

Les Végétaux avant Nous

« de l'algue marine unicellulaire aux plantes à fleurs »

par Roselyne Buscail

Pour être précis, le terme «végétal» désigne l'immense diversité d'organismes, chlorophylliens ou non, qui ne sont pas des animaux ; rappelons toutefois que le «règne végétal» ne représente plus un groupe «naturel», puisqu'il convient d'isoler les champignons d'une part et les bactéries, d'autre part. Le terme «plante» se rapporte à un organisme pluricellulaire photosynthétique.

Cette activité photosynthétique, c'est-à-dire la fonction de produire des glucides à partir de l'eau, du gaz carbonique et de l'énergie lumineuse, est réalisée grâce à la chlorophylle. Toutefois, la photosynthèse a précédé de loin l'apparition de la cellule eucaryote (avec un noyau) et de la chlorophylle.

Voici dans cet article quelques étapes majeures de l'histoire évolutive des végétaux au cours des temps géologiques.

Tout a commencé dans l'eau

Entre 4,6 et 4 Milliards d'années en arrière, d'innombrables procaryotes marins (cellules sans noyau) ont pratiqué la photosynthèse; ce faisant, ils ont rejeté de l'oxygène et modifié les teneurs en cet élément des milieux aquatique et atmosphérique. Cette modification fondamentale a permis l'émergence - et le «succès» - des plantes vertes (donc à chlorophylle), aquatiques et terrestres.

Les premières «traces» d'existence d'organismes unicellulaires chlorophylliens datent du Précambrien. Dans des strates déposées il y a plus de trois milliards d'années (gisement de fossiles de *Fig Tree*, en Afrique du Sud), on a retrouvé de petites sphères organiques de 20 micromètres de diamètre. Elles ressemblent aux unicellulaires photosynthétiques les plus «simples» du monde vivant actuellement, telles que les cyanobactéries *Microcystis*, encore dénommés «fleurs d'eau». De ce gisement, on a aussi extrait des substances organiques analogues aux produits de dégradation de la chlorophylle (des porphyrines) et des protéines. Ces substances confirment la nature biologique et chlorophyllienne de ces «micro-fossiles».

Puis dans le gisement *Gunflint*, au Canada, datant de deux milliards d'années, on a trouvé des filaments constitués de cellules toujours sans noyau, soudées les unes aux autres : *Gunflintia minuta* (un à deux micromètres de diamètre) et *Gunflintia grandis* (2,5 à 6 micromètres) qui rappellent les cyanobactéries *Rivularia* actuelles.

On a peut-être observé des fossiles de *la première cellule eucaryote (un noyau limité par une membrane, des chloroplastes, etc.) dans le gisement de Bitter Springs, en Australie, daté d'un milliard d'années*, mais d'aucuns pensent que les eucaryotes seraient apparus il y a seulement 500 millions d'années, au passage du Précambrien au Cambrien. En effet, *il y a 500 millions d'années*

sont apparues des algues marines filamenteuses ramifiées, comparables à certaines algues vertes actuelles. Ces premiers organismes pluricellulaires possédaient donc des mécanismes de contrôle de la croissance et de la multiplication cellulaire, caractère fondamental des plantes «supérieures».

