaux (e.g., Knoll *et al.*, 1984 ; Traverse 1988).

☛ Prestianni C & Decombeix A-L. 2013. Seed plant evolution around the Devonian/Carboniferous boundary: reproductive vs. vegetative disparity. *Botany 2013*, New Orleans, LA, USA ([communication invitée](#))

3. Diversité dans les environnements de haute latitude.

3.1. Les acteurs de la dégradation du bois dans les marais à *Glossopteris*.

Les bois morts ont un rôle écologique majeur dans le fonctionnement des forêts actuelles où ils servent d'habitat et de source de nourriture directe ou indirecte pour un grand nombre d'espèces (e.g., Harmon *et al.*, 1996). Leur décomposition est le résultat de facteurs abiotiques et de l'activité de plusieurs acteurs tels que les racines de jeunes plantes, les arthropodes et les champignons.

L'étude détaillée de morceaux de troncs anatomiquement conservés du Permien Supérieur d'Antarctique permettra de mieux comprendre les acteurs de la dégradation du bois dans ces forêts de très haute latitude sans équivalent actuel. Alors que des traces d'arthropodes (Kellog & Taylor, 2004 ; Slater *et al.*, 2012) et de champignons décomposeurs (Harper *et al.*, 2017) ont déjà été décrits dans des bois antarctiques de cette période, cette étude sera la première à combiner les activités de différents organismes dans une vision plus globale et à intégrer l'action des racines de jeunes plantes dans le bois mort. Le matériel consistera en un petit nombre de spécimens inédits provenant de 3 localités antarctiques (Skaar Ridge, Coalsack Bluff et Mt Sirius) et contenant des racines et/ou des galeries avec des coprolithes (Fig. 65). Ce projet sera lancé bientôt, avec un stage de master proposé pour 2019 en collaboration avec C. Harper (Lawrence) pour la partie champignons.

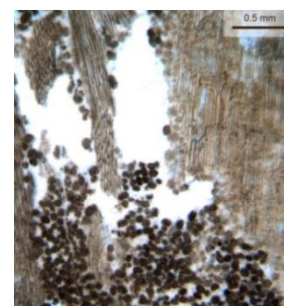
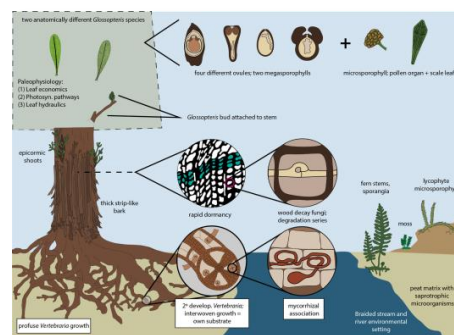


Fig. 65. Galeries avec coprolithes dans un bois Permien d'Antarctique.

3.2. Reconstruction de la végétation de Skaar Ridge, Central Transantarctic Mountains au Permien supérieur.

L'abondance de spécimens anatomiquement conservés à la localité de Skaar Ridge a donné lieu à de nombreuses études systématiques mais aussi, plus récemment, fonctionnelles. Afin de regrouper et analyser l'ensemble de ces données sur cet écosystème unique, j'ai débuté courant 2018 un travail de synthèse en collaboration avec les collègues qui ont comme moi travaillé récemment sur cette localité, que ce soit en ce qui concerne la diversité des structures reproductrices (P.E. Ryberg), les interactions avec champignons (C.J.



Harper), la physiologie des feuilles de *Glossopteris* (A.B. Schwendemann) ou les cernes de croissance (E.L Taylor).

☛ Harper CJ, Decombeix A-L, Ryberg PE, Serbet R, Schwendemann AB & Taylor E. 2018. Skaar Ridge revisited: Insights into a Permian high latitude peat swamp forest ecosystem from Antarctica. *Vth International Paleontological Congress*, Paris, France.

3.3. La diversité des plantes est-elle contrainte dans les environnements de haute latitude quand le climat global est chaud?

Cette question a émergé lors des discussions sur le projet précédent. En ce qui concerne la diversité systématique, nous avons vu en plusieurs endroits de la partie I-D, que les principaux arbres trouvés dans les localités antarctiques sont aussi connus à des latitudes plus basses du Gondwana aux mêmes périodes (*Glossopteris* au Permien, le conifère *Telemachus* ou les *Corytospermes* au Trias). Au niveau fonctionnel, nous avons vu que *Glossopteris* présente une écorce épaisse qui protège le cambium, un système racinaire très particulier et des possibilités de régénération de sa couronne. Ces caractéristiques évoquent des plantes pionnières/résistantes mais ne peuvent pas être reliées directement à la vie aux (très) hautes latitudes. La situation est similaire en ce qui concerne les taxons du Trias d'Antarctique. Dans l'état actuel des connaissances, le seul marqueur morpho-anatomique qui indique la vie aux très hautes latitudes serait l'anatomie particulière des cernes de croissance (Taylor & Ryberg, 2007). Si on accepte l'évidence d'un climat chaud sans période de gel importante pour ces plantes de haute latitude, la seule contrainte qui les distingue des autres flores est celle de la très forte saisonnalité de l'éclairement ([Annexes 6 et 7](#)). **Il n'est pas impossible que l'adaptation à ces conditions se fasse en majorité par des adaptations physiologiques et/ou phénologiques qui ne sont pas observables dans le registre fossile**, en tout cas dans l'état actuel de nos connaissances.

