

L'évolution des végétaux : de la cellule aux angiospermes

Autor(en): **Berger, Jean-Pierre**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles =
Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg**

Band (Jahr): **76 (1987)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308660>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

L'évolution des végétaux : De la cellule aux angiospermes

par JEAN-PIERRE BERGER,
Institut de Géologie, CH-1700 Fribourg,
et Musée géologique, CH-1015 Lausanne-Dorigny

Introduction

Le présent article n'a pas pour but de dresser une liste exhaustive des processus évolutifs qui ont présidé à l'histoire des plantes, ni même de passer en revue toutes les étapes de cette histoire : un livre n'y suffirait pas. Il se propose simplement de décrire les phases les plus intéressantes de l'évolution, vues sous l'angle des végétaux. Dans un souci de simplification, j'ai dû bien souvent employer des termes anthropomorphiques qui, s'ils sont pris à la lettre, pourraient donner au lecteur une fausse idée des voies de l'évolution : par exemple, les algues n'ont jamais « décidé » de conquérir la terre ferme et les glossoptéridales n'auront jamais su qu'elles « donneraient le jour » aux angiospermes. Si la suite des événements qui seront décrits plus loin paraît obéir à une voie déterministe, elle l'est principalement par le fil conducteur que j'ai suivi durant ces pages : celui de l'adaptation à des milieux toujours plus variés. Ces adaptations sont le fruit de la lutte constante que se livrent mutations génétiques et contraintes de l'environnement, ce que, depuis Darwin, on nomme la sélection naturelle. Le lecteur qui désirerait des informations sur les processus évolutifs (spéciation, sélection, extinction, disparition, etc.) pourra se référer aux nombreux ouvrages traitant le sujet (GOULD, 1982, 1984; GOULD & ELDREDGE, 1977; ELDREDGE, 1982; TIFFNEY, 1985; NIKLAS et al., 1983; CHERFAS, 1982) qui, par leur approche plus théorique, complèteront l'évolution des plantes que nous allons essayer d'esquisser.

1. Evolution « chimique » et origine de la vie

Les premières phases de l'origine de la vie sur terre ne sont connues que par des expériences de laboratoire qui ont permis d'émettre diverses hypothèses sur l'évolution chimique qui s'est développée entre 4.5 milliards (début de la formation de la croûte) et 4 milliards d'années. Les principales étapes peuvent être résumées de la manière suivante (fig. 1):

- a) Lors de la formation de la croûte (accrétion terrestre), les premiers éléments organogéniques (c'est-à-dire les éléments de base du monde vivant) sont présents, notamment l'hydrogène (H), le carbone (C), l'azote (N), le soufre (S) et l'oxygène (O). C'est OPARIN qui, en 1924, a montré que sous une température élevée, les différents éléments se combinent entre eux pour former des molécules organogéniques indispensables à la formation de la vie, telles que CH_4 , NH_3 , H_2O , H_2S , CO_2 ou N_2 .

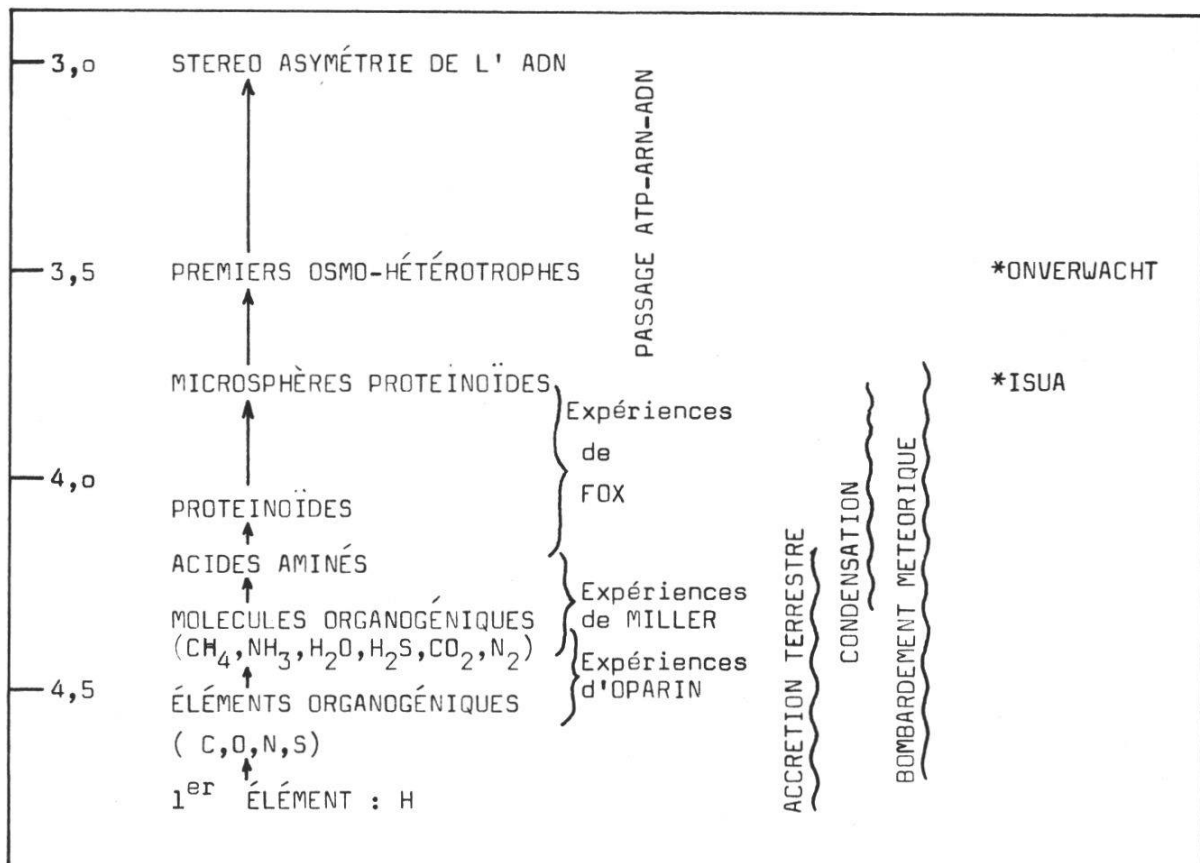


Fig. 1 : Passage de l'évolution «chimique» à l'évolution «biologique» (âges en milliards d'années).

b) A partir de là, MILLER (1953, 1955) démontra que des molécules organogéniques soumises à des décharges électriques pouvaient produire, sous certaines conditions, des acides aminés. Ces mêmes acides aminés vont se complexifier et former les premiers «protéinoïdes», c'est-à-dire des macromolécules contenant la majorité des 20 acides aminés que possèdent les vraies protéines. Ces protéinoïdes peuvent former, par refroidissement, des microsphères de 0.5–2 µm de diamètre, dotées d'une paroi comparable à celle des bactéries (FOX, 1964, 1968, 1976). D'autre part, ces protéinoïdes peuvent s'associer en «coacervats» (cf. OPARIN, 1965) qui sont des systèmes de macromolécules formant des gouttelettes de 2 à 670 µm dont vont dériver les premiers coccoïdes appelées par KREMP (1982) «osmo-hétérotrophes». Ces «osmo-hétérotrophes» représentent une étape intermédiaire en direction des monères: elles ingèrent des molécules organiques par osmose (KREMP, 1982). Dans le même temps, grâce à la présence de métaux catalytiques (favorisant les combinaisons), les séquences d'acides aminés vont devenir toujours plus complexes et former l'ATP (adénosine triphosphate), l'ARN (acide ribonucléique) et l'ADN (acide désoxyribonucléique) qui sont les fondements génétiques de tout être vivant, et qui vont permettre, de par leurs possibilités de variation, la diversification des organismes vivants.

2. Des expériences de laboratoire aux données géologiques

Les données géologiques les plus anciennes dont nous disposons datent d'environ 4 milliards d'années : ceci signifie que la croûte terrestre primitive était déjà formée à cette époque. Les recherches actuelles semblent tendre vers un âge de 4.1–4.2 milliards d'années pour la première croûte terrestre (SCHMITT, 1975 ; GOODWIN, 1975). D'autre part, suite notamment à l'étude des échantillons de la lune, il paraît clair qu'un bombardement météorique intense a affecté la terre entre 4.5 et 3.9 milliards d'années (MURTHY, 1975). Ces météorites ont causé de profonds changements de la croûte, favorisant une composition silice-magnésium au détriment de la forme silice-aluminium.

C'est probablement à cette période (entre 4.5 et 4.2 milliards d'années) que l'évolution chimique, partant des éléments organogéniques primitifs pour aboutir aux acides aminés, a eu lieu. (Les décharges électriques de l'expérience de Miller peuvent simuler les violents orages accompagnant le volcanisme intense de l'époque [BOUREAU, 1984].)

D'autre part, entre 3.8 et 4.2 milliards d'années, une très forte condensation de vapeur d'eau va produire une hydrosphère primitive réductrice, c'est-à-dire sans oxygène (MURTHY, 1975). De par cette condensation, les conditions requises étaient présentes pour former les protéinoïdes microsphères proposés par Fox. C'est à ce stade que les roches d'Isua (3.8 milliards) vont apporter un élément capital.

2.1. Les premiers témoins

Les plus anciennes roches sédimentaires (les seules roches à pouvoir conserver des témoins de la vie passée) sont datées de 3.8 milliards d'années : il s'agit d'une méta-quartzite dans laquelle PFLUG (1978, 1979) a décrit des microsphères d'origine organique qu'il a dénommées *Isuasphaera isua* ; ces microsphères présentent de grandes analogies avec les « microsphères protéinoïdes » actuelles produites en laboratoire par Fox (1964 ; cf. plus haut). Malgré les controverses concernant l'identité des microsphères fossiles de Pflug (on ne peut exclure qu'il s'agisse de formations purement minérales n'ayant qu'une convergence de forme avec les microsphères protéinoïdes), on peut admettre que les microsphères protéinoïdes existaient déjà il y a 3.8 milliards d'années sur terre. D'autres découvertes, notamment faites dans les niveaux de l'Onverwacht Group en Afrique du Sud (datés d'environ 3.7 milliards d'années), semblent confirmer cette hypothèse. PFLUG (1976) y a notamment décrit « *Ramsaysphaera ramses* », une structure organique de 500 à 5000 μm , qui pourrait correspondre selon KREMP (1982) aux premiers osmo-hétérotrophes.

L'évolution ATP-ARN-ADN reste très difficile à cerner au vu des documents fossiles. Les plus anciens prokaryotes (cf. chap. 3) sont connues dès 3.5 milliards d'années. Or ces organismes possèdent l'ADN, ce qui signifie que l'évolution ATP-ARN-ADN a dû se faire, par étape, entre 3.8 (microsphères protéinoïdes) et 3.5 milliards d'années (prokaryotes). Nous admettons donc que la stéréoasymétrie de l'ADN, dernier stade de l'évolution « biochimique », était acquise il y a environ 3.5 milliards d'années.