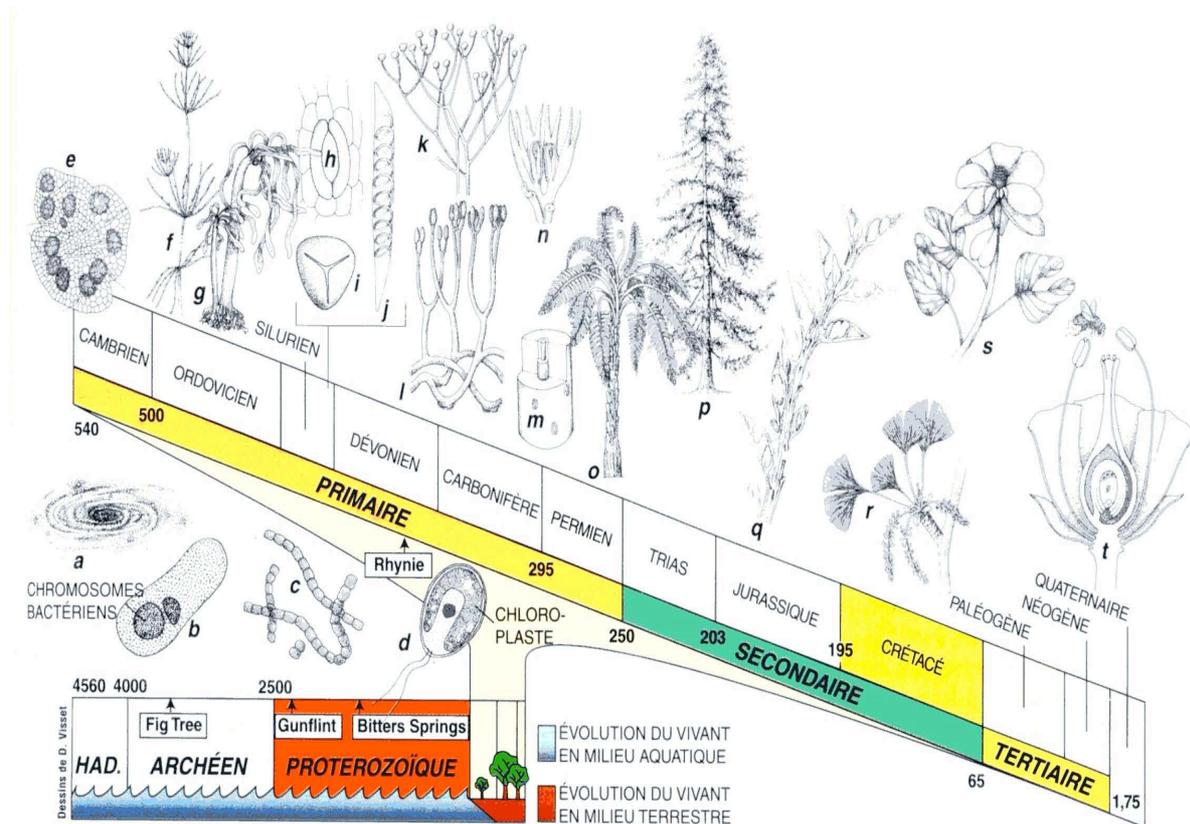
A la conquête des terres émergées

L'invasion végétale du milieu terrestre est, avant tout, une conquête de l'air : une adaptation évolutive remarquable : dans l'air, les plantes ne peuvent survivre, croître et se reproduire que parce qu'elles ont acquis une résistance au dessèchement. La conquête des terres émergées a notamment nécessité un nouveau mode de reproduction : les gamètes (cellules reproductrices) ne sont plus libérés dans l'eau, mais doivent transiter par le milieu aérien. De même, l'oeuf fécondé ou zygote doit être protégé du dessèchement. Toutes les «plantes porteuses d'embryons», ou Embryophytes, ont acquis ces deux caractéristiques. Les Embryophytes regroupent les Bryophytes (mousses, hépatiques), les Ptéridophytes (fougères, prêles) et les Spermatophytes (les plantes à graines, c'est-à-dire les Gymnospermes, plantes sans fleurs à ovules nus, dont les conifères et les Angiospermes, qui sont toutes les plantes à fleurs).

Les gamètes transitent par le milieu aérien : les spores ont servi d'indicateurs d'évolution.

Avant sa germination, la spore est protégée du dessèchement par une paroi composée d'un polymère particulier, le plus résistant connu dans le monde du vivant : la sporopollénine. Cette enveloppe rigide de sporopollénine a permis la fossilisation d'un grand nombre de spores et grains de pollen, source majeure d'information sur les végétations du passé: *les premières spores apparaissent au Silurien supérieur, il y a 420 à 400 millions d'années*.