Il faut aussi noter que la distribution latitudinale de la biodiversité était différente aux périodes de climat global chaud (Mannion *et al.*, 2014) et qu'**il est possible que les régions de haute latitude aient servi de refuge** à certains groupes après leur disparition des autres régions. Cette hypothèse est soutenue par des découvertes récentes, par exemple d'une flore du Carbonifère inférieur d'Argentine présentant des éléments dévoniens (Prestianni *et al.*, 2015) ou de la présence de *Dicroidium* au paravant connu au Permien et Trias dans des niveaux jurassiques d'Antarctique (Bomfleur *et al.*, 2018). Ces découvertes ouvrent de nouvelles perspectives de recherche sur le rôle des environnements de latitude dans la dynamique de la diversité végétale.

III. REFERENCES

- Algeo, T.J., and Scheckler, S.E. 1998.** Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353, 113–130.
- Algeo, T.J., Scheckler, S.E., and Maynard, J.B. 2001.** Effects of early vascular land plants on weathering processes and global chemical fluxes during the Middle and Late Devonian. In: Gensel, P., and Edwards, D. (eds.), *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*. Columbia University Press, pp. 213–236.
- Anderson, J.M., Anderson, H.M., Archangelsky, S., Bamford, M., Chandra, S., Dettmann, M., Hill, R., McLoughlin, S., and Rösler, O. 1999.** Patterns of Gondwana plant colonization and diversification. *Journal of African Earth Sciences* 28, 145–167.
- Anderson, J.M., and Anderson, H.M. 2003.** Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. National Botanical Institute, Pretoria.
- Anderson, J.S., Smithson, T., Mansky, C.F., Meyer, T., and Clack, J. 2015.** A diverse tetrapod fauna at the base of 'Romer's Gap'. *PLoS ONE* 10: e0125446.
- Arber, E.A.N. 1907.** Report on the plant-remains from the Beacon Sandstone. In: *National Antarctic Expedition, 1901–1904, vol. 1*. British Museum, London, p. 48.
- Archangelsky, S. 1968.** Studies on Triassic fossil plants from Argentina. IV. The leaf genus *Dicroidium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. *Palaeontology* 11, 500–512.
- Artabe, A.E., and Brea M. 2003.** A new approach to Corystospermales based on Triassic permineralized stems from Argentina. *Alcheringa* 27, 209–229.
- Artabe, A.E., and Zamuner, A.B. 2007.** *Elchaxylon*, a new corystosperm based on permineralized stems from the Late Triassic of Argentina. *Alcheringa* 31, 85–96.
- Badel, E., Ewers, F.W., Cochard, H., and Telewski, F.W. 2015.** Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: impact of the thigmomorphogenetic process. *Frontiers in Plant Science* 6, 266.
- Barry, K.M., Pearce, R.B., Evans, S.D., Hall, L.D., and Mohammed, C.M., 2001.** Initial defence responses in sapwood of *Eucalyptus nitens* (Maiden) following wounding and fungal inoculation. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 58, 63–72.
- Barthélémy, D., and Caraglio, Y. 2007.** Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99, 375–407.
- Bateman, R.M., Crane, P.R., DiMichele, W.A., Kenrick, P.R., Rowe, N.P., Speck, T., and Stein, W.E. 1998.** Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 263–292.
- Beck, C.B. 2005.** An introduction to plant structure and development. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Beck, C.B., and Stein, W.E. 1993.** *Crossia virginiana* gen. et sp. nov., a new member of the Stenokoleales from the Middle Devonian of southwestern Virginia. *Palaeontographica B* 229, 115–134.
- Beck, C.B., and Wight, D.C. 1988.** Progymnosperms. In: Beck, C.B. (Ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 57–61.
- Beerling, D. J., and Berner, R. A. 2005.** Feedbacks and the coevolution of plants and atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 1302–1305.
- Berry C.M., Fairon-Demaret, M. 2002.** The architecture of *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks: A Middle Devonian cladoxylopsid from Belgium. *International Journal of Plant Sciences* 163, 699–713.
- Blanchette, R.A. 1984.** Screening wood decayed by white rot fungi for preferential lignin degradation. *Applied and Environmental Microbiology* 48: 647–653.
- Bodnar, J. 2008.** *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) comb. nov., a species of permineralized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 32, 171–190.
- Bonan, G.B. 2008.** Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444–1449.
- Bond, W.J., and Midgley, J.J. 2003.** The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* 164: S103–S114.
- Brea, M., Artabe, A., and Spalletti, L.A. 2008.** Ecological reconstruction of a mixed Middle Triassic forest from Argentina. *Alcheringa* 32, 365–393.
- Broutin, J., Chateauneuf, J.J., and Mathis, V. 1992.** The Lodève basin. *Cahiers de Micropaléontologie* 7, 107–139.