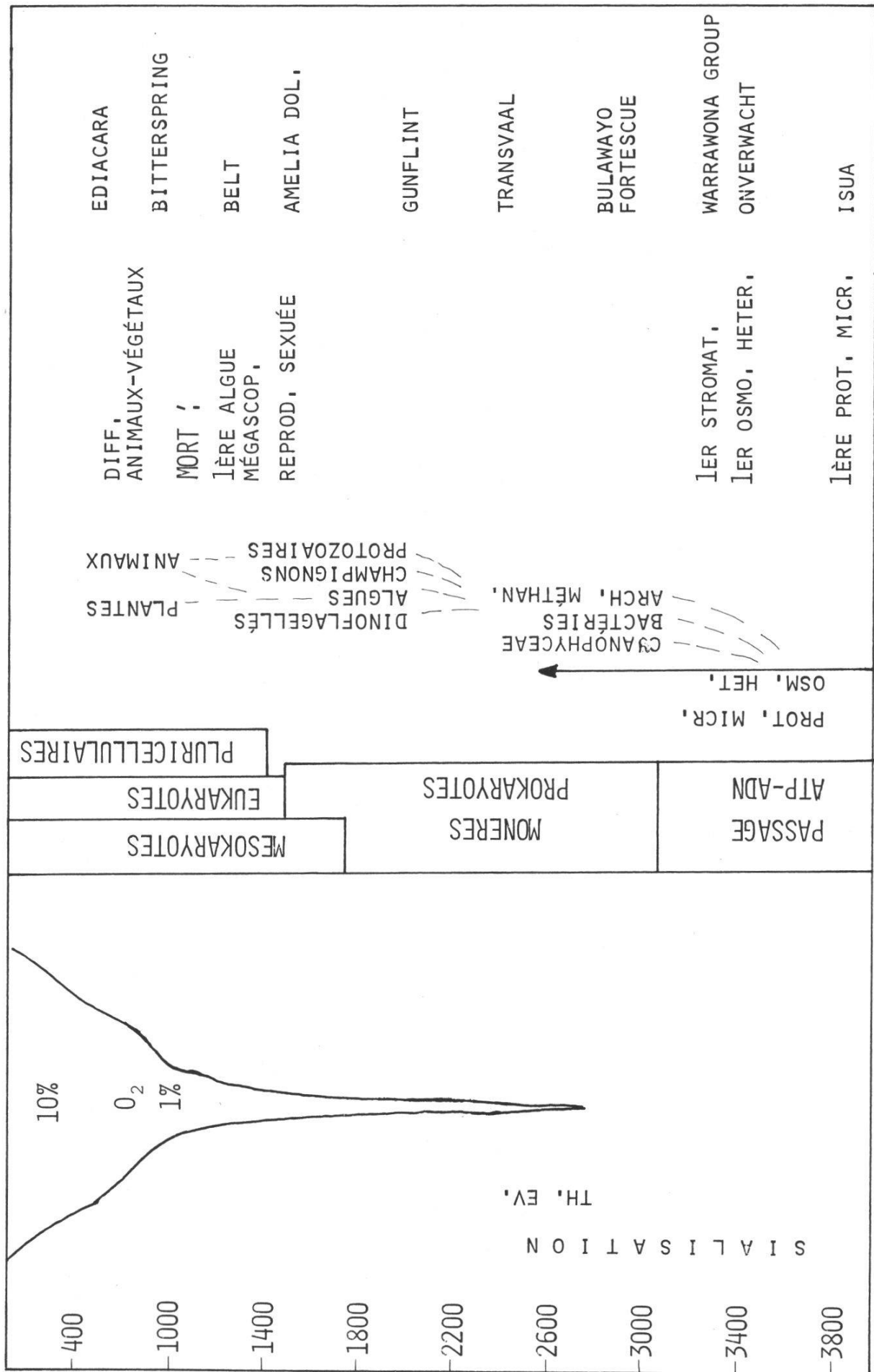


Fig. 2 : Des premiers prokaryotes à la diversification des eukaryotes (âges en millions d'années).
 Th. ev. = Thermal events
 Prot. Micr. = Microsphères protéinoïdes
 Osm. Het. = Osmo-Hétérotrophes
 Stromat. = Stromatolites

2.2. *L'origine de la vie*

Les découvertes mentionnées plus haut, qu'il s'agisse des expériences de laboratoire ou des données géologiques, posent le problème de l'origine de la vie. Les protobiogénéticiens semblent actuellement se diriger vers une notion de « vie par étape » : il y aurait une « vie primitive » (représentée peut-être par le stade des microsphères protéinoïdes ?), ainsi que des stades « intermédiaires ».

Selon le point de vue auquel on se place, l'apparition de la « vie » peut être datée de 3.5 à 3.8 milliards d'années. Ce qui est sûr, c'est que les premiers prokaryotes (3.5 milliards d'années) sont bien des êtres vivants, quelles que soient les considérations philosophiques ou scientifiques concernant le sens du terme « vie ».

3. Les prokaryotes ou moneres

3.1. *Les prokaryotes actuels*

Les prokaryotes sont des organismes unicellulaires qui ne possèdent pas de membrane nucléaire (c'est-à-dire que l'ADN y est « diffus » et non pas enfermé dans un noyau), ni d'organites connues chez les formes plus développées (eukaryotes) comme les mitochondries, les plastides ou l'appareil de Golgi.

Actuellement, les prokaryotes sont représentés par trois grands groupes :

- les bactéries ;
- les microtatiobites, c'est-à-dire les virus ;
- les cyanophycées, appelées aussi « algues bleues » bien qu'elles ne soient pas des algues (les algues sont des eukaryotes).

3.1.1. Les bactéries

Elles se distinguent des Cyanophyceae par l'absence de chlorophylle typique. Les gènes sont souvent groupés en un unique chromosome. Elles peuvent former des corps à plusieurs cellules, mais ces corps ne représentent qu'une association de cellules semblables individuelles, et non pas un corps pluricellulaire au sens strict.

Il faut cependant remarquer que les archaeobactéries méthanogènes anaérobies, qui se développent dans une atmosphère de CO₂ et H₂ (et produisent du méthane) possèdent des caractères uniques (notamment dans la transmission ADN-ARN), ce qui a entraîné des chercheurs à les rattacher directement (et peut-être séparément des autres bactéries) aux osmo-hétérotrophes.

3.1.2. Les microtatiobites

On ne sait rien de l'origine des virus. Toutefois, le fait qu'ils soient toujours liés aux bactéries pour leur cycle de reproduction laisse supposer une origine commune.

3.1.3. Les cyanophycées

Elles sont plus primitives que les bactéries du fait de :

- l'absence de bilcoprotéides,
- l'absence ou la différence de composition de la chlorophylle.

Comme les bactéries, les cyanophycées peuvent produire des colonies de cellules, appelées cénobes.

3.1.4. Les stromatolites

L'association bactéries + Cyanophyceae peut former des édifices rocheux appelés stromatolites, constitués d'une succession de couches de sédiments fixés par ces organismes. Ces stromatolites, bien connus actuellement dans les milieux marins peu profonds, se conservent très bien à l'état fossile.

3.2. *Les prokaryotes fossiles*

La reconnaissance, dans des sédiments fossiles, de bactéries, virus ou cyanophycées individuelles est très difficile du fait des problèmes de conservation que posent ces organismes. Par contre, les stromatolites sont un témoignage précieux de l'activité de ces prokaryotes, car ils sont aisément reconnaissables et se fossilisent très facilement.

Les plus anciens stromatolites connus sont ceux de la Warrawoona Group en Australie, datés de 3.5 milliards d'années (WALTER et al., 1980; AWRAMIK, 1982) et ceux du Fortescue Group en Australie (2.8 mia) et de Bulawayo, au Zimbabwe (2.5-2.8 mia). Ils sont la preuve de l'existence des prokaryotes à ces âges reculés. On peut donc supposer que c'est peu après 3.5 mia d'années que se sont formés les premiers prokaryotes, issus d'un stock commun de protéinoïdes microsphères et/ou d'osmo-hétérotrophes. Ces organismes vont régner sur la planète jusqu'à 1.5 mia d'années, comme en témoignent les gisements du Transwaal (Afrique du Sud, 2.3 mia) ou de la Gunflint Formation au Canada (env. 2 mia d'années).

4. Le passage des prokaryotes aux eukaryotes

4.1. *Les mésokaryotes*

Quand et comment s'est produit le passage des prokaryotes aux eukaryotes? La question est difficile à résoudre et fait encore l'objet de diverses interprétations.

Comme le montre la figure 3, il existe dans la nature actuelle un groupe que l'on peut qualifier d'intermédiaires, dénommé «mésokaryotes» (DODGE, 1965).

Actuellement représenté par les dinoflagellés, ce groupe présente de nombreuses affinités avec les eukaryotes (présence de mitochondries, plastides, appareil de Golgi, etc.), mais possède une structure nucléaire intermédiaire entre pro- et eukaryotes. D'autre part, une étude détaillée sur les adaptations qu'a nécessitées le passage pro-

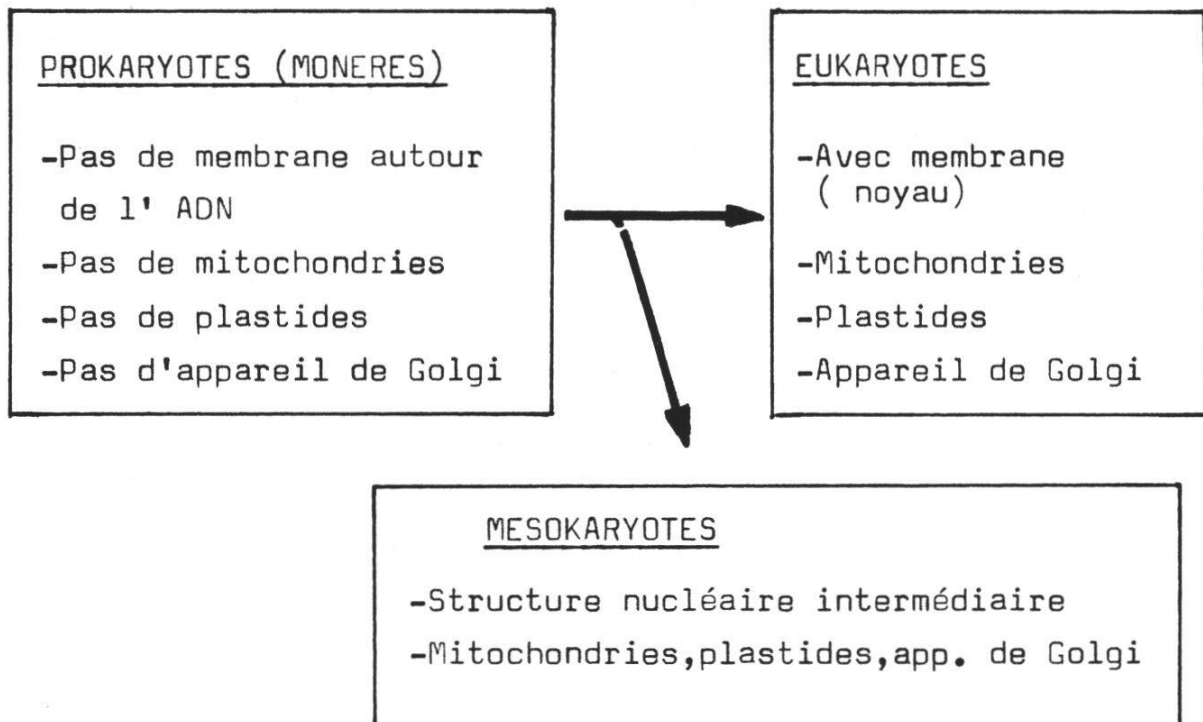


Fig. 3 : Différences entre pro-, méso- et eukaryotes.

eukaryotes (AWRAMIK & VALENTINE, 1985) a montré que c'est par l'ingestion de symbiontes prokaryotiques que la cellule eukaryote s'est peu à peu formée, entre 3 et 1.5 mia d'années.

4.2. Les premiers eukaryotes

Au niveau des fossiles du Précambrien, il est très difficile de distinguer s'il s'agit d'un pro-, méso- ou eukaryote. Les principaux critères considérés sont :

1. la taille,
2. la présence de tétrades,
3. la pluricellularité.

4.2.1. La taille

TAYLOR (1981) fait remarquer que, suite aux indications de SCHOPF & OEHLER (1976), les unicellulaires plus vieux que 1.4 mia d'années ont une taille de 1 à 35 μm , ce qui s'accorde avec les populations de prokaryotes, alors que, dans l'ensemble, les unicellulaires décrits après 1.4 mia d'années présentent des tailles plus grandes s'accordant mieux avec une population de type eukaryote. AWRAMIK (1982) estime que les cellules inférieures à 20 μm sont des « candidats prokaryotes », alors que celles de plusieurs centaines de μm sont certainement eukaryotiques.

