



HAL
open science

Origine et diversification des arbres chez les lignophytes du Paléozoïque.

Anne-Laure Decombeix

► **To cite this version:**

Anne-Laure Decombeix. Origine et diversification des arbres chez les lignophytes du Paléozoïque.. Interactions entre organismes. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2007. Français. NNT: . tel-00368777

HAL Id: tel-00368777

<https://theses.hal.science/tel-00368777v1>

Submitted on 17 Mar 2009

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.

**UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Paléobiologie

Ecole Doctorale : SIBAGHE

présentée et soutenue publiquement

par

Anne-Laure DECOMBEIX

Le 7 décembre 2007

Titre :

**ORIGINE ET DIVERSIFICATION DES ARBRES CHEZ LES
LIGNOPHYTES DU PALEOZOIQUE**

JURY

M. Emmanuel DOUZERY, Professeur, Université Montpellier 2
Mme Brigitte MEYER-BERTHAUD, Directeur de Recherche CNRS, Montpellier
M. Jean GALTIER, Directeur de Recherche CNRS, Montpellier
M. Marc PHILLIPPE, Maître de Conférences, Université Lyon 1
M. Jean-Yves DUBUISSON, Professeur, Université Paris 6
M. Jason HILTON, Senior Lecturer, Université de Birmingham
M. Daniel BARTHELEMY, Directeur de Recherche INRA, Montpellier

Président
Directeur de Thèse
Directeur de Thèse
Rapporteur
Examineur
Examineur
Invité

TABLE DES MATIERES

Notes de nomenclature.....	9
INTRODUCTION.....	11
CHAPITRE I. CADRE GENERAL, PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS	15
1. L'apparition du port arborescent au Paléozoïque.	15
1.1. <i>Les premiers arbres : diversité systématique et stratégies anatomiques.</i>	<i>15</i>
1.2. <i>Pourquoi existe-il des arbres ? Avantages et contraintes du port arborescent. ...</i>	<i>18</i>
1.3. <i>Impact des premiers arbres sur le fonctionnement des écosystèmes</i>	<i>19</i>
2. Les premières lignophytes arborescentes.....	21
2.1. <i>Archaeopteris Dawson 1871 et Callixylon Zalessky 1911(progymnosperme).....</i>	<i>23</i>
2.2. <i>Protospitys Goeppert 1850 (?progymnosperme)</i>	<i>28</i>
2.3. <i>Les lignophytes arborescentes du Mississippien (?spermatophytes)</i>	<i>33</i>
3. Contexte environnemental.....	44
3.1. <i>Paléogéographie.....</i>	<i>44</i>
3.2. <i>Climat</i>	<i>47</i>
3.3. <i>La limite D/C et l'évènement de Hangenberg.</i>	<i>49</i>
4. Objectifs du présent travail.....	49
CHAPITRE II. MATERIEL ET METHODES	51
1. Matériel	51
1.1. <i>Nouveaux spécimens.....</i>	<i>51</i>
1.2. <i>Matériel de musée.....</i>	<i>52</i>
2. Préparation des spécimens et étude anatomique.....	52
2.1. <i>Préparation</i>	<i>52</i>
2.2. <i>Observation et photographie</i>	<i>53</i>
2.3. <i>Mesures</i>	<i>54</i>
CHAPITRE III. LES LIGNOPHYTES ARBORESCENTES DU TOURNAISIEN MOYEN DE LA MONTAGNE NOIRE	55
1. Introduction	55
2. Matériel et méthodes	56

3. <i>Faironia difasciculata</i> gen. et sp. nov.: une combinaison de caractères de taxons arborescents et non-arborescents.	57
3.1. <i>Introduction</i>	59
3.2. <i>Material and methods</i>	60
3.3. <i>Systematic paleobotany</i>	60
3.4. <i>Description</i>	63
3.5. <i>Discussion</i>	67
3.6. <i>Conclusions</i>	70
4. Une nouvelle espèce d'<i>Eristophyton</i>.	73
<i>Introduction</i>	75
<i>Material and Methods</i>	76
<i>Systematics</i>	77
<i>Discussion</i>	81
<i>Conclusion</i>	85
5. <i>Protopitys</i>	99
5.1. <i>MN 877 – axe ramifié</i>	99
5.2. <i>MN483- Axe ramifié et portant des sporanges</i>	102
5.3. <i>Bois isolés</i>	105
5.4. <i>Affinités</i>	106
6. Synthèse Montagne Noire	111
CHAPITRE IV. UN NOUVEAU TAXON DU TOURNAISIEN SUPERIEUR D'ALGERIE	113
1. Introduction.	113
2. Matériel et méthodes	114
3. Description	115
4. Affinités	119
5. Capacités de croissance	120
CHAPITRE V. LES LIGNOPHYTES ARBORESCENTES DU MISSISSIPPIEN D'AUSTRALIE	127
1. Introduction	127
2. Les premières lignophytes arborescentes dans la flore australienne : état des lieux.	129
3. Bois silicifiés de Montgomery Dam, Broken River Basin, Tournaisien moyen.	131
3.1. <i>Matériel et méthodes</i>	131
3.2. <i>Description</i>	132

3.3. <i>Affinités</i>	134
4. Lignophytes arborescentes de M^t S^t Michael, Burdekin Basin, Tournaisien moyen.	139
4.1. <i>Matériel et méthodes</i>	139
4.2. <i>Troncs de type I - Protopytis buchiana – Description</i>	141
4.3. <i>Troncs de type I- Affinités</i>	145
4.4. <i>Troncs à bois de type II- Description.</i>	149
4.5. <i>Troncs à bois de type II- Affinités</i>	151
5. Bois silicifiés du Drummond Basin, Tournaisien supérieur à Viséen.	158
5.1. <i>Matériel et méthodes</i>	158
5.2. <i>Descriptions</i>	160
5.3. <i>Discussion</i>	164
6. Tronc du Yarrol Basin, Viséen supérieur	169
6.1. <i>Matériel et méthodes</i>	169
6.2. <i>Description</i>	170
6.3. <i>Affinités</i>	173
7. Synthèse Australie.	177
7.1. <i>Diversité des lignophytes arborescentes en Australie au Mississippien</i>	177
7.2. <i>Le genre Pitus en Australie</i>	177
7.3. <i>Implications paléogéographiques et paléoclimatiques</i>	178
CHAPITRE VI. DISPARITE MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE DES PREMIERES LIGNOPHYTES ARBORESCENTES	181
1. Introduction	181
2. Matériel et méthodes	183
3. Résultats	184
3.1. <i>Analyse globale</i>	184
3.2. <i>Morphologie générale et système vasculaire primaire</i>	187
3.3. <i>Ratio diamètre maximum des trachéïdes de métaxylème/ trachéïdes de xylème secondaire</i>	188
3.4. <i>Bois pycnoxylique vs. manoxylique: effet du port et de la localité</i>	189
4. Discussion	193
CHAPITRE VII. PHYLOGENIE: L'APPORT DES CARACTERES VEGETATIFS.	197
1. Introduction : synthèse des analyses précédentes et problématiques	197
2. Matériel et méthodes	199
3. Résultats	200

3.1. <i>Analyse 1</i>	200
3.2. <i>Ajout/ suppression de taxons</i>	201
3.3. <i>Tests sur la matrice de Hilton et Bateman</i>	208
4. Discussion	209
CHAPITRE VIII. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES	213
1. Formes arborescentes du Mississippien : nouvelles données	213
1.1. <i>Protopitys</i>	213
1.2. <i>Spermatophytes arborescentes du Mississippien</i>	216
2. Implications paléogéographiques, biogéographiques et climatiques	217
3. Structure des communautés végétales autour de la limite Dévonien-Carbonifère...	219
4. Conclusion et perspectives	221
LISTE DES ILLUSTRATIONS	223
BIBLIOGRAPHIE	229
ANNEXE 1	245
ANNEXE 2	247
ANNEXE 3	251
ANNEXE 4	257
ANNEXE 5	263
ANNEXE 6	277

Notes de nomenclature

- Il existe de nombreuses définitions d'un **arbre** (Hallé *et al.*, 1978 et références incluses). La plupart de ces définitions incluent plus ou moins explicitement la présence de bois. Ceci a pour effet d'exclure les formes qui sont auto-portantes et atteignent une haute stature sans produire de xylème secondaire, ce qui est le cas des fougères arborescentes ou des palmiers actuels ainsi que de nombreuses formes fossiles. Nous utiliserons ici le terme arbre dans le sens suivant : une plante pérenne, avec une tige principale (tronc) persistante et auto-portante, qui atteint une hauteur de plusieurs mètres.

- Dans la description des fossiles, le terme '**axe**' est utilisé pour les spécimens dont la stèle est présente même si elle est mal conservée ; le terme '**bois**' est utilisé pour les spécimens composés uniquement de xylème secondaire.

Lors de la description de l'émission des traces à partir de la stèle on parlera de **division radiale** quand les deux faisceaux résultants sont alignés radialement et de **division tangentielle** quand ils sont alignés tangentiellement.

- Nous avons choisi d'utiliser la classification suivante pour les lignophytes du Dévonien et du Mississippien :

Progymnospermes

Aneurophytales

Archaeopteridales

Protopityales

Spermatophytes

Calamopityales

Buteoxylales

Lyginopteridales

Medullosales

- L'échelle géologique utilisée (étages et datations) est celle de l'IUGS (<http://www.stratigraphy.org/chus.pdf>)

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Cette thèse s'inscrit dans le cadre des recherches actuellement menées au sein de l'UMR AMAP sur la diversification morphologique et architecturale des plantes au Paléozoïque. Suite à la diversification des premières plantes terrestres au Dévonien on assiste à la mise en place des deux grands groupes que sont les monilophytes (ou fougères s.l.) et les lignophytes (Bateman *et al.*, 1998) (Fig. 1). Parallèlement, un certain nombre de traits comme le développement des feuilles, l'hétérosporie et l'accroissement de la taille sont mis en évidence presque simultanément dans plusieurs groupes de plantes non directement apparentés. Ainsi, on observe à partir du Givétien (Dévonien moyen, 392-385 Ma) un accroissement important du diamètre des tiges et par suite de la hauteur probable des individus. Les investigations en cours au laboratoire visent à mieux comprendre l'apparition et l'évolution de ces premières formes arborescentes en se concentrant d'une part sur les monilophytes et d'autre part sur les lignophytes, qui sont le sujet du présent travail.

Le terme 'lignophytes' (Doyle et Donoghue, 1986; Rothwell et Serbet, 1994) désigne le groupe monophylétique formé par les plantes possédant un cambium vasculaire bifacial. Les lignophytes comprennent les progymnospermes (Dévonien-Carbonifère), à reproduction sporée, et les spermatophytes ou plantes à graines (Fig. 1). Ce groupe est caractérisé par un succès évolutif majeur puisque ses représentants actuels, gymnospermes et angiospermes, dominant l'ensemble des écosystèmes terrestres. En particulier, tous les arbres actuels à l'exception des fougères arborescentes sont des lignophytes. Il est donc particulièrement important de comprendre quand et combien de fois des formes arborescentes se sont développées dans ce groupe, et comment elles ont réagi aux grands changements environnementaux au cours des temps géologiques. Cette problématique est abordée ici à travers l'exemple de la période Dévonien-Mississippien (Carbonifère inférieur) qui voit l'apparition des lignophytes et le développement de formes arborescentes chez les progymnospermes puis chez les spermatophytes.

Ce manuscrit est structuré de façon classique. Un premier chapitre bibliographique présente la mise en place des premières formes arborescentes au Dévonien (diversité, stratégies, impact sur les écosystèmes). Il comporte aussi un état des lieux détaillé des connaissances sur les premières lignophytes arborescentes et un point sur le contexte paléogéographique et paléo-

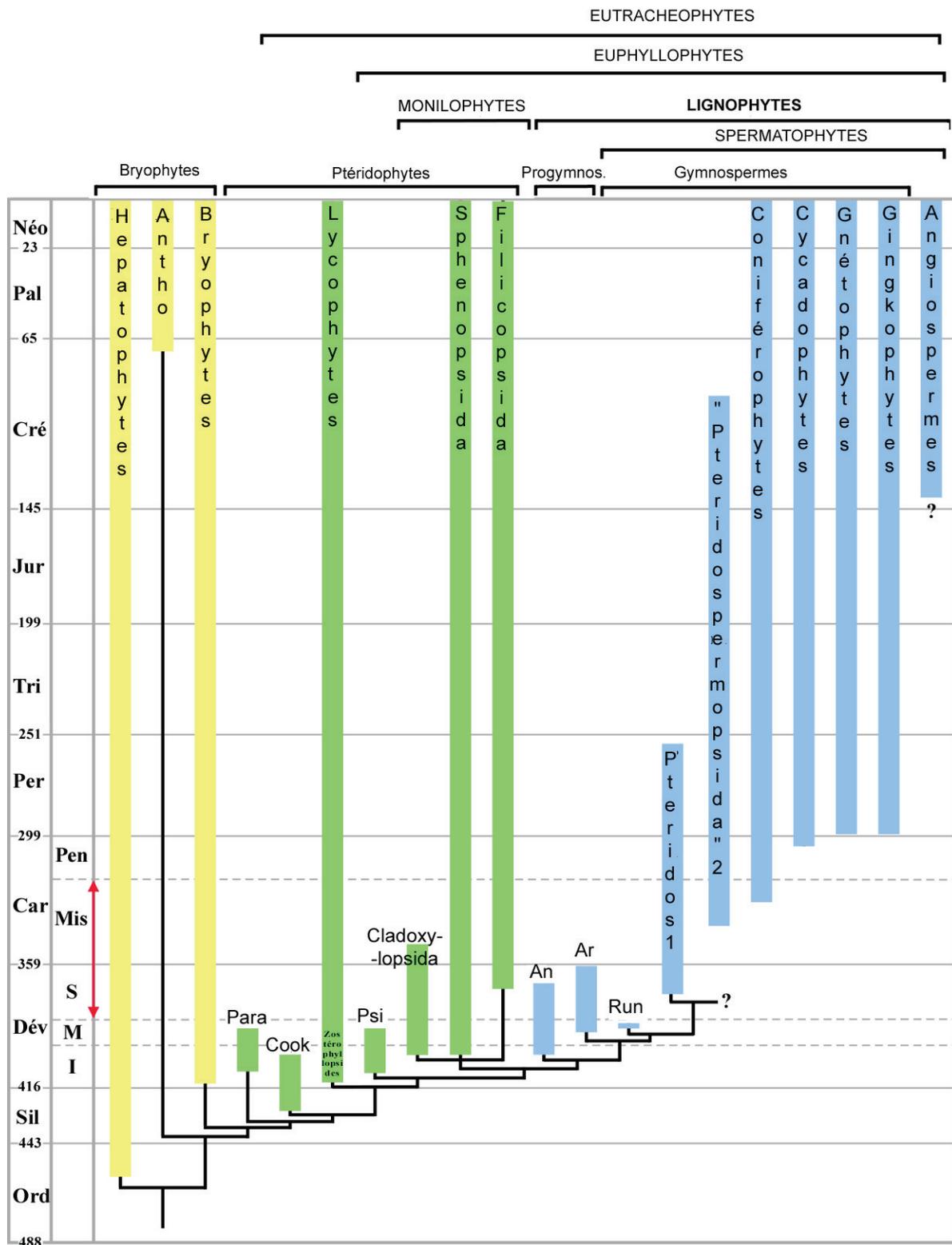


Fig. 1. Evolution des plantes terrestres au cours des temps géologiques. Les grands groupes dont le nom est en minuscule correspondent à des grades, les autres forment des clades monophylétiques. La période considérée dans cette thèse est indiquée par la flèche rouge. Les âges sont en millions d'années (Ma) (d'après P. Gerrienne, cours de paléobotanique, Université de Liège).

Antho=anthocérotes, Para=Paratrachéophytes; Coo=Cooksonia, Psi=Psilophytes, Cla=Cladoxylopsida, An=Aneurophytales, Ar=Archaeopteridales, Run=Runcaria.

-climatique avant de poser les objectifs de cette thèse.

Le chapitre 2 présente le matériel fossile étudié et les méthodes utilisées pour sa préparation et son observation.

La plus grande partie de ce travail porte sur l'étude anatomique de spécimens inédits de lignophytes arborescentes du Mississippien qui sont présentés par zone géographique. Le chapitre 3 présente trois types d'axes interprétés comme appartenant à des formes arborescentes provenant des localités tournaisiennes de la Montagne Noire (sud de la France). Le chapitre 4 présente un spécimen provenant du Tournaisien d'Algérie. Enfin, la prospection en 2005 de nouvelles localités dans l'état du Queensland (N.E. de l'Australie) et le prêt de fossiles par le Geological Survey of Queensland ont permis d'étudier des spécimens australiens d'âge Tournaisien à Viséen qui sont présentés dans le chapitre 5.

Ce travail descriptif a été complété par deux types d'analyses portant sur les premières lignophytes:

- une analyse de la disparité morpho-anatomique, présentée au chapitre 6, qui examine la diversification de l'appareil végétatif au cours du temps et en fonction de l'origine géographique des taxons
- une analyse phylogénétique basée sur des caractères végétatifs pour essayer de préciser les affinités des formes arborescentes, présentée au chapitre 7.

Enfin le dernier chapitre comporte la synthèse des résultats et présente les perspectives à moyen et long terme de ce travail.

CHAPITRE I. CADRE GENERAL, PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS

CHAPITRE I. CADRE GENERAL, PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS

1. L'apparition du port arborescent au Paléozoïque.

1.1. Les premiers arbres : diversité systématique et stratégies anatomiques.

La hauteur maximum que pouvaient atteindre les plantes fossiles a été estimée sur des critères biomécaniques simples faisant intervenir le diamètre des axes¹ (Mosbrugger, 1990; Niklas, 1994a). La figure I.1 illustre l'accroissement important de ce diamètre observé dans plusieurs groupes à partir du Givétien.

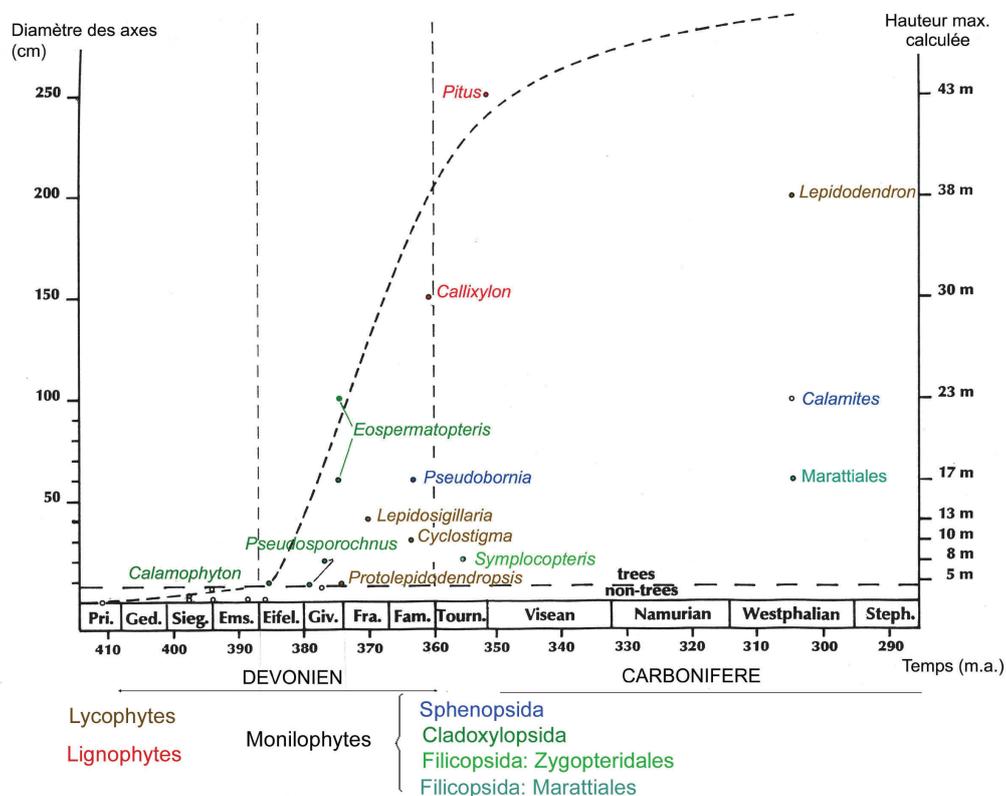


Fig. I.1. Augmentation de la taille maximale dans les différents groupes de plantes au Dévonien-Carbonifère (modifié d'après Mosbrugger, 1990)

1.1.1. Monilophytes.

▪ Cladoxylopsida.

Les plus anciens arbres connus appartiennent à la classe des Cladoxylopsida (Dévonien

¹ Exemple Mosbrugger, 1990 : Hauteur = diamètre^{2/3} x facteur de sécurité (constant)

inférieur-Mississippien). Chez ces plantes la croissance secondaire est absente ou réduite et le système vasculaire fragmenté qui les caractérise a un rôle essentiellement conducteur. Dans le genre *Pietzschia*, le seul dans lequel des analyses biomécaniques ont été menées, ce système vasculaire contribue peu au soutien mécanique de la tige (Soria, 2003). La rigidité est assurée par la présence de tissus sclérenchymateux corticaux dans la tige et par la base des organes latéraux. Plusieurs genres de haute stature sont documentés dès le Dévonien moyen. *Calamophyton* et *Pseudosporochnus* sont reconstruits comme de petits arbres d'environ 3 m de haut (Fairon-Demaret et Berry, 2000) ; *Wattieza/Eospermatopteris* pouvait atteindre au moins 8 m et était le composant principal de la plus ancienne forêt connue, dans la localité givétienne de Gilboa (USA) (Stein *et al.*, 2007). Au Dévonien supérieur, certaines cladoxylopsides du genre *Pietzschia* dépassaient probablement 3 m de haut, avec une stratégie développementale proche de celle des fougères arborescentes actuelles (Soria et Meyer-Berthaud, 2004), c'est-à-dire avec une tige dépourvue de tissus secondaires, entourée à la base par un épais manchon racinaire.

- Filicopsida.

Au cours du Carbonifère, le port arborescent se développe dans d'autres groupes de fougères s.l., notamment les *Zygoteridales* (Carbonifère-Permien), avec *Symplocopteris* (Hueber et Galtier, 2002) et *Austroclepsis* (Sahni, 1932) du Mississippien d'Australie. Dans ces genres, on trouve une structure en faux-tronc, composée de l'agglomération de plusieurs tiges, de racines et de la base des pétioles. Les tiges individuelles sont petites (<1 cm de diamètre) mais le faux-tronc pouvait atteindre plusieurs dizaines de centimètres de diamètre et sa hauteur est estimée à plusieurs mètres (Hueber et Galtier, 2002).

Dans le groupe des *Marattiales* (?Mississippien-actuel), les genres arborescents comme *Psaronius*, qui formait un élément important des écosystèmes hygrophiles à mésophiles du Pennsylvanien et du Permien, étaient construits sur le même modèle que les fougères arborescentes actuelles. Le plus gros spécimen connu a un diamètre de 80 cm (Rossler, 2000).

- Equisetopsida

Les premières formes arborescentes affiliées aux sphénophytes sont datées du Dévonien supérieur, avec le genre *Pseudobornia* qui aurait pu atteindre 15 à 20 m selon Schweitzer (1967). Dans ce groupe la rigidité des axes est assurée par le développement d'un cylindre de xylème secondaire produit par un cambium unifacial¹. Les sphénophytes les plus grandes

¹ La possession d'un cambium bifacial est considérée comme une synapomorphie des Lignophytes. La

connues sont des *Calamites* (Pennsylvanien-Permien) du Permien d'Allemagne (Rossler et Noll, 2006). Ces spécimens décortiqués présentent un bois atteignant 33 cm d'épaisseur et leur hauteur est estimée à une vingtaine de mètres.

1.1.2. Lycophytes.

Les Isoetales arborescentes se sont développées à partir du Dévonien supérieur dans les zones marécageuses (Greb et al., 2006). Parmi les plus anciennes on trouve *Lepidosigillaria whitei*, du Dévonien supérieur des USA, et *Cyclostigma kiltorkense*, du Dévonien supérieur d'Irlande, Norvège et Chine, avec une hauteur estimée à une dizaine de mètres (Pigg, 2001). *Leptophloeum rhombicum*, du Dévonien supérieur de Chine, Australie, Afrique du Nord et Amérique du Nord, a été récemment reconstruit comme un arbre de 10 à 25 m de haut (Wang et al., 2005). Les formes plus tardives (Carbonifère, Permien) comme *Lepidodendron* ou *Sigillaria* pouvaient atteindre une trentaine de mètres.

Chez les lycophytes arborescentes l'essentiel du soutien était apporté par le développement d'une écorce secondaire épaisse, le xylème secondaire étant peu développé et consacré à la conduction. Ce type de tronc n'a pas d'équivalent dans la nature actuelle. Le système 'racinaire' (*Stigmaria*) des Isoetales arborescentes, constitué de tiges modifiées (Rothwell et Erwin, 1985), se développait horizontalement dans la couche superficielle du sol et pouvait contribuer à la stabilité du tronc.

1.1.3. Lignophytes

Les premières lignophytes arborescentes connues sont des progymnospermes Archaeopteridales, dont les plus anciens troncs sont datés du Givétien supérieur (Marcelle, 1951). Les principales caractéristiques des premières lignophytes arborescentes seront détaillées par la suite. Dans ce groupe, le soutien mécanique est assuré par le xylème secondaire produit par un cambium bifacial, ce dernier produisant également du phloème secondaire. Le cylindre de xylème secondaire contribue à la fois au soutien mécanique qui permet la croissance en hauteur et à la conduction hydraulique qui permet de transporter la sève brute. Le phloème secondaire assure une redistribution efficace des composés carbonés issus de la photosynthèse. **A l'exception des fougères (Cyatheaceae et Dicksoniaceae) et des monocotylédones arborescentes (Palmiers), tous les arbres de la flore actuelle sont construits sur ce modèle.**

production de phloème secondaire a cependant été décrite chez deux sphénophytes, *Sphenophyllum* (Eggert et Gaunt, 1973) et *Astromylon* (Wilson et Eggert, 1974). Le cambium bifacial qui le produisait ne serait toutefois pas homologue de celui des lignophytes (Cichan, 1985).

1.2. Pourquoi existe-il des arbres ? Avantages et contraintes du port arborescent.

L'augmentation de taille des plantes au cours du Dévonien moyen est traditionnellement interprétée comme une réponse à une compétition accrue pour l'espace et la lumière (ex: Thomas et Spicer, 1987). La haute taille peut aussi favoriser la résistance au feu et à la prédation en plaçant les parties les plus importantes de la plante (parties fertiles, méristèmes) hors de portée des herbivores (Petit et Hampe, 2006). Sur le plan reproducteur, une haute taille facilite la dispersion des propagules par le vent et augmente la distance de dispersion. Niklas (1999) a modélisé l'architecture des premières plantes terrestres, simulé un large éventail de morphologies et testé leur « efficacité » pour plusieurs fonctions essentielles, à savoir l'interception de la lumière, la stabilité mécanique, la résistance à la dessiccation (par minimisation de la surface au contact de l'air), ainsi que le rendement reproductif et la possibilité de dispersion des propagules à longue distance. Il est intéressant de noter que chez le plus ancien type d'arbre reconstruit à ce jour (Cladoxylopsida), l'architecture est optimisée pour les fonctions de reproduction et de stabilité mécanique mais pas pour l'interception de la lumière (Meyer-Berthaud et Decombeix, 2007).

La croissance d'une plante auto-portante de haute taille entraîne des contraintes évidentes. Mécaniquement, la structure doit être capable de supporter la couronne et de résister au vent. Cet aspect met en jeu la taille et l'anatomie du tronc mais aussi l'architecture de la couronne et du système racinaire, ce dernier ayant un rôle d'ancrage et de stabilisation. D'un point de vue hydraulique, le transport de l'eau depuis les racines jusqu'à des hauteurs de plus de 10 m nécessite un système de conduction des sèves adapté.

Ces deux aspects, mécanique et hydraulique, lorsqu'ils sont résolus par un même tissu comme le xylème secondaire des sphénophytes et des lignophytes, doivent faire l'objet d'un compromis mettant en jeu le diamètre des conduits (trachéides, vaisseaux) et l'épaisseur de leur paroi (Rowe et Speck, 2005).

L'étude des tendances évolutives à l'échelle des temps géologiques -aussi bien chez les végétaux que chez les animaux- suggère qu'une grande taille est une réponse adaptative à des conditions environnementales favorables durant de longues périodes de temps. Au contraire un environnement instable provoquerait une diminution de la taille au sein d'un phylum donné (Niklas, 1994b). Théoriquement les grandes crises biologiques dues à des perturbations environnementales à l'échelle du globe devraient donc toucher plus fortement les formes arborescentes. Ceci semble confirmé par les travaux menés sur la végétation au moment des crises Permien-Trias et Crétacé-Tertiaire (ex. Looy *et al.*, 1999; Wang et Chen, 2001; Vajda

et McLoughlin, 2007 et références incluses) qui montrent une disparition des formes arborescentes suivie d'une phase transitoire de reconquête par une végétation herbacée après la crise. Les arbres, peu sensibles aux variations temporaires de leur habitat, seraient donc plus sensibles aux grands changements environnementaux que les formes de petite taille.

1.3. Impact des premiers arbres sur le fonctionnement des écosystèmes

La mise en place d'écosystèmes plus structurés en hauteur au Dévonien a potentiellement créé de nouvelles niches écologiques et favorisé l'apparition de nouveaux taxons animaux et végétaux (DiMichele et Hook, 1992). Les arbres offrent notamment un support pour les plantes lianescentes et les épiphytes (Rossler, 2000). En formant un milieu fermé et où l'humidité est plus constante, les forêts auraient favorisé le développement de plantes hétérosporées ; la présence de réserves dans le mégagamétophyte permet au sporophyte de se développer malgré la lumière réduite du sous-bois (Chaloner et Sheerin, 1979). D'autre part, les arbres qui possèdent des systèmes racinaires développés contribuent à la formation de sols profonds. La perte régulière d'organes décidus, par exemple par les cladoxylopsides arborescentes ou par *Archaeopteris*, a permis la constitution de litières qui, couplées aux sols profonds, favorisent le développement de champignons, bactéries et invertébrés terrestres.

Selon le modèle proposé par Algeo et ses collaborateurs (Algeo *et al.*, 1995; 1998; Algeo *et al.*, 2001), la mise en place des premières forêts a eu un impact sur le cycle du carbone et par là même sur le climat global durant le Dévonien supérieur. Ils suggèrent en effet que la mise en place à travers le monde de forêts d'*Archaeopteris*, avec des systèmes racinaires profonds et produisant une grande quantité de litière, peut expliquer la formation de sédiments riches en carbone organique (black shales) et les variations du $\delta^{13}\text{C}$ observées durant cette période. La mise en place de racines profondes et l'augmentation de l'activité microbienne auraient favorisé l'érosion des surfaces continentales et augmenté la quantité de matière organique reçue dans les zones côtières. Le stockage de cette matière dans les sédiments, couplé au stockage de CO_2 par des plantes de plus en plus grandes et les micro-organismes du sol, aurait entraîné une baisse du taux de CO_2 atmosphérique et un refroidissement global. Le modèle complet est présenté dans l'annexe 1. Cette hypothèse a été soutenue (ex.: Berner, 1998; Godderis et Joachimski, 2004) ou critiquée (Boucot et Gray, 2001) mais jamais sérieusement confrontée aux données paléobotaniques (Algeo *et al.*, 2001).