- Büsgen, M., Münch, E., and Thompson, T. 1929.** The structure and life of forest trees. Chapman & Hall, London, U.K..
- Burrows, G.E. 1990.** The role of axillary meristems in coppice and epicormic bud initiation in *Araucaria cunninghamii*. *Botanical Gazette* 151, 293–301.
- Burrows, G.E. 2002.** Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae): implications for fire resistance and recovery. *New Phytologist* 153, 111–131.
- Cantrill, D.J., and Douglas, J.G. 1988.** Mycorrhizal conifer roots from the Lower Cretaceous of the Otway Basin, Victoria. *Australian Journal of Botany* 36, 257–272.
- Cantrill, D.J., and Poole, I. 2012.** *The Vegetation of Antarctica through Geological Time*. University Press, Cambridge, U.K.
- Caplan, M., and Bustin, R.M. 1999.** Devonian-Carboniferous Hangenberg mass extinction event, widespread organic-rich mudrock and anoxia: Causes and consequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 148, 187–207.
- Cascales-Miñana, B., Muñoz-Bertomeu, J., Ros, R., and Segura, J. 2010.** Trends and patterns in the evolution of vascular plants: macroevolutionary implications of a multilevel taxonomic analysis. *Lethaia* 43, 545–557.
- Cascales-Miñana, B., Diez, J.B., Gerrienne, P., and Cleal, C.J. 2016.** A palaeobotanical perspective on the great end-Permian biotic crisis. *Historical Biology* 28, 1066–1074.
- Cesari, S., Busquets, P., Méndez-Bedia, I., Colombo, F., Limarino, C., Raúl, C., and Gallastegui, G. 2013.** A late Paleozoic fossil forest from the southern Andes, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 333–334, 131–147.
- Chaloner, W.G., and Creber, G.T. 1989.** The phenomenon of forest growth in Antarctica: A review. In: Crame, J.A. (ed.), *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. Geological Society, London, Special Publications 47, pp. 85–88.
- Chang, Y.P. 1954.** Bark structure of North American conifers. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1095, 1–86.
- Cichan M., and Taylor, T.N. 1990.** Evolution of cambium in geologic time: a reappraisal. In: Iqbal, M. (ed.) *The vascular cambium*. Research Studies Press, Taunton, pp. 213–226.
- Clack, J., Bennett, C.E., Davies, S.J., Scott, A.C., Sherwin, J., and Smithson T.R. Soumis.** A Tournaisian (earliest Carboniferous) conglomerate-preserved non-marine faunal assemblage and its environmental and sedimentological context. *PeerJ Preprints*: <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27102v1>.
- Coiffard, C., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., and Dilcher, D.L. 2012.** Angiosperm pioneers in Cretaceous environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 20955–20959.
- Comstock, J. P., and Sperry, J.S. 2000.** Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytologist* 148, 195–218.
- Conrad, J. 1984.** Les séries Carbonifère du Sahara central algérien. Thèse de doctorat d'état (Habilitation thesis), Université d'Aix-Marseille, Marseille, France, 370 p.
- Cooper-Ellis, S., Foster, D.R., Carlton, G. and Lezberg, A. 1999.** Forest response to catastrophic wind: results from an experimental hurricane. *Ecology* 80, 2683–2696.
- Creber, G.T., and Collinson M.E. 2006.** Epicormic shoot traces in the secondary xylem of the Triassic and Permian fossil conifer species *Woodworthia arizonica*- short communication. *IAWA Journal* 27, 237–241.
- Cressler, W.L. 2006.** Plant paleoecology of the Late Devonian Red Hill locality, north-central Pennsylvania, an *Archaeopteris*-dominated wetland plant community and early tetrapod site. In: Greb, S.F., and DiMichele, W.A. (Eds.), *Wetlands Through Time*. Geological Society of America, Boulder, CO, pp. 79–102.
- Cúneo, N.R., Isbell, J., Taylor, E.L., and Taylor, T.N. 1993.** The *Glossopteris* flora from Antarctica: Taphonomy and paleoecology. In: Archangelsky, S. (Ed.), *12 Congrès International de Géologie du Carbonifère-Permian, Buenos Aires, Compte Rendu Vol. 2*. Buenos Aires, Argentina, pp. 13–40.
- Cúneo, N.R., Taylor, E.L., Taylor, T.N., and Krings, M. 2003.** *In situ* fossil forest from the upper Fremouw Formation (Triassic) of Antarctica: Paleoenvironmental setting and paleoclimate analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 197, 239–261.
- Deep time maps:** <https://deeptimemaps.com>
- Del Fueyo, G.M., Taylor, E.L., Taylor, T.N., and Cúneo N.R. 1995.** Triassic wood from the Gordon Valley, central Transantarctic Mountains, Antarctica. *IAWA Journal* 16, 111–126.
- Del Tredici, P. 2001.** Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *Botanical Review* 67, 121–140.
- Den Outer, R.W. 1967.** Histological investigations of the 2° phloem in gymnosperms. 1. Introduction. Meded. Landbouwhoges. Wageningen 67:1–119
- DiMichele, W.A., and Bateman, R.M. 1996.** Plant paleoecology and evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 160, 154–162