4.2.2. Les tétrades, témoins de la reproduction sexuée

Les prokaryotes se reproduisent généralement par voie dite « asexuée », c'est-à-dire que la cellule-mère se transforme en cellules-filles semblables à elle de façon simple (par scission par exemple).

Les eukaryotes, eux, se reproduisent par voie « sexuée », nécessitant une alternance de générations. Il faut rappeler ici que les eukaryotes ont un nombre pair de chromosomes, que l'on désigne par $2N$ (2 fois un nombre N de chromosomes). L'organisme se divise, mais en produisant des individus à N chromosomes seulement : en effet, non seulement la cellule s'est divisée en 2 ou 4, mais le noyau a lui aussi fait l'objet d'une séparation des chromosomes, par réduction (R!). La cellule à N va se chercher un partenaire N pour reformer un individu à $2N$, par fécondation (F!). Le processus permet le renouvellement génétique et va être indispensable à la diversification des formes de vie. C'est ainsi que les eukaryotes ont produit des formes aussi variées que les protozoaires, les animaux, les plantes et ... l'homme. Généralement, le processus de réduction, sur la complexité duquel nous ne nous étendrons pas ici, va produire 4 cellules, qui s'assemblent en tétrades. La présence de tétrades sera donc la preuve d'une reproduction sexuée, et donc la preuve de la présence d'eukaryotes.

Les plus anciennes tétrades connues ont été trouvées dans l'« Amelia Dolomite » en Australie (environ 1.5 mia d'années) par MUIR (1976) et OEHLER et al. (1976).

4.2.3. La pluricellularité

Dans le monde vivant, l'augmentation de taille représente généralement un avantage important pour la survie d'un groupe. Or, un être unicellulaire ne peut grandir que dans des proportions limitées, du fait des caractéristiques physico-chimiques de la cellule. En effet, dans une cellule, toutes les fonctions principales (locomotion, reproduction, excrétion, absorption) sont assurées par la cellule elle-même. En cas de forte augmentation de taille, il y a nécessité de créer des organes locomoteurs, excréteurs, reproducteurs, etc. Le processus d'acquisition a pu se faire selon des modes différents :

- Par association : les cellules se regroupent en colonies ; ces colonies possèdent des « zones » spécialisées (par ex. : une partie de cellule va servir à la locomotion, une autre à la reproduction, etc.). Ces colonies évoluent à leur tour en véritable « tissu », dont les cellules ne peuvent plus être indépendantes. Ce cheminement a probablement été suivi par les algues (*Volvox*?) et les champignons.
- Par division : GOULD (1982) rappelle que des travaux récents montrent la possibilité d'acquérir la pluricellularité par division. Ainsi certains protozoaires possèdent plusieurs noyaux dans leurs cellules. La simple acquisition de parois entre ces noyaux conduirait en direction de la pluricellularité. Des analogies frappantes existent ainsi entre les protozoaires ciliés (unicellulaires) et certains vers plathelminthes (pluricellulaires). Il est possible que certains champignons aient aussi utilisé ce modèle.

Quoiqu'il en soit, la pluricellularité dénote, à coup sûr, la présence d'êtres eukaryotes. Or la plus ancienne forme pluricellulaire est une algue, *Proterotainia neihartensis*, décrite par WALTER et al. (1976) dans le « Belt supergroup of Montana », aux USA, dont l'âge est de 1.3 mia d'années.

4.3. Les grandes étapes de l'évolution vers les eukaryotes

Si l'on en croit les documents fossiles exposés plus haut, le passage des prokaryotes aux eukaryotes va être marqué par des étapes dont l'importance pour la suite de l'évolution est capitale :

1. l'apparition de la reproduction sexuée, qui se situerait vers 1.5 mia ;
2. l'apparition de la pluricellularité, vers 1.3 mia ;
3. l'apparition de la mort: en effet, la « mort » au sens où nous la comprenons aujourd'hui n'existe pas chez les unicellulaires ; ceux-ci peuvent, bien entendu, être détruits par différents facteurs (prédateurs, température, etc.), mais la mort de l'individu n'est pas inéluctable ; chez un unicellulaire, en effet, l'individu se « fond intégralement » dans sa descendance (quand une cellule se divise en deux, elle « devient » en quelque sorte les deux cellules-filles). Il en va tout autrement chez les pluricellulaires : du fait de la différenciation et de la création d'organes reproducteurs munis de cellules reproductrices, l'individu existera en dehors de sa descendance (il peut même vivre sans se reproduire). Mais, en contrepartie, cet individu va peu à peu vieillir, perdre ses facultés primordiales et mourir. Ainsi, la pluricellularité acquise au cours de l'évolution a été payée par la mort inéluctable de l'individu.

5. Diversification des eukaryotes

5.1. Origine

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, les premiers eukaryotes sont apparues aux alentours de 1.5 (tétrades) et 1.3 mia (pluricellulaires). D'autre part, il existe une méthode biochimique, basée sur les différences de séquences d'ARN, qui permet de vérifier le degré de parenté de différents organismes : par exemple, le chien et le renard ont des séquences d'ARN beaucoup plus proches que le chien et le chat. Plus les groupes ont un degré de parenté proche, plus le nombre obtenu sera bas. En ce qui concerne les relations prokaryotes-eukaryotes, les chiffres obtenus sont (TAPPAN, 1980) :

- prokaryotes et animaux	: 66.1
- prokaryotes et plantes	: 69.0
- prokaryotes et champignons	: 74.3

D'autre part, les relations entre les différents eukaryotes peuvent être chiffrés ainsi :

- « animaux » et « plantes »	: 40.5
- « animaux » et « champignons »	: 44.9
- « plantes » et « champignons »	: 49.3

De ces chiffres, on peut tirer quelques hypothèses parfois surprenantes :

1. La relation entre les prokaryotes et les différents eukaryotes est beaucoup plus éloignée (66.1–74.3) que celle qui lie les eukaryotes entre eux (40.5–49.3). Ceci implique que la séparation pro-eukaryotes est plus ancienne que la différenciation des différents eukaryotes (moins les organismes sont parents, plus leur séparation est ancienne).
2. On remarque, parmi les eukaryotes, que les champignons sont aussi (et même plus) éloignés des plantes (49.3) que des animaux (44.9), ce qui semble justifier l'idée de nombreux chercheurs d'en faire un groupe à part.

Enfin, TAPPAN (1980) rappelle qu'il est possible de calculer l'époque de la séparation des groupes. Sans entrer dans les détails mathématiques qui sont très complexes, disons simplement que, selon cette méthode, la différenciation des eukaryotes entre eux est environ 2.6 fois plus récente que la séparation eukaryotes–prokaryotes. Or, la différenciation des eukaryotes (c'est-à-dire le moment où des groupes vraiment différents comme algues, champignons, protozoaires, animaux et plantes se forment) est diversement apprécié par les géologues et paléontologues.

- a) La date la plus récente serait la base du Cambrien, c'est-à-dire environ 600 millions d'années. A cette époque apparaît en effet la majorité des groupes d'invertébrés (mollusques, brachiopodes, arthropodes, échinodermes) et on considère généralement qu'il s'agit d'une véritable « explosion » de la vie. Dans cette optique, la différenciation pro-eukaryotes aurait eu lieu il y a 1.5 mia d'années.
- b) Certains auteurs ont suggéré que la « crise » du Cambrien n'est qu'un épisode de l'histoire des eukaryotes ou même qu'elle n'est qu'une apparence trompeuse due notamment à des phénomènes de fossilisation (apparition des coquilles calcaires qui favorisent la fossilisation). Pour ces chercheurs, la diversification des eukaryotes s'est faite avec la faune d'Ediacara, une faune que l'on retrouve dans de nombreux gisements du globe dont les plus anciennes datent de 700 mio d'années environ. Dans ce cas, la séparation pro-eukaryotes serait apparue vers 1.8 mia d'années.
- c) Enfin, quelques chercheurs placent la diversification des eukaryotes là où se sont apparemment séparés animaux et végétaux, c'est-à-dire comme nous le verrons plus loin à l'âge de la Bitterspring formation (900 mio). Ceci ferait remonter la séparation pro-eukaryotes à près de 2.3 mia d'années.

5.2. Les grands groupes d'eukaryotes

La tendance actuelle observée chez les taxonomistes est de séparer le monde des eukaryotes en cinq groupes (et non plus simplement en deux règnes : végétal et animal).

- Les protozoaires, qui sont généralement hétérotrophes (c'est-à-dire qu'ils subsistent en ingérant d'autres organismes) et qui comprennent notamment les flagellés, les rhizopodes (amibes, foraminifères) et les ciliés.
- Les algues, qui représentent un groupe très complexe, certaines étant toujours unicellulaires (diatomées, Euglenophyceae), alors que d'autres familles sont à la fois

uni- et pluricellulaires (Chlorophyceae, Rhodophyceae) et d'autres pratiquement toujours multicellulaires (Phaeophyceae). D'autre part, certains genres ou même espèces (notamment chez les Euglenophyceae) peuvent passer de l'état autotrophe (c'est-à-dire utilisant l'énergie solaire en vue de la photosynthèse, comme une plante) à l'état hétérotrophe (ingérant des organismes, comme les animaux) selon les variations du milieu de vie.

- Les champignons, groupe très difficile à cerner, que l'on a tendance à considérer comme un groupe « frère » des algues qui ne posséderait pas de chlorophylle. Les lichens (association algues-champignons) représenteraient les témoins de leur origine commune.
- Les métaphytes, c'est-à-dire les « plantes », toujours pluricellulaires et autotrophes, bien différenciées, représentées actuellement par les bryophytes (mousses), les ptéridophytes (lycopodes, prêles, fougères) et les spermatophytes (gymnospermes et angiospermes).
- Les métazoaires, c'est-à-dire les « animaux » toujours pluricellulaires et hétérotrophes, comprenant les « invertébrés » (spongiaires, célestérés, mollusques, brachiopodes, échinodermes, arthropodes) et les « vertébrés » (poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux, mammifères et ... homme).

5.3. La dernière étape: la différenciation « animaux » et « végétaux »

Comme indiqué sur la figure 2, les algues, champignons et protozoaires ont dû se séparer de façon plus ou moins synchrone. Leur origine à partir d'un groupe de prokaryotes (et peut-être des archaeobactéries méthanogènes, cf. BOUREAU, 1984) paraît probable. Par contre, il paraît clair que les métaphytes (plantes) et métazoaires (animaux) ne proviennent pas directement des prokaryotes, mais ont évolué à partir d'un stock d'algues ou de protozoaires.

Les gisements de la Bitterspring Formation (Australie, 900 mio) dans lesquels ont été décrits des prokaryotes (Cyanophyceae) ainsi que de nombreux eukaryotes, notamment des algues Chlorophyceae et des champignons ascomycètes (SCHOPF, 1968; SCHOPF & BARGHOORN, 1969) paraissent indiquer que cette différenciation n'avait pas encore eu lieu à cette époque.

Il est peut-être utile de rappeler ici les grandes différences entre animaux et végétaux (cf. ZIMMERMANN, 1965) à partir d'un ancêtre unicellulaire commun autotrophe :

- a) - devient pluricellulaire,
 - développe des parois cellulaires épaisses, avec pour conséquence la perte de la mobilité,
 - reste autotrophe :Ce sont les PLANTES.
- b) - devient pluricellulaire,
 - les parois cellulaires restent minces, d'où une mobilité très grande,
 - assimilent des substances organiques (hétérotrophe) :Ce sont les ANIMAUX.