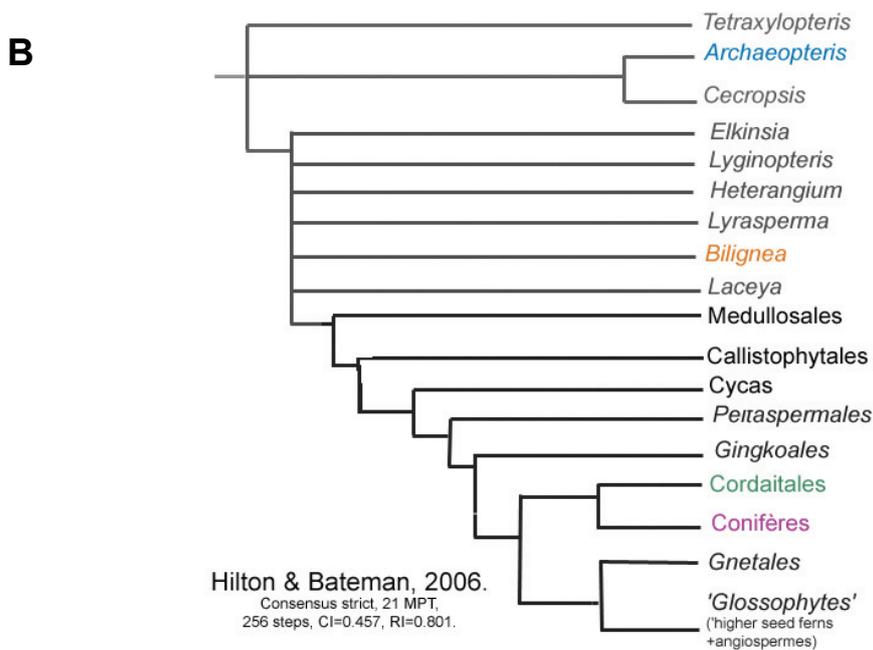
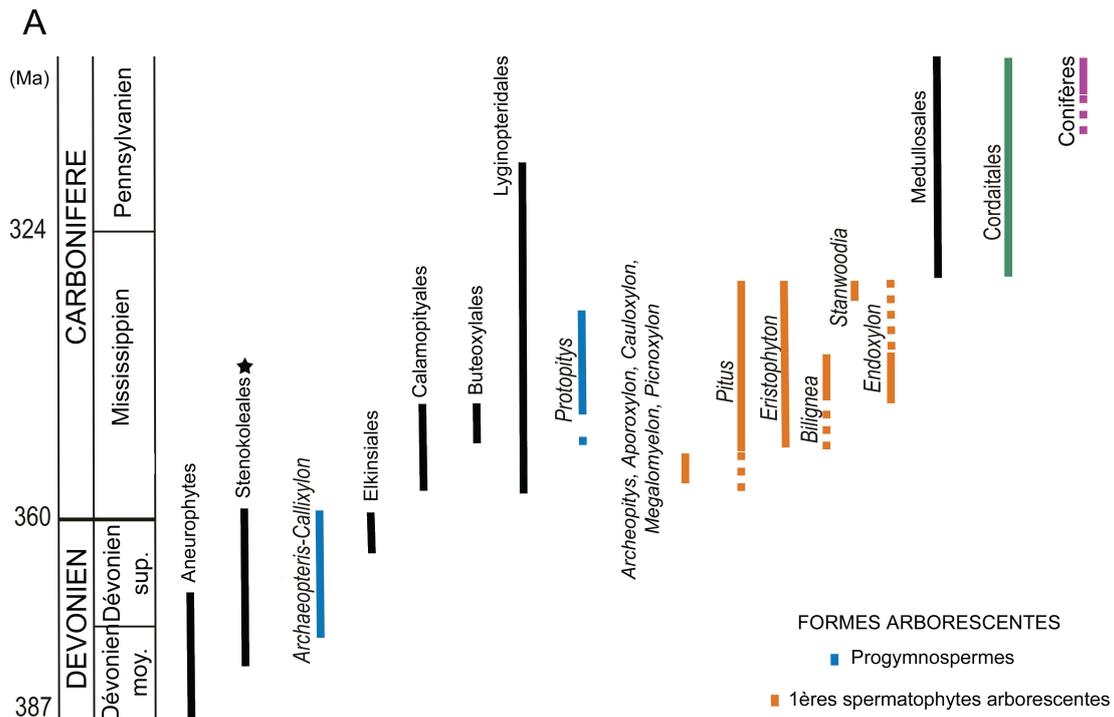


Fig. I.2. Les premières lignophytes arborescentes connues avant le présent travail.
A. distribution stratigraphique des axes anatomiquement conservés de lignophytes au Dévonien et Mississippien. Les formes arborescentes sont en couleur (modifié d'après Galtier, 1988).
 *les affinités des Stenokoleales sont irrésolues mais certains auteurs comme Matten (1992) ont suggéré une appartenance aux lignophytes.
B. position dans l'arbre de consensus phylogénétique le plus récent (modifié d'après Hilton et Bateman, 2006).

2. Les premières lignophytes arborescentes.

Les plus anciennes lignophytes sont les progymnospermes Aneurophytales, qui apparaissent au Dévonien moyen (Beck et Wight, 1988) (Figs. I.2 et I.3). Elles sont caractérisées par la possession d'un cambium bifacial produisant du xylème secondaire de type 'gymnosperme' et du phloème secondaire, et par une reproduction homosporée. D'un point de vue architectural, ce sont des plantes à ramification pseudomonopodiale qui portent des appendices ultimes isodichotomes (Scheckler, 1976; Beck et Wight, 1988). Ces appendices sont petits (<1cm), dépourvus de limbe et tridimensionnels, sauf dans le genre *Proteokalon* où ils sont plans (Scheckler et Banks, 1971). Les sporanges sont portés en position terminale sur des systèmes ramifiés, dichotomes dans leur partie proximale et pennés distalement. Les sporanges sont elliptiques et la déhiscence se fait par une fente longitudinale.

Le système vasculaire primaire est une actinostèle dont la forme se répète dans tous les ordres de ramification, à l'exception encore de *Proteokalon* où l'on passe d'une stèle cruciforme à triradiée dans les axes ultimes (Scheckler et Banks, 1971). De nombreux faisceaux de protoxylème sont présents, au centre et dans les bras de la stèle. Selon Wight (1986) l'actinostèle des Aneurophytales comprend un unique faisceau central caulinaire d'où sont issus tous les autres faisceaux de protoxylème. Ces derniers correspondent au protoxylème des traces vers les organes latéraux.

La plupart des Aneurophytales présentent un faible développement du xylème secondaire (moins de 1 cm d'épaisseur, Scheckler et Banks, 1971) et sont reconstruites comme des buissons. Les plus gros axes montrent un périderme bien développé (Scheckler et Banks, 1972). Certaines espèces comme *Tetraxylopteris schmidtii* ou *Rellimia thomsonii*, avec des axes qui atteignaient respectivement 2.5 et 4 cm de diamètre (Beck, 1957; Dannenhoffer *et al.*, 2007), pouvaient avoir plusieurs mètres de haut (Beck, 1957). Toutefois l'analyse biomécanique de *Tetraxylopteris* donne un signal non-autoportant (Speck et Rowe, 2003).

A partir de la fin du Dévonien moyen, les premières lignophytes arborescentes apparaissent (Marcelle, 1951), tout d'abord avec les progymnospermes Archaeopteridales qui dominent au Dévonien supérieur (Fig. I.3), puis avec d'autres formes (progymnospermes et spermatophytes) au Mississippien. La section suivante donne une synthèse de l'état des connaissances sur la morphologie, la diversité systématique et les affinités de ces plantes.

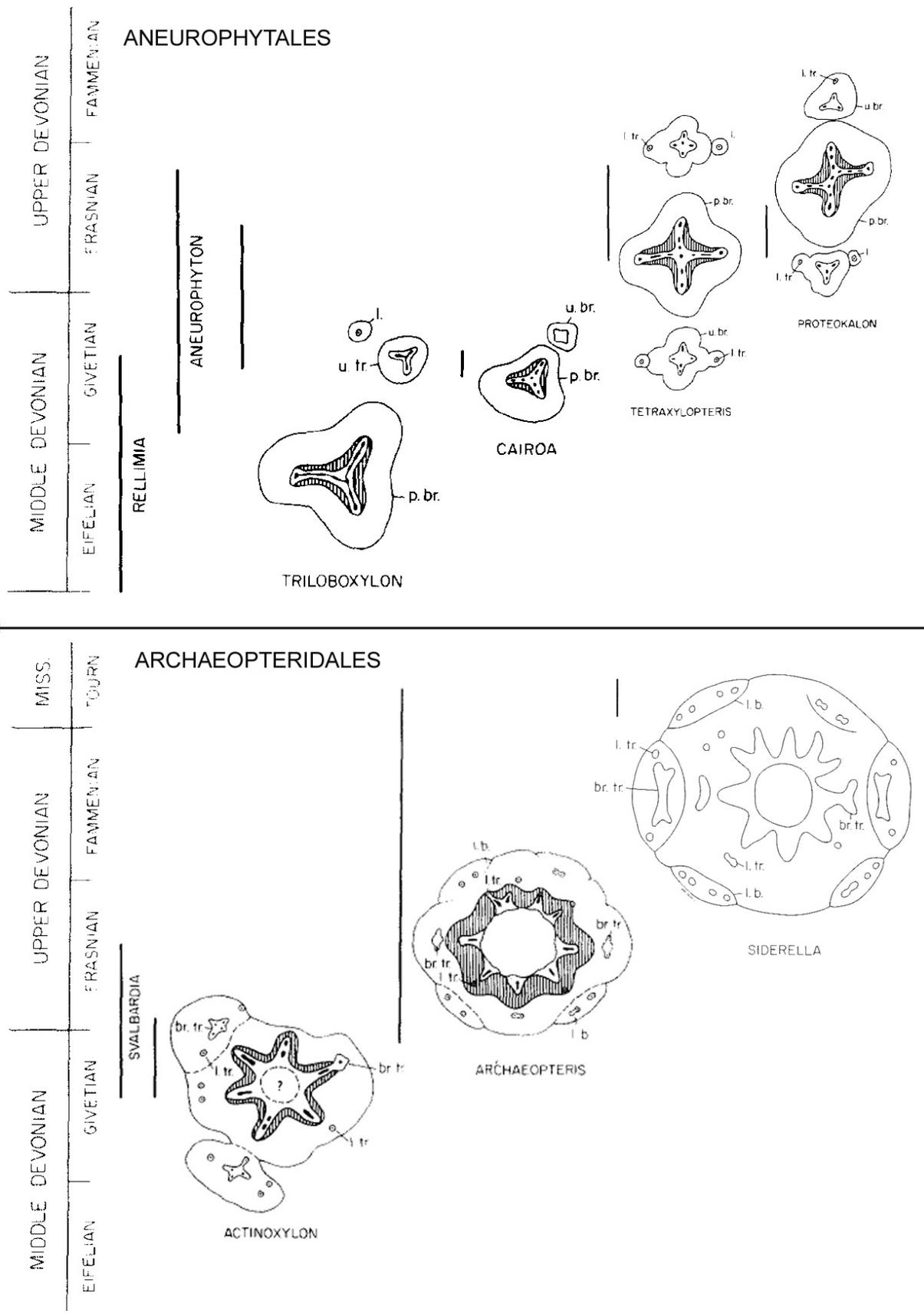


Fig. I.3. Occurrence et anatomie de quelques progymnospermes Aneurophytales et Archaeopteridales (Beck, 1976)

2.1. *Archaeopteris Dawson 1871 et Callixylon Zalessky 1911 (progymnosperme)*

En 1960, Beck démontre la connection anatomique entre un « feuillage » en empreinte appartenant au genre *Archaeopteris* (*A. macilenta*) précédemment attribué aux fougères, et un axe ayant une anatomie de *Callixylon* (*C. zalesskyi*) attribué aux gymnospermes. Cette découverte est à l'origine de la création du groupe des progymnospermes, qui regroupe les plantes ayant développé un bois de type gymnosperme mais conservant une reproduction par spores.

Beck et Wight (1988) regroupent dans les progymnospermes Archaeopteridales les genres *Archaeopteris/Callixylon* (voir plus loin), *Eddya* (Beck, 1967), *Svalbardia* et *Actinopodium* (Hoeg, 1942) qui ont la même extension stratigraphique, *Siderella* (Read, 1936) et *Actinoxylon* (Matten, 1968) (Fig. I.3). *Archaeopteris* est le genre le mieux connu et le seul à avoir fait l'objet d'une reconstruction, avec le genre monospécifique *Eddya* qui pourrait représenter un jeune individu d'*Archaeopteris* (Beck, 1967). Les autres genres, connus en compression ou anatomiquement préservés, pourraient être congénériques d'*Archaeopteris* (Beck et Wight, 1988). Nous ne considérerons ici qu'*Archaeopteris/Callixylon*.

Il semble important de garder à l'esprit que l'on ignore si tous les *Callixylon* portaient un système ramifié de type *Archaeopteris*. De même, toutes les espèces n'avaient peut-être pas un port arborescent (Beck, 1981). Chaloner (1999) par exemple a interprété deux spécimens en empreintes d'âge Dévonien supérieur provenant l'un de Scaumenac Bay (Canada) et l'autre de Kiltorcan (Irlande) comme ayant un port de fougère.

Diversité : 16 espèces de *Callixylon* (1983; Chitaley et Cai, 2001) et 6 espèces d'*Archaeopteris* (Phillips *et al.*, 1972) sont reconnues aujourd'hui dans la littérature.

Age: Givétien supérieur (Dévonien moyen) à Tournaisien (Mississippien inférieur) pour *Callixylon*. *Archaeopteris* est strictement limité au Dévonien supérieur.

Distribution (Fig. I.4): cosmopolite (Afrique du Sud, Allemagne, Antarctique¹, Australie, Belgique, Canada, Chine, Colombie, Etats-Unis, France, Irlande, Kazakhstan, Maroc, Russie, Ukraine, Venezuela).

¹ Bois 'similaire à *Callixylon*' et traces de racines selon Retallack (1997)

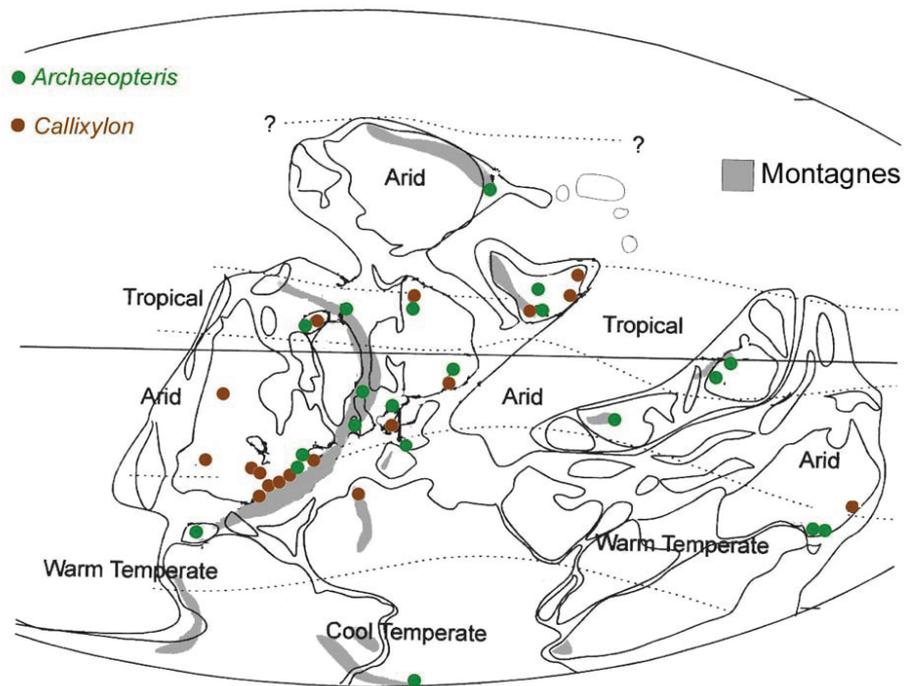


Fig. I.4. Répartition d'*Archaeopteris* et *Callixylon* au Dévonien supérieur (modifié d'après Hammond, 2004)

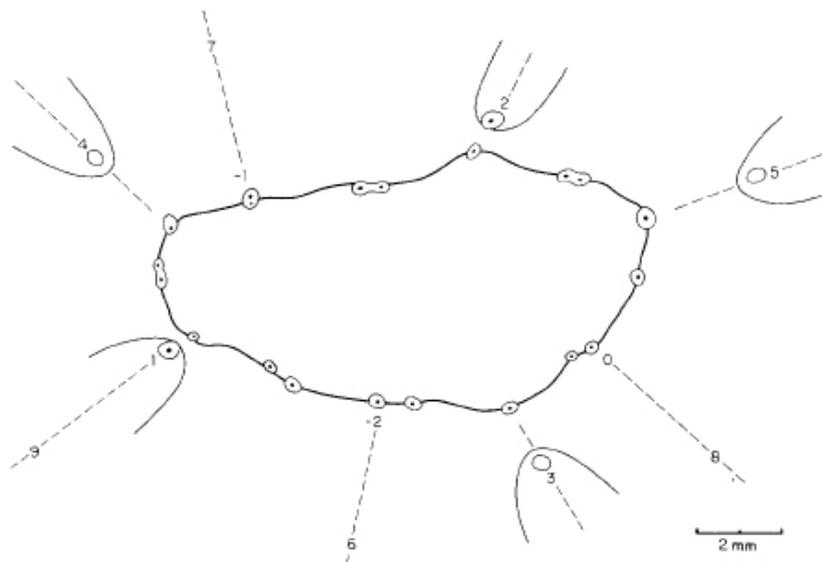


Fig. I.5. Système vasculaire primaire et mode d'émission des traces chez *Callixylon zalesskyi* (Beck, 1979). Les lignes pointillées représentent les orthostiques

2.1.1. Caractéristiques principales du genre

▪ Morphologie générale et architecture : le premier arbre « moderne »

Archaeopteris est la première lignophyte à avoir un port arborescent, avec des potentialités de croissance comparables à celles des gymnospermes actuelles (Meyer-Berthaud *et al.*, 1999). Les plus larges souches de *Callixylon* atteignent 1.5 m de diamètre et la hauteur maximum des arbres est estimée entre 30 et 40 m.

Les études architecturales de Trivett (1993) sur *Callixylon whiteanum* et Meyer-Berthaud et collaborateurs (2000) sur *Callixylon erianum* mettent en évidence 2 types de ramification dans l'appareil aérien : une ramification pseudomonopodiale qui n'affecte que l'extrémité des axes en croissance et une ramification latérale adventive. Le modèle architectural proposé par Trivett n'est réalisé qu'à partir de la ramification pseudomonopodiale des axes, la ramification adventive affectant seulement les axes âgés. Selon le modèle de Meyer-Berthaud et ses collaborateurs, c'est une coordination au moins positionnelle des deux types de ramification qui permet de réaliser l'architecture de l'arbre, et ce dès les stades les plus jeunes. La ramification pseudomonopodiale permet de réaliser des branches phyllomorphes à vocation essentiellement photosynthétique et reproductrice, la ramification latérale permettant l'édification des branches maîtresses. La ramification latérale d'*Archaeopteris* se rapproche de la ramification axillaire que l'on observe chez les plantes à graines.

Contrairement aux Aneurophytales, les appendices ultimes d'*Archaeopteris*, sont des vraies feuilles, c'est-à-dire des organes à croissance déterminée, plans, et avec du limbe. Ces feuilles sont portées sur les axes pénultièmes et ultimes de systèmes ramifiés phyllomorphes. Elles ont un limbe entier à très disséqué selon les espèces -et parfois au sein d'une même espèce (Hammond, 2004). Les systèmes ramifiés latéraux d'*Archaeopteris* ont été initialement décrits comme homologues de feuilles (Beck, 1979, par ex.). Par la suite Carluccio *et al.* (1966) ont montré que ces « frondes » ne sont pas des feuilles composées mais des systèmes d'axes produits dans un plan et portant des feuilles simples. Les traces vasculaires vers les feuilles sont émises en spirale. Fairon-Demaret et Leponce (2001) ont mis en évidence la présence de 2 types de feuilles (anisophyllie) et la dorsi-ventralité des axes ultimes chez *Archaeopteris roemeriana*. Cette situation est interprétée comme favorisant une meilleure interception de la lumière.

Archaeopteris serait la première plante vasculaire à avoir développé un système racinaire profond et composé de racines de grande taille (Algeo *et al.*, 1995). On sait que les souches

portaient des racines atteignant 8 cm de diamètre dans leur partie proximale (Snigirevskaya, 1984). Driese et ses collaborateurs (1997) décrivent des paléosols du Famennien des Etats-Unis avec des traces de souches (10-40 cm de diamètre) et de racines attribuées à *Archaeopteris*. Les plus grosses racines forment un angle de 60° avec l'axe du tronc et atteignent 15 cm de diamètre et 1.5 m de long.

▪ Anatomie

Le système vasculaire primaire d'*Archaeopteris* (Fig. I.5) est une eustèle avec une large moelle parenchymateuse, atteignant plus de 1.5 cm de diamètre dans les axes principaux. Les faisceaux de xylème primaire sont nombreux et situés en périphérie soit au contact du xylème secondaire, soit séparés de celui-ci par quelques cellules de parenchyme. La maturation du protoxylème est mésarche. L'émission des traces se fait dans un plan radial par rapport à la surface de la moelle en coupe transversale.

Le xylème secondaire est relativement dense. Des cernes ont été observés chez des spécimens de *C. petryi* (racine) et *C. erianum* du Frasnien de l'état de New York. Dans les niveaux plus récents, des cernes sont présents dans des axes de *C. newberry* (Indiana), *C. whiteanum* (Oklahoma) et dans certains spécimens du Famennien du Maroc (Arnold, 1930, 1931, 1934; Beck, 1953; Meyer-Berthaud *et al.*, 1997). Les rayons peuvent être entièrement parenchymateux ou contenir des trachéides de rayons (jusqu'à 1/3 chez *C. erianum*). En section tangentielle ils ont 1-5 cellules de large et jusqu'à 90 cellules de haut, selon les espèces. Les ponctuations des parois radiales des trachéides sont disposées en groupes séparés par des zones épaissies non ponctuées. Les ponctuations sont multisériées et hexagonales, avec une ouverture en fente ou elliptique (araucarioïdes). Une seule exception est représentée par *Callixylon arnoldii* (Beck, 1962) dont les ponctuations sont majoritairement unisériées et rondes avec une ouverture ronde. Quand elles sont connues, les ponctuations de champ sont araucarioïdes (nombreuses et serrées avec une ouverture oblique).

Les tissus situés au-delà du xylème secondaire sont très peu documentés. Le phloème secondaire a été décrit par Arnold (Arnold, 1930) comme dépourvu de fibres ; toutefois des observations sur un spécimen du Famennien du Maroc révèlent la présence de fibres dispersées (Meyer-Berthaud et Scheckler, 2000). Scheckler (1972) a décrit un périoderme peu développé et discontinu dans le cortex interne d'axes d'*Archaeopteris macilenta*.

La synthèse la plus récente sur l'anatomie de *Callixylon* est celle de Lemoigne, Iurina et Snigirevskaya (1983) avec une diagnose du genre et des 14 espèces connues à cette date, la

désignation d'une espèce type, *Callixylon trifilievi*, et des propositions de synonymies.

▪ Reproduction

Chez *Archaeopteris*, les sporanges sont portés adaxialement sur des sporophylles laminées à l'extrémité très divisée. L'hétérosporie a été démontrée pour plusieurs espèces d'*Archaeopteris*, dont *A. macilenta* (Phillips *et al.*, 1972). Les méga- et microsporangies peuvent être situés côte à côte sur une même sporophylle. Ils sont identiques morphologiquement et seul leur contenu sporangial permet de les distinguer.

Archaeopteris est la seule progymnosperme hétérosporee bien documentée à ce jour. Pour cette raison, elle occupe une place cruciale dans la compréhension de l'évolution des modes de reproduction au Dévonien supérieur. Deux hypothèses ont été proposées concernant l'origine du syndrome reproducteur de type ovule. Soit ce dernier dérive de l'hétérosporie, elle-même dérivée de l'homosporie (Chaloner et Sheerin, 1979; Beck et Wight, 1988; Bateman et DiMichele, 1994) soit il dérive directement de l'homosporie par un processus d'hétérochronie (DiMichele *et al.*, 1989). Dans le premier cas *Archaeopteris* illustrerait une situation intermédiaire entre les progymnospermes aneurophytales homosporées et les premières plantes à graines.

2.1.2. *Position phylogénétique d'Archaeopteris: le groupe-frère des plantes à graines ?*

Trois grandes hypothèses sur les relations Aneurophytales/Archaeopteridales/plantes à graines ont été posées dans la littérature :

- *Hypothèse de Beck (1981)* : les spermatophytes sont diphylésiques : la graine a évolué indépendamment dans deux groupes. Les 'Pteridospermales' et leurs descendants ont évolué à partir des Aneurophytales alors que les Cordaitales, les conifères et autres taxa affiliés ('coniferopsids') ont évolué à partir des Archaeopteridales avec qui ils partagent un bois dense et un port arborescent
- *hypothèse de Rothwell (1982)* : les spermatophytes sont monophylétiques et ont évolué à partir des Aneurophytales. Les Archaeopteridales n'ont pas de lien direct avec les spermatophytes.
- *hypothèse de Meyen (1984)* : les spermatophytes sont monophylétiques et ont évolué à partir des Archaeopteridales.

La première utilisation d'*Archaeopteris* dans une analyse cladistique a été réalisée par Crane (1985), qui l'utilise comme groupe externe dans sa phylogénie des lignophytes. Les analyses

phylogénétiques suivantes incluant *Archaeopteris* le placent comme groupe-frère des plantes à graines (Doyle et Donoghue, 1986; Rothwell et Serbet, 1994). Cependant, dans l'analyse la plus récente (Hilton et Bateman, 2006) (Fig. I.2) *Archaeopteris*, avec *Cecropsis*¹, forme une polytomie avec l'aneurophyte *Tetraxylopteris* à la base du clade des lignophytes.

2.2. *Protopitys Goeppert 1850* (?*progymnosperme*)

Les premiers spécimens de *Protopitys* ont été décrits par Goeppert (1845) dans le Viséen de Glätzig-Falkenberg (Silésie, actuelle Pologne) et correspondaient à des portions de troncs ligneux décortiqués atteignant 45 cm de diamètre. Ces spécimens ont été successivement inclus dans les genres *Araucarites* (Goeppert, 1845), *Pinites* (Unger, 1847) et *Dadoxylon* (Endlicher, 1847) avant la création du genre *Protopitys* (Goeppert, 1850). L'espèce-type est *Protopitys buchiana*. *Protopitys* est actuellement classé à part, dans le groupe monogénérique des progymnospermes Protopityales (Walton, 1957; Beck et Wight, 1988).

Les premiers auteurs n'ont décrit que le bois de *P. buchiana*, en mettant l'accent sur sa ressemblance avec un bois de conifère. Par la suite des descriptions du système vasculaire primaire des spécimens polonais ont été données par Solms-Laubach (1893), Seward (1917) et Scott (1923). Scott (1923) a aussi donné une rapide description d'un petit spécimen de la collection Kidston provenant d'un horizon Mississippien du Yorkshire (Angleterre). Une partie du cortex de ce spécimen est préservée et il est entouré de racines. Scott l'a attribué à une nouvelle espèce, *Protopitys radicans* Kidston. L'étude du spécimen par Walton (1969) a révélé que la tige appartenait sans doute à *P. buchiana*. Les racines diarches appartiendraient plutôt à des fougères (Gensel et Andrews, 1984). Plus récemment, deux bois attribués à *P. buchiana* ont été décrits dans le Viséen supérieur des Vosges (France) (Galtier *et al.*, 1998a).

Une seconde espèce, *Protopitys scotica*, a été initialement décrite par Walton (1957) à partir d'un petit axe fertile de 6 mm de diamètre du Viséen des Kilpatrick Hills, en Ecosse. Walton donne la description de la tige, des 'sporophylles', des sporanges et des spores, ces dernières réétudiées par Smith (1962). Deux spécimens additionnels de *Protopitys scotica* ont été décrits dans le Tournaisien supérieur d'Ecosse (Galtier et Scott, 1990a). Ils mesurent 1.1 cm de diamètre, sont décortiqués et présentent peu de xylème secondaire.

Enfin plus récemment, un axe décortiqué d'un peu plus de 2 cm de diamètre attribué à

¹ *Cecropsis*, représenté par un spécimen du Pennsylvanien du Missouri a été rapproché des Archaeopteridales (Stubblefield et Rothwell, 1989).

Protopitys sp. a été décrit dans le Tournaisien moyen d'Allemagne (Decombeix *et al.*, 2005, annexe 5).

Diversité : 2 espèces, *P. buchiana* et *P. scotica*.

Age: Tournaisien-Viséen (Mississippien)

Distribution : Allemagne, Angleterre, Ecosse, France, Pologne

2.2.1. Caractéristiques principales du genre

▪ Morphologie générale et architecture

Les plus gros spécimens de *Protopitys buchiana* sont des troncs décortiqués de 45 cm de diamètre. Solms-Laubach (1893) décrit une branche insérée obliquement et qui présente la même anatomie que le tronc qui la porte. Les organes latéraux portés par cette branche sont caducs. Brown (1994) décrit un spécimen ramifié dont les deux axes émettent leurs organes latéraux dans deux plans perpendiculaires.

Les appendices végétatifs ultimes sont inconnus et on ignore donc si *Protopitys* portait de vraies feuilles.

▪ Anatomie

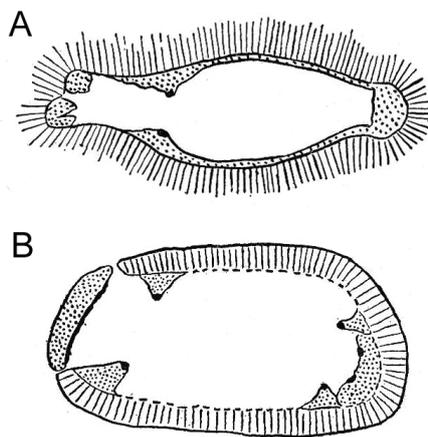


Fig. I.6. Anatomie du système vasculaire primaire et mode d'émission des traces chez *Protopitys buchiana* (A) et *P. scotica* (B) (Walton, 1957).

Protopitys est caractérisé par une petite eustèle elliptique avec deux zones de xylème primaire en position opposée (Fig. I.6). Chacune de ces zones contient généralement 1 à 4 pôles de protoxylème selon l'état d'émission des traces vers les organes latéraux. La maturation est endarche. La moelle peut être entourée par une à 2 couches de cellules de métaxylème. Les

traces vasculaires vers les organes latéraux sont en forme d'arc. Elles sont émises de manière distique alternée avec un entrenoeud de 1-2 cm.

Le bois est composé de trachéides et de rayons parenchymateux unisériés et très bas, généralement unicellulaires en coupe tangentielle. La paroi radiale des trachéides porte des ponctuations aréolées typiques, allongées transversalement et unisériées, dans tout le bois pour *P. buchiana*, dans la partie la plus interne seulement pour *P. scotica* ; les ponctuations de champ sont araucarioïdes. Seward (1917) décrit des cernes incomplets dans les spécimens polonais de *P. buchiana*. Les fragments de tronc du Viséen des Vosges sont dépourvus de cernes.

Du phloème secondaire est décrit par Solms-Laubach (1893) dans un des spécimens polonais. Il observe des zones concentriques avec alternance de zones claires contenant des éléments allongés et de zones sombres. Dans le spécimen anglais entouré de racines Walton (1969) observe au-delà du xylème secondaire un tissu correspondant à du parenchyme (? phloémien) bordé à l'extérieur par un tissu composé de cellules à contenu sombre, puis par des cellules de type 'périderme'. Aucun rayon médullaire ne peut être distingué, ni dans le spécimen de Solms-Laubach ni dans celui de Walton.

Les racines associées au spécimen de Walton (1969) ont une anatomie ptéridophytique et pas de xylème secondaire. Aucune connection anatomique entre la tige et les racines n'a pu être observée par Walton qui base l'identité des deux organes sur des structures cellulaires communes.

▪ Reproduction : une plante hétérosporée ?

Les organes fertiles de *Protopytis scotica* rappellent ceux des Aneurophytales, en particulier *Tetraxylopteris*. Ce sont des systèmes ramifiés qui se dichotomisent 2 fois et portent des sporanges terminaux sur des axes ultimes pennés. Les sporanges sont allongés, avec une déhiscence par une fente longitudinale.

Protopytis est traditionnellement considéré comme une plante hétérosporée, à la suite des travaux de Walton (1957) et de Smith (1962). Walton décrit 3 types de spores chez *Protopytis scotica*: des grandes spores (167 µm), des petites spores (82 µm) et des spores 'de taille intermédiaire' (98 µm). Il considère ces différences comme un stade préliminaire à l'hétérosporie mais note qu'une importante gamme de taille de spores est aussi associée à

l'apogamie¹ chez les fougères actuelles. L'étude quantitative réalisée par Smith montre deux pics de tailles de spores. Il n'y a toutefois pas de différence entre les deux types de spore en dehors de la taille et il est impossible de savoir si elles fonctionnaient respectivement comme des micro- et mégaspores.