- DiMichele, W.A., and Bateman, R.M. 2005.** Major innovations and lineages of diversity in land plants through time (Chapter 1). In Krupnick, G. A., and Kress, W. J. (Eds.), *Plant conservation. A natural history approach*. Chicago University Press, Chicago, pp. 3–14.
- DiMichele, W.A., and Hook, R.W. 1992.** Paleozoic terrestrial ecosystems. In: Behrensmeier, A.K., et al. (Eds.), *Terrestrial ecosystems through time*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 205–325.
- Donoghue, M.J. 2005.** Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny. *Paleobiology* 31, 77–93.
- Dotzler, N., Krings, M., Agerer, R., Galtier, J., and Taylor, T.N. 2008.** *Combresomyces cornifer* gen. sp. nov., an endophytic peronosporomycete in *Lepidodendron* from the Carboniferous of central France. *Mycological Research* 112, 1107–1114
- Doubinger, J. 1956.** Contribution à l'étude des flores Autuno-Stephaniennes. *Mémoires de la Société Géologique de France* 75, 1–180.
- Esau, K. 1965.** Plant Anatomy. 2nd Edition. John Wiley and Sons, New York.
- Escapa, I.H., Taylor, E.L., Cúneo, N.R., Bomfleur, B., Bergene, J., Serbet, R., and Taylor, T.N. 2011.** Triassic floras of Antarctica: plant diversity and distribution in high paleolatitude communities. *PALAIOS* 26, 522–544.
- Fairon-Demaret, M. 1986.** Some uppermost Devonian megaflores: a stratigraphical review. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 109, 43–48.
- Fairon-Demaret, M., and Hartkopf-Fröder, C. 2004.** Late Famennian plant mesofossils from the Refrath 1 Borehole (Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline; Ardennes-Rhenish Massif, Germany). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 251, 89–121.
- Falcon-Lang, H.J., 2000.** A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new paleoecological tool. *Palaeontology* 43, 785–793.
- Falcon-Lang, H.J., and Bashforth, A.R. 2005.** Morphology, anatomy, and upland ecology of large cordaitalean trees from the Middle Pennsylvanian of Newfoundland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135, 223–243.
- Falcon-Lang, H.J., and Cantrill, D.J. 2001.** Leaf phenology of some mid-Cretaceous polar forests, Alexander Island, Antarctica. *Geological Magazine* 138, 39–52.
- Falcon-Lang, H.J. and Scott, A.C. 2000.** Upland ecology of some Late Carboniferous cordaitalean trees from Nova Scotia and England. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 156, 225–242.
- Feild, T.S., Arens, N.C., Doyle, J.A., Dawson, T.E., and Donoghue, M.J. 2004.** Dark and disturbed: A new image of early angiosperm ecology. *Paleobiology* 30, 82–107.
- Feist, R., Flajs, G., and Girard, C. 2000.** The stratotype section of the Devonian-Carboniferous Boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 225, 77–82.
- Floudas, D., Binder, M., Riley, R., Barry, K., Blanchette, RA, Henrissat, B, Martinez, AT, Otilar, R, Spatafora, JW, Yadav, et al. 2012.** The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. *Science* 336, 1715–1719.
- Franceschi, V.R., Krekling, T., Berryman, A.A., and Christiansen, E. 1998** Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce (Pinaceae) bark are an important site of defense reactions. *American Journal of Botany* 85: 601–615.
- Galtier, J. 1988.** Morphology and phylogenetic relationships of early pteridosperms. In: Beck, C.B. (Ed.), *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 135–176.
- Galtier, J. 2010.** The origins and early evolution of the megaphyllous leaf. *International Journal of Plant Sciences* 171, 641–661
- Galtier, J., and Meyer-Berthaud, B. 2006.** The diversification of early arborescent seed ferns. *Journal of Torrey Botanical Society* 133, 7–19.
- Galtier, J., and Phillips, T.L. 1999.** The acetate peel technique. In: Jones, T.P., and Rowe, N.P. (eds.), *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. The Geological Society, London, pp. 67–70.
- Galtier, J., and Taylor, T.N. 1994.** The first record of ferns from the Permian of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 83, 227–239.
- Galtier, J., Feist, R., Talent, J.A., and Meyer-Berthaud, B. 2007.** New permineralised flora and trilobites from the mid-Tournaisian (early Carboniferous) Ruxton Formation, Clarke River Basin, Northeastern Australia. *Palaeontology* 50, 223–243.
- Galtier, J., Meyer-Berthaud, B., and Rowe, N.P. 1988.** Tournaisian plants from the "Lydiennes" Formation of the Montagne Noire. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 100, 109–117.
- Garland, M.J. 2007.** A coniferous tree stump of late Early Jurassic age from the Ferrar Basalt, Coombs Hills, southern Victoria Land, Antarctica. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 50, 263–269.
- Gerrienne, P., Gensel, P.G., Strullu-Derrien, C., Lardeux, H., Steemans, P., and Prestianni, C. 2011.** A simple type of wood in two Early Devonian plants. *Science* 333, 837.