Quel est l'ancêtre alguaire des Embryophytes ? Parmi les 70 000 espèces d'algues actuelles et fossiles, seules les algues vertes partagent avec les embryophytes une même composition chimique de la paroi cellulaire (polysaccharides, dont la cellulose), des pigments photosynthétiques (chlorophylles *a* et *b*, caroténoïdes), le même type de réserve nutritive (amidon) et une organisation flagellaire similaire à celle des cellules mobiles. Chez les algues



2. L'ÉVOLUTION DES VÉGÉTAUX est récapitulée sur cette échelle des temps géologiques (en millions d'années). On indique aussi les âges des principaux gisements de fossiles végétaux. Environ deux milliards d'années après la formation de la Terre (a) apparaissent les premières cellules procaryotes (sans noyau b). Des associations de procaryotes forment des filaments (c). Les unicellulaires eucaryotes (avec noyau, d) sont apparus il y a un milliard d'années. Durant les 540 derniers millions d'années, les plantes sont sorties de l'eau pour coloniser de larges régions terrestres. Les algues *Coleochaete* (e) retiennent leurs œufs fécondés dans des tissus nourriciers. L'appareil végétatif d'algues telles que *Chara vulgaris* (f) est ramifié, mais peu différencié. Chez l'algue brune laminaire (g), le thalle se cramponne aux rochers. Lorsqu'elles sortent des eaux, les plantes acquièrent sur l'épiderme des stomates (h), qui permettent les échanges gazeux avec l'atmosphère, dispersent dans l'air les premières spores (i) et élaborent des tubes conducteurs de sève (j) pour irriguer les parties aériennes. La première plante vasculaire, peut-être *Cooksonia* (k), possède des axes aériens nus, ramifiés et

terminés par des sporanges (qui portent les spores). Les ptéridophytes archaïques *Rhynia* (*Aglaophyton major*, l) peuplent les marais dévoniens en Écosse : leur tige porte des stomates et contient un simple cordon vasculaire central (m). La première fougère à graine (ou Ptéridospermatophyte) connue, *Elkinsia polymorpha* (n), protège ses ovules dans un tégument lobé et les porte dans des cupules, à l'extrémité des rameaux. Au cours de l'ère Primaire, les Ptéridospermatophytes deviennent arborescentes (o). Au début de l'ère Secondaire apparaissent les conifères (p). Les premières fleurs sont sans doute celles d'*Archaeofructus liaomongensis* (q). Les plantes de la famille du *Ginkgo biloba* sont soit mâles, soit femelles ; la plante mâle « en fleur » (r) produit du pollen, lequel émet des spermatozoïdes mobiles. La première plante à fleurs hermaphrodite complète serait *Archaeanthus linnenbergeri* (s). Le pollen est transporté d'une fleur à l'autre par les insectes (t, à gauche) ou par le vent (t, à droite) : le pollen se colle sur les stigmates du carpelle, puis produit un tube pollinique qui conduit directement les gamètes mâles (non mobiles) jusqu'aux gamètes femelles.

vertes, une petite vingtaine d'espèces, regroupées dans l'ordre des Coleochaetales, possèdent le plus grand nombre de points communs avec les 250 000 espèces actuelles d' Embryophytes, dont la présence de lignine (substance caractéristique de soutien et des éléments conducteurs de sève) et de sporopollénine dans la paroi interne du zygote.

Dans l'ordre des Coleochaetales, toutes les espèces du genre *Coleochaete*, dont les Charophycées modernes sont les descendants, retiennent le zygote diploïde sur le gamétophyte, ce qui constitue la deuxième caractéristique des embryophytes : des cellules corticales entourent le zygote et l'approvisionnent en sucres. Ainsi, après la fécondation, les œufs de *Coleochaete* accumulent des réserves. Toutes les données actuelles confirment que les Embryophytes partagent de nombreux caractères homologues, hérités d'un ancêtre commun de type alguaire, proche des *Coleochaete*.