2.2.2. Des affinités incertaines

La position systématique de *Protopitys* a toujours été problématique. Les premiers auteurs étaient divisés entre classer ce genre parmi les ptéridophytes (fougères s.l.) ou parmi les gymnospermes. Suite à la découverte de l'hétérosporie de *Protopitys scotica*, Walton (1957) proposa la création d'un nouveau groupe, les Protopityales, qu'il incluait dans les ptéridophytes, sans exclure complètement une affinité avec les ptéridospermes. Le développement par Beck (1960) du concept de progymnospermes a permis de regrouper *Protopitys* avec d'autres plantes combinant un bois de type gymnospermien et une reproduction par spores. Cette position est conservée à ce jour. Selon Beck et Wight (1988), seule la présence d'une eustèle distingue *Protopitys* des Aneurophytales.

Aucune analyse phylogénétique réalisée à ce jour n'a pris en compte *Protopitys*. Hammond (2004) a toutefois testé le placement de *Protopitys* dans sa phylogénie des lignophytes, focalisée sur les progymnospermes. Dans son analyse, *Protopitys* se place en groupe-frère des plantes à graines à la place d'*Archaeopteris*.

¹ Ce processus connu chez de nombreux genres actuels tels *Asplenium* ou *Polypodium* conduit à la formation de spores diploïdes.

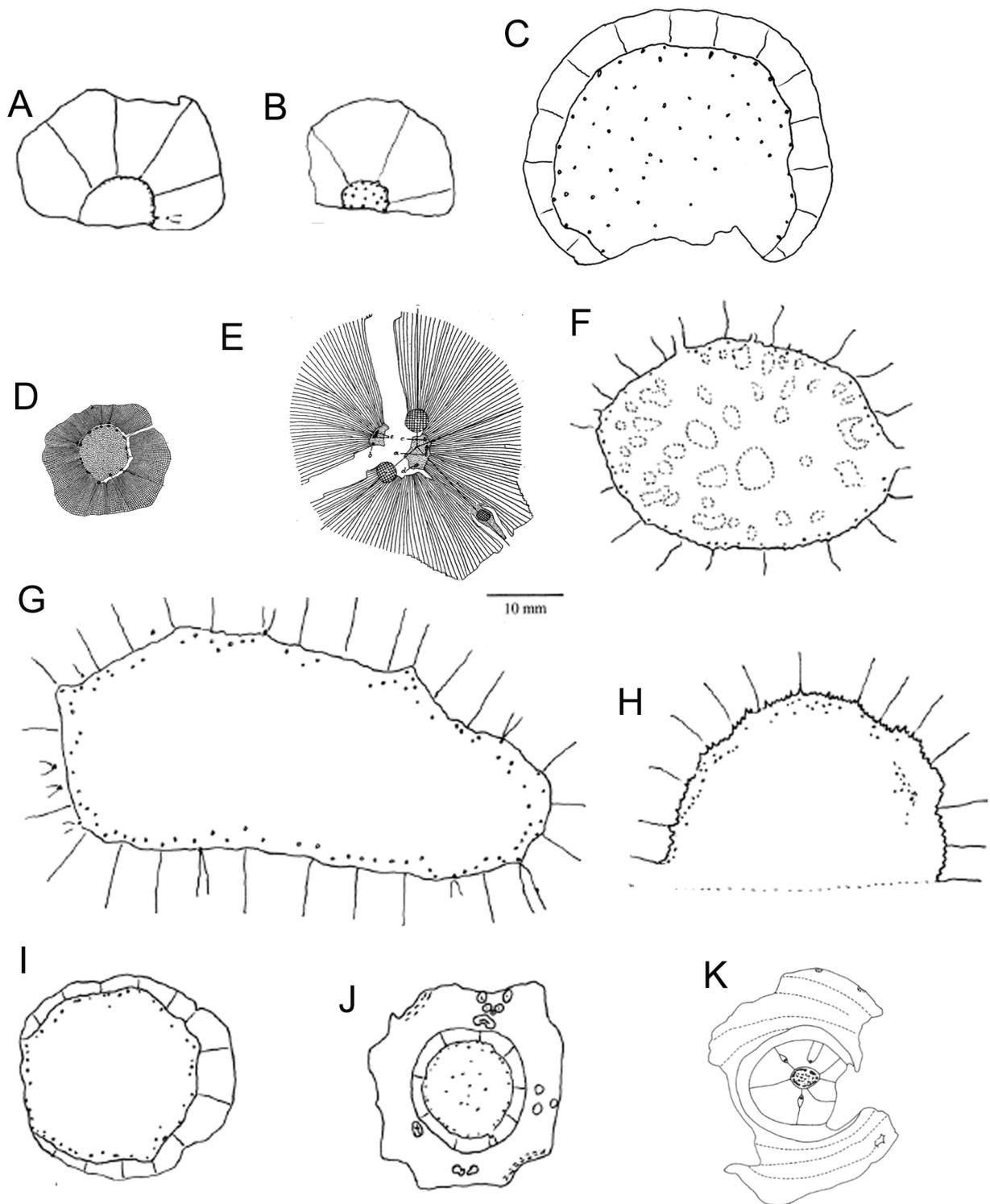


Fig. I.7. Lignophytes arborescentes du Mississippien en coupe transversale. Tous les dessins sont à la même échelle. A : *Aporoxylon primigenium**, B : *Archaeopitys eastmanii** (type, Scott et Jeffrey, 1914), C : *Archaeopitys eastmanii** (Read, 1936), D : *Bilignea solida* (Scott, 1924), *Eristophyton fasciculare* (Scott, 1902), F : système vasculaire primaire de *Eristophyton waltonii** (Galtier et Scott, 1990), G : système vasculaire primaire de *Megalomyelon myriodesmon** (Cribbs, 1940), H : système vasculaire primaire de *Pitus antiqua** (type, Witham, 1833), I : *Pitus antiqua** (Scott, 1902), J : *Pitus dayi** (Gordon, 1935), K : *Stanwoodia kirktonensis* (Galtier et Scott, 1991).

* : d'après Galtier et Meyer-Berthaud, 2006.

2.3. Les lignophytes arborescentes du Mississippien (?spermatophytes)

Dans ce groupe informel nous plaçons les axes de lignophytes du Mississippien caractérisés par un bois dense et une large eustèle comprenant de nombreux petits faisceaux de xylème primaire. Une vingtaine de taxons correspondant à ce critère sont documentés au Mississippien, principalement suite aux travaux de J. Galtier et ses collaborateurs en Ecosse (Galtier et Meyer-Berthaud, 2006 et références incluses). Certains de ces taxons comprennent des axes de grande taille, tandis que d'autres ne sont représentés que par des spécimens plus petits, interprétés comme des branches. Dans tous les cas les parties fertiles correspondantes sont inconnues. Une grande disparité anatomique est observée et ce groupe est vraisemblablement para- ou polyphylétique. La distinction entre les différents taxons est basée sur des caractères du système vasculaire primaire (type de moelle, position des faisceaux de xylème primaire, maturation du xylème, plan d'émission des traces, etc.) et secondaire (taille des rayons, ornementation des trachéides, etc.).

Diversité : 19 espèces détaillées ci-après auxquelles il convient d'ajouter des axes du Tournaisien d'Allemagne attribués au morphogène « *Dadoxylon* » ainsi que de nouveaux taxons décrits dans cette thèse.

2.3.1. Caractéristiques principales

Afin de donner un aperçu de la diversité de ces plantes, les principales caractéristiques anatomiques de chaque taxon et les références des travaux menés à ce jour sont donnés ci-dessous. On pourra se référer à cet inventaire lors de la discussion des affinités des nouveaux spécimens décrits dans les chapitres suivants.

▪ *Aporoxylon primigenium* Unger 1856 (Fig I.7, A) est basé sur des axes décortiqués d'âge Tournaisien moyen de la localité de Saalfeld (Thuringe, Allemagne). Les deux spécimens figurés par Unger mesurent moins de 3 cm de diamètre, avec une moelle de 6 mm de diamètre pour le plus petit et de 8 à 10 mm pour le plus grand. Le bois est composé de trachéides étroites et de rayons uni à trisériés hauts d'une vingtaine de cellules au maximum. A partir d'un nouveau spécimen attribué à *Aporoxylon* mais provenant d'une autre localité de Thuringe, Hörich (1915) a montré que l'aspect non-punctué des trachéides à l'origine du nom de ce taxon était un artéfact. Le motif peu marqué qu'il a observé suggère que la paroi radiale des trachéides portait plusieurs rangées de ponctuations aréolées contiguës. D'autre part, nos

propres observations de lames d'*Aporoxylon* conservées au MNHN de Paris nous ont permis de mieux caractériser la stèle, qui comportait de nombreux faisceaux de xylème primaire de petite taille en périphérie d'une moelle parenchymateuse.

Goeppert et Stenzel (1888) suggèrent qu'*Aporoxylon primigenium* et *Araucarites ungeri* Goeppert, un autre genre monospécifique du Tournaisien de Thuringe, sont conspécifiques. Ces deux genres diffèrent cependant par la dimension de leurs rayons. Ces derniers sont unisériés et comprennent seulement 1 à 3, rarement 4 à 6 cellules de haut chez *Araucarites*.

▪ *Archaeopitys eastmanii* Scott & Jeffrey 1914 (Fig I.7, B et C) est représenté par de nombreux spécimens décortiqués des New Albany Shales du Kentucky (USA), d'âge Tournaisien (Tn2 ?) (Scott et Jeffrey, 1914; Read, 1936). Dans le spécimen-type décrit par Scott et Jeffrey, la moelle a au maximum 5.5 mm de diamètre et l'épaisseur maximum du cylindre de xylème secondaire est de 1.4 cm. La moelle, dont seule une moitié est conservée, est parenchymateuse avec 15-20 faisceaux de xylème primaire mésarches en position périphérique et médullaire. Leur nombre dans l'axe complet est estimé à 30. Le diamètre maximum des faisceaux est de 400 µm. Le bois est caractérisé par des trachéides portant 2 à 3 rangs de ponctuations sur leurs parois radiales ainsi que des rayons multisériés (jusqu'à 6 cellules de large en coupe tangentielle) et hauts de 1 mm au maximum. Selon Read (1936) qui figure un spécimen plus large que le type et contenant une soixantaine de faisceaux de xylème primaire, les traces foliaires sont 'concentriques'. Elles sont émises par division radiale, un trait utilisé par Beck (1976) pour classer *Archaeopitys* dans les Archaeopteridales. Selon Beck, *Archaeopitys* serait un *Callixylon* mais les ponctuations radiales des trachéides ne montrent pas les groupements typiques de ce genre. Le genre apparemment le plus proche serait *Pitus*. Toutefois certaines différences, en particulier dans le trajet des faisceaux de xylème primaire et dans la taille de ces faisceaux justifient de garder ces deux genres séparés.

▪ *Bilignea* Scott 1924

Ce genre connu du Tournaisien supérieur au Namurien A en Ecosse est notamment caractérisé par le fait que la moelle est totalement ou en partie remplacée par des trachéides courtes. Les faisceaux de xylème primaire sont endarches dans leur partie proximale, ils deviennent mésarches avant de passer dans le bois pour donner une trace foliaire. Les traces foliaires sont produites selon une phyllotaxie spiralée. Le bois comprend des trachéides de xylème secondaire portant 1 à 4 rangs de ponctuations araucarioïdes, et des rayons presque toujours

unisériés et bas. Deux espèces sont décrites :

- ***Bilignea solida* Scott 1924** (espèce-type, Fig I.7, D), Tournaisien supérieur - Namurien. Les axes sont généralement décortiqués et ne dépassent pas 4 cm de diamètre. Cependant des axes du Tournaisien d'Oxroad Bay attribués à *Bilignea cf. solida* atteignent 7 cm de diamètre (Bateman et Rothwell, 1990). Le tissu central est constitué de cellules plus larges que hautes et dont toutes les parois sont ponctuées (Scott, 1924). Dans le spécimen-type la moelle a 5 mm de large et on observe au contact du xylème secondaire 16 faisceaux de xylème primaire atteignant 1 mm de diamètre. Des cernes sont présents dans le bois. Les trachéides de xylème secondaire portent 2-4 rangs de ponctuations aréolées sur leurs parois radiales. Les traces foliaires sont émises par division tangentielle d'un faisceau caulinaire. Les entrenœuds sont courts, environ 1-2 mm. La phyllotaxie est de type 5/13. Les pétioles connectés aux spécimens de *B. cf. solida* d'Oxroad Bay sont de type *Lyginorachis* (Bateman et Rothwell, 1990). Leur anatomie est semblable à celle des frondes du genre *Rhacopteris* (Galtier *et al.*, 1998b).

Bilignea solida présente de nombreuses affinités avec *Eristophyton*, en particulier en ce qui concerne l'anatomie de son système vasculaire primaire, le seul caractère vraiment discriminant étant la présence des trachéides dans la moelle.

- ***Bilignea resinosa* Scott 1924** est représenté par un seul spécimen d'âge Viséen, décrit par Scott en même temps que *B. solida* (Scott, 1924). Le diamètre de la stèle est de 7 x 6.5 mm, le bois atteint par endroits une épaisseur de 2 cm. Par rapport à l'espèce précédente, on trouve dans la colonne centrale un autre type cellulaire : des cellules en forme de sac, peut-être à rôle sécréteur. Les faisceaux de xylème primaire sont plus petits que chez *Bilignea solida* (500 µm de diamètre maximum) et séparés du bois par des cellules d'apparence parenchymateuse. Au niveau du bois, qui présente de nombreux cernes, la principale différence avec *B. solida* est l'occurrence fréquente de trachéides avec un seul rang de ponctuations rondes, soit par endroits, soit sur toute la longueur. Les rayons atteignent 18 cellules de haut et peuvent être partiellement bisériés. Des ponctuations tangentielles ont été observées par Scott.

▪ *Cauloxylon ambiguum* Cribbs 1939 est décrit dans le Tournaisien supérieur de la Reed Springs Formation du Missouri (Etats-Unis). Il s'agit d'un unique axe décortiqué d'une quinzaine de centimètres de long et de 7.5 cm de diamètre maximum. La moelle parenchymateuse est très large (5.2 x 3.2 cm de diamètre), et comporte de nombreux nids scléreux sphériques. Une centaine de faisceaux de xylème primaire sont disposés en

périphérie, la plupart séparés du bois par quelques cellules de parenchyme. Ils sont petits (quelques trachéides) et endarches dans les zones d'entrenoeds. Des traces foliaires mésarches sont émises par paires, à partir de faisceaux non-adjacents. Les entrenoeds sont courts (1.3 mm en moyenne). Le bois mesure 1.3 cm d'épaisseur et ne présente pas de cernes. Il comporte des trachéides avec des ponctuations multisériées sur les parois radiales et des rayons atteignant jusqu'à 7 cellules de large et 92 de haut.

Cribbs compare cette espèce à *Pitus* et aux Calamopityales, dans lesquelles *Eristophyton* était encore inclus en 1939. *Cauloxylon* partage effectivement de nombreux traits avec *Eristophyton*, en particulier *Eristophyton waltonii* (Lacey, 1953) : nombre, taille et maturation des faisceaux de xylème primaire, nids scléreux dans la moelle et grands rayons dans le xylème secondaire. Il en diffère par l'émission des traces.

- 'Cordaites' missouriense Cribbs 1935 a été décrit à partir d'un tronc de 4 m de long provenant aussi de la Reed Springs Formation (USA). La zone centrale a été comprimée et remplacée par du sédiment et l'anatomie du système vasculaire primaire est donc inconnue. Le bois ne présente pas de cernes. Les trachéides du xylème secondaire portent des ponctuations soit unisériées et allongées transversalement (cas le plus fréquent) soit multisériées et arrondies sur leurs parois radiales. Les rayons sont unisériés, les plus hauts partiellement bisériés. Leur hauteur maximale est de 16 cellules.

Les caractéristiques du bois de *'Cordaites' missouriense* le rapprochent *a priori* de *Protopitys buchiana* (voir p.30). Une différence soulignée par Cribbs est la présence de ponctuations de champ peu nombreuses (1-3) larges et allongées chez *C. missouriense* qu'il préfère rapprocher des cordaites.

- *Endoxylon zonatum* (Scott) Lacey 1953 : cette espèce est connue dans le Viséen inférieur à moyen et le Namurien A (type) d'Ecosse. Deux spécimens ont été respectivement décrits par Scott (1924) et par Lacey (1953). Le premier, le spécimen-type, a un diamètre de 6 cm, le second 2 cm. Tous deux comprennent une stèle, du bois et un peu d'écorce. La moelle a un diamètre de 1 cm dans le spécimen de Scott et 5 mm dans celui de Lacey. Elle est entièrement parenchymateuse. Scott observe 8 faisceaux de xylème primaire endarches ; Lacey en observe 2 à 7. Les plus grands mesurent 1 mm de diamètre. Tous sont situés au contact du bois. Le bois du spécimen-type présente de nombreux cernes ; il n'y en a aucun dans le second spécimen. Les trachéides de xylème secondaire portent 1 à 4 rangs de ponctuations

araucarioïdes sur leurs parois radiales. On observe des ponctuations allongées transversalement dans la partie la plus interne du bois. La plupart des rayons sont unicellulaires en coupe tangentielle. Les plus grands sont localement bisériés et ne dépassent pas 9 cellules de haut. Les champs de croisement montrent 2-10 ponctuations de champ rondes à ovales et disposées alternativement. L'écorce est formée de 6 à 7 couches successives de périderme, la plus interne située au contact du phloème secondaire. La trace foliaire la mieux conservée du spécimen de Scott est simple, ronde en coupe transversale, mesure 1 mm de diamètre et est accompagnée par du parenchyme. L'occlusion des traces a lieu à 2-3 mm de la moelle.

▪ *Eristophyton* (Goepfert) Zalessky 1911

Ce genre connu du Tournaisien jusqu'au Namurien¹ en Ecosse, Pologne et France est caractérisé par (1) une moelle parenchymateuse qui peut contenir des nids scléreux mais jamais de trachéides, (2) des faisceaux de xylème primaire relativement petits, endarches dans la partie inférieure et devenant mésarches au moment de l'émission des traces foliaires, (3) des traces foliaires émises en spirale avec un entrenoeud court et constituées d'un seul faisceau dans leur partie proximale, (4) un bois avec des rayons de 1 à 5 cellules de larges et atteignant 50 cellules de haut ; les trachéides portent des ponctuations araucarioïdes sur leurs parois radiales; les ponctuations de champ sont aussi araucarioïdes.

Trois espèces sont décrites au Mississippien :

- *Eristophyton beinertianum* (Goepfert) Zalessky 1911 (espèce type)

- *Eristophyton fasciculare* (Scott) Zalessky 1911 (Fig I.7, E)

- *Eristophyton waltonii* (Lacey) Galtier & Scott 1990 (Fig I.7, F)

La distinction entre ces espèces est basée sur la présence ou non de nids scléreux, la taille et la position des faisceaux de xylème primaire et la taille des rayons. Une synthèse sur le genre *Eristophyton* est présentée dans l'annexe 6 sous forme d'un article accepté dans Comptes Rendus Palevol : Decombeix A.-L., Meyer-Berthaud B. & Galtier J., sous presse. A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species. *Comptes Rendus Palevol*. Numéro spécial "Paléobotanique - Paléoécologie"

¹ Des axes et des bois d'âge Permien ont été attribués au genre *Eristophyton*. Ils ne sont pas pris en compte dans ce manuscrit (voir annexe 6).

▪ *Megalomyelon myriodesmon* Cribbs 1940 (Fig I.7, G): cette espèce du Tournaisien supérieur du Missouri est représentée par un morceau de tronc décortiqué de 35 cm de long. La moelle parenchymateuse est très grande (5.2 x 2.2 cm). Les faisceaux de xylème primaire sont nombreux (plus de 90 par section transversale), situés en position périphérique et séparés de la moelle par quelques cellules de parenchyme. La maturation est mésarche. Les traces sont émises radialement et probablement par paires, à partir de faisceaux séparées par 1-4 faisceaux intercalaires. Le xylème secondaire préservé sur 2.8 cm présente plusieurs cernes. Il est composé de trachéides et de rayons uni à trisériés et atteignant 90 cellules de haut.

Cette espèce ressemble à *Pitus* et *Eristophyton* mais se distingue par le plan d'émission de ses traces et leur groupement en paires, même si ce dernier semble assez irrégulier.

▪ *Megaloxylon wheelerae* Mapes 1985 provient du Serpukhovien (Namurien A) de la Fayetteville Formation (USA). L'espèce est basée sur de nombreux spécimens, le plus grand mesurant 5 m de long. Le diamètre maximum des axes est de 7 cm. Tous les spécimens sont décortiqués sauf un qui présente un peu de phloème et de périderme. La zone centrale comporte une petite moelle (3.25 mm de diamètre maximum) dont les cellules, courtes et larges, présentent des ponctuations multisériées sur toutes leurs parois. Le xylème primaire de la stèle est réparti en 5 faisceaux de petite taille (quelques cellules de large) à partir desquels des traces exarches sont émises tangentiellement. Ces traces sont larges (600-930 µm de diamètre) à leur entrée dans le bois. Un spécimen montre une trace qui se divise en 3 faisceaux. Le bois ne présente pas de cernes distincts. Il montre des rayons généralement uni-à bisériés de 5 à 12 cellules de haut ; les plus grands ont 5 cellules de large et 33 de haut. La phyllotaxie est de 2/5. Les entrenœuds mesurent entre 3 et 16 mm. La présence de cellules ponctuées dans la moelle de *Megaloxylon* rappelle la situation observée chez *Bilignea*. Toutefois ceci est interprété comme une convergence écologique (stockage d'eau). D'autres caractères partagés avec *Bilignea* sont la largeur et le plan d'émission des traces foliaires ainsi que les dimensions réduites des rayons.

▪ *Picnoxylon leptodesmon* Cribbs 1938, représenté par 1 spécimen décortiqué de 70 cm de long, provient du Tournaisien supérieur des USA. La moelle, qui mesure 2 cm de diamètre, est entièrement parenchymateuse. Environ 45 faisceaux de xylème primaire relativement petits (115 x 172 µm de large) sont disposés en périphérie. La maturation est endarche sauf au niveau des nœuds. Les traces sont émises par paires. Les deux traces de chaque paire sont

issues de la division d'un seul faisceau de xylème primaire et apparaissent alignées verticalement dans le bois. Leur course s'arrête de manière irrégulière, marquant la chute des feuilles. La phyllotaxie est une spirale complexe. Le bois présente des cernes. Il est composé de trachéides portant des ponctuations multisériées sur leur paroi radiale et de rayons uni à trisériés atteignant 50 cellules de haut. Les ponctuations de champ sont araucarioïdes.

Cette espèce a été comparée par Cribbs à *Pitus*, *Eristophyton* et *Endoxylon* mais, comme pour *Cauloxylon*, il la rapproche finalement des cordaites. En dehors du mode d'émission des traces, cette espèce semble présenter un grand nombre de similarités avec *Eristophyton*.

▪ *Pitus* Witham 1833

Les premiers spécimens de *Pitus*¹ ont été décrits au XIX^{ème} siècle par Witham (1831, 1833) et Lindley et Hutton (1831) dans des localités mississippiennes d'Ecosse. Depuis, de nombreuses nouvelles observations ont été faites dans des localités du Tournaisien supérieur et du Viséen d'Ecosse et le genre est peut-être aussi présent dans le Viséen de France (Galtier *et al.*, 1998) et d'Australie (Walkom, 1928 ; voir chapitre V.2). *Pitus* est à ce jour la lignophyte du Mississippien représentée par les plus grands spécimens, avec des troncs et souches perminéralisés qui atteignent 2 m de diamètre. L'historique le plus complet du genre est donné dans la publication que lui a consacré Long en 1979.

Pitus est caractérisé par une large moelle parenchymateuse, des faisceaux de xylème primaire mésarches en position périphérique et médullaire, et des traces foliaires simples et mésarches à leur départ de la stèle. Le bois présente des ponctuations araucarioïdes sur la paroi radiale des trachéides et des rayons multisériés. Plusieurs espèces inégalement documentées ont été décrites :

- ***Pitus antiqua* Witham 1833** (Fig I.7, H et I). Espèce-type, Tournaisien supérieur d'Ecosse (Long, 1979). La description originelle de Witham donne peu d'information sur l'anatomie qui sera détaillée par Scott (1902) puis complétée par Gordon (1935). La moelle est large ; elle a un diamètre de 2.2 cm dans le spécimen décrit par Scott qui cite un autre spécimen de la collection Kidston dont la moelle a un diamètre d'au moins 3.4 cm. La moelle est parenchymateuse avec de nombreuses cellules présentant un contenu noir. Le spécimen de

¹ Le nom *Pitus* a été initialement créé par Witham en 1833. Cependant par la suite, les différents auteurs ont placé les spécimens dans les genres *Pinites*, *Peuce*, *Dadoxylon*, *Pissadendron*, *Araucarioxylon* ou encore *Cordaites*. Goeppert (1881) a réutilisé le nom initial mais en l'orthographiant *Pitys*, un nom déjà utilisé. L'orthographe originelle a été formellement rétablie par Arnold en 1970 (Long, 1979).

Scott compte 46 faisceaux de xylème primaire mésarches mesurant 150 à 300 µm de diamètre. Ils sont séparés du bois par 0.3 à 1.8 mm de parenchyme. Gordon décrit par contre un autre spécimen qui présente des faisceaux près du centre de la moelle.

Le bois présente des cernes nombreux. Les rayons sont très élargis près de la moelle. En coupe tangentielle les rayons ont 2 à 6 cellules de large et souvent plus de 70 cellules de haut. Les trachéides de xylème secondaire portent des ponctuations araucarioïdes sur leurs parois radiales. Il y a parfois du parenchyme vertical et des ponctuations sur la paroi tangentielle des trachéides les plus internes.

Les modalités d'émission des traces foliaires sont mal comprises. Scott (1902) interprète les faisceaux les plus enfoncés dans la moelle comme des faisceaux 'réparateurs' liés à l'émission des traces, une hypothèse réfutée par Gordon (1935). Selon Scott, les traces foliaires seraient doubles au début de leur course dans le bois mais consituées d'un faisceau unique plus distalement dans leur course. D'après Gordon, les traces sont simples dès leur émission. Les traces sont émises en spirale.

- ***Pitus withamii* (Lindley et Hutton) Arnold 1970.** Viséen d'Ecosse. Cette espèce créée en 1831 par Lindley et Hutton (*Pinites withami*) a été réexaminée par Scott (1902) et Gordon (1935). Scott inclut dans cette espèce une branche décrite par Lindley et Hutton (1831) sous le nom de *Pinites (Pitus) medullaris*. Il note que l'anatomie est similaire à celle de *P. antiqua* à l'exception des rayons qui sont plus étroits, avec un maximum de 4 cellules de large en coupe tangentielle. Le bois présente des cernes. Gordon observe un faisceau de xylème primaire profondément enfoncé dans la moelle.

- ***Pitus dayi* Gordon 1935** (Fig I.7, J). Cette espèce, basée sur des rameaux d'âge Viséen du sud-est de l'Ecosse, près de Weaklaw, est à ce jour la mieux connue. Les spécimens ne dépassent pas 3 cm de diamètre. La moelle est large (6.5 à 11 mm) et composée de cellules de parenchyme dont certaines à contenu sombre sont interprétées comme sécrétrices. Le xylème primaire est composé de faisceaux médullaires et de faisceaux plus larges situés en bordure de la moelle mais non au contact du bois. La maturation est mésarche. Le xylème secondaire peu développé (6 mm de diamètre maximum) est composé de trachéides portant 3-5 rangs de ponctuations araucarioïdes sur leurs parois radiales et de rayons parenchymateux de 4 à 6 cellules de large et une trentaine de cellules de haut. Du périoderme se développe dans la partie externe de l'écorce. Les traces foliaires sont issues de la division tangentielle d'un faisceau périphérique. La plupart se divisent en trois durant leur course dans le bois avant d'être

occluses. Le pétiole présente une anatomie de type *Lyginopteris*. Les feuilles possèdent un hypoderme épais, des stomates enfoncés et portent des poils épidermiques.

- ***Pitus primaeva* Witham 1833**. Tournaisien supérieur d'Ecosse. Cette espèce est basée sur plusieurs spécimens écossais et a aussi été créée par Witham puis réexaminée par Scott (1902) et par Gordon (1935). *P. primaeva* se distingue des autres espèces par ses rayons très larges (souvent 7 cellules et jusqu'à 15) et qui ont une forme arrondie en section tangentielle. Le bois présente des cernes. La stèle de l'axe principal n'est pas présente dans le spécimen examiné par Scott mais il a pu observer celle d'une branche visible sur une section tangentielle. Il note seulement que son anatomie semble similaire aux autres espèces de *Pitus*. Dans son ré-examen du spécimen, Gordon note que la moelle et la structure du xylème primaire de cette branche sont semblables à celles de *P. dayi*. Long (1979) considère que *Pitus dayi* et *P. primaeva* sont une même espèce.

- ***Pitus rotunda* Gordon 1935**. Cette espèce a été créée par Gordon pour un morceau de tronc d'âge viséen de la localité de Weaklaw qui présentait des rayons particuliers, ronds en coupe tangentielle, de 10 à 15 cellules de large et 11 à 20 cellules de haut.

Reconstructions de *Pitus*:

Les pétioles connectés aux rameaux de *Pitus dayi* sont anatomiquement semblables à des *Lyginorachis*. Par ailleurs, Long (1963, 1979) a montré que *P. primaeva* produisait des traces foliaires dont le nombre et la disposition étaient semblables à celles observées dans la base des pétioles de *Lyginorachis papilio*. D'après cet auteur ce taxon communément associé à *Pitus* dans les gisements écossais pourrait correspondre aux frondes dichotomes en compression connues sous le nom de *Sphenopteris affinis*. Il suggère que les autres espèces de *Pitus* portaient le même type de frondes végétatives.

Dans la diagnose du genre proposée par Long (1979), les frondes fertiles sont bifurquées avec un axe médian anatomiquement semblable au genre *Tristichia* portant soit des organes mâles agrégés en synanges de type *Telangium*, soit des cupules de type *Stamnostoma*. Cette proposition est basée uniquement sur des organes associés à *Pitus*.

On retiendra que *Pitus* portait des pétioles de types *Lyginorachis* et que les reconstructions de la plante entière proposées à ce jour reposent sur des évidences faibles (Galtier, 1988).

▪ *Stanwoodia kirktonensis* Galtier & Scott 1991 (Fig I.7, K). Cette espèce est représentée par deux spécimens du Viséen supérieur d'Ecosse mesurant 3 cm de diamètre environ (Galtier et

Scott, 1991). Le plus long a 60 cm de long. La partie centrale qui a un diamètre de 3-4 mm est interprétée comme une protostèle parenchymateuse. Elle comporte un anneau de xylème primaire presque continu entourant des cellules ponctuées sur toutes leurs faces et des cellules parenchymateuses à contenu noir. Cette stèle montre 12 à 16 pôles de protoxylème mésarches séparés du bois par quelques rangées de cellules parenchymateuses. Le bois a jusqu'à 11 mm d'épaisseur et présente des cernes irréguliers. Les rayons sont tous unisériés et 63% ont moins de 3 cellules de haut. Le phloème secondaire atteint 1.5 mm d'épaisseur et présente des fibres. Le périderme bien développé (largeur maximum 1 cm) est de type rhytidome et d'origine probablement profonde (phloémienne). Les traces sont émises dans un plan tangentiel. Dans le bois la trace est ronde avec 2 pôles de protoxylème. La phyllotaxie est bijuguée¹, apparemment sub-opposée. L'entreneud est de 1 mm environ.

2.3.2. Affinités

Les taxons arborescents présentés ci-dessus ne sont représentés que par des parties végétatives. Ils sont généralement placés parmi les plantes à graines (spermatophytes) car, dans les rares cas où leurs feuilles sont connues, elles apparaissent similaires aux frondes des spermatophytes. Cependant ces affinités restent incertaines. Ainsi *Eristophyton*, *Bilignea* et *Endoxylon* ont été désignés comme « ptéridospermes putatives » par Galtier (1988).

Les premières spermatophytes sont datées du Dévonien supérieur et essentiellement représentées par des structures fertiles (pré-ovules et ovules) de type « hydraspermien ». *Elkinsia polymorpha* (Serbet et Rothwell, 1992), est à ce jour la seule dont les parties végétatives soient bien connues. *Elkinsia* est reconstruite comme une plante de petite stature qui occupait des habitats perturbés. Elle possédait un système vasculaire primaire protostélisque avec un seul sympode. Le xylème secondaire est présent dans seulement 25% des axes ; les rayons sont uni à bisériés. Les pétioles sont de type *Lyginorachis*.