- Gerrienne, P., Meyer-Berthaud, B., Lardeux, H., and Regnault, S. 2010** First record of *Rellimia* Leclercq and Bonamo (Aneurophytales) from Gondwana, with comments on the earliest lignophytes. *Geological Society*, London, Special Publications 339, 81–92.
- Gibling, M. R., and Davies, N. S. 2012.** Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution. *Nature Geoscience* 5, 99–105.
- Goddéris, Y., and Joachimski, M.M. 2004.** Global change in the Late Devonian: modelling the Frasnian–Famennian short-term carbon isotope excursions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 202, 309–329.
- Gordon, W.T. 1935.** The genus *Pityis*, Witham, emend. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 58, 279–311.
- Gould, R.E. 1975a.** The succession of Australian pre-Tertiary megafossil floras. *The Botanical Review* 41, 453–483.
- Gould, R.E. 1975b.** A preliminary report on petrified axes of *Vertebraria* from the Permian of eastern Australia. In: Campbell, K.S.W. (Ed.), *Gondwana Geology*. Australian National University Press, Canberra, Australia, pp. 109–115.
- Grunow, A.M. 1999.** Gondwana events and palaeogeography: a palaeomagnetic review. *Journal of African Earth Sciences* 28, 53–69.
- Hammond, S.E., and Berry, C.M. 2005.** A new species of *Tetraxylopteris* (Aneurophytales) from the Devonian of Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148, 275–303.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., and Cummins, K.W. 1996.** Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15, 133–302.
- Harper, C.J., Taylor, T.N., Krings, M., and Taylor, E.L. 2013.** Mycorrhizal symbiosis in the Paleozoic seed fern *Glossopteris* from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 192, 22–31.
- Harper, C.J., Taylor, T.N., Krings, M., and Taylor, E.L. 2015.** Fungi associated with *Glossopteris* (Glossopteridales) leaves from the Permian of Antarctica: A preliminary report. *Zitteliana A* 55, 107–114.
- Hass, H., and Rowe, N.P. 1999.** Thin sections and wafering. In: Jones, T.P., and Rowe, N.P. (eds.), *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. The Geological Society, London, pp. 76–81.
- Herbst, R., and Lutz, A.I. 1995.** *Tranquiloxylon petriellai* nov. gen. et sp. (Pteridospermales) from the Upper Triassic Laguna Colorada Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Ameghiniana* 32, 231–236.
- Hill, K.D. 1997.** Architecture of the Wollemi Pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae), a unique combination of model and reiteration. *Australian Journal of Botany* 45, 817–826.
- Hilton, J., and Bateman, R.M. 2006.** Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133, 119–168
- Hoffman, L.A., and Tomescu, A.M.F. 2013** An early origin of secondary growth: *Franhueberia gerriennei* gen. et sp. nov. from the Lower Devonian of Gaspé (Quebec, Canada). *American Journal of Botany* 100, 754–763.
- Homma, K., K. Takahashi, K., Hara, T., Vetrova, V.P., Vyatkina, M.P., and Florenzev, S. 2003.** Regeneration processes of a boreal forest in Kamchatka with special reference to the contribution of sprouting to population maintenance. *Plant Ecology* 166, 25–35.
- House, M.R. 2002.** Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 181, 5–25.
- Huang, P., Liu, L., Qin, M., Liu, L., Deng, Z., Wang, D., Basinger, J.F., and Xue J. 2018.** New *Sphenophyllum* plant from the Upper Devonian of Zhejiang Province, China. *Historical Biology* 30, 917–927.
- Hueber, F.M., and Galtier, J. 2002.** *Symplocopteris wyattii* n. gen. et n. sp.: a zygopterid fern with a false trunk from the Tournaisian (Lower Carboniferous) of Queensland, Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119, 241–273.
- Isbell, J.L., and Cúneo, N.R. 1996.** Depositional framework of Permian coal-bearing strata, southern Victoria Land, Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 125, 217–238.
- Jahren, A.H., and Sternberg, L.S.L. 2008.** Annual patterns within tree rings of the Arctic middle Eocene (~45 Ma): Isotopic signatures of precipitation, relative humidity and deciduousness. *Geology* 36, 99–102.
- Kaiser, S.I., Aretz, M., and Becker, R.T. 2015.** The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition) – review of a first order mass extinction. In: Becker, R. T., Königshof, P., and Brett, C. E. (eds). *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events*. Geological Society, London, Special Publications, 423.
- Kelch, D. 1998.** Phylogeny of Podocarpaceae: comparison of evidence from morphology and 18S rDNA. *American Journal of Botany* 85, 986–996.
- Kellogg, D.W., and Taylor, E.L. 2004.** Evidence of oribatid mite detritivory in Antarctica during the late Paleozoic and Mesozoic. *Journal of Paleontology* 78, 1146–1153.

- Kenrick, P., and Crane, P.R. 1997.** The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Kerp, H., Abu Hamad, A., Vörding, B., and Bandel, K. 2006.** Typical Triassic Gondwanan floral elements in the Upper Permian of the paleotropics. *Geology* 34, 265–268.
- Knoll, A., Niklas, K., Gensel, P., and Tiffney, B. 1984.** Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. *Paleobiology* 10, 34–47.
- Kramer, P.J., and Kozłowski, T.T. 1979.** Physiology of woody plants. Academic Press, San Francisco.
- Lejal-Nicol, A. 1985.** North Africa: Megafloras. In Martinez Diaz, C. (general editor), Wagner, R.H., Winkler Prins, C.F., and Granados, L.F. (eds.), *The Carboniferous of the world II. Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America, and North Africa*. Instituto Geologico y Minero de Espana, Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, Madrid, Spain, pp. 386–391.
- Long, A.G. 1979** Observations on the Lower Carboniferous genus *Pitus* Witham. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 70, 111–127.
- Maheshwari, H.K. 1972.** Permian wood from Antarctica and revision of some lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica B* 138, 1–43.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Benson, R.B.J., and Goswami, A. 2014.** The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 42–50.
- Matten, L.C. 1992** Studies on Devonian plants from New York State: *Stenokoleos holmesii* n. sp. from the Cairo flora (Givetian) with an alternative model for lyginopterid seed fern evolution. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 147, 75–85.
- McCoy, F. 1876.** Prodrromus of the Palaeontology of Victoria; or Figures and Descriptions of Victorian Organic Remains. John Ferres, Melbourne
- McElwain, J.C., and Punyasena, S.W. 2007.** Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 548–557.
- McGhee, G.R. Jr. 2013.** When the invasion of land failed: the legacy of the Devonian extinctions. Columbia University Press, New York.
- McLoughlin, S. 2011.** *Glossopteris* - insights into the architecture and relationships of an Iconic Permian Gondwanan plant. *Journal of the Botanical Society of Bengal* 6S, 93–106.
- McLoughlin, S., Drinnan, A.N., Slater, B.J., and Hilton, J. 2015.** *Paurodendron stellatum*: A new Permian permineralized herbaceous lycopsid from the Prince Charles Mountains, Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 220, 1–15.
- Meier, A.R., Saunders, M.R., and Michler, C.H. 2012.** Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiology* 32, 565–584.
- Meyer-Berthaud, B., Scheckler, S.E., and Bousquet, J.-L. 2000.** The development of *Archaeopteris*: new evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk from southeast Morocco. *American Journal of Botany* 87, 456–468.
- Meyer-Berthaud, B., Scheckler, S.E., and Wendt J. 1999.** *Archaeopteris* is the earliest known modern tree. *Nature* 398, 700–704.
- Meyer-Berthaud, B., Servais, T., Vecoli, M., and Gerrienne, P. 2016.** The terrestrialization process: A palaeobotanical and palynological perspective. *Review of Palaeobotany and Palynology* 224.
- Meyer-Berthaud, B., Soria, A., and Young, G.C. 2007.** Reconsidering differences between Cladoxylopsida and Iridopteridales: evidence from *Polyxylon australe* (Upper Devonian, New South Wales, Australia). *International Journal of Plant Sciences* 168, 1085–1097.
- Meyer-Berthaud, B., Taylor, T.N., and Taylor, E.L. 1993.** Petrified stems bearing *Dicroidium* leaves from the Triassic of Antarctica. *Palaeontology* 36, 337–356.
- Miller, M.F., Knepprath, N.E., Cantrill, D.J., Francis, J.E., and Isbell, J.L. 2016.** Highly productive polar forests from the Permian of Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 441: 292–304.
- Montgomery, R.A.P. 1982.** The role of polysaccharidase enzymes in the decay of wood by basidiomycetes. In: Frankland, J.C., Hedger, J.N., and Swift, M.J. (eds), *Decomposer Basidiomycetes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp: 51–61.
- Morris, N. 1985.** The floral succession in eastern Australia. In: Martinez Diaz, C., [general editor], Wagner, R.H., Winkler Prins, and C.F., Granados, L.F. (Eds.), *The Carboniferous of the World II. Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America, & North Africa*. Instituto Geologico y Minero de Espana, Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, Madrid, Spain, pp. 15–23.
- Mosbrugger, V. 1990.** The tree habit in land plants: a functional comparison of trunk constructions with a brief introduction into the biomechanics of trees. *Lecture notes in Earth Science*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Neish, P.G., Drinnan, A.N., and Cantrill, D.J. 1993.** Structure and ontogeny of *Vertebraria* from silicified Permian sediments in East Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 79, 221–243.