La sortie des eaux

Au Dévonien, il y a environ 380 millions d'années, des organismes entiers «sortent» des eaux et s'adaptent à des conditions nouvelles.

Dans l'air, les contraintes sont fortes et nouvelles: les conditions atmosphériques sont instables ; le milieu est peu porteur ; le dessèchement est rapide. Pour acquérir un port érigé, la plante doit surmonter la pesanteur, ce qui implique pour le végétal la mise en place d'organes distincts pour l'absorption de l'eau et des sels minéraux dans le sol, pour la conduction de ceux-ci et pour l'assimilation à l'air libre. Ainsi, à mesure que des espaces terrestres plus hostiles sont investis, des organes et des tissus se spécialisent.

Tout d'abord, quelques plantes, comme les hépatiques et certaines mousses, tapissent le sol terrestre humide, ce qui maximise la surface d'absorption de l'eau et minimise les effets desséchant de l'air. Puis, pour réduire les pertes d'eau, une adaptation plus efficace consiste à recouvrir les épidermes de cutine, substance imperméable à l'eau. Hélas cette «cuticule» des plantes terrestres est également étanche au gaz carbonique et à l'oxygène. La solution a donc consisté à l'interrompre par des appareils cellulaires spécialisés, les stomates.

Dissémination des spores

Ces simples adaptations végétatives au milieu aérien, performantes pour la survie d'un organisme, ne suffisent pas à assurer l'évolution génétique entre individus de générations successives. Les premières plantes terrestres sont sans doute dotées de formes héritées de leurs ancêtres, de reproduction asexuée (multiplication végétative), qui assure la perpétuation d'individus génétiquement identiques. La reproduction sexuée favorise l'évolution des espèces, grâce au mélange des génomes des deux parents. Au cours de leur évolution vers la reproduction sexuée, les embryophytes se répartissent en deux groupes, chacun explorant une stratégie différente pour leur reproduction sexuée : « Les Bryophytes » avec prédominance de la génération gamétophytique, « Les Fougères, Conifères et Angiospermes » sporophytique.

Chez les mousses et les autres Bryophytes, le sporophyte, très transitoire, reste petit, inféodé à un substrat humide, et dépend entièrement du gamétophyte, qu'il parasite pour sa croissance. Les Fougères, les Conifères et les Angiospermes, qui sont toutes les plantes vasculaires, ont un grand sporophyte, rapidement autotrophe, de plusieurs centimètres à une centaine de mètres. Le vent est un vecteur de dispersion des spores d'autant plus efficace qu'elle sera effectuée loin du sol et a donc favorisé la fonction reproductrice du sporophyte des plantes terrestres.

Croissance verticale

L'édification verticale d'une plante requiert une

conduction active de l'eau et des nutriments. Ainsi, il faut une seconde à des molécules d'eau pour traverser une cellule de 50 micromètres de longueur, et un an pour parcourir une file de 500 cellules alignées, soit 10 centimètres environ. Le développement vertical n'a pu se réaliser que par l'apparition de tissus conducteurs de la sève.

Il y a 420 Millions d'années, dans les sédiments du Silurien supérieur, la découverte de spores, de fragments d'épidermes à stomates et d'éléments conducteurs montre que des végétaux s'étaient déjà «aventurés» sur la terre ferme. Puis, *les premières plantes entières* ont été découvertes dans le marécage dévonien de Rhynie, en Écosse, *daté de 380 millions d'années*. Ce sont les *Rhynia*, formées d'axes aériens cylindriques, étroits et ramifiés, de 20 à 50 centimètres de hauteur, portés par des axes horizontaux souterrains de même structure. Les tiges aériennes nues (sans feuille) comportent un tissu chlorophyllien assimilateur, recouvert d'un épiderme à stomates, et sont souvent terminées par des sporanges ovoïdes (organes où sont produites les spores). Leur structure vasculaire est simple : un étroit cordon central conduit la sève brute pompée dans le sol vers l'apex des tiges ; il est entouré d'un manchon qui conduit la sève élaborée vers les tissus de réserve de la plante.