Au Mississippien on distingue 4 ordres de spermatophytes :

- les **Buteoxylales** (Tournaisien)
- les **Calamopityales** (Tournaisien)
- les **Lyginopteridales** (Tournaisien-Pennsylvanien)
- les **Medullosales** (Serpukhovien-Permien)

A l'exception de certaines Medullosales, tous les taxons traditionnellement inclus dans ces

¹ Les feuilles sont émises le long de deux spirales.

groupes sont de petite taille. Cette classification est principalement basée sur les travaux de Barnard et Long (1973, 1975) qui distinguent les groupes en se basant sur l'anatomie du pétiole. Selon ce principe, *Pitus* et *Eristophyton* ont été rapprochés des Lyginopteridales en raison de leur pétiole de type *Lyginorachis* (Long, 1979, 1987). Cependant l'anatomie du pétiole des spermatophytes du Mississippien est très variable (Galtier, 1988) et les catégories proposées par Barnard et Long se chevauchent. De plus *Pitus* et *Eristophyton* diffèrent des Lyginopteridales par plusieurs caractères anatomiques du système vasculaire primaire et secondaire, ainsi que du cortex (Galtier et Meyer-Berthaud, 2006). Plusieurs auteurs ont suggéré des affinités avec les cordaites.

Jusqu'à présent, seuls *Pitus* et *Bilignea* ont été inclus dans des analyses phylogénétiques (Doyle et Donoghue, 1986 ; Hammond, 2004 ; Hilton et Bateman, 2006). Dans tous les cas, leurs affinités spermatophytiques ont été assumées. A partir d'ovules associés, *Bilignea* a été reconstruite avec des ovules de type *Hydrasperma* et *Pitus* avec des ovules de type *Stamnostoma*. Sur ces bases, *Bilignea* et *Pitus* forment dans l'analyse la plus récente (Hilton et Bateman, 2006 ; Fig. I.2 B) une polytomie avec 5 autres genres de spermatophytes « hydraspermiques ». Cette polytomie se place immédiatement au-dessus des progymnospermes et à la base des spermatophytes.

Synthèse : la première lignophyte arborescente est la progymnosperme *Archaeopteris* qui apparaît au Dévonien moyen. Les nombreux restes fossiles témoignent qu'*Archaeopteris* avait une répartition mondiale et constituait un élément important des écosystèmes jusqu'au début du Carbonifère. Les nouvelles formes arborescentes qui lui succèdent au Mississippien sont attribuées aux progymnospermes Protopytales et aux spermatophytes. Parmi ces dernières on connaît une vingtaine de taxons arborescents, essentiellement d'âge Tournaisien supérieur et Viséen, provenant de localités européennes et nord-américaines. Ces taxons présentent une grande diversité anatomique mais en l'absence de parties fertiles correspondantes, leurs affinités avec les spermatophytes sont à ce jour incertaines et nécessitent d'être testées.

3. Contexte environnemental.

La plupart des données macrofloristiques pour le Dévonien supérieur et le Mississippien proviennent de localités européennes ou nord américaines. Au cours des 30 dernières années, de nouvelles données ont été recueillies, en particulier sur la Chine (Li et Wu, 1996) mais aussi l'Amérique du Sud (Sessarego et Cesari, 1989) et l'Afrique du Nord (Chalot-Prat et Galtier, 1989; Meyer-Berthaud *et al.*, 1997; Soria et Meyer-Berthaud, 2004). Cependant la compréhension actuelle des flores de cette période reste basée sur une zone géographique et climatique relativement restreinte. Ceci est particulièrement vrai pour le début du Mississippien (Tournaisien). Alors que la géographie et le climat conditionnent la répartition des plantes il est nécessaire de replacer les fossiles décrits dans cette thèse dans un contexte environnemental global.

3.1. Paléogéographie.

3.1.1. Position des grands blocs continentaux au Dévonien supérieur et Mississippien

Au début du Dévonien, l'océan Iapetus s'est fermé et l'Amérique du Nord (Laurentia), l'Acadie, la Grande Bretagne et l'Europe du nord (Baltica) sont entrées en collision (Fig. I.8). Elles ont formé le 'continent des vieux grès rouges' (Old Red Sandstone continent) aussi appelé Laurussia/Euramerica. La collision a entraîné la formation des Appalaches du Nord, le long de l'actuelle côte est des Etats-Unis, et des monts Calédoniens de Scandinavie, du nord de la Grande Bretagne et du Groenland. L'océan panthalassique occupait la plus grande partie de l'hémisphère nord.

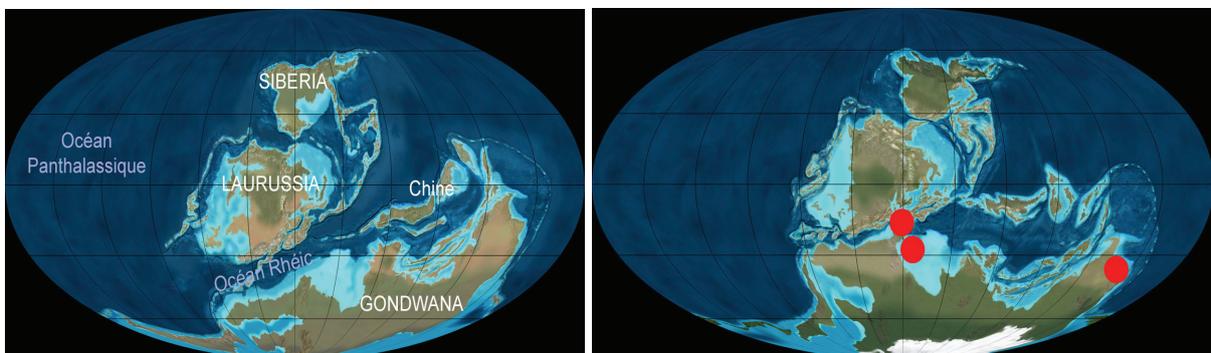


Fig. I.8. Reconstructions paléogéographiques pour le Dévonien supérieur (370 Ma) et le Mississippien (340 Ma, Viséen). (R. Blakey. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb>). Les localités étudiées sont indiquées par les points rouges.

Au sud, l'Amérique du sud, l'Afrique, l'Australie et une partie des blocs asiatiques forment le Gondwana. Durant le Dévonien et le début du Carbonifère, le Gondwana subit une rotation dans le sens des aiguilles d'une montre. La partie ouest remonte et se rapproche de la Laurussia avec laquelle elle entrera en collision à la fin du Carbonifère. La partie est, avec l'Australie, descend vers le sud. Les blocs de la Chine du Nord et de la Chine du Sud se séparent du Gondwana et remontent vers le nord. Au cours de la rotation du super continent, le pôle sud magnétique se déplace du sud de l'actuelle Amérique du Sud au centre de l'Afrique.

Les données paléomagnétiques sont de qualité inégale selon les périodes : le Gondwana est bien documenté au Dévonien supérieur et mal au Mississippien, la situation est inverse pour la Laurussia (Torsvik et Cocks, 2004). Pour cette raison, il existe actuellement deux types de modèles sur les relations Laurussia -Gondwana durant cette période :

- l'océan Rhéic s'est élargi au cours du Dévonien avant de se refermer durant le Carbonifère (Li et Powell, 2001, McElhinny *et al.*, 2003). Il n'y aurait donc pas eu de connection à l'Ouest entre Laurussia et Gondwana au Dévonien. Selon cette hypothèse basée sur des données paléomagnétiques, la possibilité de passage des organismes terrestres d'un continent à l'autre au cours du Dévonien supérieur et du Mississippien est donc réduite.

- l'océan Rhéic était étroit, voire fermé au Dévonien supérieur. Cette hypothèse est basée sur des données paléomagnétiques (Scotese *et al.*, 1985) et paléontologiques, en particulier la présence en Australie et Laurussia des mêmes genres de poissons d'eau douce au Famennien (Young, 1995; Torsvik et Cocks, 2004).

Comme les vertébrés d'eau douce, la progymnosperme arborescente *Archaeopteris/Callixylon* est un bon marqueur paléogéographique car sa reproduction hétérosporee limite a priori sa possibilité de dispersion à travers un océan large. Or au Dévonien supérieur on la retrouve aussi bien en Laurussia qu'en Afrique (Anderson *et al.*, 1995; Meyer-Berthaud *et al.*, 1997; Meyer-Berthaud *et al.*, 2004), au Venezuela (Hammond, 2004), en Chine (Cai, 1989) ou en Australie (McCoy, 1876; Blanchard, 2007). Actuellement, les données paléobotaniques (mégafofossiles et palynologie) soutiennent la possibilité de migrations entre les deux continents à la fin du Dévonien.

3.1.2. Position des localités étudiées

▪ Montagne Noire (France)

L'Armorica, nommée d'après le massif armoricain en France, a été définie par Van der Voo

en 1979 sur des bases paléomagnétiques. Cette petite plaque continentale comprend l'actuelle Europe de l'ouest au sud de l'Angleterre et une partie de l'Afrique du Nord. Deux modèles ont été proposés :

- soit l'Armorica s'est détachée du Gondwana au Silurien et est remontée à travers l'océan Rhéic au cours du Dévonien avant d'entrer en collision avec la Laurussia.
- soit l'Armorica et le Gondwana sont remontés puis le Gondwana est redescendu alors que l'Armorica restait près de la Laurussia

Dans les deux cas, au début du Mississippien, l'Armorica est reconstruite comme une grande île située dans la zone tropicale et relativement proche de l'Euramérique. La Montagne Noire actuelle se trouvait alors au sud de cette île (Fig. I.9).

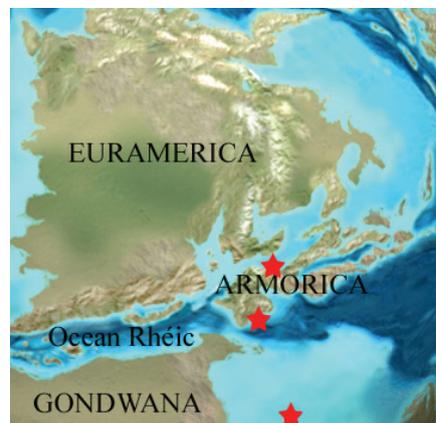


Fig. I.9. Position de l'Armorica au Mississippien (340Ma) selon la reconstruction de R. Blakey. Les étoiles rouges indiquent l'emplacement des localités Tournaisiennes de Saalfeld (Allemagne), la Montagne Noire (France) et Hassi-Tin-Etenai (Algérie)

▪ Hassi Tin Etenai (Algérie)

En raison des différentes hypothèses sur la largeur de l'océan Rhéic, le nord de l'Afrique est reconstruit à des latitudes variables au Mississippien. On notera par exemple que Torsvik et Cocks (2004) le placent très bas par rapport à la reconstruction de la figure I.9, avec le sud de l'Algérie actuelle à presque 60° de latitude sud.

▪ Queensland (Australie).

Plusieurs reconstructions ont été proposées pour la position de l'Australie au Mississippien. Dans celle de Scotese (Paleomap Project, 2003) ou de Blakey (Fig. 1.8), l'Australie apparaît à une latitude relativement élevée, à peu près entre 30° et 40°S, dans la zone tempérée. L'orientation reste la même qu'actuellement c'est-à-dire avec la pointe du Queensland vers le

nord. La reconstruction de Metcalfe (2006) pour le Tournaisien place l’Australie dans la zone tropicale, entre l’équateur et 30°S. (Fig. I.10 A). Enfin, dans la reconstruction de Li et Powell (2001) les terrains émergés actuels sont compris entre 10°N et 30°S à 365 Ma (fin du Dévonien) et entre 10°S et 40°S à 340 Ma (Viséen). Ceci correspond à la reconstruction de Scotese mais entre les deux dates, Li et Powell proposent une rotation dans le sens inverse des aiguilles d’une montre, de telle façon que la pointe du Queensland orientée au nord au Dévonien, est orientée au nord-ouest au Viséen. (Fig. I.10 B). Les localités étudiées se trouvent sur la bordure nord-est du Gondwana.

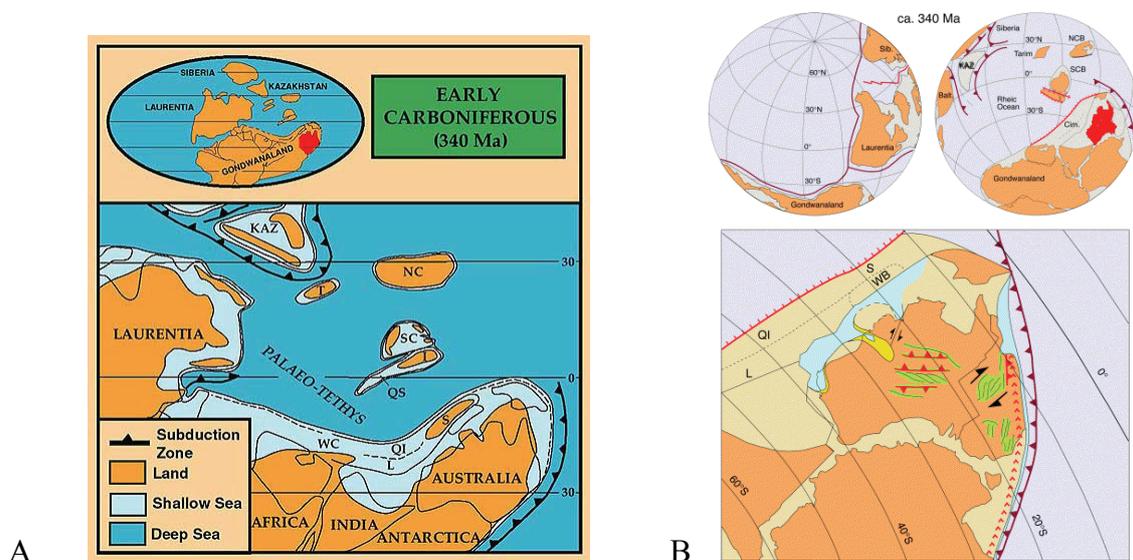


Fig. I.10. Reconstructions de la position de l’Australie au Viséen (A) par Metcalfe (2006) et (B) par Li et Powell (2001)

3.2. Climat

La fin du Dévonien supérieur est caractérisée par un gradient climatique global peu marqué (Streel *et al.*, 2000). Au niveau de l’équateur on trouve des mégaflores de milieu humide qui vont former des dépôts de charbon. Certains milieux des basses latitudes présentent les caractéristiques d’un climat saisonnier, peut-être avec un phénomène de mousson (Bambach *et al.*, 1999). Des glaciers sont présents en Amérique du Sud : au Brésil et en Bolivie, on trouve des galets striés, des dalles glaciaires et des couches de diamictite qui peuvent atteindre 350 m d’épaisseur. Ces indices plaident en faveur d’un épisode glaciaire important à la fin du Dévonien. La découverte de traces de glaciation en Afrique confirme l’étendue de cette calotte à tout le sud du Gondwana. Au niveau isotopique, l’étude du $\delta^{18}\text{O}$ de tests de brachiopodes et de sédiments marins confirme ce refroidissement de la fin du Famennien. La

fin du Famennien voit une période de transgression suivie d'une régression importante (> 100 m).

Le Mississippien correspond à une période relativement chaude avant la mise en place des glaciations du Carbonifère durant le Namurien (Raymond, 1985; Rowley *et al.*, 1985). Cependant il n'est pas exclu que le Tournaisien ait connu des épisodes froids. Bruckschen *et al.* (1999) par exemple, signalent des pics de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ qui pourraient correspondre à de courtes périodes de glaciation durant le Tournaisien et peut être le début du Viséen. La fermeture de la Thétys due à la remontée rapide du Gondwana provoque des changements dans les courants océaniques et atmosphériques qui entraînent la formation de zones climatiques relativement contrastées.

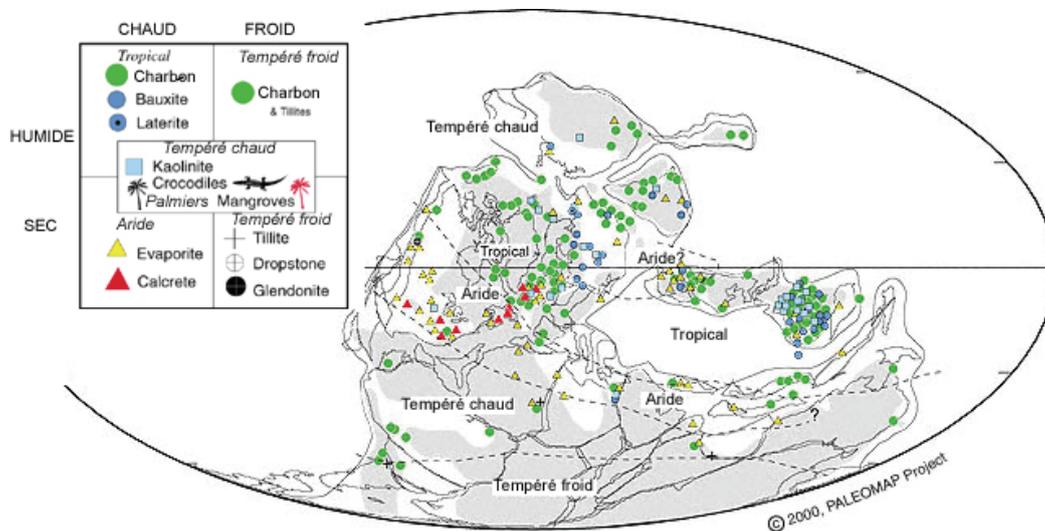


Fig. I.11. Reconstruction du climat pour la période Tournaisien-Viséen (Scotese, paleomap project, <http://www.scotese.com>).

En se basant sur les macroflores, Raymond distingue au Tournaisien trois grandes provinces : sibérienne, équatoriale et gondwanienne (Raymond, 1985). Selon elle, la province équatoriale peut elle-même être divisée en trois unités :

- nord-subtropicale (Spitzberg, Groenland et Oural) avec un climat tropical à deux saisons ;
- acadienne (Ecosse, Irlande, Canada) relativement sèche, probablement en raison d'un effet de foehn causé par l'orogénèse des montagnes acadiennes ;
- équatoriale (Maroc et Chine) avec un climat chaud et humide.

A la fin du Viséen-début Namurien, on assiste selon Raymond à une uniformisation de la végétation avec seulement trois provinces distinctes: sibérienne, tropicale-subtropicale (Kazakhstan + Laurasie) et gondwanienne (Amérique du sud, Australie, Pakistan).

Le climat de l'unité acadienne durant la période fin du Tournaisien-Viséen a été étudié en détail. L'étude des paléosols révèle que la région était semi-aride (Wright, 1990). Les données palynologiques (Van der Zwan, 1981; Clayton, 1985) et paléobotaniques (ex: Falcon-Lang, 1999, 2000) confirment la présence d'un climat chaud avec deux saisons (sèche et humide). Par comparaison, le climat en Gondwana est très mal connu en raison du peu de données géologiques (Fig. I.11) et paléontologiques, ainsi que des différentes reconstructions paléogéographiques proposées. La France est placée par Raymond (1985) dans la zone équatoriale.

3.3. La limite D/C et l'évènement de Hangenberg.

Une crise biologique relativement importante (House, 2002) est enregistrée en milieu marin à la fin du Dévonien (évènement de Hangenberg). De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer cette crise notamment un refroidissement global et les variations eustatiques importantes enregistrées à la fin du Famennien (voir une synthèse dans Caplan et Bustin, 1999). La principale phase d'extinction a lieu à la base des Hangenberg Shales, 0.3 à 0.8 Ma avant la limite D/C -fixée à la première occurrence du conodonte *Siphonodella sulcata*. Comme lors de la crise Frasnien/Famennien, les données paléontologiques concernent essentiellement les faunes marines. Des extinctions rapides se produisent parmi les conodontes, les trilobites (disparition des Phacopidea) et les ammonoïdes (Clymeniides et Goniatites). Un déclin plus graduel ou par étapes est observé pour les foraminifères, les brachiopodes, les coraux, les stomatoporoïdes, les blastoïdes et les ostracodes. Les agnathes et les placodermes sont aussi touchés. En ce qui concerne les plantes, on observe la disparition des spores de type *Retispora lepidophyta* qui correspondent à des lycophytes côtières, cosmopolites à la fin du Famennien. Par contre selon les données disponibles il n'y a pas de réduction apparente du nombre de genres de macrofossiles végétaux (Streel et al. 2000).

4. Objectifs du présent travail

Selon DiMichele et Hook (1992) aucun équivalent arborescent d'*Archaeopteris* n'est connu avant la fin du Tournaisien-début Viséen et l'apparition de *Pitus*.

Nous avons en effet vu que peu de taxons affiliés aux formes arborescentes sont connus au Tournaisien inférieur et moyen et qu'il s'agit de spécimens décortiqués n'excédant pas quelques centimètres de diamètre (*Archaeopitys* et *Aporoxylon*). Cela signifie t-il qu'après la

disparition d'*Archaeopteris* les nouvelles formes arborescentes ne se diversifient qu'à partir du Tournaisien supérieur, peut-être suite à une crise touchant la végétation ? Ou bien y a-t-il un biais lié notamment à la rareté des flores anatomiquement conservées du début du Tournaisien ? D'autre part, toutes les lignophytes arborescentes du Mississippien décrites dans la littérature proviennent de Laurussia (Europe et Amérique du Nord). Observe-t-on les mêmes taxons et le même mode de diversification dans des localités gondwanniennes ? Qu'est ce que cela peut apporter aux différentes hypothèses paléogéographiques et paléoclimatiques pour cette période ?

Pour répondre à ces questions, nous présenterons de **nouvelles preuves de la présence et de la diversité taxonomique et anatomique des lignophytes arborescentes durant la période qui suit la limite Dévonien-Carbonifère**. La description de fossiles provenant d'Europe mais aussi d'Afrique du Nord et d'Australie permettra d'envisager la diversification des formes arborescentes du Mississippien **dans une large zone géographique** et de confronter les données paléobotaniques aux différentes reconstructions paléogéographiques et paléoclimatiques.

Nous avons aussi vu que les lignophytes arborescentes du Mississippien montrent a priori une grande disparité morpho-anatomique. Cette disparité est-elle supérieure à celle des formes non-arborescentes ? L'appareil végétatif de ces formes mississippiennes présente-t-il des différences significatives avec celui d'*Archaeopteris* ? Cet aspect sera étudié à travers des analyses multivariées qui permettront de visualiser de façon synthétique la **disparité morpho-anatomique de l'appareil végétatif des lignophytes arborescentes et son évolution au cours du temps**. L'effet de l'environnement sera aussi abordé.

Enfin, en utilisant des caractères végétatifs à forte signification évolutive comme l'architecture du système vasculaire primaire, nous proposerons des **analyses cladistiques qui incluent de nouveaux taxons et sont plus représentatives de la diversité qui apparaît dans le registre fossile**. Cette étape permettra de poser des hypothèses testables et objectives sur les affinités des taxons mississippiens dont la position phylogénétique reposait jusqu'à présent sur des considérations plus intuitives.

CHAPITRE II. MATERIEL ET METHODES

CHAPITRE II. MATERIEL ET METHODES

1. Matériel

1.1. Nouveaux spécimens

Les nouveaux spécimens décrits dans cette thèse proviennent de plusieurs localités d'Europe, Afrique du Nord et Australie. Tous sont des axes ou des morceaux de bois anatomiquement conservés, c'est-à-dire dont la structure cellulaire a été préservée. Le tableau II.1 donne la liste des spécimens étudiés et décrits dans les chapitres suivants. Pour plus de clarté l'emplacement et la géologie des localités seront détaillés dans ces chapitres. Le détail de tous les spécimens (taille, tissus préservés, etc.) et des sections utilisées est donné dans l'annexe 2.

PAYS/Localité	âge	origine	numérotation
FRANCE Montagne Noire	Tn2	Collections Université Montpellier 2	MN225, MN266, MN483, MN712, MN713, MN756, MN792, MN841, MN842, MN866, MN872, MN873, MN877, MN915, MN932, MN933
ALGERIE Hassi-Tin-Etenaï	Tn3	Collections Université Montpellier 2	JC874
AUSTRALIE			
Montgomery Dam (Clarke River Region)	Tn2	Collectés en 2005, collections Université Montpellier 2	MOD1, MOD2, MOD3
Mont Saint-Michael (Burdekin Basin)	Tn2	Collectés en 2005, collections Université Montpellier 2	MSMtop1, MSMtop2, MSMtop3, MSM5, MSM6, MSM7, MSM9, MSM10, MSM11, MSM12.
_____	—	collection F. Hueber, NMNH, Washington	MSM-H1 à MSM-H6
Ducabrook Formation (Drummond Basin)	Tn3- V1	Geological Survey of Queensland	DBW1 à DBW11.
(Yarrol Basin)	V3	Geological Survey of Queensland	YB1, YB2

Tableau II.1. Liste des spécimens décrits dans les chapitres suivants.

1.2. Matériel de musée

En plus des nouveaux fossiles décrits dans cette thèse, de nouvelles observations et des mesures ont été réalisées sur du matériel (T: type) conservé dans différentes collections :

- Université Montpellier 2, collections de paléobotanique: *Bilignea solida*, *Callixylon erianum*, *Callixylon henkei*, *Callixylon sp.*, *Eristophyton fasciculare*, *Eristophyton waltonii*, *Pitus antiqua*, *Protopitys scotica*, *Protopitys buchiana*, *Stanwoodia kirktonense* (T) ;
- Museum National d'Histoire Naturelle de Paris : *Pitus antiqua* (T ?), *Aporoxylon primigenium* ;
- Museum of Palaeontology, University of Michigan, Ann Arbor, USA : *Callixylon erianum* (T), *C. brownii* (T), *C. zalesskyi* (T) et *C. erianum* (T) ;
- National Museum of Natural History, Washington, USA: *Archaeopitys eastmanii* (T), *Callixylon brownii*;
- Museum für Naturkunde, Paläontologisches Museum, Berlin, Allemagne, collection Unger: *Dadoxylon sp.*

2. Préparation des spécimens et étude anatomique

2.1. Préparation

Avant toute préparation, chaque spécimen a été dessiné à l'échelle 1, les coupes effectuées par la suite ont été reportées sur ces dessins. Certains axes ont été inclus dans une résine Epoxy (CY 230) pour les consolider et éviter les cassures. Les coupes ont été traitées selon les méthodes classiques :

2.1.1. Wafers

Une fine tranche (1-2 mm) du spécimen est coupée à la scie (Isomet1000). Elle est polie sur les deux faces avec une poudre de carbure de silicium grain F600-F1200 (9 µm-3 µm) et collée sur une lame. Selon la porosité des spécimens on a utilisé pour le collage une résine Epoxy (Ay 103) ou de la Géofix, plus fluide. Cette technique ne permet que l'observation en lumière réfléchie mais donne cependant de bons résultats. Elle a été utilisée :

- pour les spécimens les plus fragiles qui ne supportaient pas le ponçage nécessaire à la

fabrication de lames minces ;

- dans les cas où on voulait conserver un maximum d'information à différentes distances (ex : variations de la taille des rayons avec la distance à la stèle).

2.1.2. Lames minces

À partir du stade wafer, on continue à poncer la tranche de fossile avec une rectifieuse semi-automatique (Brot) jusqu'à obtenir une section translucide observable en lumière transmise. La section est ensuite polie à la poudre de carbure de silicium (grain F600-F1200) et recouverte par une lamelle.

2.1.3. Peel-sections

Cette technique a pu être utilisée seulement quand une quantité assez importante de matière organique était préservée. Ces spécimens étaient tous silicifiés et ils ont donc été traités à l'acide fluorhydrique (HF) selon la procédure suivante : la surface que l'on veut observer est polie (grain F600-F1200) puis plongée dans un bain d'HF pendant 1 à 2 minutes selon les spécimens. Durant cette étape les parties minérales du spécimen sont dissoutes par l'acide tandis que la matière organique est conservée. Le spécimen est laissé à rincer puis séché. La surface est recouverte d'acétone puis recouverte par un film d'acétate de cellulose. Cette étape permet le transfert de la matière organique sur le film. Le peel obtenu peut ensuite être décollé du spécimen et observé tel quel ou monté entre lame et lamelle au baume du Canada.

2.2. Observation et photographie

L'observation des coupes a été réalisée au moyen d'une loupe binoculaire (Olympus SZX9) et d'un microscope photonique (Olympus BX60). Les dessins ont été réalisés grâce à un système de chambre claire. Les photos au laboratoire ont été faites en partie avec un DP12 Olympus, monté soit sur la loupe soit sur le microscope, et en partie avec un DP70 Nikon adapté sur le microscope. Le traitement des images a été fait sous Adobe Photoshop 6.0.

Certains échantillons de bois ont été passés au microscope électronique à balayage au Service Commun de Microscopie Electronique de l'Université Montpellier II. Cette technique permet d'observer des détails anatomiques à fort grossissement et en 3 dimensions. Elle permet aussi de réaliser une analyse chimique du fossile.

2.3. Mesures

Les mesures de taille de cellules et de tissus ont été réalisées avec le logiciel SigmaScan et traitées sous Excel 2000 et XP. Chaque fois que possible la mesure a été répétée 100 fois. Dans le cas contraire – mauvaise conservation ou paramètre rare comme le diamètre des traces foliaires - le nombre de mesures effectuées est précisé dans le texte.

Pour chaque paramètre la moyenne, l'écart type, le minimum et le maximum ont été calculés.

Note : Dans le cas des rayons, il faut noter que c'est la largeur maximum de chaque rayon qui est prise en compte. Ainsi un rayon partiellement bisérié est compté comme ayant 2 cellules de large. On a donc une largeur **maximum** moyenne qui surestime la largeur des rayons

CHAPITRE III. LES
LIGNOPHYTES ARBORESCENTES DU
TOURNAISIEN MOYEN DE LA MONTAGNE
NOIRE

CHAPITRE III. LES LIGNOPHYTES ARBORESCENTES DU TOURNAISIEN MOYEN DE LA MONTAGNE NOIRE

1. Introduction

Les flores anatomiquement conservées du Tournaisien moyen d'Europe décrites à ce jour proviennent de dépôts marins d'Allemagne (Russchiefer de la région de Saalfeld, Thuringe) et de France (Lydiennes de la Montagne Noire). Ces flores allochtones contiennent des lycophytes, des sphénophytes, des fougères s.l. (Cladoxylales et Zygopteridales) ainsi que des lignophytes, en particulier des Calamopityales (Galtier *et al.*, 1988). La plupart des taxons sont communs aux deux dépôts. Des flores en compression contemporaines ont été décrites en France (Rowe et Galtier, 1989; Rowe et Galtier, 1990) et en Allemagne (Meyer-Berthaud et Rowe, 1997). Elles contiennent aussi de nombreux restes de lignophytes, dont des feuillages de type *Sphenopteris*, et quelques structures fertiles (cupules et synanges). La proportion de structures fertiles est très faible dans l'ensemble de ces gisements, et notamment le nombre d'ovules alors qu'une grande proportion des axes est attribuée aux plantes à graines. Le seul ovule anatomiquement préservé connu est *Coumiasperma remyi* (Galtier et Rowe, 1989, 1991) dans la Montagne Noire. L'extrémité distale de son nucelle est peu différenciée et il serait adapté à la dispersion aquatique.

Ces gisements contiennent des axes de lignophytes présumés appartenir à des taxons arborescents parce que leur système vasculaire est eustélique et qu'ils présentent une quantité importante de xylème secondaire dense. La première description d'un de ces axes dans la région de Saalfeld est celle d'*Aporoxylon primigenium* (Unger, 1856; Hörich, 1915). Plus récemment nous avons montré que deux autres genres étaient présents : *Eristophyton* et *Protopitys* (Decombeix *et al.*, 2005, annexe 5). Les trois taxons sont représentés par des axes décortiqués et relativement petits (2 à 5 cm de diamètre), mais leur anatomie indique des affinités avec les formes arborescentes connues dans le Tournaisien supérieur et le Viséen. La présence d'axes de même type dans la Montagne Noire a été plusieurs fois rapportée (Galtier, 1970, 1988; Galtier et Meyer-Berthaud, 2006) mais aucune description formelle des spécimens n'avait été donnée.