L'origine tant des « animaux » que des « végétaux » n'est pas claire et fait l'objet de multiples hypothèses que je ne détaillerai pas ici. Disons simplement que :

- Les algues paraissent être le « stock » de toutes les plantes supérieures, notamment par l'intermédiaire de certaines Chlorophyta (les Charophyceae ont des substances biochimiques et une alternance de génération très proches des premières plantes terrestres). Elles pourraient également être à l'origine de certains groupes de métazoaires : ainsi les craspedomonadines (algues Chrysophyceae) possèdent une structure identique aux flagellés garnissant l'endoderme des éponges.
- Les protozoaires, et notamment les ciliés, pourraient être à l'origine de la majorité des animaux (GOULD, 1982 ; WALLACE et al., 1981). En ce qui concerne l'époque de la différenciation, on peut considérer que la faune d'Ediacara contient de vrais « animaux » (notamment en raison des traces de vers que l'on y trouve). Il semble donc que l'on puisse cerner les débuts de cette différenciation entre Bitterspring et Ediacara, c'est-à-dire entre 900 et 700 mio.

5.4. Evolution de l'oxygène

Un autre élément très important est à prendre en compte lorsqu'on parle des eukaryotes : il s'agit de la concentration de l'atmosphère (et de l'eau) en oxygène libre (O_2). Nous savons que, pour que les premières formes de vie se développent (protéinoïdes, archaeobactéries méthanogènes), le milieu doit être *réducteur*, c'est-à-dire sans oxygène libre. Cependant, la vie, en se développant, va peu à peu produire, utiliser, et même dépendre totalement de l'oxygène. Ainsi, la proportion d' O_2 a commencé à augmenter dès les premiers prokaryotes (vers 2800 mio), mais n'atteint le 1% et sa proportion actuelle que vers 900 mio, âge de Bitterspring (KREMP, 1983). Cette proportion de 1% représente le minimum d' O_2 possible pour qu'un « animal » primitif puisse subsister (RUTTEN, 1971).

D'autre part, 7% sont nécessaires aux métazoaires simples, comme ceux d'Ediacara (700 mio, cf. AWRAMIK et al., 1982).

Enfin, il faudra attendre que la concentration atteigne 10% pour former un écran contre les ultraviolets : les plantes (puis les animaux) pourront alors quitter l'élément liquide et coloniser le continent. Ceci a dû être réalisé il y a environ 400 mio d'années (cf. chap.6).

6. Le passage de l'eau à la terre et les premiers écosystèmes continentaux

6.1. Du Cambrien au Silurien : premières ébauches

Durant le Cambrien, soit entre 600 et 500 mio d'années, on assiste à une forte diversification des invertébrés (coraux, brachiopodes, mollusques, arthropodes, échinodermes) et des algues (cf. JOHNSON, 1966). Tous ces organismes sont marins, et il n'y a, à ce moment-là, aucune vie colonisant les milieux non marins.

A partir de l'Ordovicien (cf. fig. 4), les premiers écosystèmes saumâtres, dulcicoles et peut-être continentaux font leur apparition. Les premiers organismes pluricellulai-

Fig. 4 : Principales étapes de l'évolution des plantes supérieures (âges en millions d'années).

AGE MA	EPOQUE	OBSERVATIONS	EVOLUTION DES PLANTES	EVOLUTION DES ANIMAUX	EVOLUTION DES ECOSYSTEMES
395	Dévonien supérieur	Forte augmentation de la taille des plantes	Premiers arbres et buissons	Colonisation de la terre par les vertébrés : les amphibiens	Ecosystèmes continentaux complets
415	Dévonien inférieur	Premiers stomates sûrs	Développement et diversification des Rhyniophytes et des Lycophytes	Diversification des poissons; premiers dipneustes ("poissons semi-terrestres") Diversification des arthropodes	Diversification des écosystèmes à l'intérieur des terres
430	Silurien supérieur	Premières vraies trachéïdes	Vraies plantes vasculaires (Rhyniophytes); premières Lycophytes et Trimerophytes	Premiers poissons; premiers arthropodes purement terrestres	Développement des écosystèmes continentaux (surtout côtiers); premiers vrais "sols"
445	Silurien inférieur	Premiers fragments de tubes (= faisceaux conducteurs)	? Premières plantes vasculaires ?	Développement des arthropodes amphibies	Développement des écosystèmes saumâtres et lacustres; premiers écosystèmes terrestres
500	Ordovicien	Premiers fragments de cuticules	Premières plantes semi-aquatiques; ? premiers lichens terrestres ?	Diversification des Agnathes et invertébrés; premiers invertébrés amphibies (?arthropodes?)	Premiers écosystèmes saumâtres, lacustres et ? peut-être terrestres
	Cambrien		Diversification des algues	Diversification des invertébrés; premiers vertébrés : Agnathes	Uniquement écosystèmes marins

res à se libérer de l'eau sont probablement des lichens (BEERBOWER, 1985), suivis peut-être par des arthropodes ? (RESTALLACK, 1981). Il est bien difficile de cerner avec exactitude quelles sont les plantes qui ont en premier colonisé la terre ferme et quelle est leur origine. De nombreux facteurs étaient nécessaires à l'évolution des plantes terrestres : des facteurs internes (protection contre la dessiccation, renforcement des tissus), et externes (O_2 en quantité suffisante). Il est bon de rappeler ici quelques principes indispensables à la survie des plantes hors de l'eau (cf. aussi CHAPMAN, 1985).

a) *Protection contre la dessiccation*

La principale difficulté des plantes non aquatiques est de lutter contre la perte d'eau. L'élaboration de la cutine permettra à la plante de se couvrir d'une couche protectrice et de résister au rayonnement solaire.

b) *Transpiration*

La cutine étant une substance rigide et contraignante, des ouvertures permettant les échanges gazeux doivent être mises en place : elles sont à l'origine des stomates (LEJAL-NICOL, 1985).

c) *Protection de la descendance*, en l'occurrence des spores : la sporopollinine, substance analogue à la cutine, en possède également les propriétés.

d) *Création de tissus conducteurs* apportant eau et nourriture : c'est le rôle de la lignine, constituant principal des faisceaux conducteurs (xylème, phloème).

e) *Création de tissus de soutien* : Là encore, la lignine va permettre à la plante de se dresser sans être écrasé par son propre poids.

f) *Développement de vraies racines*, pour l'absorption.

g) *Association des racines avec des champignons* : les mycorhizes.

Toutes ces adaptations, dont certaines sont interdépendantes (cutine/stomates ou lignine/vraies racines) n'ont pas eu lieu simultanément. Comme l'a proposé CHAPMAN (1985), les conditions physico-chimiques de l'atmosphère ont nécessité certaines étapes : ainsi, cet auteur envisage que l'élaboration de la cutine n'a pas pu se faire avant l'Ordovicien (env. 500 mio d'années), ni celle de la lignine avant le Dévonien (env. 400 mio d'années). Les données obtenues par les fossiles permettent de supposer l'existence de plantes semi-aquatiques (c'est-à-dire résistantes à la dessiccation, mais sans vrais faisceaux conducteurs) à partir de l'Ordovicien et, à coup sûr, du Silurien inférieur (cf. fig. 4), ce qui peut expliquer les découvertes de spores et cuticules dans le Silurien inférieur de Virginie (PRATT et al., 1978). Ce n'est qu'à partir du Silurien supérieur que les végétaux supérieurs (psilophytes, lycophytes) colonisent la terre, marquant le développement des écosystèmes continentaux.

6.2. *Les premières plantes terrestres et le cas des bryophytes*

L'origine des plantes terrestres est de toute évidence algale : pour être plus précis, seules les algues vertes (Chlorophyta) entrent encore en ligne de compte pour retrouver l'« ancêtre » des végétaux vasculaires. Dans les quinze dernières années, les algues ont fait l'objet d'une révision systématique complète (cf. notamment MATTOX &

STEWART, 1984), ce qui éclaire d'un jour nouveau les relations entre Chlorophyta, Bryophyta (mousses) et plantes vasculaires (MISHLER & CHURCHILL, 1984, 1985). Durant de nombreuses années, les bryophytes ont été considérées comme le « chaînon manquant » entre algues et plantes vasculaires ; or cette idée se heurte à deux difficultés majeures :

- leur alternance de générations très particulière (cf. chap. 8) ;
- le fait que, dans l'histoire géologique, les mousses apparaissent plus tard que les premières plantes vasculaires (psilophytes) ; en effet, même si l'on suit l'hypothèse de SCHWEITZER (1984) faisant remonter les mousses au Dévonien inférieur, les premières psilophytes indiscutables (par ex. *Cooksonia*) sont bien connues dès le Silurien supérieur (STEWART, 1983 ; LEJAL-NICOL, 1985), de même que certains lycophytes de Lybie (LEJAL-NICOL, 1985) (cf. fig. 7).

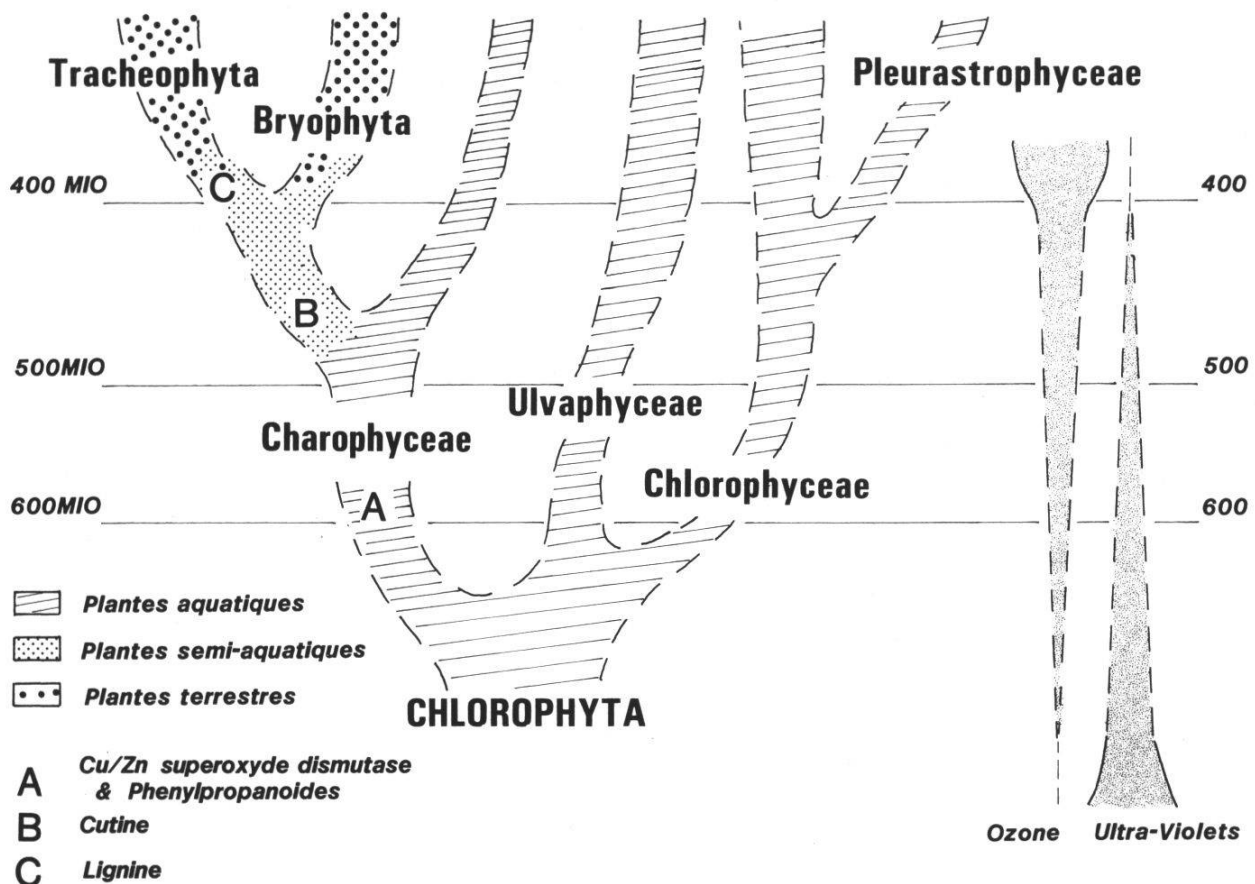


Fig. 5 : Adaptations à la vie terrestre et origine des plantes supérieures (âges en millions d'années).