Apparition des plantes à graines

Dès la fin du Dévonien, il y a 365 millions d'années, les premières plantes à graines apparaissent et le monde végétal se diversifie considérablement, des formes herbacées à l'arbre. Les plantes ont ensuite cherché, avec une inventivité inouïe, à toujours augmenter l'efficacité de la photosynthèse, notamment en édifiant des organes foliaires, spécialisés et d'une superficie croissante.

La plus ancienne plante à graine fossile, *Elkinsia polymorpha*, date du Dévonien supérieur (entre 360 et 350 millions d'années). Les ovules de cette plante se trouvent aux extrémités apicales de rameaux grêles disposées en coupe. L'extrémité supérieure de l'ovule était effilée pour capter les grains de pollen. Ainsi, dès cette période, des grains de pollen étaient acheminés par voie aérienne jusqu'aux ovules nus de ces premières *fougères à graines* (Ptéridospermaphytes). Ces dernières se diversifient notablement sur toute la planète, au cours du Primaire supérieur et du Secondaire.

En 1896, les botanistes japonais Hirase et Ikeno montrent que les grains de pollen de *Ginkgo biloba* et *Cycas revoluta* libèrent directement dans les ovules des spermatozoïdes flagellés mobiles. Ces végétaux sont apparus au Carbonifère (362-292 Millions d'années). Après avoir pénétré dans l'ovule, le grain de pollen émet un tube pollinique qui digère une partie des tissus internes (le nucelle), édifiant ainsi une chambre pollinique. Celle-ci se remplit de liquide ; puis le grain de pollen libère les spermatozoïdes, qui nagent dans cette «piscine»

millimétrique pour atteindre le gamète femelle (l'oosphère). Semblable à celui des mammifères, puisque impliquant encore des gamètes mâles mobiles ; ce mode de reproduction précède la siphonogamie intégrale des Gymnospermes évoluées (comme les conifères actuels) et des Angiospermes, où le tube pollinique conduit jusqu'à l'oosphère des noyaux spermatiques incapables de se déplacer par eux-mêmes.

Les premières formes de fécondation éminemment «terrestre», c'est-à-dire strictement siphonogame (sans gamètes mâles nageurs et indépendante de tout liquide), s'installent chez quelques rares conifères de la fin du **Permien (il y a 230 millions d'années) puis de l'ère Secondaire.**

Le paysage se colore

Quand les premières fleurs d'Angiospermes, championnes de la fécondation siphonogame, ont-elles coloré les paysages terrestres ?

Jusque récemment, **les plus anciennes traces de fleurs** étaient des fossiles datés du **Crétacé inférieur (à l'étage Aptien, il y a 110 millions d'années)** des gisements du *Gippsland* (État de Victoria, Australie) : ce sont les empreintes d'une inflorescence, similaires aux grappes du lilas, et de feuilles composées et à nervation ramifiée. Cette plante serait une herbe pérenne de marécage.

L'organe caractéristique des Angiospermes est le carpelle clos (qui donnera le fruit, lui aussi typiquement angiospermien) qui est fossilisable.