- Nicolini, E., Caraglio, Y., Pelissier, R., Leroy, C. and Roggy, J.-C. 2003.** Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinaceae). *Annals of Botany* 92, 97–105.
- Nicolini, E., Chanson, B., and Bonne, F. 2001.** Stem growth and epicormic branch formation in understory beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* 87, 737–750.
- Ohashi, S., Okada, N., Nobuchi, T., Siripatanadilok, S., and Veenin, T. 2009.** Detecting invisible growth rings of trees in seasonally dry forests in Thailand: isotopic and wood anatomical approaches. *Trees - Structure and Function* 23, 813–822.
- Orlova, O.A. 2009.** A new fossil wood (Lyginopteridophyta?) from the Lower Carboniferous of the Arkhangelsk Region. *Paleontological Journal* 43, 584–588.
- Osborne, C.P., Royer, D.L., and Beerling, D.J. 2004.** Adaptive role of leaf habit in extinct polar forests. *International Forestry Review* 6, 181–186.
- Oyston, J.W., Hughes, M., Gerber, S., and Wills, M.A. 2015.** Why should we investigate the morphological disparity of plant clades? *Annals of Botany* 117, 859–879.
- Pennisi, E. 2005.** What Determines Species Diversity? *Science* 309, 90.
- Petit, R.J., and Hampe, A. 2006** Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 187–214.
- Pigg, K.B., and Nishida, H. 2006.** The significance of silicified plant remains to the understanding of Glossopteris-bearing plants: An historical review. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133, 46–61.
- Plumstead, E.P. 1956.** Bisexual fructifications borne on *Glossopteris* leaves from South Africa. *Palaeontographica B* 100, 1–25.
- Poussart, P.F., Evans, M.N., and Schrag, D.P. 2004.** Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. *Earth and Planetary Science Letters* 218, 301–316.
- Prestianni, C., and Gerrienne, P. 2010.** Early seed plant radiation: an ecological hypothesis. In: Vecoli, M., Clément, G., and Meyer-Berthaud, B. (Eds.), *The terrestrialization process: modelling complex interactions at the biosphere-geosphere interface*. Geological Society of London Special Publications, London, UK, pp. 71–80.
- Prestianni, C., Meyer-Berthaud, B., Blanchard, R., Rücklin, M., Clément, G., and Gerrienne, P. 2012.** The Middle Devonian plant assemblage from Dechra Ait Abdallah (Central Morocco) revisited. *Review of Palaeobotany and Palynology* 179, 44–55.
- Prestianni, C., Rustán, J.J., Balseiro, D., Vaccari, E., Sterren, A.F., Steemans, P., Rubinstein, C., and Astini, R.A. 2015.** Early seed plants from Western Gondwana: Paleobiogeographical and ecological implications based on Tournaisian (Lower Carboniferous) records from Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 417, 210–219.
- Raven, J.A., and Edwards, D. 2001.** Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany* 52, 381–401.
- RBG Kew. 2016.** The State of the World's Plants Report – 2016. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Read, C.B., and Campbell, G. 1939.** Preliminary Account of the New Albany Shale Flora. *The American Midland Naturalist* 21, 435–453.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., and Valdes, P.J. 2000.** Jurassic Phytogeography and Climates: New Data and Model Comparisons. In Huber, B.T., Macleod, K.G., and Wing, S.L. (eds.), *Warm climates in Earth History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 297–318.
- Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H., and Kerp, H. 1994.** Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 11841–11843.
- Renault, B. 1896.** Recherches sur les Bactériacées fossiles. *Ann. Sc. Nat. (Bot.)* 2, 275–350.
- Renault, B. 1898.** Les Microorganismes des lignites. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 126, 1828–1831.
- Retallack, G.T., and Dilcher, D.L. 1981.** Arguments for a glossopterid ancestry of angiosperms. *Paleobiology* 7, 54–67.
- Retallack, G.J., and Krull, E.S. 1999.** Landscape ecological shift at the Permian-Triassic boundary in Antarctica. *Australian Journal of Earth Sciences* 46, 785–812.
- Romer, A.S. 1956.** The early evolution of land vertebrates. *Proc Am Philos Soc* 100, 151–167.
- Roth I. 1981.** Structural patterns of tropical barks. Borntraeger, Berlin.
- Rothwell, G.W. 1993.** *Cordaixylon dumusum* (Cordaitales). II. Reproductive biology, phenology, and growth ecology. *International Journal of Plant Sciences* 154, 572–586.
- Rothwell, G.W. 1995.** The fossil history of branching: implications for the phylogeny of land plants. In: Hoch, P.C., and Stephenson, A.G. (eds.), *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics* Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, pp. 71–86