Dans cette partie nous présentons la première description détaillée de 3 genres de lignophytes anatomiquement préservées rencontrées dans les horizons tournaisiens de la Montagne Noire :

- (1) *Faironia*, un nouveau genre représenté par un axe non-décortiqué combinant des caractères de lignophytes arborescentes et non-arborescentes (Calamopityales);
- (2) *Eristophyton*, avec une nouvelle espèce basée sur six axes décortiqués;
- (3) *Protopitys*, représenté par 2 axes ramifiés dont un portant des sporanges.

La présence de ces spécimens dans la Montagne Noire confirme les observations basées sur le matériel allemand, à savoir que peu après la disparition d'*Archaeopteris* autour de la limite Dévonien-Carbonifère, on trouve dès le Tournaisien moyen plusieurs nouvelles formes de lignophytes arborescentes en Europe.

2. Matériel et méthodes

Les localités à plantes du Tournaisien de la Montagne Noire (sud de la France) se situent dans la partie est du versant méridional du massif, entre l'Orb et la région de Cabrières. Cinq localités principales recèlent des plantes anatomiquement conservées (Fig. III.1): Saint-Nazaire de Ladarez et Coumiac dans la partie ouest de la formation à lydiennes, La Serre, Villeneuvevette et le Pic de Bissous dans la partie est.

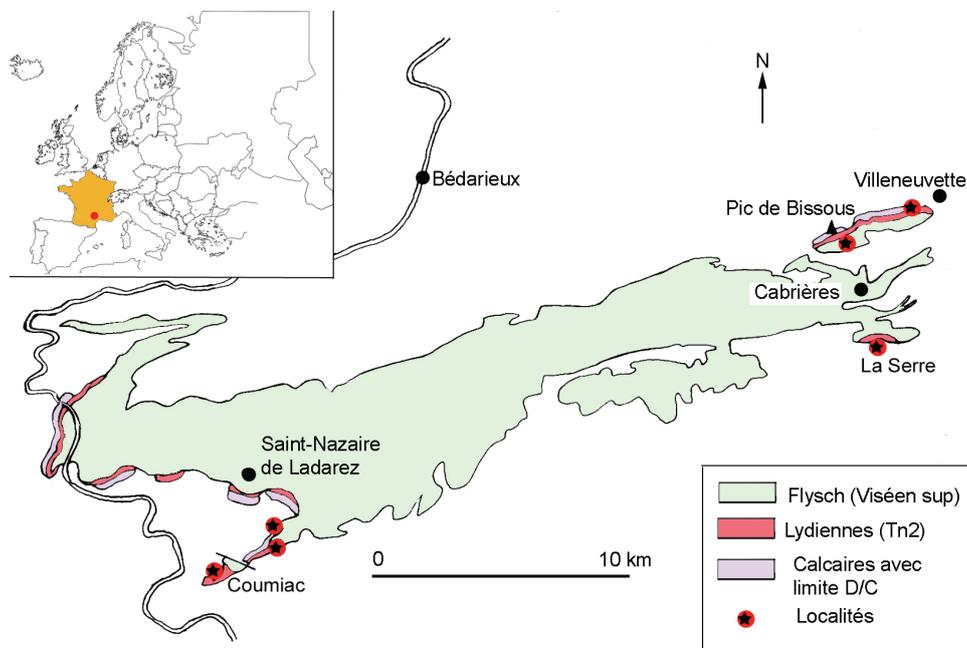


Fig. III.1. Emplacement des localités tournaisiennes de la Montagne Noire.

La première étude d'un fossile perminéralisé de cette région date de 1870, avec la description

par Schimper d'un cône de lycophyte, *Lepidostrobus brownii* (Schimper, 1870). Elle sera notamment suivie au début du XX^{ème} siècle par les travaux de Zeiller (1911), Bertrand *et al.* (Bertrand *et al.*, 1935) et Böhm (Böhm, 1935). Depuis de nombreux fossiles anatomiquement conservés ont été décrits par l'équipe de paléobotanique de Montpellier (ex: Galtier, 1970, 1974, 1977; Meyer-Berthaud, 1984a, b; Galtier *et al.*, 1988; Rowe et Galtier, 1988; Galtier et Rowe, 1991; Galtier et Beck, 1992; Galtier *et al.*, 1993a; Galtier et Beck, 1995).

L'horizon fossilifère (lydiennes) consiste en des couches alternées d'argilites et de vases à radiolaires contenant des nodules phosphatés. On trouve au-dessous un horizon de calcaire oolithique contenant les conodontes *Siphonodella cooperi* et *S. lobata* qui indiquent un âge Tournaisien inférieur (Tn1b). Les lydiennes sont recouvertes par des calcaires nodulaires à *Scaliognathus anchoralis* du Tournaisien supérieur. Les zones contenant les plantes (perminéralisées et en compression) sont datées du Tournaisien moyen (Tn2a-Tn2b) (Galtier *et al.*, 1988). Les restes de plantes anatomiquement conservées sont trouvés soit directement dans les vases à radiolaires soit, plus rarement, dans les nodules phosphatés. Dans les radiolarites les fragments sont isolés. Les nodules phosphatés contiennent des goniatites, des crustacés, des orthocères et, plus rarement, des fragments de plantes.

Tous les spécimens décrits dans cette partie ont été collectés par J. Galtier et font partie des collections de paléobotanique de l'Université de Montpellier 2. Le matériel a été étudié grâce à des surfaces polies, des peel-sections, des wafers et des lames minces ; une partie des lames qui se trouvait déjà dans les collections a été préparée par J. Guiraud.

3. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov.: une combinaison de caractères de taxons arborescents et non-arborescents.

La description de ce nouveau genre et la discussion de ses affinités sont données dans l'article suivant :

DECOMBEIX, A.-L., GALTIER, J., et MEYER-BERTHAUD, B. 2006. *Faironia difasciculata*, a new gymnosperm from the Early Carboniferous (Mississippian) of Montagne Noire, France. *Rev. Paleobot. Palyno.* 142: 79-92.

Résumé français: Un nouveau taxon probablement affilié aux gymnospermes est décrit dans la base du Carbonifère (Mississippien, Tournaisien moyen) de la Montagne Noire, dans le sud de la France. Il est basé sur une tige perminéralisée possédant des tissus vasculaires et

corticaux et une base de pétiole attachée. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. combine une large eustèle et du bois dense avec une trace foliaire multifasciculaire émise à partir de deux faisceaux non-adjacents. La base du pétiole de type *Kalymma* ressemble à celle des ptéridospermes Calamopityales mais l'anatomie de la stèle, du bois et du phloème est plus proche de celle des premières gymnospermes arborescentes telles que *Pitus*, *Eristophyton* ou *Megalomyelon*, dont la position taxonomique a besoin d'être ré-évaluée. *Faironia* est le sixième genre affilié aux plantes à graines et basé sur des tiges décrits dans les dépôts de la Montagne Noire qui, à ce jour, comprennent l'assemblage le plus diversifié de plantes à graines perminéralisées juste au-dessus de la limite Dévonien-Carbonifère.

Available online at www.sciencedirect.com

Review of Palaeobotany and Palynology 142 (2006) 79–92

**Review of
Palaeobotany
& Palynology**

www.elsevier.com/locate/revpalbo

Faironia difasciculata, a new gymnosperm from the Early Carboniferous (Mississippian) of Montagne Noire, France

Anne-Laure Decombeix^{a,*}, Jean Galtier^b, Brigitte Meyer-Berthaud^b^a Univ. Montpellier 2, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France^b CNRS, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France

Received 22 September 2005; accepted 20 March 2006

Available online 21 August 2006

Abstract

A new taxon of probable gymnosperm affinities is described from the base of the Carboniferous (Mississippian, Middle Tournaisian) of Montagne Noire, southern France. It is based on a permineralised stem showing vascular and cortical tissues, and one attached petiole base. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. shows the combination of a broad eustele and dense wood with a multifascicular leaf trace, originating from two non-adjacent axial strands. The *Kalymma*-type petiole base resembles that of the calamopityan pteridosperms but anatomy of the stele, wood and phloem more closely compares to that of early arborescent gymnosperms such as *Pitus*, *Eristophyton* or *Megalomyelon* the taxonomic position of which needs to be re-evaluated. *Faironia* is the sixth genus of seed plant affinities based on stems reported from the Montagne Noire deposits that, to date, comprise the most diverse assemblage of permineralised seed plant remains from just above the Devonian/Carboniferous boundary.

© 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Mississippian; Early Carboniferous; early gymnosperm; permineralised stem; petiole base; eustele; dense wood

1. Introduction

The discovery of the lycopsid cone *Lepidostrobus brownii* by Schimper (Schimper, 1870) was the starting point of palaeobotanical investigation of the Lydiennes Formation of Montagne Noire (southern France). More than thirty taxa representing lycopsids, sphenopsids, ferns and lignophytes are presently known from plant fragments preserved as permineralisations or, rarely, as compressions. Lignophytes (i.e. progymnosperms and seed plants) represent an essential component of this Mid-

Tournaisian flora and, particularly, stems and leaves of pteridosperm affinities are the most common fossils with a high proportion of calamopityan axes (Galtier et al., 1988). The abundance of vegetative remains of these plants in contrast to the rarity of possible corresponding fertile organs (Galtier and Rowe, 1989, 1991; Rowe and Galtier, 1990) is noteworthy.

Within the context of a study on Early Carboniferous lignophytes we describe in this paper a new specimen from the Tournaisian of Montagne Noire which presents an original combination of characters. Although this specimen has previously been cited and figured in two papers (Galtier, 1988, fig. 3.10 F; and “New taxon 1” in Galtier and Meyer-Berthaud, 2006), no formal description has yet been given.

Following the seed plant precursors (Gerrienne et al., 2004) and earliest seed plants of Devonian age (Fairon-

* Corresponding author. UMR AMAP, TA40/PS2, Bd. de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France. Fax: +33 4 67 61 56 68.

E-mail addresses: anne-laure.decombeix@cirad.fr (A.-L. Decombeix), jean.galtier@cirad.fr (J. Galtier), meyerberthaud@cirad.fr (B. Meyer-Berthaud).

Demaret and Scheckler, 1987; Rothwell et al., 1989; Serbet and Rothwell, 1992), there are more than forty taxa of putative seed plants of Early Carboniferous age known as anatomically preserved stems. Their reproductive structures being not clearly identified, these plants (with the exception of *Heterangium*) are not used by phylogenetic analyses (e.g. Doyle and Donoghue, 1992; Rothwell and Serbet, 1994). However they document an impressive diversification of their vegetative morphology, habit and size while their systematic position remains unclear. The new plant described in this paper combines features known in different groups of lignophytes and it significantly increases our understanding of early seed plants diversity.

2. Materials and methods

The Lydiennes Formation corresponds to sedimentary deposits in a shallow sea and consists of alternating beds of argillites and radiolarian cherts containing phosphatic nodules. Horizons containing plant fossils are considered middle Tournaisian in age (Tn2a–Tn2b) based on the conodonts (Galtier et al., 1988). The fossils are found loose in the matrix or occasionally included in the nodules. Specimen MN 266, described in this study, is an anatomically preserved stem included in a nodule that was collected on a natural outcrop, near St Nazaire de Ladarez (Hérault, France).

The specimen was about 7 cm long and 5 cm wide; it was cut in 5 segments labeled A, B, C, D, and E. The organic matter being partly replaced by minerals, standard peel sections were of poor quality; therefore the specimen was studied using polished surfaces and wafers under reflected light, and by thin sections.

Observations were carried out using an Olympus BO61 stereomicroscope and an Olympus BX60 microscope. Photographs were made with an Olympus DP12 Microscope Digital Camera System and processed using Adobe Photoshop 6.0. Drawings of the transverse sections and of the leaf emission pattern were made with a Wild camera lucida attached on a stereomicroscope. Measurement of cells and tissues were conducted using SigmaScan soft-

ware. Mean dimensions are given for one hundred measurements of each parameter.

The specimen and slides are kept in the AMAP Laboratory, Paleobotanical Collections, Université Montpellier II.

3. Systematic palaeobotany

Faironia gen. nov.

Diagnosis: Stem with primary and secondary vascular tissues and primary cortex. Eustele consisting of numerous discrete axial strands of primary xylem at the periphery of a broad circular pith. Ratio of primary xylem diameter to stem diameter high (about 1:2). Leaves helically arranged. Each leaf initially supplied by two traces originating separately from two non-adjacent axial strands. The paired leaf traces divide in the cortex supplying the petiole base with at least six vascular bundles. Axial primary xylem strands sometimes separated from the secondary xylem by parenchyma. Axial strands and leaf trace bundles mesarch. Metaxylem tracheids with scalariform to multiseriate bordered pitting on all walls. Secondary xylem tracheids with multiseriate bordered pits on radial walls. Rays uni to quadriseriate, not high. Secondary phloem present, including fibres. Narrow cortex consisting of an inner zone of parenchyma with sclerotic nests and an outer zone of sparganum-type fibre bundles.

Type species: *Faironia difasciculata* sp. nov.

Faironia difasciculata sp. nov. (Plates I–III).

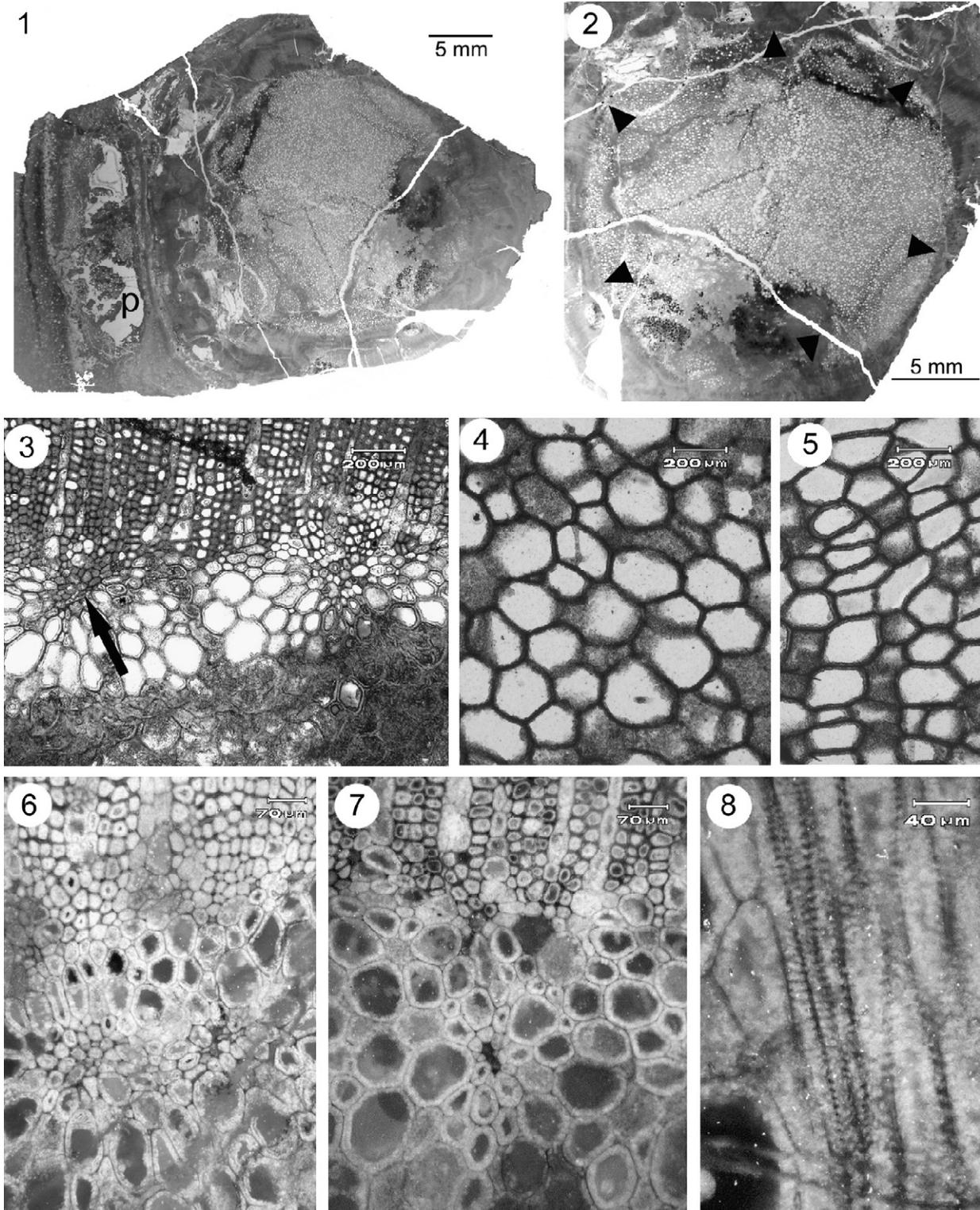
Diagnosis: Stem with a circular eustele 21 mm wide, composed of more than 40 axial strands and incipient leaf traces. Primary xylem strands peripheral, in contact with the secondary xylem, or separated from the secondary xylem by one-four, rarely more, layers of parenchyma cells. Primary xylem strands mesarch, 80–280 µm in diameter consisting of metaxylem tracheids up to 50 µm wide and very small protoxylem elements. Homogeneous pith of polygonal parenchyma cells 60–294 µm wide and up to 250 µm high. Tracheids of secondary xylem rectangular to polygonal, 14–67 µm (average 39 µm) in transverse section. Multiseriate pits 11 µm in average

Plate I. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. from the Early Mississippian of France — general view and primary vascular tissues.

1. Transverse section of stem with petiole base (p) corresponding to Fig. 1b, MN266-BS01.
2. General view of stele with circular parenchymatous pith; arrowheads outline the stele border, transverse section. MN266-BS01.
3. Transverse section of the pith-secondary xylem boundary showing two primary xylem strands in contact with the secondary xylem, the one at arrow tangentially elongated. MN266-AS01.
4. Parenchymatous pith cells in transverse section. MN266-AS01.
5. Parenchymatous pith cells in longitudinal section. MN266-C2LR02.
6. Tangential pair of slightly immersed primary xylem strands, transverse section. MN266-AS01.
7. Small immersed primary xylem strand, transverse section. MN266-AS01.
8. Scalariform pitting on primary xylem tracheids walls, longitudinal section. MN266-C2LR02.

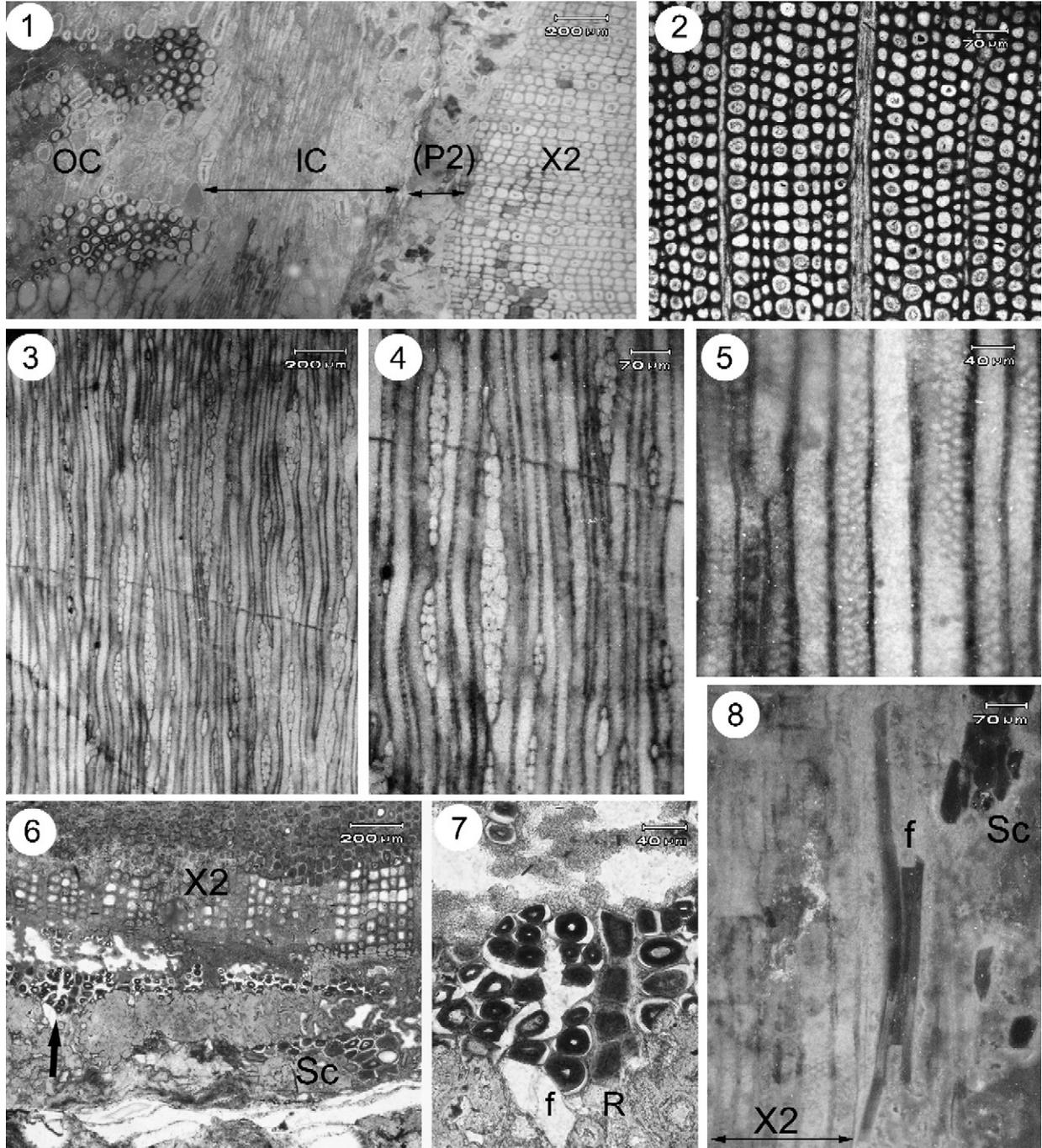
diameter with inclined elliptical apertures. Rays uni- to multiseriate (up to 4 cells and 92 μm wide), expanded in the innermost part of secondary xylem, relatively short

(up to 28 cells and 650 μm high). Ray parenchyma cells procumbent, rectangular, 62–101 μm long radially, 18 μm wide tangentially and 30 μm high. Secondary



phloem with axial elements of parenchyma (20–35 μm wide), ray cells (17–34 μm wide), probable sieve cells, and fibres 12–43 μm wide and 274–495 μm long. Secondary phloem surrounded by a peripheral zone of parenchyma containing groups of large and short thick-walled cells (up to 70 μm wide). Parenchymatous cells of inner cortex compressed with cells 120–230 μm wide tangentially and 35–65 μm wide radially. In petiole base,

ground tissue of isodiametric cells 129 μm in diameter, and scattered sclerotic nests up to 200 μm in diameter. Outer cortex of sparganum type 0.5 mm thick. Initial pair of leaf traces widely separated (about 5 mm) at the periphery of the pith with at least four axial strands in the interval. Production of the pair of leaf traces asymmetrical, one leaf trace diverging first. Each leaf trace at first circular, 250 μm wide with 1 protoxylem strand,



becoming radially elongated ($310 \times 400 \mu\text{m}$ in transverse section) with division of the protoxylem strand when crossing the wood. In the inner cortex each leaf trace enlarging to form a $600 \times 1000 \mu\text{m}$ wide bundle that divides twice resulting in a petiole vascular supply of six bundles. The two lateral bundles of the petiole vascular supply larger, with four or more protoxylem strands. Tracheids of leaf traces up to $67 \mu\text{m}$ in diameter, pitted on all walls. Petiole base 2.5 cm broad tangentially.

Holotype: Specimen MN 266 (Plates I–III).

Type locality: Outcrop at “Puech Capel”, south of St Nazaire de Ladarez, Hérault, southern France (see map in Scott et al., 1984, figure 18b).

Horizon: nodule in radiolarian chert from the Lydiennes Formation of Montagne Noire; mid Tournaisian age (Tn2a–Tn2b).

Repository: Specimen and slides provisionally stored in the AMAP Laboratory, CIRAD, are part of the Paleobotanical collections, Service des Collections, Université Montpellier II, France.

Etymology: Derivation of the generic name: in honour of our distinguished colleague Dr. Muriel Fairon-Demaret to whom the present volume is dedicated in the year of her official retirement. Derivation of the specific epithet: refers to the double origin of the leaf trace.

4. Description

4.1. General features

Faironia is represented by a single specimen of anatomically preserved stem showing one petiole base attached (Plate I, 1; Fig. 1). It measures 6.3 cm long and about 3.4 cm in diameter. The centre of the specimen displays a prominent eustele with a large number of discrete primary xylem strands at the periphery of a broad parenchymatous pith. The ratio of stelar tissue diameter to total stem diameter, petiole base excluded, is around 1:2 (calculated from section illustrated in Fig. 1C). The

surrounding ring of wood is dense, of the “pyncoxylic” type. A few elements of the secondary phloem are preserved. The cortex is narrow with an outer zone of the sparganum-type. There is no evidence of a periderm. Leaf traces depart in pairs. The petiole base vascular supply consists of 6 bundles arranged tangentially.

4.2. Stele

In the proximal part of the specimen that shows no sign of compression, the eustele is broadly circular in transverse section (Plate I, 2; Fig. 1B). It is 2.1 cm wide and comprises about 45 mesarch primary xylem strands regularly distributed around a pith exclusively composed of parenchymatous cells.

Pith cells are polygonal in transverse section (Plate I, 4). The central cells display a wide range of size and include the largest elements. Peripheral cells are smaller (Plate I, 3). In longitudinal section, pith cells are rectangular to polygonal and some are arranged in short vertical rows (Plate I, 5). Mean dimensions are $149 \mu\text{m}$ wide ($60\text{--}294 \mu\text{m}$) \times $144 \mu\text{m}$ high ($75\text{--}250 \mu\text{m}$). The two to four outermost rows of pith cells in contact with the wood comprise narrower elements ($50\text{--}90 \mu\text{m}$ wide, $120\text{--}150 \mu\text{m}$ high).

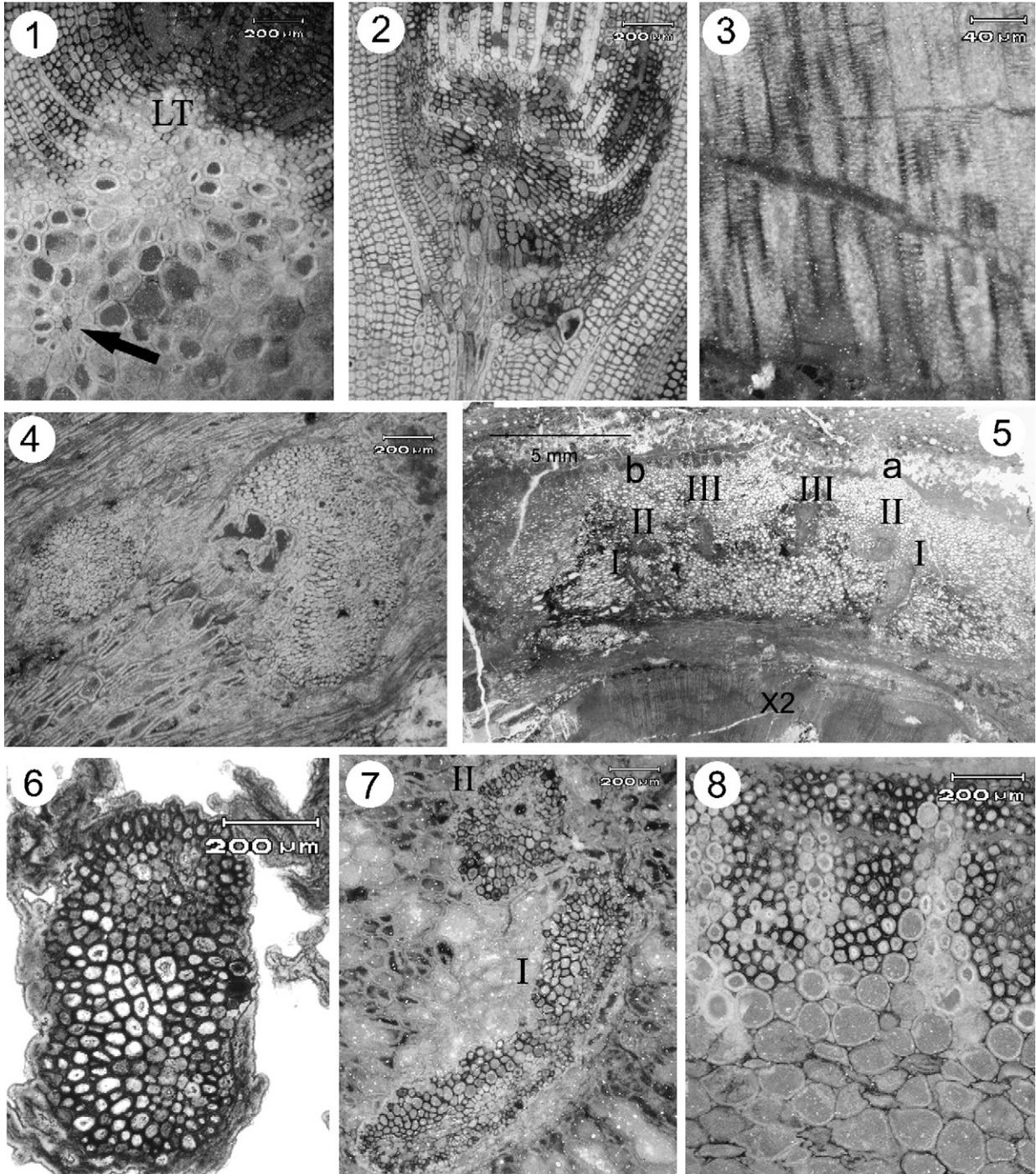
In cross section, the mesarch primary xylem strands are circular, triangular, or tangentially elongated and range from 80 to $280 \mu\text{m}$ in diameter. They either lie in contact with the secondary xylem (Plate I, 3) or are immersed in the outer part of the pith. In the latter case, they are separated from the secondary xylem by 1–4 layers of parenchyma cells, rarely more (Plate I, 6, 7). An accurate delineation of the immersed xylem strands is often difficult. The largest, outermost, tracheids of metaxylem have thin walls and their diameter is about the same as that of the surrounding parenchyma cells (Plate I, 7). Immersed strands look generally smaller in diameter than those against the secondary xylem. Their number is about equal to that of strands in contact with the wood. Tangential pairs of immersed strands (Plate I, 6) and the

Plate II. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. from the Early Mississippian of France — secondary tissues and cortex.