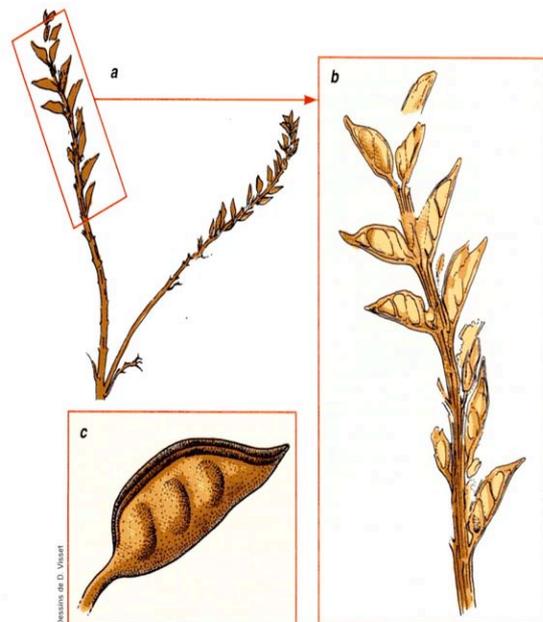
Les premiers carpelles de l'Évolution ont peut-être été découverts, sous forme fossilisée, en Chine (localité Jianshangou, formation Yixian), dans des strates du **Jurassique supérieur (daté de 140 millions d'années environ)** (Sun et al, 1998). Baptisé *Archaeofructus liaoningensis*, ce fragment porte des fruits (des follicules qui renferment des graines). L'apparition de ces fruits constitue un nouveau repère temporel dans la séquence évolutive aboutissant au premier carpelle clos. Les organes polliniques d'*Archaeofructus* restent inconnus, d'autant que l'on n'a retrouvé aucun grain de pollen dans les sédiments. Toutefois, sur le tiers inférieur des axes fertiles, des pédicelles pourraient avoir porté soit des fruits caduques à maturité, soit des organes tels que des étamines.

Les seuls organes végétatifs observés sont deux «feuilles», situées à la base de la structure florale. Par l'aspect et/ou la couleur de ces feuilles, *Archaeofructus* attirait peut-être des insectes pollinisateurs. En effet, le stigmate des carpelles semble avoir exsudé une substance consommée par les diptères découverts dans les mêmes sédiments. Autre éventualité : les crêtes élargies des stigmates auraient fonctionné comme piège pour des grains de pollen anémophiles. Aussi bien les insectes que le vent peuvent avoir pollinisé *Archaeofructus*. Le mode de pollinisation n'est ici pas encore «sélectionné», comme ce sera systématiquement le

cas pour les Angiospermes fossiles plus récentes telles qu'*Archaeanthus linnenbergeri*, la plus complète des Angiospermes du Crétacé moyen, retrouvée dans la formation *Dakota*.

La découverte d'*Archaeofructus* éclaire d'un jour nouveau le problème de l'origine des plantes à fleurs. Il se pourrait que certaines lignées de «fougères à graines» du Secondaire aient engendré, d'une part, les Gnétales et, d'autre part, les Angiospermes par l'intermédiaire de formes similaires à *Archaeofructus*.

Enfin, depuis près d'un siècle, on admet que les Angiospermes sont d'origine exclusivement tropicale (grains de pollen fossiles). La découverte en Chine d'*Archaeofructus*, du Jurassique, ainsi que d'Angiospermes primitives, du Crétacé inférieur (entre 100 et 140 millions d'années) de Mongolie et de la région du lac Baïkal, en Sibérie, suggère que l'Asie aurait été l'une des zones de diversification des premières Angiospermes.



6. UNE BRANCHE D'*ARCHAEOFRACTUS LIAONINGENSIS*, la première plante à carpelles (organes féminins qui deviennent des fruits), d'après un fossile découvert en Chine et datant de 140 millions d'années (a) : elle mesure 85 millimètres de long et porte 60 fruits. Ces fruits sont insérés en spirale sur de petits pédicelles (b). La feuille carpellaire (c), repliée dans le sens de la longueur, enferme plusieurs ovules. Vraisemblablement, les deux bourrelets longitudinaux étaient, non pas jointifs, mais seulement suturés par des sécrétions du carpelle : aussi efficace qu'une paroi, cette barrière biochimique ne pouvait être franchie que par un tube pollinique.