- Rothwell, G.W., and Stockey, R.A. 2016.** Phylogenetic diversification of Early Cretaceous seed plants: The compound seed cone of *Doylea tetrahedrasperma*. *American Journal of Botany* 103, 923 – 937.
- Rowe, N. P., and Jones, T. P. 2000,** Devonian charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164, 331–338.
- Rowe, N., and Speck, T. 2004.** Hydraulics and mechanics of plants: novelty, innovation and evolution. In: Poole, I., and Hemsley, A.R. (eds.), *The evolution of plant physiology*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, UK, pp. 297–325.
- Rowley, D.B., Raymond, A., Parrish, J.T., Lottes, A.L., Scotese, C.R., and Ziegler, A.M. 1985.** Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions. *International Journal of Coal Geology* 5, 7–42.
- Royer, D.L., Osborne, C.P., and Beerling, D.J. 2003.** Carbon loss by deciduous trees in a CO₂-rich ancient polar environment. *Nature* 424, 60–62.
- Rubinstein, C.V., Gerrienne, P., de la Puente, G.S., Astini, R.A., and Steemans, P. 2010. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytologist* 188, 365–369.
- Russell, A.J., Bidartondo, M.I., and Butterfield, B.G. 2002.** The root nodules of the Podocarpaceae harbour arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 156, 283–295.
- Ryberg, P.E., Taylor, E.L., and Taylor, T.N. 2012.** Permineralized lycopsid from the Permian of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 169, 1–6.
- Sallan L.C., and Coates, M.I. 2010.** End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 10131–10135.
- Salleo, S., Logullo, M., Depaoli, D., and Zippo, M. 1996** Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytologist* 132, 47–56
- Sanders, H., Rothwell, G. W., and Wyatt, S. E. 2009.** Key morphological alterations in the evolution of leaves. *International Journal of Plant Sciences* 170, 860–868.
- Sattler, R., and Jeune, B. 1992.** Multivariate analysis confirms the continuum view of plant form. *Annals of Botany* 69, 249–262.
- Schopf, J.M. 1965.** Anatomy of the axis in *Vertebraria*. In: Hadley, J.B. (ed.), *Geology and Paleontology of the Antarctic*, American Geophysical Union, Washington DC, pp. 217–228.
- Schweingruber, F.H. 2007.** Wood structure and environment. Springer, Berlin
- Schwendemann, A.B. 2018.** Leaf venation density and calculated physiological characteristics of fossil leaves from the Permian of Gondwana. In: Krings, M., Harper, C.J., Cuneo, N.R., and Rothwell, G.W. (eds), *Transformative Paleobotany: Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*. pp. 613–628.
- Schwendemann, A.B., Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M., and Dotzler, N. 2009.** *Combresomyces cornifer* from the Triassic of Antarctica: Evolutionary stasis in the Peronosporomycetes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 154, 1–5.
- Scotese, C.R. 2002.** <http://www.scotese.com> (PALEOMAP website).
- Scotese, C.R. 2015.** Some thoughts on global climate change: The transition for Icehouse to Hothouse conditions. http://www.researchgate.net/publication/275277369_Some_Thoughts_on_Global_Climate_Change_The_Transition_for_Icehouse_to_Hothouse_Conditions
- Scott, A.C., and Galtier, J. 1996.** A review of the problems in the stratigraphical, palaeoecological and palaeobiogeographical interpretation of Lower Carboniferous (Dinantian) floras from Western Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90, 141–153.
- Scott, A. C., Galtier, J., and Clayton, G. 1984.** Distribution of anatomically preserved floras in the Lower Carboniferous in Western Europe. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 75, 311–340.
- Serbet, R., Escapa, I.H., Taylor, T.N., Taylor, E.L., and Cúneo, N.R. 2010.** Additional observations on the enigmatic Permian plant *Buriadia* and implications on early coniferophyte evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 168–178.
- Simon, L., Bousquet, J., Lévesque, R.C., and Lalonde M. 1993.** Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363, 37–69.
- Slater, B.J., McLoughlin, S., and Hilton, J. 2012.** Animal–plant interactions in a Middle Permian permineralised peat of the Bainmedart Coal Measures, Prince Charles Mountains, Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 363–364: 109–126.
- Slater, B.J., S. McLoughlin, and J. Hilton. 2015.** A high-latitude Gondwanan lagerstätte: The Permian permineralised peat biota of the Prince Charles Mountains, Antarctica. *Gondwana Research* 27, 1446–1473.
- Smith, S.A., and Donoghue, M.J. 2008.** Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science* 322, 86–89