1. Transverse section through the secondary xylem (X2), phloem (P2), inner cortex (IC) that comprises an external zone of compressed cells, and the sparganum outer cortex (OC). MN266-DIO1.
2. Transverse section of secondary xylem showing a triseriate and a uniseriate ray. MN266-BS01.
3. Longitudinal tangential section through secondary xylem showing various ray sizes. MN266-CLT01.
4. Detail of rays, tangential section. MN266-CLT01.
5. Multiseriate pitting of the radial walls of secondary xylem tracheids. MN266-C2LR02.
6. Transverse section showing the external part of the secondary xylem (X2) and the phloem zone below, Sc: sclereids; arrow indicates radially aligned cells in the secondary phloem, MN266-BS01.
7. Detail of the secondary phloem showing a group of radially aligned fibres (f) and probable ray cells (R), transverse section. MN266-BS01.
8. Radial longitudinal section showing secondary xylem (X2) and phloem zone with fibres (f) and sclereids (Sc). MN266-C2LR02.

elongate shape of some peripheral strands (Plate I, 3) suggest that they may divide during their course. The available material has not permitted us to reconstruct the vertical course of the primary xylem strands. We suspect but cannot demonstrate that the peripheral and immersed strands are part of the same axial strands that have a sinuous course and get in contact with the secondary

xylem when about to produce a leaf trace. The occurrence of paired strands lying in a radial to oblique–radial plane at the periphery of the pith is related to leaf trace departure (see below) (Plate III, 1). In the primary xylem strands, protoxylem tracheids identified from their small diameter in cross section are 7–9 μm wide. Metaxylem tracheids are a little smaller than the secondary xylem tracheids with



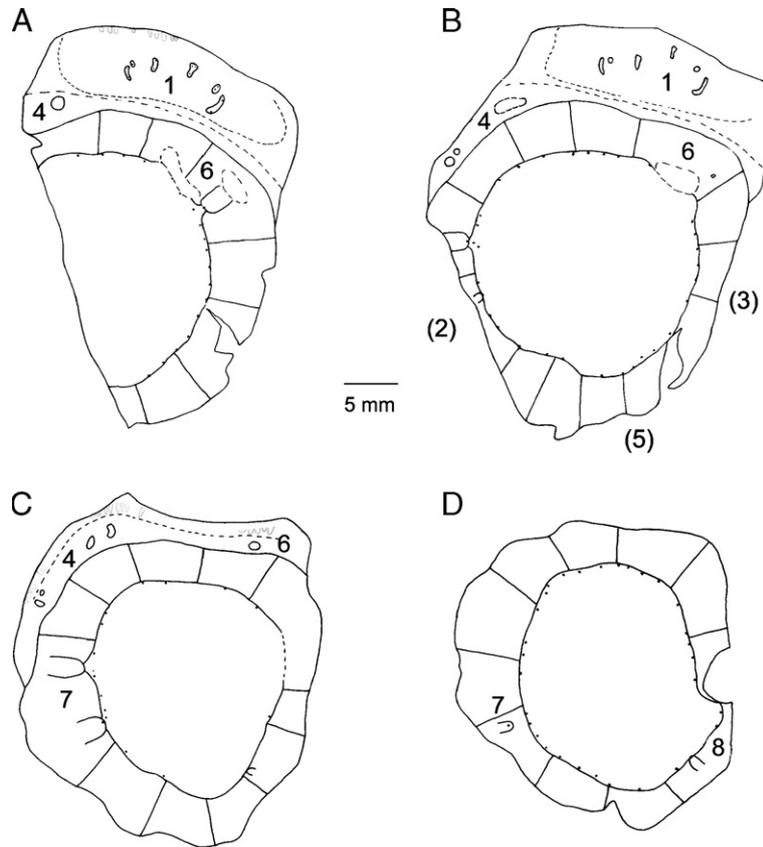


Fig. 1. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. from the Early Mississippian of France Transverse sections in ascending order (A–D) of the stem illustrating the position of the vascular supplies to different leaves. Vascular supplies are numbered 1–8 following their order of emission along the ontogenetic spiral. Hypothesized location of leaves 2, 3 and 5 indicated in parentheses on figure B. (MN266; A: AS01, B: BS01, C: DI01, D: EI01).

an average diameter of 27 μm (15–50 μm). In longitudinal section, their walls display scalariform thickening to multiseriate bordered pitting (Plate I, 8).

4.3. Secondary xylem

The secondary xylem is up to 6 mm thick, devoid of growth rings and composed of secondary xylem tracheids and parenchymatous rays. Secondary xylem tracheids are

polygonal in cross section (Plate II, 2). At 5 mm from the pith both their average radial and tangential diameters are 39 μm with respective maximal values of 58 μm and 67 μm . In radial section tracheid walls display 2–4 rows of crowded bordered pits (Plate II, 5). Pits are hexagonal, range from 6–17 μm (average: 11 μm) in diameter, and show inclined elliptical apertures.

In transverse section rays separate 3–16 rows of tracheids and a large number cross the wood entirely.

Plate III. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. from the Early Mississippian of France — leaf trace emission. Note: ‘Leaf trace’ refers to one trace of a pair.

1. Transverse section at the level of a leaf trace departure showing the leaf trace (uppermost strand, at LT), a strand lying radially just below the LT, and a “deeply” immersed strand at arrow. MN266-BS01.
2. Radially elongated leaf trace showing two protoxylem strands when crossing the wood, transverse section. MN266-EI01.
3. Radial ornamentation of the tracheid walls of the leaf trace. MN266-C2LR02.
4. Leaf trace dividing in the cortex; small abaxial bundle on the left, large lateral bundle on the right, transverse section. MN266-BS01.
5. General view of the petiole base in transverse section, X2: secondary xylem, roman numerals indicate the location of the 6 vascular bundles originating from two leaf traces, a and b. MN266-AS01.
6. Small vascular bundle in the leaf base, with 2 protoxylem strands, transverse section. MN266-AS01.
7. Two bundles in the leaf base, the large lateral one (I) may divide again, transverse section. MN266-AS01.
8. Sparganium and non-distorted ground-tissue in the petiole base, transverse section. MN266-AS01.

Their widening when close to the pith (Plate I, 3) results mostly from the enlargement of their cells. A tangential section, at 1 mm from the pith, shows rays 1–4 cells broad (up to 92 μm wide) and short, not exceeding 28 cells and 650 μm high (Plate II, 3, 4); the average size for 100 rays is 1.5 cell broad and 6.5 cells high. About 60% are uniseriate. Parenchyma ray cells display variable shapes. In tangential section, they are 18 μm broad and 30 μm high in average dimensions. In radial section they are longer (62–101 μm) than high. Cross-fields display crowded oval pits arranged in two horizontal rows.

4.4. Cambium and secondary phloem

Between the secondary xylem and inner cortex, a 300–500 μm wide zone represents the location of the vascular cambium and phloem (Plate II, 1). The inner part of the zone consists of three types of poorly preserved thin-walled elements among which are scattered groups of small radially aligned thick-walled cells (Plate II, 6–7). The latter cells range 12–43 μm in diameter, are elongated in longitudinal section (274–495 μm high); and represent fibers (Plate II, 7, 8). Among the thin-walled cells, those that are elongated in longitudinal section may represent sieve cells; the shorter ones, with transverse walls, form the axial parenchyma. The third type of thin-walled elements is represented by 17–34 μm wide ray cells that are radially elongated in transverse section and best seen when crossing groups of fibers (Plate II, 7). This inner part is interpreted as the secondary phloem. Cells of the vascular cambium, identifiable in radial longitudinal section by their narrow diameter, may be observable at the periphery of the secondary xylem.

The outer part of the zone consists of parenchyma cells and groups of large thick-walled cells with no particular orientation in transverse section. The thick-walled cells are up to 70 μm in diameter, appear short in longitudinal section and represent sclereids (Plate II, 6, 8). The composition and spatial arrangement of the cells in this outer part suggest that it was not produced by the cambium.

4.5. Cortex

The cortex is preserved in about one-third of the stem circumference. Except in the petiole base, it is characteristically very narrow, about 1 mm thick in transverse section (Fig. 1A–C, Plate II, 1). The part of the inner cortex against the phloem zone comprises large parenchyma cells measuring up to 130 μm in diameter that appear isodiametric to moderately compressed in transverse section. The outer part of the inner cortex comprises

tangentially stretched cells (120–230 \times 35–65 μm) that are significantly more compressed than those of the inner part (Plate II, 1). In radial longitudinal section all parenchyma cells measure up to 220 μm high. The inner cortex has occasional sclerotic nests of sclereids.

The outer cortex is of the sparganum-type. In transverse section, radial bands of sclerenchyma fibres about 500 μm in radial dimension (Plate II, 1; Plate III, 8) alternate with zones of parenchyma cells. Sclerenchyma cells range 33–80 μm in diameter and the ratio of sclerenchyma to parenchyma is variable, about 1:0.8. It is higher in the petiole base.

4.6. Leaf trace emission and petiole base

Leaf traces are emitted in pairs (Fig. 2). The two traces depart at a different vertical level, the one opposite the direction of the ontogenetic spiral (a, Fig. 2A–C) diverging more proximally. As a result their pattern of branching as seen in transverse sections is asymmetrical (Fig. 2D). The two traces of a pair arise along a radial–oblique plane from two strands separated by 4 to 5 axial strands (Fig. 2A, B). Trace emission is generally associated with the occurrence of a “deeply immersed” (about 600 μm from the inner edge of the secondary xylem) strand (Plate III, 1). Successive pairs of traces are emitted according to a spiral phyllotaxy (Fig. 1) at an angle of 130–140° corresponding to a Fibonacci series. Successive leaf traces are numbered 1 to 8 in acropetal order on Fig. 1A–D; however, due to the destruction of a large part of the cortex, traces 2, 3 and 5 are missing. The internode length is about 20 mm. If correctly interpreted, this corresponds to a 2/5 phyllotaxis.

Initially each trace consists of a xylem bundle about 250 μm wide in transverse section, with a single mesarch protoxylem strand (a, Fig. 2A; b, Fig. 2B; Plate III, 1). As it crosses the secondary xylem, the trace is accompanied by parenchyma on its adaxial side. It gets radially elongated (310 μm tangentially, 400 μm radially in transverse section) and displays 2 radially oriented mesarch strands of protoxylem (b, Fig. 2C; Plate III, 2). In the inner cortex, each trace of a pair is proximally oval with a diameter that has increased up to 0.6 \times 1 mm (a, Fig. 2C). Each trace then becomes curved and produces a bundle laterally (Plate III, 4). The petiole vascular supply at this stage comprises four bundles, two small abaxial and two large lateral ones (Fig. 2D). This is followed by a further division of the two lateral bundles to form a petiolar vascular supply of 6 bundles (Fig. 2D; Plate III, 5).

The 6 petiolar bundles are arranged in a C-shaped pattern, the concave part of which faces the centre of the stem (Fig. 1A; Plate III, 5). They are radially elongated with various shapes and sizes (0.8 to 2.4 mm in radial

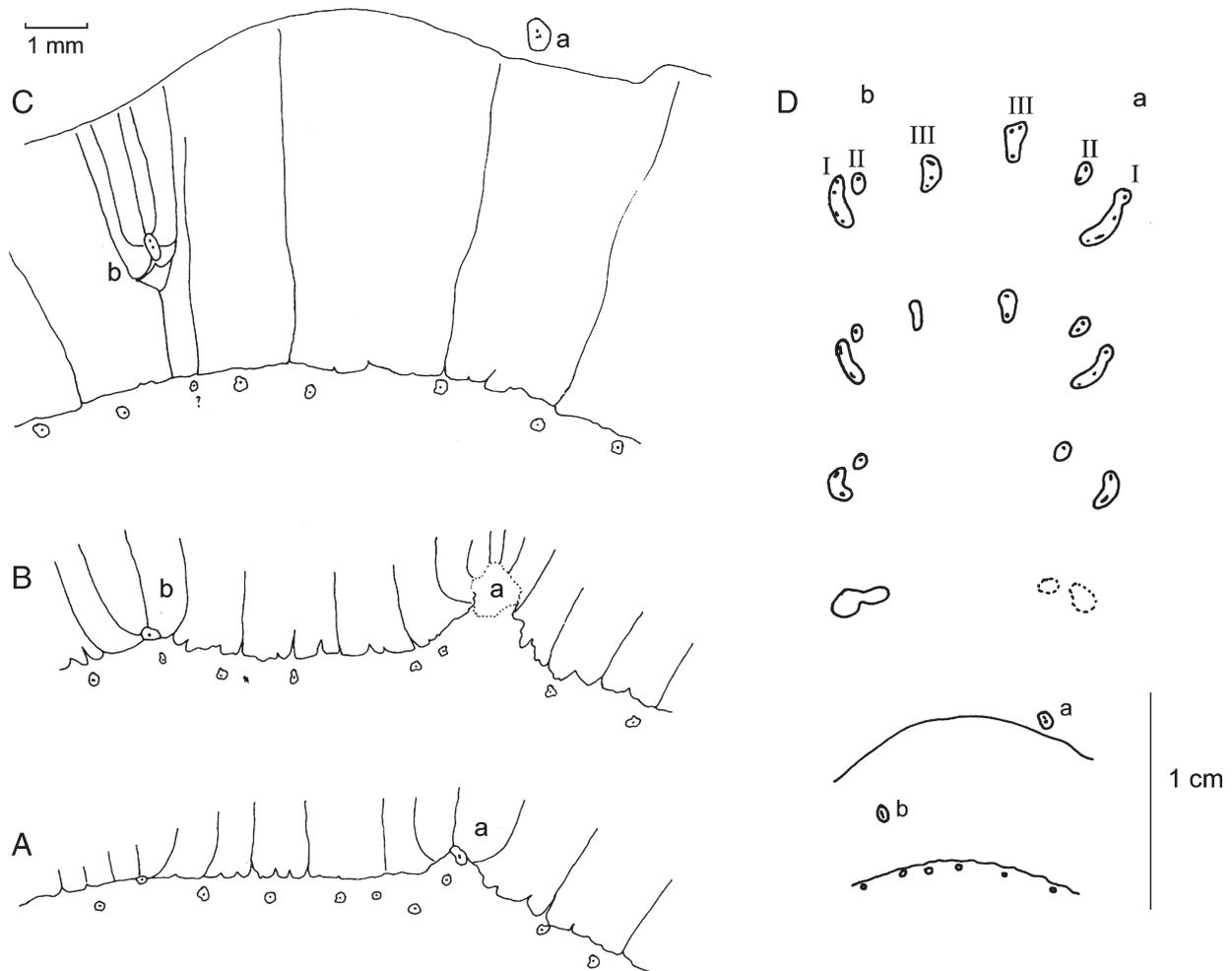


Fig. 2. *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. from the Early Mississippian of France. A–C: Camera lucida drawings at three successive levels illustrating the divergence of a pair of leaf traces a and b (MN266 BS01, DI01, EI01). D: Drawing of the successive stages of trace division leading to the formation of the petiole vascular supply (composite of traces to leaves 7, 4 and 1). Bundles in the petiole base are numbered I–III for traces a and b.

dimension). The two lateral ones are larger, more elongate and contain four or more protoxylem strands (aI and bI, Fig. 2D; Plate III, 7). It is possible that each of these lateral bundles divides again higher up inside the petiole to result in a leaf vascular supply of 8 or more bundles. Of the four other bundles, the two median ones which resulted from the first division are larger than the other two (aIII and bIII, Fig. 2D). They are radially elongated and contain two to three protoxylem strands (Plate III, 6). The vascular bundle tracheids are 16–67 μm wide in cross section (average 37 μm). Their walls display scalariform thickenings to multiserial pitting (Plate III, 3).

In the most complete transverse section, the petiole base measures about 2.5 cm tangentially (Plate III, 5). The six vascular bundles are embedded in a parenchy-

matous ground tissue and surrounded by sclerotic nests that are relatively small (up to 200 μm diameter) and consist of a central core of small thick-walled cells surrounded by large radiating parenchyma cells.

A continuous zone of sclerenchyma fibres developed between the stem cortex and the leaf base.

5. Discussion

Two sets of questions are raised by *Faironia difasciculata*. One is related to the nature of the organ represented by the type specimen, its position in the plant, and the type of growth form we can infer for the species. The second deals with its taxonomic affinities and significance in relation to the patterns of diversification of the early seed plants.

5.1. Nature of the type specimen

The wide pith and relatively large petiole base comprising 6 vascular bundles indicate that the *Faironia* stem produced a large primary body during its ontogenetic trajectory, a character expected for main axes, but that cannot be ruled out for distal branches as shown by the twigs of *Pitus* included in the species *P. dayi* (Gordon, 1935). If the size of the pith is correlated with the morphogenetic potentialities of the apex, a trait assessed for a wide range of plants (Eggert, 1961, 1962; Scheckler, 1978), we can expect that the *Faironia* axis described in this paper had a high potential in terms of primary growth, quantified by the number and/or size of organs produced and the large number of axial primary xylem strands present.

The narrow ring of wood and persistence of a petiole base, in turn, are suggestive of a young axis, in an early phase of development. But the fact that wood production, even limited in this specimen, resulted in the extensive crushing of the cortex without provoking the initiation of a periderm suggests that secondary growth was limited. In *P. dayi* by contrast, a periderm is described at all levels of the distal twigs except the very terminal portions with a narrow pith (Gordon, 1935; Speck and Rowe, 1994). For *Faironia*, the lack of periderm is a severe constraint in terms of stem longevity suggesting that the type

specimen was probably a determinate axis. Whether it represents the main stem (trunk) of a short-lived plant, or the determinate distal branch of a long-lived tree that expressed a periderm at proximal levels, but not distally, is an unanswered question that requires additional material to be resolved.

5.2. Taxonomy

The specimen exhibits the unique combination of a eustelic organization and dense wood with a multifascicular leaf trace, originating from two non-adjacent axial strands, which justifies its assignment to a new genus. It represents a stem with a wide pith and limited development of wood providing useful information both on the primary body and secondary growth potential of the plant. Collectively, these characters allow detailed comparison with stems of Late Devonian and Early Carboniferous lignophytes presumed to be seed plants based on their compound megaphylls (Table 1). The earliest known seed plants, of Late Devonian age, are characterised by slender protostelic stems that do not exceed 25 mm in diameter and bear highly divided fronds (Matten et al., 1980, 1984; May and Matten, 1983; Fairon-Demaret and Scheckler, 1987; Rothwell et al., 1989). During the Tournaisian, about 40 taxa based on anatomically preserved stems with presumed seed plant affinities document an impressive

Table 1
Faironia difasciculata gen. et sp. nov. from the Early Mississippian of France

	Cal eura	Cal sch	Dii ken	MN 266	Eri wal	Pit day	Meg myr
Wood thickness (mm)	13	5	4.5	5.5	7–120	6	28
Stele diameter (mm)	7	5	7	21	10–35	11	50×22
Stele type	sppro	e	e	e	e	e	e
Stele/stem diameter	1/7	1/10	1/5.5	1/1.5		1/2	
Number of sympodial strands	8	5	5	40	10–45	30	100
Metaxylem tracheids maximum diameter (µm)	240	240	208	50	50	30	
Wood tracheids maximum diameter (µm)	160	100	108	70	70	65	60
Maximum ray width (cells) µm	11 210	8	12 208	4 80	7 150	6	3
Maximum ray height (cells) mm	>100 >5	300 4	>100 >2.7	28 0.6	50 1.4	36	90
Maximum number of pit rows	7	4	8	4	5	4	3
Secondary phloem without (–) or with fibres (f)	–	–	–	f	f	f	
Origin of leaf trace	1	2	2	2	1	1	2
Intercalary strands	–	–	–	4+	–	–	1–4
Maximum number of bundles per leaf base	18	16	6	6	?6	3	
Maximum width of petiole vascular supply (mm)	27	32	12	?12		3	
Internode length (mm)	20–40	34		20	2		

Comparison of some significant anatomical characters in *Faironia difasciculata* and in some calamopityan and lyginopteridalean seed ferns. Cal eura: *Calamopitys eurameriana*, Cal sch: *Calamopitys schweitzeri*, Dii ken: *Diichnia kentuckiensis*, MN266: *Faironia difasciculata*, Eri wal: *Eristophyton waltonii*, Pit day: *Pitus dayi*, Meg myr: *Megalomyelon myriodesmon*.
sppro: super-parenchymatised protostele, e: eustele.

diversification of morphology and habit with at least two size classes (Galtier, 1988; Galtier and Meyer-Berthaud, 2006). The majority are interpreted as small semi-self supporting plants with a generally protostelic stem, manoxylic wood and a prominent hypodermis. They correspond to members of the calamopityan, buteoxylean and lyginopteridalean pteridosperms. In contrast, arborescent forms like *Pitus* resemble the archaeopteridalean progymnosperms in having a eustelic primary vascular system comprising numerous discrete sympodial strands and the potential for developing large amounts of pycnoxylic wood. Following Galtier (1992) and Galtier and Meyer-Berthaud (2006), a manoxylic wood comprises wide tracheids (up to 150 μm or more in diameter) and rays that are both broad (more than 5 cells) and tall (up to 200 cells); pycnoxylic woods are characterized by narrow tracheids (less than 50 μm in diameter) and short rays.

5.2.1. Comparison with early arborescent seed plants

An exhaustive list of Mississippian (Early Carboniferous) pteridosperm taxa of putative arborescent habit has recently been compiled by Galtier and Meyer-Berthaud (2006). It includes a number of relatively well-known genera, most originally described from late Tournaisian and Visean Scottish localities (e.g. *Pitus*, *Eristophyton*, *Bilignea*, *Stanwoodia*, *Endoxylon*) together with more obscure taxa like the Tournaisian genera *Aporoxylon*, *Pycnoxylon*, *Cauloxylon* and *Megalomyelon*. To date, *Pitus* and *Eristophyton*, which exhibit trunks exceeding 25 cm in diameter, are the most widely represented ones, both geographically and stratigraphically (Decombeix et al., 2005). *Faironia* presents a number of similarities with these early putative arborescent seed plants: (1) the stelar organization, which consists of a broad eustele comprising a large number of discrete primary xylem strands at the periphery of a circular parenchymatous pith (about 40 strands around a 20 mm wide pith in *Faironia*); (2) the small diameter of the primary and secondary xylem tracheids, with wood tracheids (average diameter 39 μm in *Faironia*) exceeding metaxylem tracheids (average diameter 27 μm in *Faironia*); (3) the relatively small rays of secondary xylem (average 1.5 cell wide and 6.5 cells high in *Faironia*); (4) the complex secondary phloem consisting of fibres, different types of thin-walled cells and ray cells. Interestingly, these characters are also shared with the arborescent progymnosperm genus *Archaeopteris*. However our specimen which has a petiole base still attached does not show any evidence of a periderm, a tissue that has been recognized in *Pitus*, *Eristophyton*, *Stanwoodia*, *Endoxylon*, and *Bilignea* (Scott, 1902, 1924; Gordon, 1935; Galtier et al., 1993a).

Among the five species of *Pitus* reported by Gordon (1935), *P. dayi* comprises stems comparable in size to the *Faironia* specimen. These range from 8 to 25 mm in diameter and are regarded by Gordon as “small twigs, presumably the ultimate branches of some large stems”. The stelar organization in *Faironia* resembles that of *Pitus*, with a number of primary xylem strands separated from the secondary xylem. But our plant does not show the deeply immersed strands that characterize all species of *Pitus* including *P. dayi* and that occur in all types of axes in the genus, except possibly the largest ones (Gordon, 1935). *Faironia* also differs from *Pitus* by its smaller rays, double leaf trace and vascular supply of the petiole base, with six bundles instead of the three reported in *Pitus dayi*. At last, a periderm is initiated very early in the young twigs of *P. dayi* (Speck and Rowe, 1994), a condition that is not realized in *Faironia*.

The new plant is also similar to *Eristophyton waltonii* (Lacey, 1953) in stelar characteristics (broad stele comprising primary xylem strands separated from the secondary xylem), size of individual leaf traces, and in its multifascicular petiole anatomy resembling that of *Lyginorachis waltonii*, the probable petiole of *Eristophyton waltonii* according to Long (1987). However *E. waltonii* differs by its broader rays, sclerotic nests in the pith, simple origin of leaf traces and occurrence of pitting on the tangential walls of the secondary xylem tracheids (Galtier and Scott, 1990; Lacey, 1953).

Faironia is characterised by its double leaf trace origin, a feature recognized in *Pycnoxylon leptodesmon*, *Cauloxylon ambiguum* and *Megalomyelon myriodesmon* (Cribbs, 1938, 1939, 1940), three taxa founded on broader decorticated woody stems but unfortunately lacking information on cortex and petiole anatomy. *Megalomyelon* and *Cauloxylon* exhibit the broadest eusteles with up to 100 primary xylem strands around a pith exceeding 3 cm in diameter. This may reflect a maximum epidogenetic phase of development in these arborescent plants that correspond to values without equivalent in present woody gymnosperms of coniferous type. In both *Megalomyelon* and *Cauloxylon*, the leaf traces are emitted by two non-adjacent axial strands with 1–4 intercalary strands. Another similarity with *Faironia* is the location of the primary xylem strands in a “submarginal zone”, detached from the secondary xylem but never in the central part of the pith like in *Pitus*. Differences include the size of rays, up to 90 cells high in both species and up to 7 cells wide in *Cauloxylon*, and the presence of numerous sclerotic nests in the pith of *Cauloxylon*. One cannot exclude the possibility that *Faironia* was a young stage of development of a plant that resulted in a tree showing the characteristics of *Megalomyelon* or *Cauloxylon*.

Other putative arborescent gymnosperms of Tournaisian age like *Archeopitys* (Scott and Jeffrey, 1914), *Eristophyton beinertianum* (Scott, 1902), *Biliginea solida* (Scott, 1924) differ by features of stelar organisation whilst information on cortex and petiole anatomy is lacking in the first two taxa; *B. solida* also differs in its simple *Lyginorachis*-type of petiole (Bateman and Rothwell, 1990).

5.2.2. Comparison with *Calamopityaceae*

Faironia shows a multifascicular petiole base similar to the *Kalymma*-type petioles considered as characteristic of the *Calamopityaceae* (Barnard and Long, 1975). In addition, the leaf trace is double in origin, a rare feature also recognised in the calamopityan genera *Diichnia* (Beck et al., 1992; Read, 1936), *Galtiera* (Beck and Stein, 1987), *Stenomyelon bifasciculare* (Meyer-Berthaud, 1984), *Calamopitys americana* (Galtier and Beck, 1995) and *Calamopitys schweitzeri* (Galtier et al., 1993b). However our new plant differs by the origin of the paired leaf traces from two non-adjacent axial strands (instead of two adjacent strands in *Diichnia* and a single strand in *Galtiera*, *Stenomyelon* and *Calamopitys*). Most important, *Faironia* is also distinct from *Diichnia*, *Calamopitys* and related genera in major features of the stele, wood, phloem and cortex organization (Table 1): (1) in calamopityan pteridosperms, the steles range from solid (*Stenomyelon*) or parenchymatised protosteles (*Calamopitys*) to small eusteles (*Diichnia* and some *Calamopitys*); small eusteles are polygonal and show a small number of primary xylem strands (Galtier, 1988), which is a very different situation from that in *Faironia*; (2) the primary and secondary xylem tracheids are large in calamopityans, generally exceeding 100 µm in diameter, with metaxylem tracheids broader than wood tracheids, the reverse of the situation in *Faironia*; (3) in calamopityans the rays are both high and wide; in combination with the large diameter of tracheids, this results in a typical manoxylic wood quite distinct from the wood observed in our new plant; (4) thick-walled cells and fibres have not yet been described in the phloem of calamopityans; (5) at last, the broad cortex and small eustele in the calamopityans result in low values (1/5 to 1/10) of the stele diameter/stem diameter ratio (Galtier, 1988), which contrasts with the situation in *Faironia* (1/2).

In addition to the calamopityans, the other early seed plants, including *Elkinsia* (Rothwell et al., 1989) and putative members of the Tournaisian Lyginopteridaceae and Buteoxytonaceae (Barnard and Long, 1973, 1975), are characterised by protostelic stems with a manoxylic wood and are therefore quite distinct from *Faironia*.

5.2.3. Systematic affinities

Faironia is another example of an early pteridosperm stem that is difficult to classify, especially in the absence of fertile parts. The available information on *Kalymma*-type petiole anatomy would allow us to refer this plant to the *Calamopityaceae* within the Lyginopteridales according to the proposal of Barnard and Long (1975). However we do not agree with the use of a single character of petiole anatomy as a basis for a family level taxon. This is supported by the fact that multifascicular petioles have been recognised in *Heterangium* and *Eristophyton* without resulting in the attribution of these taxa to the *Calamopityaceae*. As discussed above our new plant shows a significant number of features in common with other early seed plants like *Pitus* and *Eristophyton* suggesting closer affinities with the latter than with the *Calamopityaceae*. However, these taxa have been attributed to the Lyginopteridaceae by Barnard and Long (1975), also on the basis of their *Lyginorachis*-type petiole anatomy, and this cannot be applied to our new plant. It is evident that the systematics of Late Devonian/Early Carboniferous seed fern families are badly in need of revision (Serbet and Rothwell, 1992). Barnard and Long (1975) used the order Lyginopteridales (including the four families Lyginopteridaceae, *Calamopityaceae*, *Medullosaceae*, *Buteoxytonaceae*) for the group normally referred to as the Pteridospermopsida. In contrast Rothwell et al. (1989) used the class Pteridospermopsida, including the Elkinsiales and the families Lyginopteridaceae, *Calamopityaceae*, *Buteoxytonaceae* and *Stenokoleaceae* while Taylor and Taylor (1993) refer all the seed ferns to the division Pteridospermophyta.

Work in progress on other members of early Carboniferous arborescent seed plants (Decombeix et al., 2005; Galtier and Meyer-Berthaud, 2006) is expected to result in the definition of a new group of plants. In this paper *Faironia* is provisionally referred to as *incertae sedis* within the Pteridospermopsida.

6. Conclusion

Faironia is a new genus of presumed seed plant affinities founded on a single stem presenting a previously unknown combination of anatomical characters. *Faironia* shares foliar traits (e.g. petioles of *Kalymma*-type, double origin of leaf traces) with the *Calamopityaceae* but its vascular body, which comprises a broad eustele and a dense wood, is similar to that of the arborescent pteridosperms of the *Pitus*–*Eristophyton* complex to which we suspect that they are more closely related. Considering stem growth trajectory, *Faironia* also appears unique. It is presently unknown whether the limited production of wood and

lack of periderm in the type-specimen characterizes the entire plant or just distal short-lived branches. In any case, *Faironia* is characterized by a broader primary body than the Calamopityaceae, but has a more constrained secondary growth than the arborescent pteridosperms of *Pitus*-type.

The unique combination of characters present in *Faironia* increases our knowledge of the anatomical diversity of *Pitus*-like seed plants, of which about 10 genera are currently recognised in the Tournaisian of Europe and USA (Galtier and Meyer-Berthaud, 2006).

Faironia is the sixth genus of seed plant affinities based on stems reported from the middle Tournaisian of Montagne Noire and the third, with *Lyginopitys* and *Triichnia*, to be unknown elsewhere (Galtier et al., 1988; Galtier and Beck, 1992). The deposits of Montagne Noire document one of the most diverse assemblages of spermatophytes of Mississippian age. In regard to the paucity of localities yielding plants around the D/C boundary, the ongoing study of these deposits is of primary importance for understanding the patterns of evolution of seed plants, at a time when the progymnosperm genus *Archaeopteris* that dominated Late Devonian forests, was becoming extinct.

Acknowledgements

We thank J. Guiraud for technical assistance, N. Rowe for discussion on *Faironia* mechanical properties and P. Gerrienne for inviting us to contribute to the present volume in honour of Muriel Fairon-Demaret. AMAP (Botany and Computational Plant Architecture) is a joint research unit which associates CIRAD (UMR51), CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD (2M123), and Montpellier 2 University (UM27); <http://amap.cirad.fr>.

References

- Barnard, P.D.W., Long, A.G., 1973. On the structure of a petrified stem and some associated seeds from the Lower Carboniferous rocks of East Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Lond.* 69, 91–108.
- Barnard, P.D.W., Long, A.G., 1975. *Triradioxylon*—a new genus of Lower Carboniferous petrified stems and petioles together with a review of the classification of early Pterophytina. *Trans. R. Soc. Edinb.* 69, 231–250.
- Bateman, R.M., Rothwell, G.W., 1990. A reappraisal of the Dinantian floras at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland. 1. Floristics and the development of whole-plant concepts. *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 81, 127–159.
- Beck, C.B., Stein, W.E., 1987. *Galtiera bostonensis*, gen. et sp. nov., a protostelic Calamopityacean from the New Albany Shales of Kentucky. *Can. J. Bot.* 65, 348–361.
- Beck, C.B., Galtier, J., Stein, W.E.J., 1992. A reinvestigation of *Diichnia* Read from the New Albany Shales of Kentucky. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 75, 1–32.
- Cribbs, J.E., 1938. A new fossil plant from the Reed Springs Formation of Southwestern Missouri. *Am. J. Bot.* 25, 311–321.
- Cribbs, J.E., 1939. *Cauloxylon ambiguum*, gen. et sp. nov., a new fossil plant from the Reed Springs Formation of southwestern Missouri. *Am. J. Bot.* 26, 440–449.
- Cribbs, J.E., 1940. Structure of fossil stem with Pityean affinity from the Reed Springs Formation of Missouri. *Bot. Gaz.* 101, 582–597.
- Decombeix, A.-L., Meyer-Berthaud, B., Rowe, N.P., Galtier, J., 2005. Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction of *Archaeopteris*: new data from the middle Tournaisian of Thuringia (Germany). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 137, 69–82.
- Doyle, J.A., Donoghue, M.J., 1992. Fossil and seed plant phylogeny reanalyzed. *Brittonia* 44, 89–106.
- Eggert, D.A., 1961. The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. *Palaeontographica* 108B, 43–92.
- Eggert, D.A., 1962. The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. *Palaeontographica* 110B, 99–127.
- Fairon-Demaret, M., Scheckler, S., 1987. Typification and redescription of *Moresnetia zaleskyi* Stockmans, 1948, an early seed plant from the Upper Famennian of Belgium. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg., Sci. Terre* 57, 183–199.
- 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., 1992. On the earliest arborescent gymnosperms. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 147, 119–125.
- Galtier, J., Beck, C.B., 1992. *Triichnia*, a new eustelic calamopityacean from the Lower Carboniferous of France. *Palaeontographica* 224B, 1–16.
- Galtier, J., Beck, C.B., 1995. A reinvestigation of *Calamopitys americana* with a description of two species from the Lower Carboniferous of U.S.A. and France. *Palaeontographica* 237B, 75–111.
- Galtier, J., Meyer-Berthaud, B., 2006. The diversification of early arborescent seed ferns. *J. Torrey Bot. Soc.* 133 (1), 7–19.
- Galtier, J., Rowe, N.P., 1989. A primitive seed-like structure and its implications for early gymnosperm evolution. *Nature* 340, 225–227.
- Galtier, J., Rowe, N.P., 1991. A new permineralised seed-like structure from the basalmost Carboniferous of France. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 183, 103–120.
- Galtier, J., Scott, A.C., 1990. On *Eristophyton* and other gymnosperms from the Lower Carboniferous of Castleton Bay, East Lothian, Scotland. *Geobios* 23, 5–19.
- Galtier, J., Brown, R.E., Scott, A.C., Rex, G.M., Rowe, N.P., 1993a. A late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland. *Spec. Pap. Palaeontol.* 49, 57–74.
- Galtier, J., Meyer-Berthaud, B., Beck, C.B., 1993b. Large *Calamopitys* stems from the Tournaisian of France. *Palaeontographica* 230, 59–79.
- Galtier, J., Meyer-Berthaud, B., Rowe, N.P., 1988. Tournaisian plants from the “lydiennes” Formation of the Montagne Noire (France). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 100, 109–117.
- Gerrienne, P., Meyer-Berthaud, B., Fairon-Demaret, M., Streeel, M., Steemans, P., 2004. *Runcaria*, a middle devonian seed plant precursor. *Science* 306, 856–858.
- Gordon, W.T., 1935. The genus *Pitys*, Witham, emend. *Trans. R. Soc. Edinb.* 58, 279–311.