Avec une économie de moyens stupéfiante : photosynthèse et usage de polymères originaux (sporopollénine et lignines), les plantes ont conquis tous les biotopes terrestres, depuis les sols accueillants des contrées humides jusqu'aux déserts brûlants ou glacés.

De nos jours, les plantes continuent d'évoluer bien que certaines aient traversé indemnes les temps géologiques et soient encore visibles de nos jours comme il y a bien longtemps. C'est le cas de *Ginkgo biloba*, de *Cicas revoluta* apparus au Carbonifère, il y a environ 300 Millions d'années, des *Araucarias* dont le « *Pin de Wolleni* », apparu il y a 200 Millions d'années sur le continent de la Gondwana, et qui est encore visible en Australie. Quant au *Méta Séquoia glyptostroboides* du Pliocène (entre 5 et 2 Millions d'années), il vit en Chine où il fait l'objet d'une protection.

Citons aussi *Amborella trichopoda*, arbuste à feuilles persistantes, endémique de Nouvelle-Calédonie, le seul représentant vivant d'une lignée qui a émergé à la base de la phylogénie des Angiospermes, il y a environ 130 Millions d'années et est donc considérée souvent comme la plus archaïque des plantes à fleurs sur terre. *Amborella trichopoda* est la seule espèce du genre *Amborella* et ce dernier seul genre de la famille des Amborellaceae (Field et al, 2001 ; Thien et al, 2003).

Je conclurai sur un groupe évolutif récent : les Orchidées, une des plus belles et des plus foisonnantes réussites de l'évolution végétale récente. Une plante à fleur sur douze, environ, est une orchidée. Jusqu'à ces dernières années, les orchidées étaient considérées comme une famille très jeune, apparaissant brusquement en Asie, avec leurs caractères propres, il y a seulement 2 Millions d'années puisque leurs plus anciens fossiles dataient de cette période. La grande rareté des fossiles d'orchidées pouvait cependant être due à leur mode de vie : les plantes tropicales pourrissent rapidement et ne fossilisent donc que très difficilement. Récemment des chercheurs ont découvert le plus vieux fossile d'orchidée connu (Ramirez et al, 2007). Il s'agit en fait d'une abeille piégée dans l'ambre (daté de 15 à 20 Millions d'années) qui présente des pollinies, paquets de grain de pollen typiques des orchidées, collées à ses pattes, témoignage fossile unique de la précieuse pollinisation exercée par les abeilles. L'espèce a été baptisée *Meliorchis caribea*. Grâce à cet échantillon de *Meliorchis caribea* et à la méthode de l'horloge moléculaire, basée sur des analyses d'ADN, Santiago Ramirez et ses collègues ont reconstitué les grandes branches de l'arbre généalogique des orchidées. Ils estiment que l'ancêtre commun le plus récent des orchidées vivait il y a 76 à 84 Millions d'années et que ces plantes ont véritablement commencé à se diversifier après la grande extinction de la limite Crétacé-Tertiaire qui a rayé beaucoup d'espèces de la surface de la terre, notamment les dinosaures.

Références :

- Field TS, T Brodribb, T. Jaffré, NM Holbrook

(2001) Acclimation of leaf anatomy, photosynthetic light use, and xylem hydraulics to light in *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int J Plant Sci*, 162 : 999–1008.

- Thien LB, TL Sage, R Jaffré, P Bernhardt, V Pontieri, PH Weston, D Malloch, 2003 The population structure and floral biology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Ann Mo Bot Gard*, 90: 466–490.

- Ramirez S, B Gravendeel, R Singer, C Marshall, N Pierce, 2007 Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator, *Nature*, 448 : 1042-1045.

- Sun G, DL Dilcher, S Zheng, Z Zhou, 1998 Search of first flower : a Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China, *Science*, 282 : 1692-1695.

Des espèces tropicales aux indigènes du Roussillon à protéger comme celle-ci.



Ophrys Tenthredinifera (Photo R. Buscail)