Les travaux les plus récents (REMY, 1982 ; CHAPMAN, 1985 ; MISHLER & CHURCHILL, 1985 ; KNOLL et al., 1986) semblent se diriger vers une origine commune des bryophytes et des trachéophytes (= plantes vasculaires), comme le montre la figure 5. Ainsi, certaines algues vertes (en l'occurrence le groupe des Charophyceae) auraient pu, sous certaines conditions, synthétiser des éléments chimiques (phénylpropanoïdes) qui conduisent à l'élaboration de la cutine et de la lignine. L'étape suivante verrait se séparer le groupe des bryophytes de celui des trachéophytes, ces derniers restant les seuls à élaborer la lignine.

Une autre hypothèse concernant les mousses a été envisagée : celle d'une évolution régressive (perte des faisceaux conducteurs) à partir des psilophytes.

Le cas des mousses reste donc encore un problème délicat, mais une chose est claire : les mousses ne sont pas les premiers végétaux terrestres. Ceux-ci appartiennent probablement au groupe des psilophytes qui dominent la terre au début du Dévonien.

Pour terminer ce chapitre, signalons que certains auteurs ont émis l'hypothèse que les premières psilophytes pourraient être issues des lichens (Chlorophyta + champignons). Cette théorie se base notamment sur la présence de champignons vivant en symbiose sur les rhizomes de certaines psilophytes du Dévonien, comme *Rhynia* ou *Asteroxylon* (KREMP, 1984).

7. Du Dévonien à l'actuel : diversification des trachéophytes

Le groupe des trachéophytes (= végétaux vasculaires) comprend les psilophytes, les lycophytes, les équisétophytes, les filicophytes et les spermatophytes. Sans entrer dans les détails de la nomenclature, rappelons ici quelques données fondamentales concernant ces différents groupes :

Psilophytes

Ce groupe rassemble de petites formes primitives, généralement herbacées, peu différenciées (pas encore de vraies racines, ni de feuilles typiques), à sporanges terminaux et à ramification dichotomique. Actuellement représentées par le genre *Psilotum*, les psilophytes sont très bien connues dès le Silurien supérieur, notamment par le genre *Rhynia* (fig. 6A).

Lycophytes

Représentés dans la nature actuelle par les lycopodes, petites plantes herbacées, les lycophytes constituaient l'une des familles les plus importantes de l'ère primaire, avec notamment les *Lepidodendron*, qui furent de très grands arbres. Les lycophytes sont notamment caractérisés par de petites feuilles en aiguille. Les sporanges sont situées sur les feuilles (fig. 6B).

Equisétophytes

Le groupe des prêles (*Equisetum*) était florissant durant l'ère primaire, où il produisit des arbres de taille respectable (*Calamites*). La principale caractéristique de ces plantes est leur corps articulé, avec nœuds et verticilles de feuilles (fig. 6D).

Filicophytes

C'est le grand groupe des fougères, dont la majorité des représentants actuels sont herbacés, alors que les formes arborescentes ont dominé les temps anciens (fig. 6G).

Spermatophytes

Ce sont les plantes à graines, que l'on a l'habitude de diviser en plantes à ovules nus (gymnospermes, par exemple les conifères) et plantes à ovules clos ou protégés (angiospermes, c'est-à-dire nos « plantes à fleurs »).

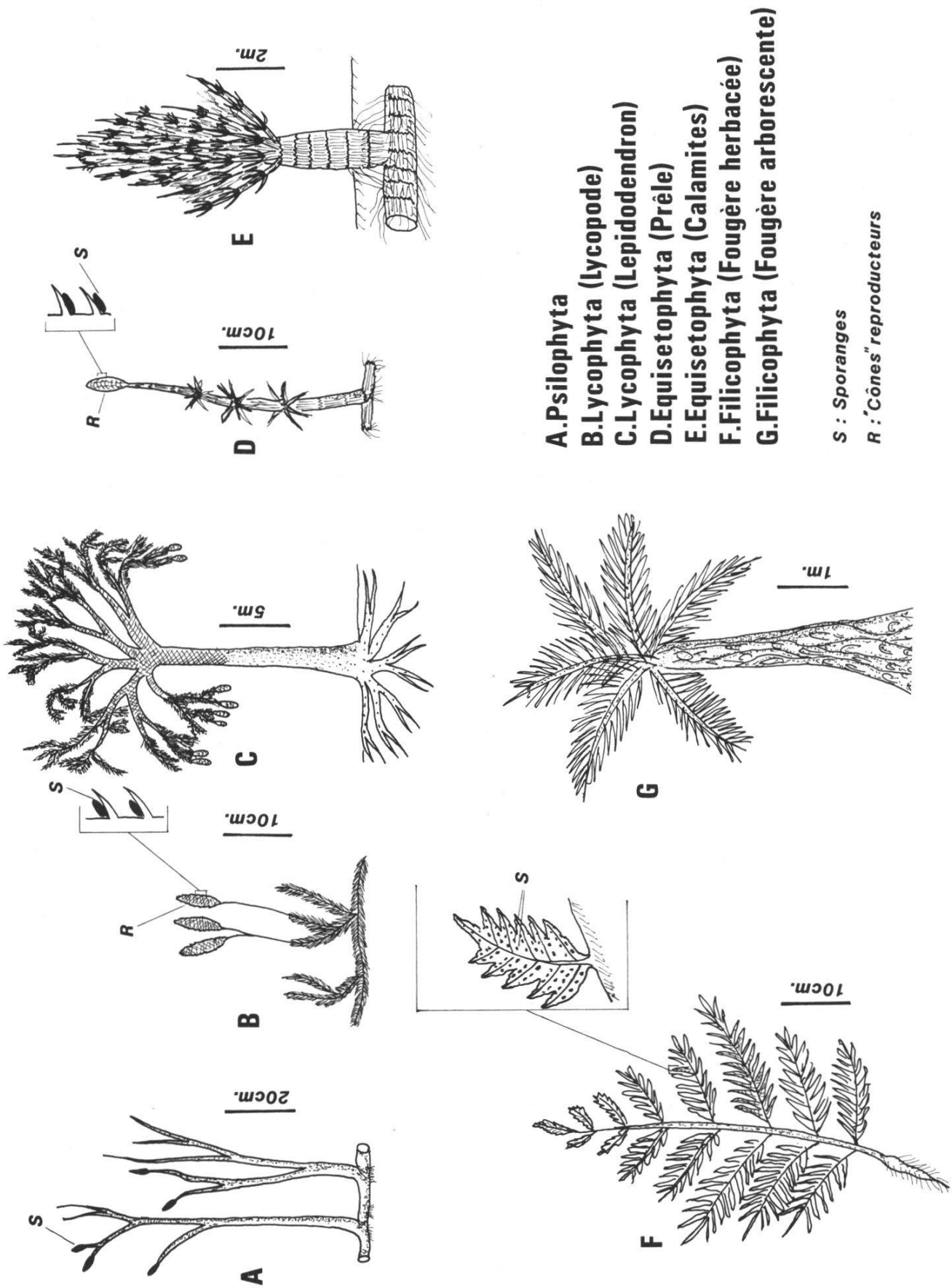


Fig. 6 : Pteridophytes actuelles et fossiles.

7.1. *Le Dévonien: Période de diversification*

Il n'est pas toujours aisé de reconstituer la suite logique des événements qui ont conduit à la séparation des lycophytes, équisetophytes et filicophytes. Actuellement bien différenciés (lycopode, prêles, fougères), ces groupes étaient encore étroitement liés au Dévonien. En effet, suite à la conquête de la terre par les psilophytes, les échanges toujours plus nombreux entre les végétaux, ainsi que les conditions ambiantes vont entraîner une rapide différenciation par adaptations successives. Les lycophytes paraissent les premiers à se séparer du « stock » des psilophytes puisqu'ils sont connus dès l'extrême fin du Silurien. Pour les autres groupes, la distinction est beaucoup plus difficile : en effet de nombreuses familles (hyeniales, aneurophytales, archaeopteridales) possèdent des critères permettant de les rattacher à plusieurs groupes différents et les spécialistes sont encore en grande discussion pour attribuer telle ou telle feuille à un groupe précis. Ne voulant pas entrer dans des détails de systématique, nous résumerons la situation comme suit : au cours du Dévonien, la diversification s'intensifie, un groupe de végétaux (parfois appelés trimérophytes) se sépare du stock ancestral des psilophytes et est à l'origine de tous les autres groupes végétaux. Très rapidement, les équisetophytes et les filicophytes vont s'individualiser, alors qu'un troisième groupe sera à l'origine des futures spermatophytes (fig. 7).

7.2. *Le Carbonifère et le développement des spermatophytes*

Durant le Carbonifère (345 à 280 mio d'années), on assiste à l'explosion des groupes qui se sont séparés au Silurien supérieur et au Dévonien, à savoir les lycophytes, équisetophytes et filicophytes. Chacune de ces familles a développé des formes géantes qui ont dominé les grandes étendues marécageuses puis, en se transformant en charbon, ont donné le nom de « Carbonifère » à cette époque qui en est particulièrement gâtée. Ces groupes vont constamment perfectionner leur système de reproduction (cf. chap. 8.1) et produiront des structures analogues à des graines et qu'on appelle souvent « fausses graines » ou « faux fruits ». Les vraies graines vont être le fait d'un petit groupe apparu au Dévonien (où il est connu sous le nom de « prospermatophytes », avec notamment les archeoptéridales) dont vont sortir, au Carbonifère, les premières gymnospermes, ainsi qu'un groupe « intermédiaire » avec les futures angiospermes que l'on appelle les ptéridospermées. Ce nom de ptéridospermée (qui signifie « fougère à graine ») est malheureusement bien mal choisi : la figure 7 montre bien que les ptéridospermées n'ont qu'un lien de parenté bien éloigné avec les fougères. Ce nom vient du fait que les feuilles, trouvées isolément, sont identiques aux frondes des fougères, ce qui a multiplié les confusions que seule la découverte d'arbres plus complets a permis d'éclaircir. Ces ptéridospermées sont à l'origine des cycadales (actuellement représentées par les *Cycas*) et les benettiales, un groupe éteint dont nous reparlerons.