- Lacey, W.S., 1953. Scottish Lower Carboniferous Plants: *Eristophyton waltonii* sp. nov. and *Endoxylon zonatum* (Kidston) Scott from Dumbartonshire. *Ann. Bot.* 68, 579–596.
- Long, A.G., 1987. Observations on *Eristophyton zaleskyi*, *Lyginorachis waltonii* Calder, and *Cladoxylon edromense* sp. nov. from the Lower Carboniferous Cementstone group of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb.* 78, 73–84.
- Matten, L.C., Lacey, W.S., May, B.I., Lucas, R.C., 1980. A megafossil flora from the uppermost Devonian near Ballyheigue, Co. Kerry, Ireland. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 29, 241–251.
- Matten, L.C., Tanner, W.R., Lacey, W.S., 1984. Additions to the silicified Upper Devonian/Lower Carboniferous flora from Ballyheigue, Ireland. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 43, 303–320.
- May, B.I., Matten, L.C., 1983. A probable pteridosperm from the uppermost Devonian, near Ballyheigue, County Kerry, Ireland. *Bot. J. Linn. Soc.* 86, 103–123.
- Meyer-Berthaud, B., 1984. *Stenomyelon*, from the Upper Tournaisian of the Montagne Noire (France). *Can. J. Bot.* 62 (11), 2297–2307.
- Read, C.B., 1936. The flora of the New Albany shale, 1. *Dicchnia kentuckiensis*, a new representative of the Calamopityeae. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 185H, 149–161.
- Rothwell, G.W., Serbet, R., 1994. Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis. *Syst. Bot.* 19 (3), 443–482.
- Rothwell, G.W., Scheckler, S.E., Gillespie, W.H., 1989. *Elkinsia* gen. nov., a Late Devonian gymnosperm with cupulate ovules. *Bot. Gaz.* 150, 170–189.
- Rowe, N.P., Galtier, J., 1990. A Lower Carboniferous plant assemblage from La Serre (Montagne Noire France). Part II. Gymnosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 63, 91–115.
- Scheckler, S.E., 1978. Ontogeny of progymnosperms. II. Shoots of Upper Devonian Archaeopteridales. *Can. J. Bot.* 56 (24), 3136–3170.
- Schimper, W., 1870. *Traité de Paléontologie Végétale*. Tome 2, Paris. 968 pp.
- Scott, A.C., Galtier, J., Clayton, G., 1984. Distribution of anatomically-preserved floras in the Lower Carboniferous in Western Europe. *Trans. R. Soc. Edinb.* 75, 311–340.
- Scott, D.H., 1902. On the primary structure of certain Palaeozoic stems with the *Dadoxylon* type of wood. *Trans. R. Soc. Edinb.* 40 (II), 331–365.
- Scott, D.H., 1924. Fossil plants of the *Calamopitys* type, from the Carboniferous rocks of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb.* 53 (III), 569–596.
- Scott, D.H., Jeffrey, E.C., 1914. On fossil plants, showing structure, from the base of the Waverley Shale of Kentucky. *Phil. Trans. R. Soc., B* 205, 345–354.
- Serbet, R., Rothwell, G.W., 1992. Characterizing the most primitive seed ferns. I. A reconstruction of *Elkinsia polymorpha*. *Int. J. Plant Sci.* 153 (4), 602–621.
- Speck, T., Rowe, N.P., 1994. Biomechanical analysis of *Pitus dayi*: early seed plant vegetative morphology and its implications on growth habit. *J. Plant Res.* 107, 443–460.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 982 pp.

4. Une nouvelle espèce d'*Eristophyton*.

Un second type d'axe du Tournaisien de la Montagne Noire est représenté par plusieurs spécimens décortiqués. Ces axes présentent des affinités avec le genre *Eristophyton*, et particulièrement avec l'espèce *Eristophyton waltonii*, mais se distinguent par la position des faisceaux de xylème primaire, l'absence de nids scléreux et la taille des rayons. Ils servent donc de base à la création d'une nouvelle espèce d'*Eristophyton*. Le spécimen d'*Eristophyton* sp. décrit en 2005 dans la localité allemande de Kahlleite est rapporté à cette nouvelle espèce.

La description et la discussion des affinités de cette espèce sont présentées sous forme d'un article qui sera soumis à International Journal of Plant Science.

Diversity of Mississippian arborescent lignophytes: a new species of *Eristophyton* from the middle Tournaisian of France.

Shortened title: Middle Tournaisian *Eristophyton*

A.-L. Decombeix^{1*}, B. Meyer-Berthaud^{1,2} and J. Galtier^{1,2}

¹Université Montpellier 2, UMR AMAP Montpellier, F-34000 France.

²CNRS, UMR AMAP Montpellier, F-34000 France.

* corresponding author.

Address : UMR AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes), TA A-51/PS2, Bd. de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France.

Tel: 33. (0)4.67.61.75.52

Fax: 33.(0)4.67.61.56 68

e-mail: aldecombeix@gmail.com

Abstract

Eristophyton feistii sp. nov. is based on anatomically preserved axis from the Tournaisian (early Mississippian) of the French Montagne Noire. The decorticated specimens are characterized by a wide eustele with a parenchymatous pith and numerous primary xylem strands in contact with the secondary xylem. Primary xylem maturation is endarch to mesarch. Small leaf traces are emitted according to a spiral phyllotaxis. Secondary xylem is dense, composed of tracheids with araucarian pitting and uni- to triseriate rays that do not exceed 40 cells in height. Anatomy of the primary and secondary vascular system of the Montagne Noire specimens allows their assignment to *Eristophyton*, an arborescent genus of putative seed plant affinities. However, *Eristophyton feistii* displays a combination of characters unknown in previously reported species. A contemporaneous specimen from Germany is assigned to the new species. These German and French specimens of *Eristophyton* extend both the stratigraphical and geographical range of the genus and confirm the similarities already observed between the two floras. *Eristophyton feistii* is a new example of the taxonomic diversity and anatomical disparity of putative arborescent seed plants occurring soon after the Devonian/Carboniferous boundary.

Key-words: Mississippian, lignophyte, trees, anatomy, *Eristophyton*, France

Introduction

One of the most important event in the history of the Euphyllophytes is the advent during the Middle Devonian (397-385 My) of the bifacial vascular cambium that produces both secondary xylem and secondary phloem. This anatomical innovation that has important physiological consequences defines the lignophytes, a highly supported monophyletic group (Rothwell & Nixon 2006). Lignophytes consist of the spermatophytes (seed plants), and three orders of Palaeozoic free-sporing plants, the Aneurophytales, Archaeopteridales and Protopytales, lumped into the paraphyletic “progymnosperm” grade (Beck et Wight, 1988). Interestingly, the Devonian record of lignophytes does not indicate any radiation of this group, but rather a succession of originations, starting with the Aneurophytales in the Eifelian and Givetian (Middle Devonian), followed by the Archaeopteridales and seed plant precursors in the late Givetian (Gerrienne *et al.*, 2004), then by the hydrasperman seed plants in the Famennian (late Late Devonian), possibly the Frasnian (Prestianni, 2005). The advent of the bifacial cambium was neither accompanied by a rapid burst of growth forms and architectural designs. Aneurophytales have been consistently reconstructed as plants of moderate size consisting of bushes or small trees that did not exceed 3 meters in height (Hammond and Berry, 2005). Famennian spermatophytes are interpreted as non arborescent, fast growing pioneer plants exploiting new and frequently disturbed habitats (Scheckler, 1986; Cressler, 2001, 2006). *Archaeopteris* was the only Devonian lignophyte genus to achieve arborescence, inventing a gymnosperm-type of tree habit and forming dense forests along streamsides and in better-drained floodplains (Scheckler, 1986). *Archaeopteris* got extinct close to the Devonian / Carboniferous boundary.

A century of researches on Mississippian (early Carboniferous) spermatophytes and a growing record of arborescent lignophytes ranging from the middle Tournaisian to the Viséan provide evidence that, soon after the D/C boundary, the lignophytes displayed a larger range of morphology than during the preceding period (Galtier, 1988; Galtier and Meyer-Berthaud, 2006). To document patterns of diversification of the vegetative body of these plants and investigate the amount of floral changes that occurred following the extinction of *Archaeopteris*, we focus our current investigations on the arborescent lignophytes occurring in the basalmost Mississippian.

About 15 genera of arborescent lignophytes are currently reported for the Mississippian (exhaustive list in Galtier and Meyer-Berthaud, 2006). They are represented by large stems and by smaller axes, probably branches, and display a significant diversity in the

organization of their primary and secondary tissues. The oldest representatives are found in the early and middle Tournaisian marine deposits of the USA (upper part of the New Albany Shales), Germany (Rußchiefer of Thuringia) and France (Lydiennes of Montagne Noire). These Laurussian localities contain abundant vegetative remains of lignophytes with a high proportion of Calamopityaceae (Galtier *et al.*, 1988). These plants that are characterized by a small stele, and manoxylic wood comprising a large amount of parenchyma, are reconstructed as semi-self supporting plants of moderate size (Rowe *et al.*, 1993). Although less abundantly represented, the occurrence of pieces of axes showing a large primary vascular body surrounded by dense wood indicates that middle Tournaisian landscapes also comprised larger, presumably arborescent lignophytes. These fossils have been assigned to *Archaeopitys eastmanii* in the New Albany Shales (Scott and Jeffrey, 1914; Read, 1936) and to *Aporoxylon primigenium*, *Araucarites ungerii*, *Dadoxylon sp.* and *Eristophyton sp.* in the Saalfeld area (Unger, 1856; Goepfert and Stenzel, 1888; Horich, 1915; Decombeix *et al.*, 2005; Galtier and Meyer-Berthaud, 2006). All these species are represented by decorticated axes. In Montagne Noire, the new genus *Faironia difasciculata*, based on a specimen with vascular and cortical tissues preserved and a petiole base attached, shows a combination of calamopityan and early arborescent seed plants characters (Decombeix *et al.*, 2006), .

In this paper we document a new species of *Eristophyton* represented by six decorticated axes from Montagne Noire. Our objectives are the following: first, to describe the plant through a detailed anatomical investigation, paying special attention to available features that may give clues on its taxonomic affinities (primary xylem architecture and leaf trace emission); second, to provide a comparison with other putative arborescent seed plants of Mississippian age; and third, to discuss its contribution to our understanding of the diversification of lignophyte vegetative anatomy and morphology after the D/C boundary.

Material and Methods

The new anatomically preserved fossils described in this study consist of 6 decorticated axes ranging from 2 to 3.8 x 3.1 cm in diameter. They were collected by J. Galtier twenty years ago from the Lydienne Formation of Montagne Noire, at S^t Nazaire de Ladarez and Coumiac, Hérault, France. The Lydienne Formation corresponds to shallow marine deposits, with permineralised fossil plants occurring loose in the matrix or included in phosphatic nodules. The middle Tournaisian age (Tn2a-Tn2b) of the plant bearing horizons is based on conodonts. A detailed description of the geological setting is given in Galtier *et al.* (1988).

Thin sections and wafers were prepared in transverse and longitudinal planes following the standard procedures. Because of the lack of preserved organic matter we did not make any peel section. Observations in transmitted and reflected light were carried out using an Olympus B061 stereomicroscope and an Olympus BX60 microscope. Photographs were made both with an Olympus DP12 Microscope Digital Camera and a Nikon D70 fixed on the microscope. We used a Wild camera lucida attached on the stereomicroscope for the line drawings. Cells and tissues were measured with the Sigma Scan version 2.00 software (1995, Jandel Corporation, San Rafael, California). Average dimensions were calculated from one hundred measurements of each character. Specimens and slides are currently kept in the AMAP laboratory (Paleobotanical Collections, Université Montpellier 2).

The description below is essentially based on the best preserved and most informative specimen, MN792, a fossil reported and figured in Galtier (1988) and Galtier and Meyer-Berthaud (2006). The 5 other specimens (MN 841, MN 866, MN 873, MN 932 & MN 933) that are either compressed or more fragmentary, share the same stelar and wood characters. A summary of the main measurements realized in these specimens is provided in Table 1.

Systematics

Gymnospermophyta

Genus--Eristophyton *Zalessky ex Lacey (1953)*

Species-- *E. feistii*.

Diagnosis: stems with a circular eustele up to 2.2 cm wide. Pith homogenous, composed of parenchyma cells 47-210 μm wide and 56-213 μm high. Primary xylem strands discrete, numerous, up to 45 in largest stems, in contact with the secondary xylem. Maximum strand diameter 200 μm . Protoxylem maturation endarch to mesarch. Metaxylem tracheids 13-50 μm in diameter. Primary vascular architecture apparently non-sympodial. Tracheids of secondary xylem irregular in shape and size, rectangular to polygonal and 12-80 μm in transverse section. 1-4 rows of polygonal bordered pits on radial wall of secondary xylem tracheids. Pits 10-14 μm wide with elliptical oblique aperture. Rays uni- to triseriate and up to 40 cells in height. Ray parenchyma cells procumbent. Cross-fields with up to 6 crowded pits. Leaf traces single, containing one mesarch xylem strand, and spirally arranged. No significant enlargement of traces during their course in the wood.

Holotype: specimen MN792.

Paratype: Specimens MN932, MN933.

Locality: St Nazaire

Stratigraphic occurrence: Lydienne Formation of Montagne Noire, mid-Tournaisian (Tn2a-Tn2b).

Repository: Specimen and slides provisionally stored in the AMAP Laboratory, CIRAD, are part of the Paleobotanical collections, Service des Collections, Université Montpellier 2, France.

Etymology: Derivation of the specific epithet in honor of our distinguished colleague Raymund Feist for his significant contribution to the study of the Palaeozoic of Montagne Noire.

Description

Holotype - MN792

Specimen MN792 consists of a decorticated fragment of axis measuring 14 cm in length and 3.8 x 3.1 cm in diameter in the proximal part, where it is best preserved. It comprises a broad circular eustele surrounded by a ring of secondary xylem preserved over a maximum thickness of 13 mm and lacking growth rings (fig. 1a). The distal 8 cm long portion of the specimen is compressed and the stele crushed in this part. The following description is based on a series of transverse and longitudinal sections made in the proximal part.

Stele. In cross section, the eustele is 2.2 cm wide and displays numerous strands of primary xylem around a parenchymatous pith (fig. 2). Pith cells are polygonal, ranging from 47 to 210 μm in diameter (mean = 139 μm ; fig. 1b). In radial section pith cells are often broader than high (average height = 124 μm). Parenchyma cells adjacent to the secondary xylem tend to be narrower and higher than in the rest of the pith (fig. 1c).

In transverse section, primary xylem strands are discrete and small (fig. 2; fig. 3a-c) with a maximum diameter of 200 μm . The periphery of the stele is the site of many cracks and a number of strands are not preserved. We estimate their original number between 40 and 45 per section (fig. 2). All primary xylem strands are in contact with the secondary xylem. Their shape varies from circular to triangular. Protoxylem maturation in these strands is either endarch (fig. 3b) or mesarch (fig. 3c). A few discrete strands of tracheids lacking any obvious protoxylem element, however, occur in places (fig. 3e). Protoxylem strands comprise 3-5 tracheids ranging from 5 to 10 μm in diameter. Metaxylem tracheids are 13-50 μm in diameter (mean = 25 μm). In radial section, metaxylem tracheids close to the pith display scalariform thickenings on their secondary walls (fig. 3d). The more external ones may have

multiseriate pitting but it is difficult to distinguish them from the tracheids of secondary xylem (fig. 3d).

Secondary xylem. The secondary xylem in the proximal part of the specimen does not show any sign of compression (fig. 1a). It consists of tracheids and parenchymatous rays only. Tangential bands of 3-5 rows of tracheids showing a reduced radial diameter can be identified in some areas of limited extent (fig. 4a). They do not correspond to growth ring boundaries. In transverse section, tracheids appear irregular in shape and size throughout the secondary xylem. Tracheids are mostly polygonal in the inner part of the wood (fig. 4b) while further out, they tend to be isodiametric and rectangular (fig. 4a, fig. 4c). There is a slight increase in mean tracheid diameter from the inner border to the outer part of the secondary xylem. Average radial and tangential diameters are respectively 29 and 31 μm at 1 mm from the pith, 33 and 32 μm at 9 mm (maximum size = 80 μm). The increase in stem diameter is mostly due to the addition of new rows of tracheids (fig. 4a, arrow). A few isolated tracheids with a wide section (up to 170 x 80 μm) occasionally occur close to the rays (fig. 4c).

Pitting in tracheids is restricted to the radial walls and consists of 1-4 rows of crowded bordered pits (fig. 4d-f). In most tracheids there are 2 rows of pits arranged alternately. Tracheids with uniseriate pitting usually have tangentially elongated pits (fig. 4e, arrow). Some of these tracheids are among the narrowest ones, but not all narrow tracheids have a single row of pits. Pits are 10-14 μm in diameter; the tangentially elongated ones are up to 18 μm wide. Pit aperture is oval and oblique. In radial section, several tracheid end walls can be seen at the same level. When they end at the level of a ray, tracheids are somewhat recurved and enlarged which may explain the occurrence of the 'large' tracheids observed in transverse section (fig. 4c, fig. 4d).

In transverse section, rays are long and separate 1-8 rows of tracheids. They widen slightly when they merge with the pith (fig. 4b), by enlargement of individual cells. In tangential section, rays are uni- to triseriate and up to 40 cells high. Some of them are connected. Variations in the size of the rays were followed in a series of tangential sections made through the wood (fig. 4g-j; fig. 5). At 5, 7 and 9 mm from the pith, the proportion of multiseriate, i. e. bi- and triseriate, rays is high, as is the proportion of rays exceeding 20 cells in height (fig. 4g-i; fig. 5). Some of the highest rays show uni- or biseriate portions separating zones comprising 3, more rarely, 4 cells in width. Uniseriate rays in this part of the wood are not necessarily short. Their cells are generally wider and higher than those of multiseriate rays (fig. 4h). Close to the pith, the proportion of uniseriate rays is high. It is about 70 % at 1 mm

(fig. 5). Most rays in this zone are short, 1-10 cells high (fig. 4j). There is no obvious difference in size between cells in uniseriate and biseriate rays in the inner part of the wood (fig. 4j). In tangential section, ray density is low, about 10 rays/mm², in all parts of the wood.

In a tangential section made at 5 mm from the pith, ray cells range from 7 to 39 µm in width (mean = 20 µm) and from 12 to 77 µm in height (mean = 30 µm). They tend to be higher than broad and rectangular to oval in uniseriate rays. In bi- and triseriate rays the cells are more isodiametric and rounded (fig. 4i), especially in the central part of the ray. In radial section, procumbent ray cells are 60-200 µm long (fig. 1c; fig.4d-e). Cross-fields display up to 6 small oval pits in a crowded arrangement (fig.4e). Preservation is not sufficient to determine whether these pits are bordered or simple.

Leaf traces. A total of seven leaf traces are identified in the three successive transverse sections made in the specimen, each section showing a maximum of three traces crossing the wood (fig. 6). Four traces (lt1 to lt4) are followed in the distal part of their course where they cross the wood obliquely. Three traces (lt5 to lt7) are followed in the proximal part of their course where they run almost vertically along the inner border of the secondary xylem. The outermost trace (lt2) occurs at a distance of 1 cm from the stele (fig. 6c). This particular trace does not show any cellular elements preserved. This may indicate that the trace was broken at this level, and that the corresponding leaf was short-lived. Whatever their position, all traces have a small primary xylem strand and do not exceed 950 µm in tangential diameter with accompanying secondary xylem. They are circular and contain a single mesarch strand of protoxylem (fig. 3f-h). They comprise a small amount of parenchyma on the adaxial side (fig. 3h). None shows any division or any conspicuous enlargement during its course within the wood. Leaf traces about to diverge from the stele and enter the secondary xylem are only slightly larger than the remaining strands of primary xylem. They are circular and show a mesarch strand of protoxylem (fig. 3f).

The order of emission of the seven leaf traces can be easily established (fig. 6). Internode length, here the vertical distance separating 2 successive leaf traces at the same level of their course, is about 4 mm. A diverging angle comprised between 135 and 140° corresponding to a Fibonacci phyllotaxis is measured between successive traces (figs. 6, 7). The regularity of this pattern allows to extrapolate the location of the next traces (lt 8-10; fig. 6). Combined with a sketch mapping the course of the primary xylem strands at the periphery of the stele (fig. 8), these data contribute to precise the pattern of leaf trace emission in this specimen. The origin of leaf traces is uneasy to determine and we have been unable to

identify, in the available transverse sections, any division of the stelar xylem bundles or of their protoxylem strands as expected in a sympodial vascular system, i.e. a system comprised of axial bundles and connected leaf traces. Two primary xylem strands occurring very close to each other in the most proximal transverse section diverge gradually distally (bundles 21 & 22 fig. 2; fig. 8). They may have originated from the tangential division of one bundle at a more proximal level. But such paired strands are very rare in comparison to the number of leaf traces produced and they do not occur at the site expected for a trace emission. The departure of a leaf trace from the periphery of the stele leaves a gap in the sequence of stelar strands. There is no “reparatory bundle” left behind trace emission (fig. 3f-g) and reduction of the gap is achieved by the oblique course of a xylem strand located next to the trace (see fig. 8, lt1). Phyllotaxis is 8/21.

Other specimens

The 5 other decorticated specimens share with MN 792 a wide parenchymatous pith surrounded by a ring of endarch to mesarch strands of primary xylem in contact with the secondary xylem; multiseriate and high wood rays comprised of isodiametric cells; leaf trace emission without any “reparatory strand”. The series of measurements made in these specimens and reported in table 1 are consistent with those of specimen MN 792.

Discussion

Affinities

The new species has a wide eustele with numerous small primary xylem strands and possesses a significant amount of gymnospermous wood with medium-sized rays. These characters indicate an affinity with putative arborescent seed plants of Mississippian age, which have been reported from European, North American, North African and Australian localities (Galtier and Meyer-Berthaud, 2006; Decombeix *et al.*, 2006b). The absence of identifiable cauline strand facing the outgoing leaf trace combined with an endarch to mesarch protoxylem maturation is encountered in 3 genera: *Bilignea*, *Eristophyton*, and *Cauloxylon* - a monotypic genus showing numerous similarities with *Eristophyton* but with double leaf traces. *Endoxylon*, from the Visean and Namurian of Scotland (Scott 1924; Lacey 1953), also has an endarch maturation. However, it differs from the new specimens in having endarch maturation in all primary xylem strands, less numerous strands (only 8 for a 1 cm wide pith), and wood with very small rays, predominantly unicellular in tangential section. *Eristophyton* and *Bilignea* share a number of anatomical characters but a distinctive feature of

Bilignea solida is the occurrence in the pith of short pitted cells that may have a role in water storage (Scott, 1924). Since the pith of the Montagne Noire specimens consists of homogeneous parenchyma, a close affinity to *Bilignea solida* is ruled out. The genus *Eristophyton*, created by Zalesky in 1911, includes 3 Mississippian species from Europe. The type-species, *E. beinertianum* (Scott, 1902), is known from the late Tournaisian of Scotland and the Visean of Silesia (Poland; Goeppert, 1850; Solms-Laubach, 1893). The second species, *E. fasciculare* (Scott, 1902) is only reported from the Visean of Scotland. *E. waltonii* (Lacey, 1953), is described from the late Tournaisian to the late Visean of Scotland and north-eastern France (Galtier *et al.*, 1998).

Both *E. beinertianum* and *E. fasciculare* have large primary xylem strands compared to the new specimens, reaching up to 1 mm in diameter before departing the stele as leaf traces. The pattern of leaf trace emission is sympodial in *E. fasciculare*. It is unknown in *E. beinertianum*. By contrast, *E. waltonii*, has small strands and departing leaf traces (250 µm or less). Moreover, previous authors failed to identify true axial strands connected to departing leaf trace in this species. The major differences between *E. waltonii* and the Montagne Noire specimens are the location of the primary xylem strands not in contact with the wood and the occurrence of large sclerotic nests in the pith in *E. waltonii*.

Characters of the secondary xylem, especially ray size, have been used to distinguish the different species of *Eristophyton*. Rays are uniseriate to partly biseriate and up to 30-35 cells in *E. beinertianum* and *E. fasciculare*. In *E. waltonii* they are significantly larger, up to 7 cells wide and 50 cells high. Ray size in the new specimens is intermediary. Lepekhina (1972) proposed an emended diagnosis of *Eristophyton* and excluded *E. waltonii* on the basis of its larger rays. However the smallest stems of this species have a range of ray size close to the condition observed in *E. beinertianum* and *E. fasciculare*. In addition, Galtier and Scott (1990) reported a late Tournaisian specimen showing a combination of a eustele similar to *E. waltonii* and dense wood more similar to the other two species.

In conclusion the new specimens from the Montagne Noire show significant similarities with *Eristophyton waltonii*. However, they can be distinguished by (1) the location of all the primary xylem strands in contact with the wood, (2) absence of sclerotic nests in the pith and (3) smaller ray size. The Montagne Noire specimens are assigned to a new species.

Similar anatomical characters are displayed by a specimen from the middle Tournaisian of Germany described in 2005 (Decombeix *et al.* 2005). Because the preservation was not good enough to have a complete analysis of its anatomy, the specimen was assigned to

Eristophyton sp. Comparison shows that this specimen agrees with the new species. These German and French specimens of *Eristophyton* extend both the stratigraphical and geographical range of the genus and confirm the similarities already observed between the two floras (Scott *et al.* 1984). Like for most other Mississippian arborescent lignophytes, the fertile parts of *Eristophyton* are unknown. Long (1987) described specimens of *E. waltonii* with leaf traces divided into 6 bundles in the cortex and closely associated with *Lyginorachis waltonii* petiole bases. On this basis he referred *Eristophyton* to the spermatophytes, and particularly to the lyginopteridalean seed ferns. Galtier and Scott (1994) also presented evidence that leaves of *Eristophyton* were relatively large, borne at close intervals on ultimate branches and shed early during stem development. *Eristophyton* is known to have reached a large size, with decorticated trunks up to 25 cm in diameter. Monopodial branching has been reported in *Eristophyton waltonii*.

Primary vascular architecture

Eristophyton feistii has a primary vascular architecture characterised by the absence of identifiable caulinar strand producing leaf traces and by the rarity of strand divisions compared to the number of departing leaf traces. This set of evidence suggests that all the discrete primary xylem strands at the periphery of the stele correspond to individual leaf traces that run in parallel and rarely connect to each other. Although the reconstructed portion of leaf trace course in the holotype MN792 is limited, it seems unlikely that the observed leaf traces result from tangential divisions of axial strands that would occur more proximally in the stem. Among Carboniferous seed plants a similar primary vascular architecture is well documented in the Pennsylvanian cordaitalean species *Mesoxylon priapii*, in which this condition has been interpreted as a non-sympodial organisation by Trivett and Rothwell (1985, 1991). Galtier and Scott (1990, 1994) also described 2 Mississippian specimens of putative arborescent seed plants (*Eristophyton* and *Bilignea*) lacking evidence of a connection between leaf trace and axial strands.

In addition to this particular vascular architecture, the new specimens represent the oldest evidence of endarch protoxylem maturation in putative arborescent seed plants. Because vascular architecture is an important feature for resolving taxonomic relationships, a comprehensive investigation of this feature is necessary to resolve the affinities of taxa mostly represented by vegetative remains. While the Devonian progymnosperms and early seed plants have a sympodial primary vascular architecture with radial emission of leaf traces and mesarch maturation, Mississippian lignophytes display a variety of organisations. This is

especially true among the arborescent taxa in which both sympodial and apparently non-sympodial architecture are documented. In taxa with sympodial architecture leaf trace emission is either in a radial or in a tangential plane. Maturation of the primary xylem is mesarch, mesarch to endarch or endarch. Since such characters are independent from environmental factors, their disparity in Mississippian lignophytes might reflect a period of developmental innovation.

Wood anatomy

The specimens show an irregular shape and size of secondary xylem tracheids in transverse section. This trait, which is distinguishable from the local effect due to initiation of new rows of tracheids (compare fig. 4 a and c), is observed in extant lignophytes in the wood of *Ginkgo biloba*. Variation in tracheid shape and diameter in a same row and between rows in *G. biloba* is due to the variability and irregularity of tracheid size both in length and transverse diameter. Scott *et al.* (1962) interpret this as reflecting “differing degrees of apical elongation of the xylem derivatives following periclinal division of the fusiform initials”. This character is used to distinguish *Ginkgo* wood from that of conifers, and has also been used, among other characters, to assign fossil woods to the Ginkgoales (ex: Vozenin-Serra *et al.*, 1994; Falcon-Lang, 2004). We do not suggest an affinity of the Montagne Noire specimens with the Ginkgoales based on that single character, especially since it can be observed in numerous Palaeozoic woods, but rather a comparable physiological mechanism. The vascular cambium activity of Pennsylvanian species of *Medullosa* (Medullosales), *Mesoxylon* and *Cordaixylon* (Cordaitales) appears similar to that of extant seed plants (Cichan, 1986). Fossils with preserved cambial zone and secondary phloem are rare but characters of the secondary xylem might be a key to understand secondary growth processes in the early history of lignophytes. The wood anatomy of Mississippian lignophytes (self-supporting and non self-supporting) does not differ significantly from that of Devonian taxa. Differences are quantitative and can be explained by environmental factors and/or evolution of various growth-habits. It is noteworthy that the new species and *Faironia difasciculata* (Decombeix *et al.*, 2006), also from the Montagne Noire, have a quite similar secondary xylem anatomy. Isolated pieces of wood with (small) tracheids and medium sized rays from the Montagne Noire may be attributed to either taxa. This illustrates again the importance of primary vascular characters in taxonomic assignment of fossils.

Conclusion

Putative arborescent seed plants of Mississippian age positively document an increase in anatomical disparity compared to Devonian lignophytes. On the other hand, their ecological importance in Mississippian landscapes is difficult to estimate. Most stumps and trunks are found in volcanic or volcanoclastic sediments; this is the case in the Tournaisian and Visean of Australia (unpublished data), of Scotland (Scott et al. 1984) and in the Visean of France (Galtier et al. 1998). These plants may have either been especially adapted to perturbed environments or represent the common upland vegetation occasionally preserved by volcanism. The advent of the bifacial cambium in the middle Devonian theoretically allowed a diversification of growth forms among the lignophytes through enhanced mechanical and hydraulic plasticity (Rowe and Speck, 2005). However, during the Devonian the tree habit was only achieved by the archaeopteridalean progymnosperms whose heterosporous reproduction restricted them to wet environments. The advent of the seed habit in the late Devonian may have permitted the expression of all the growth potentialities of the group through the colonisation of new environments.

Acknowledgements.

We thank J. Guiraud for technical assistance. This work is supported by two projects: Eclipse II (“The Terrestrialization Process: Modeling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface”) and Agence Nationale de la Recherche “ACCRO-Earth”.