- Smithson, T.R., Wood, S.P., Marshall, J.E.A., and Clack, J.A. 2012.** Earliest Carboniferous tetrapod and arthropod faunas from Scotland populate Romer's Gap. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 4532–4537.
- Smoot, E.L., and Taylor, T.N. 1986.** Structurally preserved fossil plants from Antarctica: II. A Permian moss from the Transantarctic Mountains. *American Journal of Botany* 73, 1683–1691.
- Soria, A., Meyer-Berthaud, B., and Scheckler, S.E. 2001.** Reconstructing the architecture and growth habit of *Pietzschia levis* sp. nov. (Cladoxylopsida) from the Late Devonian of southeastern Morocco. *International Journal of Plant Sciences* 162, 911–926.
- Soria, A., Meyer-Berthaud, B. 2005.** Reconstructing the Late Devonian cladoxylopid *Pietzschia schulleri* from new specimens from southeastern Morocco. *International Journal of Plant Sciences* 166, 857–874.
- Sperry J.S. 2003.** Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Science* 164, S115–S127.
- Spicer, R., and Groover, A. 2010.** Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *New Phytologist* 186, 577–592.
- Stemans, P., Le Hérisse, A., Melvin, J., Miller, M.A., Paris, F., Verniers, J., and Wellman, C.H. 2009.** Origin and radiation of the earliest vascular land plants. *Science* 324, 353.
- Stein, W.E., Berry, C.M., Hernick, L.V., and Mannolini, F. 2012.** Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature* 483, 78–81.
- Stein, W.E., Mannolini, F., Hernick, L.V.A., Landing, E., and Berry, C.M. 2007.** Giant cladoxylopid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature* 446, 904–907.
- Streel, M., Caputo, M.V., Loboziak, S., and Melo, J.H.G. 2000.** Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations. *Earth-Science Reviews* 52, 121–173.
- Stubblefield, S.P., Taylor, T.N., and Beck, C.B. 1985.** Studies of Paleozoic fungi: IV. Wood-decaying fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian. *American Journal of Botany* 72, 1765–1774.
- Swann, A.L., Fung, I.Y., Levis, S., Bonan, G.B., and Doney, S.C. 2010.** Changes in Arctic vegetation amplify high-latitude warming through the greenhouse effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 1295–1300.
- Taggart, R.E., and Cross, A.T. 2009.** Global greenhouse to icehouse and back again: The origin and future of the Boreal Forest biome. *Global and Planetary Change* 65, 115–121.
- Taylor, E.L. 1990** Phloem evolution: An appraisal based on the fossil record. In: Behnke, H.D., and Sjolund, R.D. (eds.), *Sieve elements: comparative structure, induction and development*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 285–298.
- Taylor, E.L. 1992.** The occurrence of a *Rhexoxylon*-like stem in Antarctica. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 147, 183–189.
- Taylor, E.L., and Ryberg, P.E. 2007.** Tree growth at polar latitudes based on fossil tree ring analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 255, 246–264.
- Taylor, E.L., and Taylor T.N. 1992.** Reproductive biology of the Permian Glossopteridales and their suggested relationship to flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89, 11495–11497.
- Taylor, E.L., Taylor, T.N., and Cúneo, N.R. 1992.** The present is not the key to the past: A polar forest from the Permian of Antarctica. *Science* 257, 1675–1677.
- Taylor, T.N., del Fueyo, G.M., and Taylor, E.L. 1994.** Permineralized seed fern cupules from the Triassic of Antarctica: Implications for cupule and carpel evolution. *American Journal of Botany* 81, 666–677.
- Taylor, T.N., Krings, M., and Kerp, H. 2006.** *Hassiella monospora* gen. et sp. nov., a microfungus from the 400 million year old Rhynie chert. *Mycological Research* 110, 628–632.
- Taylor, T.N., Krings, M., and Taylor, E.L. 2015.** Fossil fungi. Academic Press, London, UK.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., and Krings, M. 2009.** Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants. Academic Press, New York, NY.
- Thomas, H.H. 1933.** On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Series B* 222, 193–254.
- Torsvik, T.H., and Cocks, L.R.M. 2013.** Gondwana from top to base in space and time. *Gondwana Research* 24, 999–1030.
- Traverse, A.1988.** Plant evolution dances to a different beat. *Historical Biology* 1, 277–30.
- Trivett, M.L. 1993.** An architectural analysis of *Archaeopteris*, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111, 301–329.
- Vajda, V., and McLoughlin, S. 2007.** Extinction and recovery patterns of the vegetation across Cretaceous–Palaeogene boundary — a tool for unravelling the causes of the end-Permian mass-extinction. *Review of Palaeobotany and Palynology* 144, 99–112.

- Walkom, A.B. 1928.** Fossil plants from the Upper Palaeozoic rocks of New South Wales. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 53, 260.
- Walton, J. 1923.** On *Rhexoxylon* Bancroft, a Triassic genus of plants exhibiting a liana-type of vascular organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 212, 79–109.
- Ward, P., Labandeira, C., Laurin, M., and Berner, R.A. 2006.** Confirmation of Romer's Gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial arthropod and vertebrate terrestrialization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 16818–16822.
- Wegener, A. 1915.** Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Druck und Verlag von Freidr. Vieweg & Sohn, Brunswick, Allemagne.
- Wilson, C.D., Pardo, J.D., and Anderson, J.S. 2018.** A primitive actinopterygian braincase from the Tournaisian of Nova Scotia. *Royal Society Open Science* 5, 171727.
- Wilson, J.P., Knoll, A.H., Holbrook, N.M., and Marshall, C.R. 2008.** Modeling fluid flow in *Medullosa*, an anatomically unusual Carboniferous seed plant. *Paleobiology* 34, 472–493.
- Wing, S.L. 2004.** Mass Extinctions in Plant Evolution. In: Taylor, P.D. (ed.), *Extinctions in the History of Life* Cambridge University Press, pp. 61–97
- Zwieniecky, M.A., Melcher, P.J., Field, T.S., and Holbrook, N.M. 2004.** A potential role for xylem-phloem interactions in the hydraulic architecture of trees: effects of phloem girdling on xylem hydraulic conductance. *Tree Physiology* 24, 911–917.