7.3. *L'origine des angiospermes*

Le plus important groupe botanique actuel, les angiospermes, ne règnent sur notre globe que depuis la fin du Crétacé, soit depuis 70 mio d'années. Leur origine n'est pas encore parfaitement établie : durant des décennies, différents « ancêtres » ont été pro-

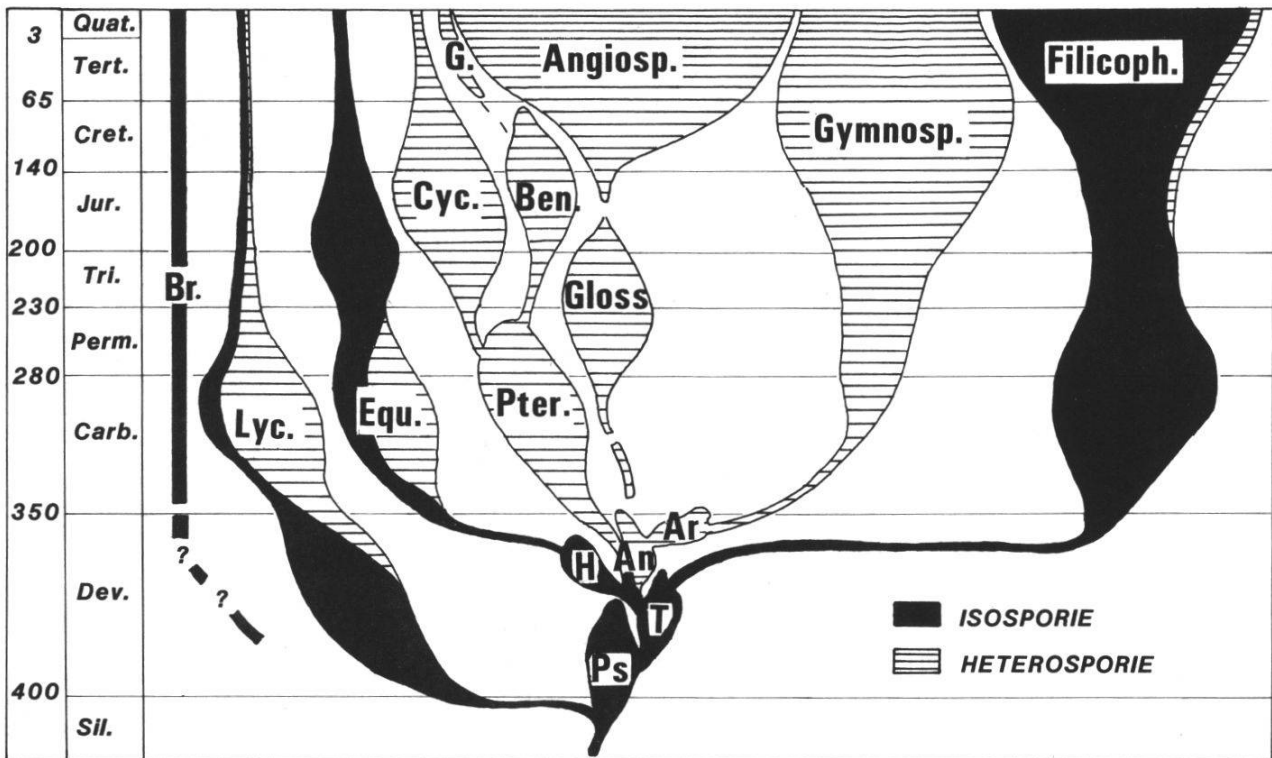


Fig. 7 : Phylogénie des plantes supérieures (âges en millions d'années).

- An. = Aneurophytales
- Angiosp. = Angiospermes
- Ar. = Archaeoptéridales
- Ben. = Benettitales
- Br. = Bryophyta
- Cyc. = Cycadales
- Equ. = Equisetophyta
- Filicoph. = Filicophyta
- G. = Gnétales
- Gloss. = Glossoptéridales
- Gymnosp. = Gymnospermes
- H. = Hyeniales
- Lyc. = Lycophyta
- Ps. = Psilophyta
- Pter. = Pteridospermées
- T. = Trimérophyta

posés, notamment parmi les gymnospermes, les cycadales, les benettitales et les ptéridospermées. Actuellement, une origine parmi les cycadales, benettitales ou gymnospermes paraît exclue (VAUDOIS, 1985). L'origine des angiospermes pourrait peut-être se trouver dans un «groupe-frère» des ptéridospermées appelé «glossoptéridales»; ces arbres très proches des ptéridospermées par leur port et leurs feuilles montrent une structure de l'appareil reproducteur tout à fait proche des angiospermes (RESTALLACK & DILCHER, 1981).

Quant à l'origine de ces glossoptéridales, elle se perd probablement parmi les pro-spermatophytes du Dévonien.

7.4. Les benettiales et les gnétales

Les benettiales forment un vaste groupe dont l'apogée a eu lieu à l'ère secondaire (Jurassique-Crétacé). Leur principal intérêt réside dans le fait qu'elles ont formé les premières fleurs hermaphrodites (mâle et femelle). Cependant, elles ne formaient probablement pas une vraie graine, l'ovule ne subissant pas de changement après la fécondation (cf. chap. 8.1). Il ne s'agit donc pas d'angiospermes, malgré la présence de fleurs. L'extinction subite des benettiales à la fin du Crétacé (en même temps que dinosaures et ammonites) pourrait être due à des facteurs internes : l'ovule étant très protégé (des écailles l'entourent en laissant un orifice très étroit), il est possible que la fécondation par les insectes soit devenue impossible, ne laissant que l'autofécondation (rappelons qu'elles possédaient des fleurs hermaphrodites) pour se reproduire. Ceci aurait entraîné le groupe vers la dégénérescence et l'extinction.

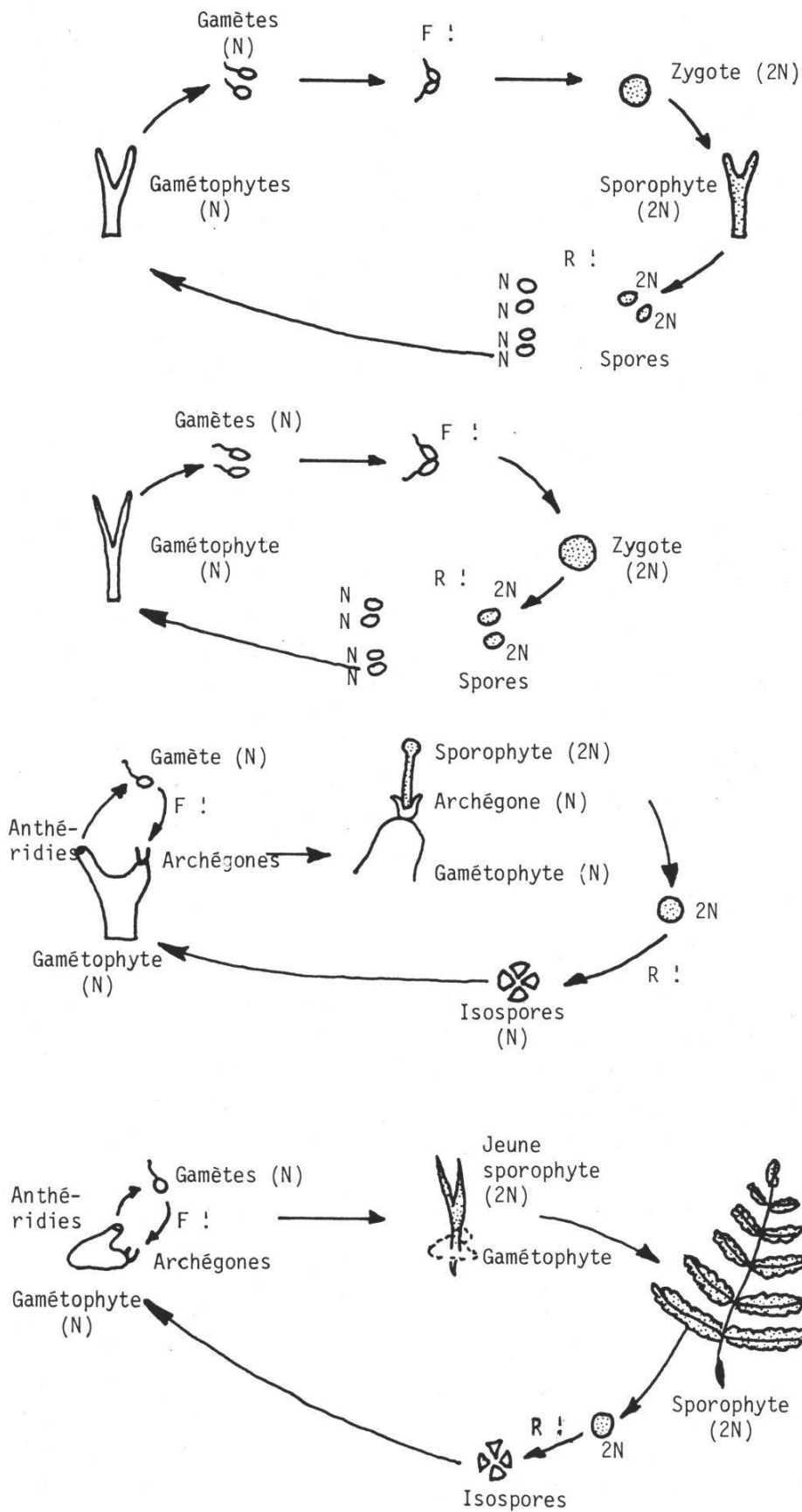
Mais les benettiales ont-elles vraiment disparu ? Certains chercheurs pensent qu'un groupe de benettiales est à l'origine des actuelles gnétales (groupe quelque peu hétéroclite rassemblant les genres *Ephedra*, *Gnetum* et *Welwitschia*) dont on ne connaît pas de fossiles anté-tertiaires. Trois arguments à l'appui de cette théorie :

1. Benettiales et gnétales présentent tous deux des analogies avec les angiospermes et les gymnospermes.
2. La structure de l'ovule des benettiales présente des ressemblances frappantes avec celle de *Gnetum* et *Welwitschia* (STEWART, 1983).
3. Les benettiales possèdent une structure des stomates très particulière au sein du monde végétal. Or l'actuelle *Welwitschia mirabilis* (gnétales), plante désertique d'Afrique du Sud, présente la même structure. Adaptation à l'environnement ou filiation génétique ? La question reste ouverte.

8. Evolution et reproduction

8.1. L'évolution de l'AG (alternance de générations)

Les variations du cycle de reproduction chez les plantes supérieures jouent un rôle fondamental dans la compréhension de l'évolution des végétaux. Comment et pourquoi se sont formés les cycles de reproduction parfois étranges que nous constatons actuellement dans le règne végétal ? Comme nous l'avons dit au chapitre 4.2.2., la reproduction sexuée se caractérise par l'alternance d'une génération à N chromosomes et d'une génération à $2N$ chromosomes. Lorsqu'il s'agit d'organismes pluricellulaires, la génération « N » formera le gamétophyte, producteur des gamètes, et la génération « $2N$ » formera le sporophyte, producteur de spores (fig. 8A). Cette notion de «sporophyte» et «gamétophyte» différents est peu familière aux non-botanistes : en effet, chez la plupart des animaux, et chez l'homme en particulier, seul le sporophyte est visible. En d'autres termes, nous sommes des sporophytes qui possédons un gamétophyte interne (qui se trouve dans les organes sexuels). L'une des générations (la génération gamétophytique) est donc toujours invisible ; or, il en va tout autrement chez les plantes.



A) MODÈLE
SCHÉMATIQUE

B) EXEMPLES :
ALGUES
CHAROPHYCEAE

C) EXEMPLE :
MOUSSES

D) EXEMPLES :
LYCOPODES
EQUISÉTALES
FOUGÈRES

Fig. 8 : Alternance de générations chez les plantes isospores.

Nous avons vu au chapitre 6 que l'origine des plantes supérieures se trouve probablement dans les Charophyceae. Or, celles-ci sont caractérisées par une AG dite «haplobionte», ce qui signifie que seul le gamétophyte est pluricellulaire (cf. fig. 8B). Peu à peu, on va assister au développement du sporophyte : dans un premier temps, le zygote (2N) est resté sur le gamétophyte : il profite ainsi de la protection et de la nourriture fournies par le gamétophyte. Ce cas existe dans la nature actuelle chez les coleochaetales (algues Charophyceae, cf. GRAHAM, 1984, 1985). Par la suite, on peut supposer que le zygote s'est divisé plusieurs fois avant la réduction : l'avantage est aisé à comprendre ; si, par exemple, un zygote se divise cinq fois avant d'opérer la réduction, il produira 128 spores à N chromosomes (alors qu'une réduction immédiate n'en a produit que 4) augmentant ainsi la survie de l'espèce. C'est probablement par ce biais qu'un véritable sporophyte parasite a peu à peu vu le jour. Les mousses sont l'aboutissement d'un tel processus : le corps principal (la mousse «que l'on voit») est constitué par le gamétophyte, alors que le sporophyte parasite, beaucoup plus petit, n'apparaît que temporairement (cf. fig. 8C).

Cependant, ce type de reproduction présente un inconvénient majeur : la taille d'un gamétophyte est limitée. En effet, si l'archégone (partie contenant les gamètes femelles) est trop élevée par rapport au sol, le sperme nageur mâle ne pourra l'atteindre. Ceci entraîne la nécessité, pour les plantes terrestres à gamétophyte dominant (comme les mousses) de rester des «rampants» (KNOLL et al., 1986).

La seule issue à l'augmentation de la taille était la formation d'un sporophyte indépendant, ce qui sera réalisé avec les premières psilophytes. A partir de là, tout va converger vers la réduction du gamétophyte : de par les lois de la génétique, le sporophyte (qui n'a pas de contraintes de taille) va constamment grandir et se développer (certains gènes récessifs devenant dominants), alors que, de par la sélection et la pression de l'environnement, le gamétophyte et le sporophyte vont suivre des chemins inverses : le premier, dont le rôle essentiel se limite à la production des gamètes, va peu à peu se réduire jusqu'à une apparente disparition. Le second, colonisateur des différents milieux de vie, va prendre des formes toujours plus élaborées, pour atteindre dans certains cas des dimensions énormes (les séquoias géants sont les plus grands et les plus lourds être vivants du monde). Chez la majorité des lycopodes, équisetales et fougères, le gamétophyte est réduit à une petite forme verte appelée prothalle, alors le sporophyte est représenté par la « plante elle-même » (celle que l'on voit généralement) (fig. 8D).

Avec l'apparition de l'hétérosporie (c'est-à-dire la différenciation des spores en macrospore femelle et microspore mâle), le cycle de reproduction franchit un nouveau pas : la macrospore reste sur le sporophyte et le gamétophyte perd alors son autonomie (c'est-à-dire l'inverse de ce qui s'est passé avec les mousses) ; l'alternance des générations devient invisible. On peut supposer que ce processus permettait une plus grande sécurité dans la lutte pour la survie : en gardant le gamétophyte sur le sporophyte, on diminue les risques d'une destruction de celui-ci (prédation, dessiccation, etc.).

Par la suite, on assiste, chez certains groupes végétaux, à la diminution du nombre des macrospores dans les sporanges, jusqu'à la formule 1 macrospore par sporange. Ce macrospore constitue ce que l'on appelle parfois une « fausse graine » : on retrouve en effet dans les sédiments fossiles de nombreux macrospores, parfois de grande taille (plusieurs centimètres) qui ressemblent à des graines. Cependant, le terme « graine »

devrait être réservé à un ovule ayant connu de profonds changements morphologiques après la fécondation. Dans ces « fausses graines » fossiles, il s'agit souvent de macrospores qui n'ont pas encore été fécondées. Ce stade a été atteint par certains lycopodes (*Lepidocarpon*) et équisetales (*Calamocarpon*). Chez certaines prospermatophytes et ptéridospermées, la macrospore est entourée par une cupule, simulant un fruit. La question de savoir si un fossile représente une macrospore non fécondée ou une vraie graine n'est pas toujours aisée (STEWART, 1983). De même, la présence de cupules ou de structures analogues entourant la graine rend très difficile la distinction entre « graine nue » (gymnospermes) et « graine protégée » (angiospermes).

Afin de ne pas entrer dans les détails de ce problème complexe, nous pouvons résumer la situation ainsi :

1. Groupes ayant atteint l'hétérosporie, mais dont l'ovule ne présente pas de changement après la fécondation : on y reconnaît certains lycopodes, fougères et équisetales.
2. Groupes « intermédiaires » : les prospermatophytes et les ptéridospermées, disparues, se laissent difficilement interpréter. Parmi les plantes actuelles, les cycadales (auxquelles on associe les benettitales fossiles) et les gynoales sont parfois considérées comme plantes à graines et parfois comme « préphanérogames » en raison du fait que les changements post-fécondation n'interviennent *qu'après* la chute de l'ovule (VOGELLEHNER, 1978 ; STEWART, 1983).
3. Les vraies plantes à graines, représentées par les coniférales et les angiospermes.

Quoi qu'il en soit, l'acquisition de l'hétérosporie a été déterminante dans la vie végétale : à partir du Carbonifère, les plantes hétérospores n'ont cessé de se développer, dominant le monde végétal, et ceci jusqu'à nos jours (fig. 7).

8.2. *Reproduction, colonisation, évolution : analogie entre plantes et vertébrés*

Si l'on compare l'évolution des vertébrés avec celle des plantes, on est frappé par les analogies troublantes que l'on constate ; ASAMA (1980) a dressé une liste de ces ressemblances, dont nous donnons un résumé ici (fig. 9) :

- Du Cambrien au Silurien, les organismes sont exclusivement aquatiques. C'est l'âge des poissons (vertébrés) et des algues (plantes).
- Au Silurien et au Dévonien a lieu la colonisation du milieu terrestre. Les organismes qui tentent l'aventure doivent subir une série d'adaptations, mais restent dépendants de la chaleur et de l'humidité. Les amphibiens (grenouilles, salamandres), bien qu'adaptés à la vie sur terre (respiration, locomotion), sont liés à l'eau pour leur reproduction : les œufs ne supportent pas la dessiccation. Chez les plantes, les psilophytes, lycopodes, équisetales et autres fougères sont également liés à l'élément liquide lors de la reproduction, le prothalle ne résistant pas à la sécheresse.
- A la fin du Primaire (Carbonifère, Permien) et durant l'ère secondaire, l'indépendance vis-à-vis de l'eau est acquise : les reptiles dont c'est l'âge d'or, pondent leurs œufs sur la terre ferme (c'est parce qu'elles sont des reptiles que les tortues de mer doivent accomplir le périlleux retour à la terre pour la ponte) et sont parfaitement adaptés à des climats plus secs. Dans le même temps, l'hétérosporie et le maintien du gamétophyte sur le sporophyte vont permettre aux gymnospermes, ptéridosper-

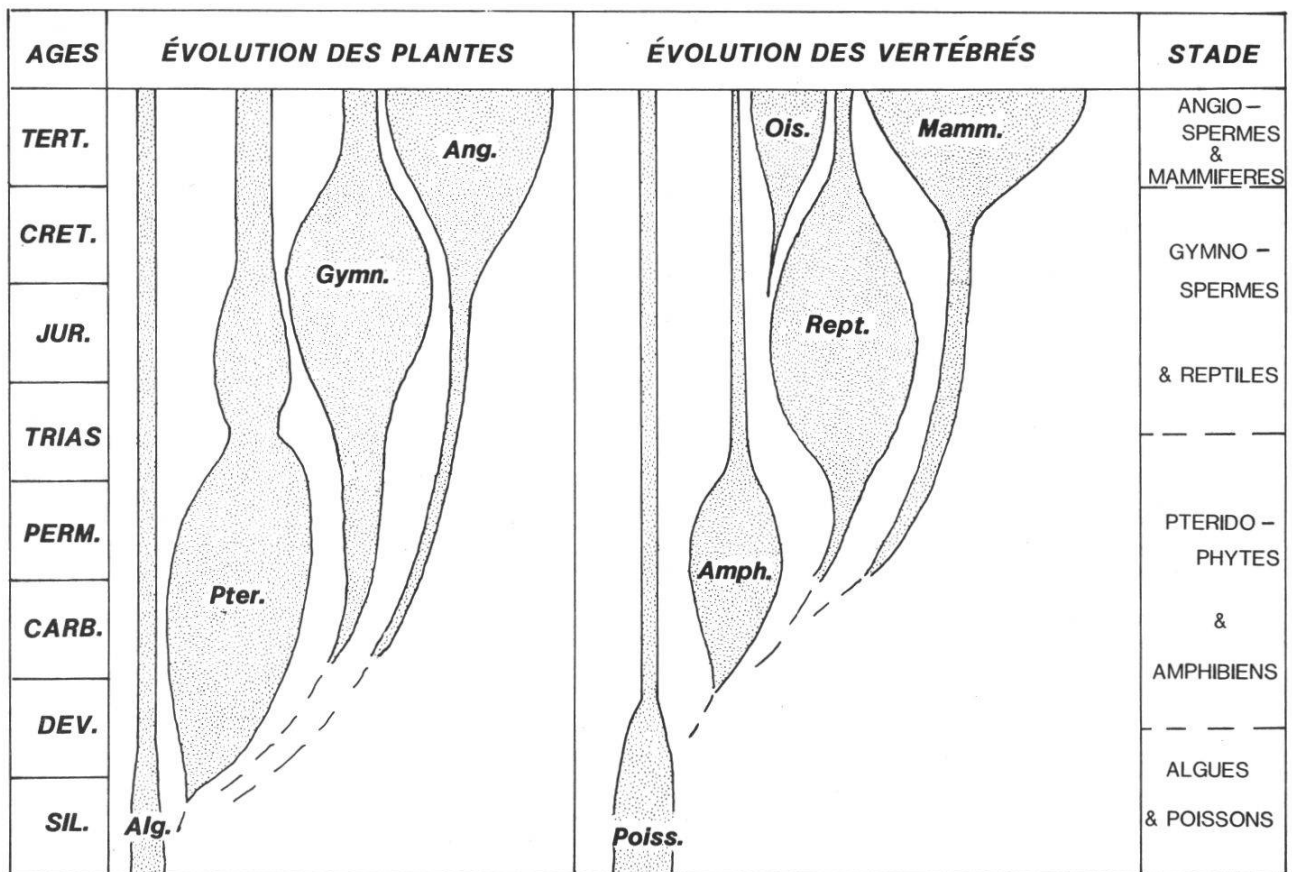


Fig. 9 : Comparaison de l'évolution des plantes et des vertébrés.

- Alg. = Algues
- Pter. = Pteridophytes
- Gymn. = Gymnospermes
- Ang. = Angiospermes
- Poiss. = Poissons
- Amph. = Amphibiens
- Rept. = Reptiles
- Mamm. = Mammifères
- Ois. = Oiseaux

mées, cycadales et benettiales de coloniser des milieux plus secs (VOGELLEHNER, 1978). D'autre part, des groupes intermédiaires comme les reptiles, mammaliens (vertébrés) et les glossoptéridales (plantes) conduisent à l'apparition de formes plus évoluées (les mammifères et les angiospermes) dont les représentants du Jurassique et du Crétacé sont dominés par leurs concurrents «inférieurs» (dinosaures et benettiales, par exemple).

- Enfin, le Tertiaire voit le fantastique développement des mammifères et des angiospermes: leur principale caractéristique est la protection toute spéciale dont jouit leur descendance; les mammifères, contrairement aux reptiles, ont une longue période de gestation et s'occupent ensuite de leur progéniture. Chez les plantes, alors que les gymnospermes laissent disséminer leurs graines sitôt formées, les angiospermes l'entourent d'un fruit qui les protégera jusqu'à la germination.

Si l'on regarde attentivement la figure 9, on remarque que les vertébrés ont toujours marqué un temps de retard sur les plantes; ceci pourrait expliquer la similarité du comportement évolutif des deux groupes; les vertébrés auraient suivi les plantes dans leurs adaptations successives, représentant autant de réponses aux nouvelles conditions imposées par l'environnement. Et tout ça dans un seul but: la survie de l'espèce.

Remerciements

Durant cette étude, nous avons bénéficié du soutien du Fonds National de la Recherche Scientifique (Projet N° 2700-085 et 2418-087) que nous remercions vivement. Nous exprimons notre gratitude à F. Mauroux qui a dactylographié le texte.

Résumé

Cet article passe en revue les grandes étapes de l'évolution, vues sous l'angle de la paléobotanique. Les questions suivantes sont abordées: l'origine de la vie, l'évolution des prokaryotes aux eukaryotes, l'apparition de la pluricellularité (qui implique l'apparition de la mort!), la différenciation animaux-végétaux, ainsi que les différents stades de l'évolution des plantes supérieures: l'apprentissage de la vie terrestre, la diversification des écosystèmes continentaux et l'évolution de l'alternance des générations. Enfin, l'analogie entre l'évolution des plantes et celle des vertébrés est soulignée et discutée.

Zusammenfassung

Der Artikel gibt einen Überblick über die wichtigsten Schritte der Evolution der Pflanzen: Ursprung des Lebens, Entwicklung der Pro- und Eukaryonten, Auftreten der Mehrzeller (und damit verbunden die Erscheinung des Todes!), Trennung in Tiere und Pflanzen sowie die verschiedenen Entwicklungsstadien der höheren Pflanzen: erstes terrestrisches Leben, Diversifizierung der kontinentalen Ökosysteme und Evolution der Generationswechselltypen. Zum Schluß wird die Analogie zwischen Pflanzen- und Vertebratenentwicklung diskutiert.

Abstract

This article reviews the principal stages of evolution from a paleobotanical point of view: the origin of life, the transition from pro- to eukaryotic cells, the apparition of multicellularity (which implies the apparition of death!) and the different stages of the evolution of the higher plants: first terrestrial life, diversification of continental ecosystems and evolution of the alternation of generations. The analogy between evolution of plants and vertebrates is underlined and discussed.

Références

- ASAMA, K.: Similarities in the patterns of macroevolution of vascular plants and vertebrates. Prof. Saburo Kanno Memorial Volume, 415–434, Japan, 1980.
- AWRAMIK, S.M.: The pre-phanerozoic fossil record. In: Mineral deposits and the evolution of the biosphere (H.D. HOLLAND & M. SCHIDLOWSKI, Eds.), 67–82. Springer: Berlin 1982.
- – , CLOUD P., CURTIS, C.D., FOLINSBEE, R.E., HOLLAND, H.D., JENKYN, H.C., LANGRIDGE, J., LERMAN, A., MILLER, S.L., NISSENBAUM, A., & VEIZER, J.: Biogeochemical evolution of the Ocean-Atmosphere System. State of the Art Report. In: HOLLAND, H.D., & SCHIDLOWSKI, M. (Eds.): Mineral deposits and the evolution of the biosphere, 309–320. Springer: Berlin 1982.
- – , & VALENTINE, J.W.: Adaptive aspects of the origin of autotrophic eukaryotes. In: Geological factors and the evolution of plants (B.H. TIFFNEY, Ed.), 11–21. Yale Univ. Press: New Haven, London 1985.
- BEERBOWER, R.: Early development of continental ecosystems. In: Geological factors and the evolution of plants (B.H. TIFFNEY, Ed.), 47–91. Yale Univ. Press: New Haven, London 1985.
- BOUREAU, E.: Les fossiles précambriens et les origines de l'organisation biologique. C.R. «La Vie des Sciences», sér. gén., 1, 431–458 (1984).
- CHAPMAN, D.J.: Geological factors and biochemical aspects of the origin of land plants. In: Geological factors and the evolution of plants (B.H. TIFFNEY, Ed.), 23–45. Yale Univ. Press: New Haven, London 1985.
- CHERFAS, J. (Ed.): Darwin up to date. A new Scientist Guide. New Science Publ.: London 1982.
- DARWIN, C.: The origin of species. Trad. française de E. BARBIER. Petite Collection Maspéro n° 234–235. Paris 1859.
- DODGE, J.D.: Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesokaryotic cell. Excerpta Medica Internat. Cong. 91, 264–265 (1965).
- ELDREDGE, N.: La macroévolution. La Recherche 13, 616–626 (1982).
- FOX, S.W.: Experiments in molecular evolution and criteria of extraterrestrial life. Bioscience 14, 13–21 (1964).
- – : Abiotic polymerization and self-organization. Encyclopedia of Polymer-Science and Technology 9, 284–315. Wiley & Sons: New York 1968a.
- – : A new view of the «synthesis of life». Quat. J. Florida Acad. Sci. 31, 1–15 (1968b).
- – : The evolutionary significance of phase-separated microsystems. Origins of life 7, 49–68. Reidel: Dordrecht 1976.
- – , & YUYAMA, S.: Abiotic production of primitive protein and formed microparticles. Ann. New York Acad. Sci. 108, 487–494 (1963).
- GASTALDO, R.A. (Ed.): Land plants. Notes for a short course. Univ. of Tennessee, Dept. Earth Sci., Studies in Geol. 5 (1986).
- GAUTHERET, R.: Recherches nouvelles sur l'évolution végétale. Vol. jub. en l'honneur du Prof. E. Boureau. Com. trav. hist. et scient. Bull. sect. Sci. 8 (1985).

- GOODWIN, A.M.: Giant impacting and the development of continental crust in the early history of the earth. NATO Advanced Study Inst., Univ. Leicester, 77-78 (1975).
- GOULD, S.J.: The panda's thumb. Trad. française de J. CHABERT «Le pouce du panda». Grasset: Paris 1982.
- - : Even since Darwin. Trad. française de D. LEMOINE «Darwin et les grandes énigmes de la vie». Coll. Points, Sciences 543 (1984).
- - : Hen's teeth and horse's toes. Trad. française de M.F. DE PALOMERA «Quand les poules auront des dents». Fayard: Paris 1984.
- - , & ELDREDGE, N.: Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3, 115-151 (1977).
- GRAHAM, L.E.: *Coleochaete* and the origin of land plants. *Amer. J. Botany* 71, 603-608 (1984).
- - : The origin of the life cycle of land plants. *Amer. Scientist* 73, 178-186 (1985).
- HOLLAND, D.H., & SCHIDLowski, M. (Eds.): Mineral deposits and the evolution of the biosphere. Springer: Heidelberg 1982.
- IRVINE, D.E.G., & JOHN, D.M.: Systematics of the green algae. The Systematics Assoc. spec. vol. 27. Academic Press: New York 1984.
- JOHNSON, J.H.: A review of Cambrian algae. *Colorado School of Mines Quarterly Golden* 61, 1-162 (1966).
- KNOLL, R.A., GRANT, S.W.F., & TSAO, J.W.: The early evolution of land plants. In: Land plants (R.A. GASTALDO, Ed.), 45-63. Notes for a short course, Univ. of Tennessee, Dept. Earth Sci., Studies in Geol. 5, 1986.
- KREMP, G.O.W.: The oldest trace of life and the advancing organization of earth. 3 Parts. *Paleodata Banks* 18, 19, 21, 53-128, 65-156, 157-396 (1982-83-84).
- LEJAL-NICOL, A.: Les premiers végétaux vasculaires africains: origine et évolution. In: Recherches nouvelles sur l'évolution végétale (R. GAUTERET, Ed.), 83-92. Vol. jub. en l'honneur du Prof. E. Boureau. Com. trav. hist. et scient. Bull. sect. Sci. 8 (1985).
- MATTOX, K.R., & STEWART, K.D.: Classification of the green algae: A concept based on comparative cytology. In: Systematics of the green algae (D.E.G. IRVINE & D.M. JOHN, Eds.), 29-72. The Systematics Assoc. spec. vol. 27. Academic Press: New York 1984.
- MILLER, S.L.: A production of amino-acids under possible primitive earth conditions. *Science* 117, 528 (1953).
- - : Production of some organic compounds under possible primitive earth conditions. *J. Amer. Chem. Soc.* 77, 2351-2361 (1955).
- MISHLER, B.D., & CHURCHILL, S.P.: A cladistic approach to the phylogeny of the «bryophytes». *Brittonia* 36, 406-424 (1984).
- - , - - : Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1, 305-328 (1985).
- MUIR, M.D.: Proterozoic microfossils from the Amelia Dolomite, McArthur Basin, Northern Territory. *Alcheringa* 1, 143-158 (1976).

- MURTHY, V.R.: Composition of the core and the early chemical history of the earth. In: The early history of the earth (B.F. WINDLEY, Ed.), 21–53. Wiley & Sons: London 1975.
- NIKLAS, K.J., TIFFNEY, B.H., & KNOLL, A.H.: Patterns in vascular plant diversification. *Nature* 303, 614–616 (1983).
- OEHLER, J.H., OEHLER, D.Z., & MUIR, M.D.: On the significance of tetrahedral tetrads of Precambrian algal cells. *Origins of life* 7, 259–267 (1976).
- OPARIN, A.I.: Proischoschdenie schisni. Moskwa 1924.
- – : The origin of life on earth. Dover Publ. 1953.
- – : L'origine de la vie sur terre. Masson: Paris 1965.
- PFLUG, H.D.: *Ramsaysphaera ramses* n.g., n.sp. aus den Onverwachtschichten von Südafrika. *Paläontogr. B* 158, 130–168 (1976).
- – : Früheste bisher bekannte Lebewesen: *Isuasphaera isua* n.g., n.sp. aus der Isua-Serie von Grönland (ca. 3800 Mio J.). *Oberhess. Naturwiss. Z.* 44, 131–145 (1978).
- – : Archean fossil finds resembling yeasts. *Geol. et Paleontol.* 13, 1–8 (1979).
- PRATT, L.M., PHILLIPS, T.L., & DEMISON, J.M.: Evidence of non-vascular land plants from the early Silurian (Llandoveryan) of Virginia, USA. *Rev. Paleobot. Palynol.* 25, 121–149 (1978).
- REMY, W.: Lower Devonian gametophytes: Relation to the phylogeny of land plants. *Science* 215, 1625–1627 (1982).
- RETALLACK, G.J.: Fossil soils: indicators of ancient terrestrial environments. In: *Paleobotany, Paleoecology and Paleoevolution* (K.D. NIKLAS, Ed.), 55–102. Praeger: New York 1981.
- – , & DILCHER, D.: Arguments for a glossopterid ancestry of angiosperms. *Paleobiol.* 7, 54–67 (1981).
- RUTTEN, M.G.: The origin of life by natural causes. Elsevier: Amsterdam 1971.
- SCHMITT, H.H.: Apollo and the geology of the moon. *J. geol. Soc. London* 131, 103–109 (1975).
- SCHOPF, J.W.: Microflora of the Bitter Spring Formation, Late Precambrian, Central Australia. *J. Paleontol.* 42, 651–688 (1968).
- – , & BARGHOORN, E.S.: Microorganisms from the Late Precambrian of South Australia. *J. Paleontol.* 43, 111–118 (1969).
- – , HAUGH, B.N., MOLNAR, R.E., & SATTERTHWAIT, D.F.: On the development of metaphytes and metazoans. *J. Paleont.* 47, 1–9 (1973).
- – , & OEHLER, D.Z.: How old are the eukaryotes? *Science* 193, 47–49 (1976).
- SCHWEITZER, H.J.: Die Unterdevonflora des Rheinlands. *Paläontogr. B* 189, 1–138 (1984).
- STEWART, W.N.: *Paleobotany and the evolution of plants*. Press Syndicate Univ. Cambridge 1983.
- TAPPAN, H.: *The paleobiology of plants protists*. W.H. Freeman: Oxford 1980.
- TAYLOR, T.N.: *Paleobotany*. McGraw & Hill: New York 1981.
- TIFFNEY, B.H. (Ed.): *Geological factors and the evolution of plants*. Yale Univ. Press: New Haven and London 1985.

- VAUDOIS, B.: Sac embryonnaire et origine des angiospermes (nouveaux arguments).
In: Recherches nouvelles sur l'évolution végétale (R. GAUTHERET, Ed.), 25–32.
Vol. jub. en l'honneur du Prof. E. Boureau. Com. trav. hist. et scient. Bull. sect.
Sci. 8 (1985).
- VOGELLEHNER, D.: Wege der Evolution der Pflanzen. In: Evolution (R. SIEWING,
Herausg.), 201–220. Fischer: Stuttgart 1978.
- WALLACE, R.A., KING, J.L., & SANDERS, G.P.: Biology, the science of life. Goodyear:
Santa Monica 1981.
- WALTER, M.R., BUICK, R., & DUNLOP, J.S.R.: Stromatolites 3,0–3,5 Myr old from the
North Pole Area, Western Australia. *Nature* 284, 443–445 (1980).
- – , OEHLER, J.H., & OEHLER, D.Z.: Megascopic algae 1300 mio years old from the
belt supergroup, Montana: a reinterpretation of Walcott's *Helminthoidichnites*.
J. Paleontol. 50, 872–881 (1976).
- ZIMMERMANN, W.: The Telomtheorie. Fischer: Stuttgart 1965.
- – : Geschichte der Pflanzen, eine Übersicht, 2. Aufl. Thieme: Stuttgart 1973.