AMAP (Botany and Computational Plant Architecture) is a joint research unit that associates CIRAD (UMR51), CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD (2M123), and Montpellier 2 University (UM27); <http://amap.cirad.fr>.

Literature cited.

- BECK, C. B., and WIGHT, D. C. 1988. Progymnosperms. In C. B. Beck [ed.], Origin and evolution of gymnosperms. Columbia University Press, New York. 57-61.
- CICHAN, M. A. 1986. Conductance in the wood of selected Carboniferous plants. *Paleobiology* 12: 302-310.
- CRESSLER, W. L. 2001. Evidence of earliest known wildfires. *PALAIOS* 16: 171-174.
- _____. 2006. Plant paleoecology of the Late Devonian Red Hill locality, north-central Pennsylvania, an *Archaeopteris*-dominated wetland plant community and early tetrapod site. *Geological Society of America special paper* 399: 79-102.
- DECOMBEIX, A.-L., GALTIER, J., and MEYER-BERTHAUD, B. 2006a. *Faironia difasciculata*, a new gymnosperm from the Early Carboniferous (Mississippian) of Montagne Noire, France. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 142: 79-92.
- DECOMBEIX, A.-L., MEYER-BERTHAUD, B., ROWE, N. P., and GALTIER, J. 2005. Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction of *Archaeopteris*: new data from the middle Tournaisian of Thuringia (Germany). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 137: 69-82.

- DECOMBEIX, A.-L., MEYER-BERTHAUD, B., GALTIER, J., and MAWSON, R. 2006b. New woody lignophytes from the Tournaisian (early Carboniferous) of Europe and Australia. *II International Paleontological Congress*, June 17-21 2006, Beijing, China.
- FALCON-LANG, H. J. 2000. The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 160: 317-328.
- GALTIER, J. 1988. Morphology and Phylogenetic Relationships of Early Pteridosperms. In C. B. Beck [ed.], *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New-York. 135-176.
- GALTIER, J., and SCOTT, A. C. 1990. On *Eristophyton* and other gymnosperms from the Lower Carboniferous of Castelton Bay, East Lothian, Scotland. *Geobios* 23: 5-19.
- _____. 1994. Arborescent gymnosperms from the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sciences* 84: 261-266.
- GALTIER, J., and MEYER-BERTHAUD, B. 2006. The diversification of early arborescent seed ferns. *J. Torrey Bot. Soc.* 133: 7-19.
- GALTIER, J., MEYER-BERTHAUD, B., and ROWE, N. P. 1988. Tournaisian plants from the "lydiennes" Formation of the Montagne Noire (France). *Cour. Forsh.-Inst. Senckenberg* 100: 109-117.
- GALTIER, J., SCHNEIDER, J.-L., and GRAUVOGEL-STAMM, L. 1998. Arborescent gymnosperms and the occurrence of *Protopitys* from the Lower Carboniferous of the Vosges, France. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99: 203-215.
- GERRIENNE, P., MEYER-BERTHAUD, B., FAIRON-DEMARET, M., STREEL, M., and STEEMANS, P. 2004. *Runcaria*, a Middle Devonian Seed Plant Precursor. *Science* 306: 856-858.
- GOEPPERT, H. R. 1850. Monographie der fossilen Coniferen. *Arnz. & Comp.* 229-230, pl. 236-237.
- GOEPPERT, H. R., and STENZEL, G. 1888. Nachträge zur kenntniss der Coniferenhölzer der palaeozoischen Formationen. *Abh. K. Akad. Wiss. Berlin* 2.
- HAMMOND, S. E., and BERRY, C. M. 2005. A new species of *Tetraxylopteris* (Aneurophytales) from the Devonian of Venezuela. *Bot. J. Lin. Soc.* 148: 275-303.
- LACEY, W. S. 1953. Scottish Lower Carboniferous Plants: *Eristophyton waltonii* sp. nov. and *Endoxylon zonatum* (Kidston) Scott from Dumbartonshire. *Ann. Bot.* 68: 579-596.
- LEPEKHINA, V. G. 1972. Woods of Paleozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to North Eurasia representatives. *Palaeontographica B* 138: 44-106.
- LONG, A. G. 1987. Observations on *Eristophyton* Zaleski, *Lyginorachis waltonii* Calder, and *Cladoxylon edromense* sp. nov. from the Lower Carboniferous Cementstone group of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Science* 78: 73-84.
- PRESTIANNI, C. 2005. Early diversification of seeds and seed-like structures. *Carnets de Geologie/Notebooks on geology Memoir 2005/02*, Abstract 06.
- READ, C. B. 1936. A Devonian flora from Kentucky. *J. Paleontology* 10: 215-227.
- ROTHWELL, G. W., et NIXON, K. C. 2006. How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of Euphyllophytes? *Int. J. Plant. Sci.* 167: 737-749.
- ROWE, N. P., SPECK, T., and GALTIER, J. 1993. Biomechanical analysis of a Palaeozoic gymnosperm stem. *Proc. R. Soc. Lond. B* 252: 19-28.
- SCHECKLER, S.E. 1986. Floras of the Devonian-Mississippian transition. In: T.W. Broadhead (ed.) *Land Plants: Notes for a short course*. Paleontological Society.
- SCOTT, A. C., GALTIER, J., and CLAYTON, G. 1984. Distribution of anatomically preserved floras in the Lower Carboniferous of Western Europe. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sciences* 75: 311-340.
- SCOTT, D. H. 1902. Primary structure of certain paleozoic stems with *Dadoxylon* type of wood. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sciences* 40: 346-357.
- _____. 1924. Fossil plants of the *Calamopitys* type, from the Carboniferous rocks of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sciences* 53 part III.
- SCOTT, D. H., and JEFFREY, E. C. 1914. On fossil plants, showing structure, from the base of the Waverley Shale of Kentucky. *Phil. Trans. R. Soc. B* 205: 345-354.
- SCOTT, R.A., BARGHOORN, E.S., and PRAKASH, U. 1962. Wood of *Ginkgo* in the Tertiary of

- Western North America *Am. J. Bot.* 49: 1095-1101.
- SOLMS-LAUBACH, H. 1893. Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glatzsich-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structur bieten den pflanzenreste. *Bot. Zei. Jahrg.* 51: 197.
- TRIVETT, M. L., and ROTHWELL, G. W. 1985. Morphology, Systematics, and Paleoecology of Paleozoic Fossil Plants: *Mesoxylon priapii*, sp. nov. (Cordaitales). *Syst. Bot.* 10: 205-223.
- _____. 1991. Diversity among Paleozoic Cordaitales. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 183: 289-305.
- UNGER, F. 1856. Beitrag zur Paläontologie des Thuringer waldes II. Schiefer und Sandsteinflora. K. Akad. Wiss. Wien Denkschr. 11.
- VOZENIN-SERRA, C., BROUTIN, J., and TOUTIN-MORIN, N. 1994. Bois permien du sud-ouest de l'Espagne et du sud-est de la France. Implications pour la taxonomie des gymnospermes paléozoïques et la phylogénie des ginkophytes. *Palaeontographica B* 221: 1-26.

Figure legends

Fig. 1 *Eristophyton sp. nov.*, holotype. *a*, General view of the specimen in transverse section. Scale in mm. MN792 AS01. *b*, Parenchyma cells of the pith in transverse section. MN792 AS03. *c*, Radial section of the pith at right and secondary xylem at left. Parenchyma cells at the periphery of the pith are higher and narrower (arrows). R: ray. MN792 ALT07. Scale bars: *b*, *c* = 250 μm .

Fig. 2 *Eristophyton sp. nov.*, holotype. Camera lucida drawing of the stele showing the peripheral location of the preserved primary xylem strands. Scale bar is 0.5 mm. MN792 AS1.

Fig. 3 *Eristophyton sp. nov.*, holotype, primary xylem and leaf traces. *a*, Pair of primary xylem strands corresponding to strands n° 21 and 22 in fig. 2. MN792 AS01. *b*, Primary xylem strand with endarch protoxylem maturation. MN792 AS01. *c*, Primary xylem strand with mesarch protoxylem maturation. MN792 AS01. *d*, Radial section through the border of the pith (P) showing metaxylem tracheids (MX) with scalariform thickenings and adjacent secondary xylem tracheids (X2) with multiseriate pitting. MN792 ALT12. *e*, Group of metaxylem tracheids with no identifiable protoxylem strand. MN792 AS02. *f*, Departing leaf trace with a single strand of protoxylem in mesarch position. MN792 AS01. *g*, Same leaf trace as in fig. 3f more distally (+ 2 mm). MN792 AS02. *h*, Leaf trace (lt2 of fig. 6) crossing the secondary xylem showing parenchyma on the adaxial side. MN792 AS01. Scale bars: *a*, *b*, *c*, *d* = 100 μm ; *e* = 70 μm ; *f*, *g*, *h* = 250 μm .

Fig. 4 *Eristophyton sp. nov.*, holotype, secondary xylem. *a-c*, transverse sections; *d-f*, radial sections. *g-j*, tangential sections. *a*, General view. Groups of tracheids with a reduced radial diameter are visible in the centre of the picture. New row of tracheids at arrow. Scale bar = 100 μm . MN792 AS01. *b*, Inner part of the wood. Note various sizes and shapes of tracheids, and enlargement of rays in contact with the pith. Scale bar = 100 μm . MN792 AS01. *c*, Detail showing a very large tracheid occurring next to a ray. Scale bar = 50 μm . MN792 AS01. *d*, Tracheids showing curved and enlarged end walls in contact with a ray. Scale bar = 100 μm . MN792 ALT12. *e*, Radial pitting. Tracheid with a single row of tangentially elongate pits at black arrow. Numerous small oval pits in cross-fields at white arrow. Scale bar = 100 μm . MN792 ALT12. *f*, Detail of tracheids with multiseriate pitting on radial walls. Scale bar = 50 μm . MN792 ALT12. *g-j*, Sections at respectively 8, 7, 4 and 1 mm from the pith showing

variation in ray size across the wood cylinder. Scale bar = 100 μm . *g*, MN792 ALT02; *h*, MN792 ALT03; *i*, MN792 ALT04. *j*, MN792 ALT06.

Fig. 5 *Eristophyton sp. nov.*, holotype, secondary xylem. Variations in ray height and width, both measured in number of cells, at increasing distances from the pith.

Fig. 6 *Eristophyton sp. nov.*, holotype. Successive transverse sections showing the order of emission of the leaf traces. *a*, proximal section MN792 AS01. *b*, section MN792 AS02. *c*, distal section MN792 AS03.

Fig. 7 *Eristophyton sp. nov.*, holotype. Angular divergence of leaf trace departure from a Fibonacci angle of 137.5° . Ordinate: harmonic interval; abscissa: divergence from expected angle. Black square: mean divergence. Data based on the 7 observed leaf traces and the 3 primary xylem strands corresponding to future leaf traces 8, 9 and 10 as extrapolated from their location, size and possession of a mesarch strand of protoxylem. Method according to Stein and Beck (1992).

Fig. 8 *Eristophyton sp. nov.*, holotype. MN792. Two-dimensional diagram showing the longitudinal course of the primary xylem strands and leaf traces from stele section in slides MN 792AS01 (see fig. 2) and MN 792AS03. Vertical distance between the two transverse sections = 4 mm. Gray areas represent unpreserved portions of the stele where xylem strands are not visible. It = leaf traces. Location of leaf traces in brackets is extrapolated; other leaf traces are observed in one of the sections at least. The whole perimeter of the stele is represented: strand '1' on the left and strand '0' on the right are adjacent. In order to identify them more easily, most of the strands have been attributed a number or letter (see fig. 2).

Table 1. Measurements in specimens from Montagne Noire (MN-) and Germany (KLA17) assigned to the new species.

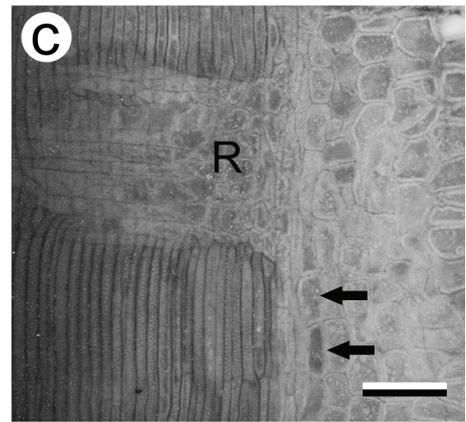
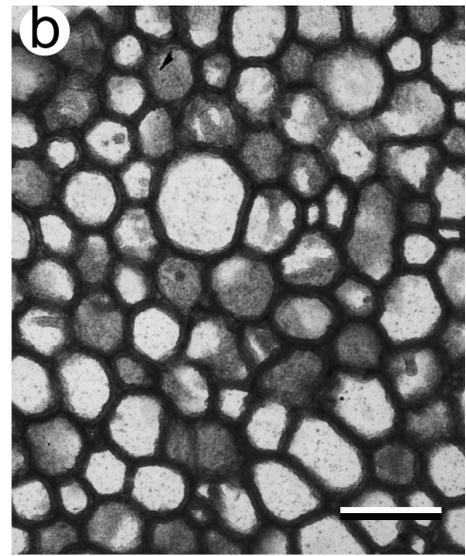
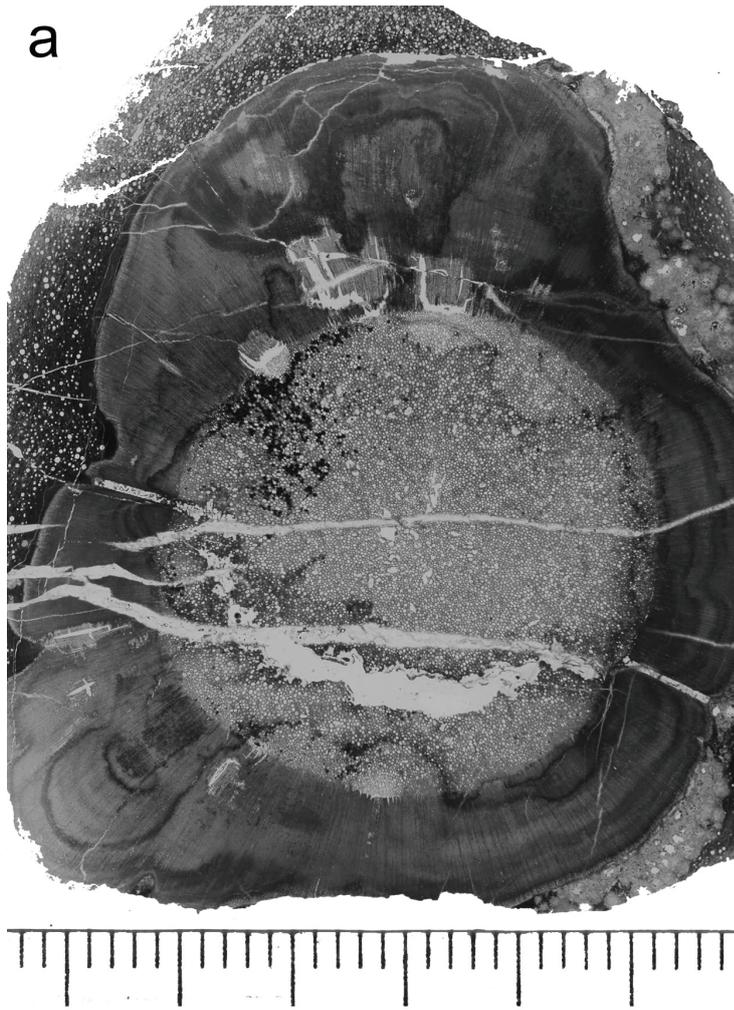


Fig. 1

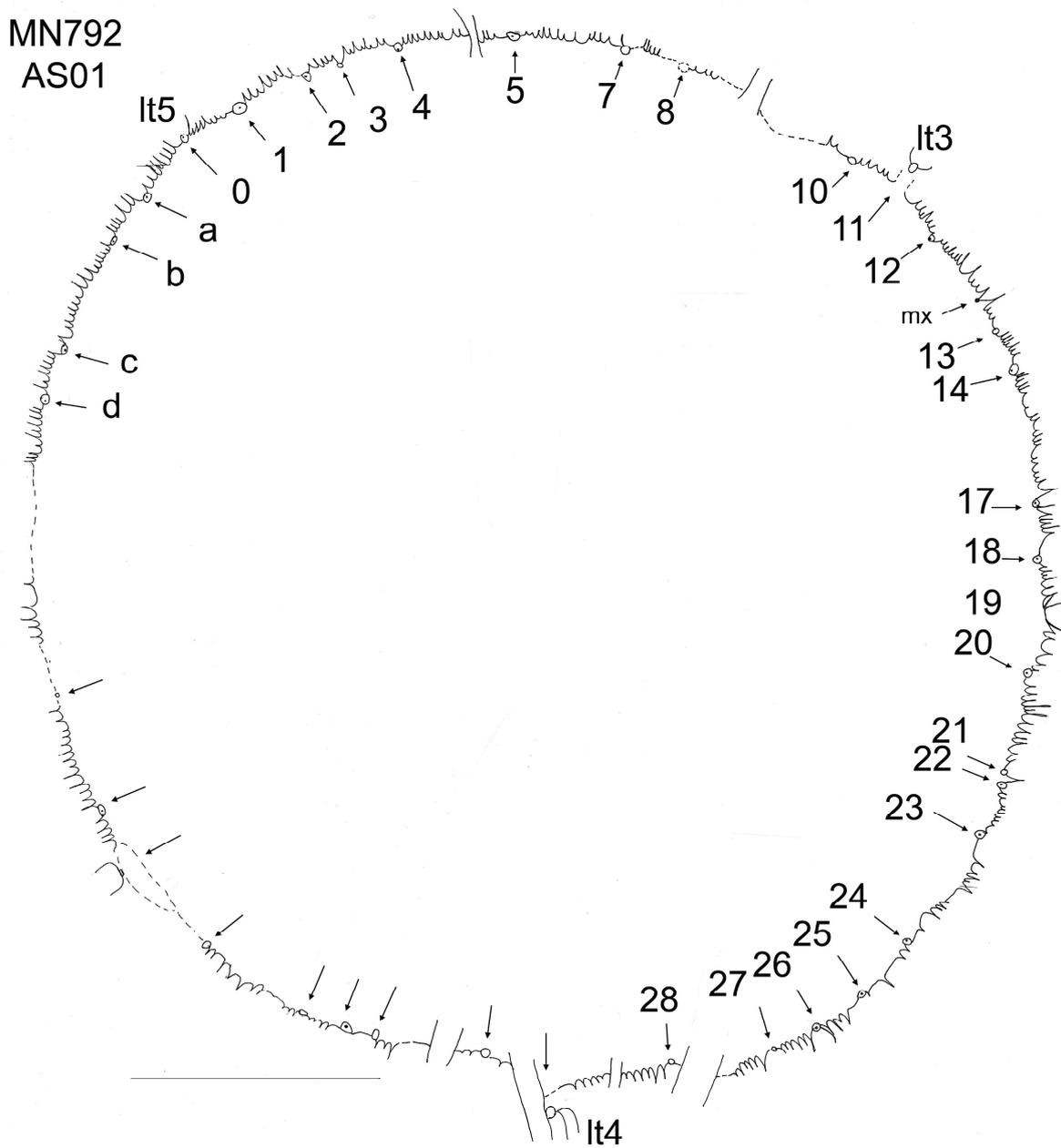


Fig. 2

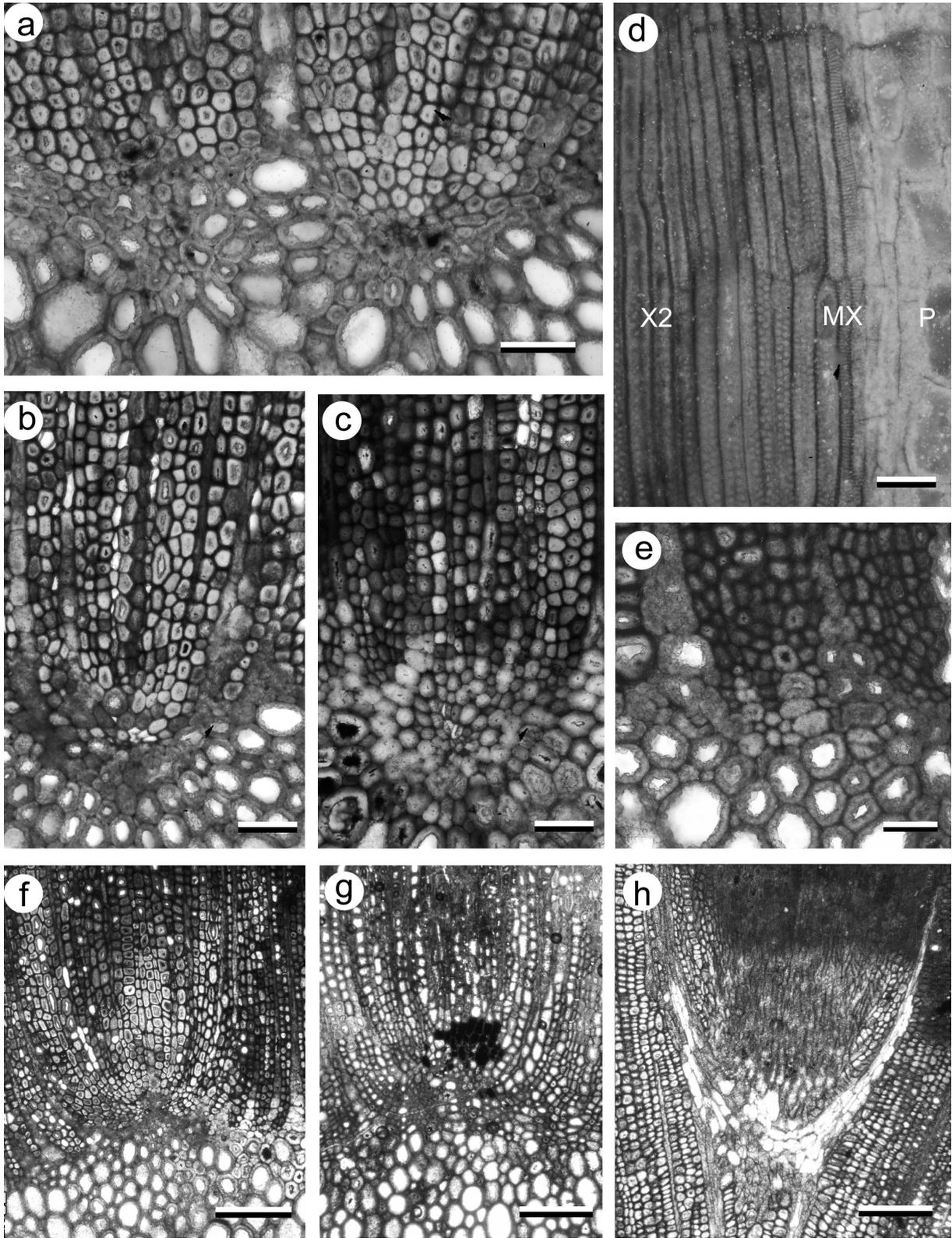


Fig. 3

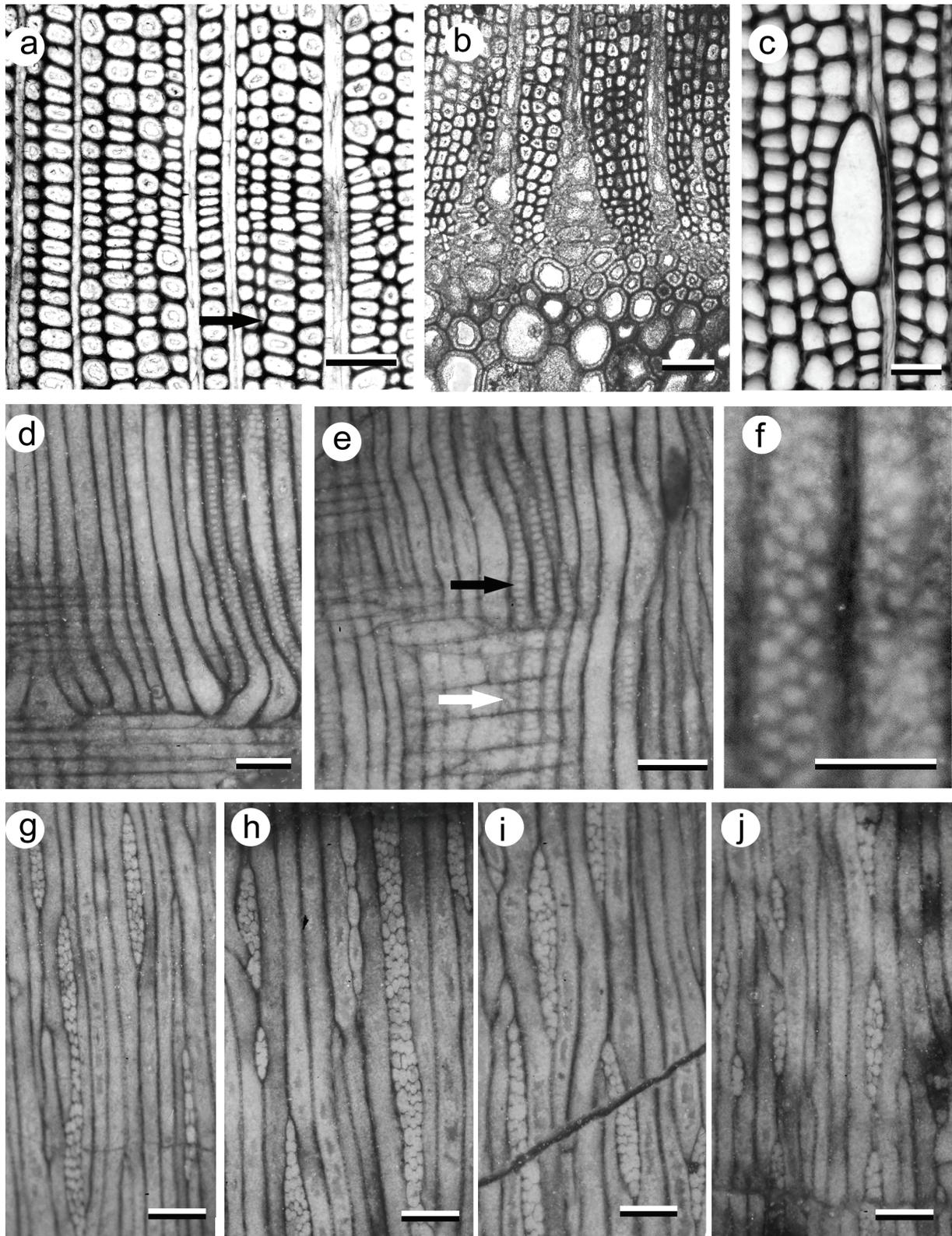


Fig. 4

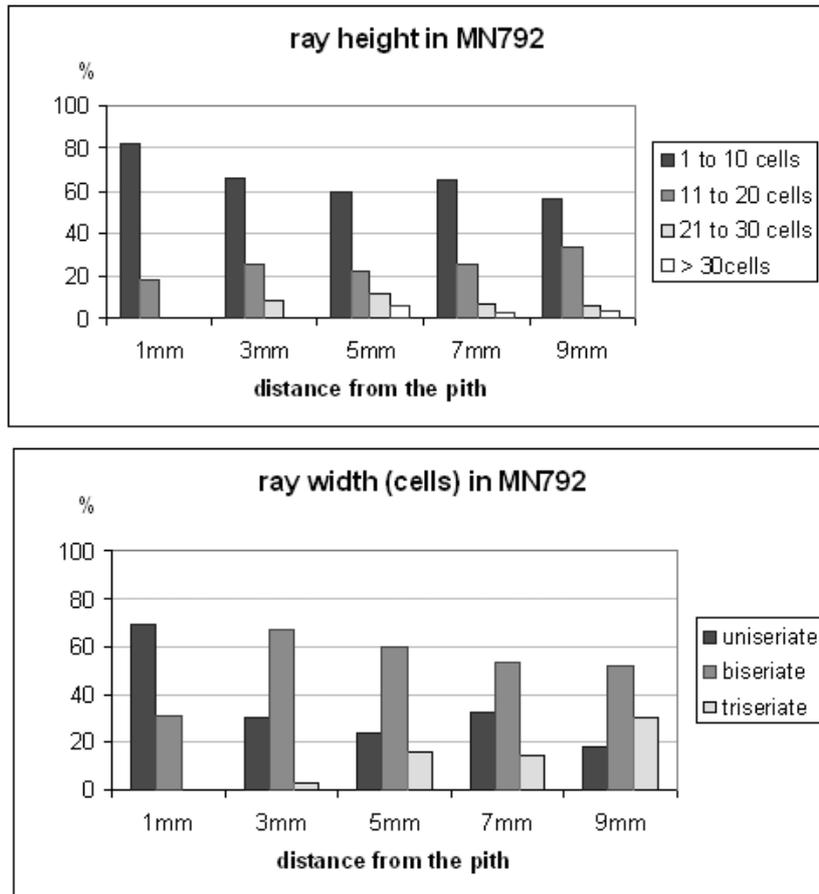


Fig. 5

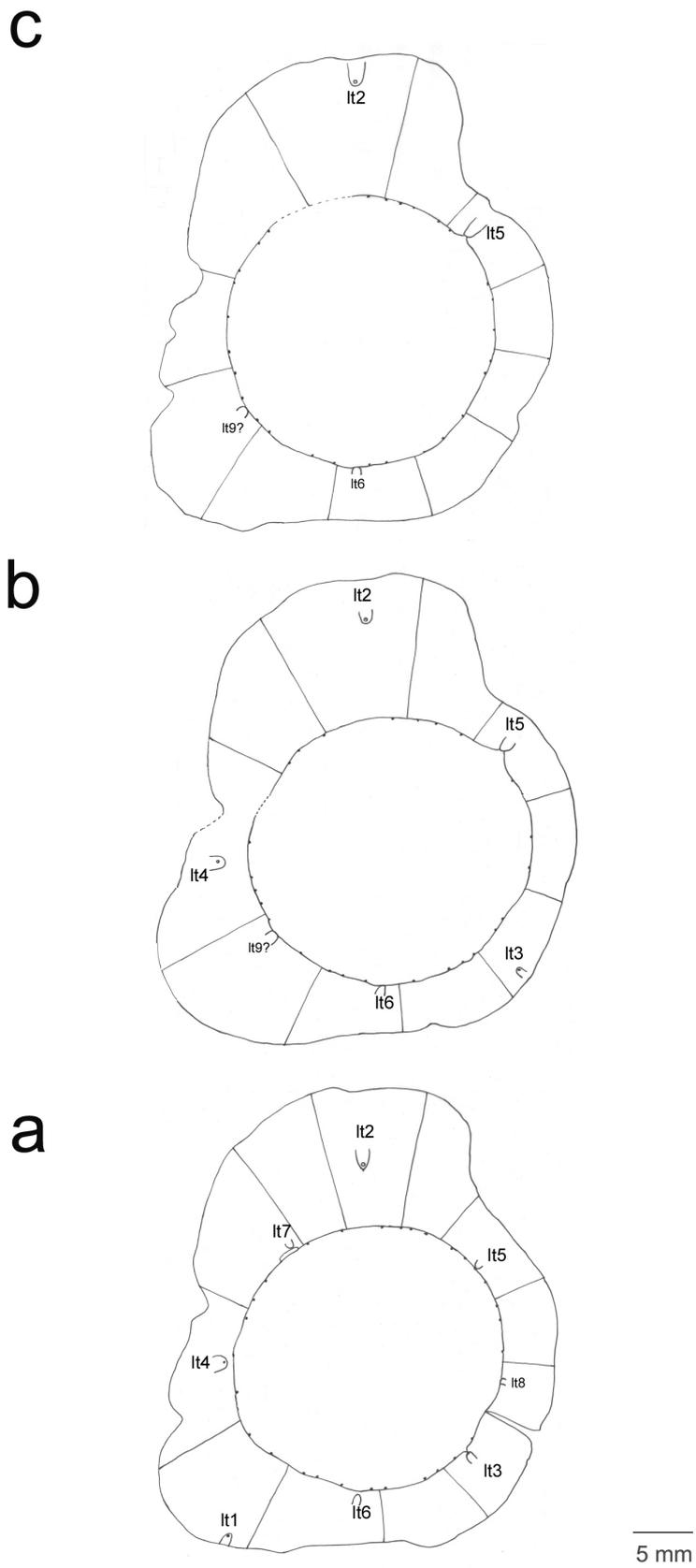


Fig. 6

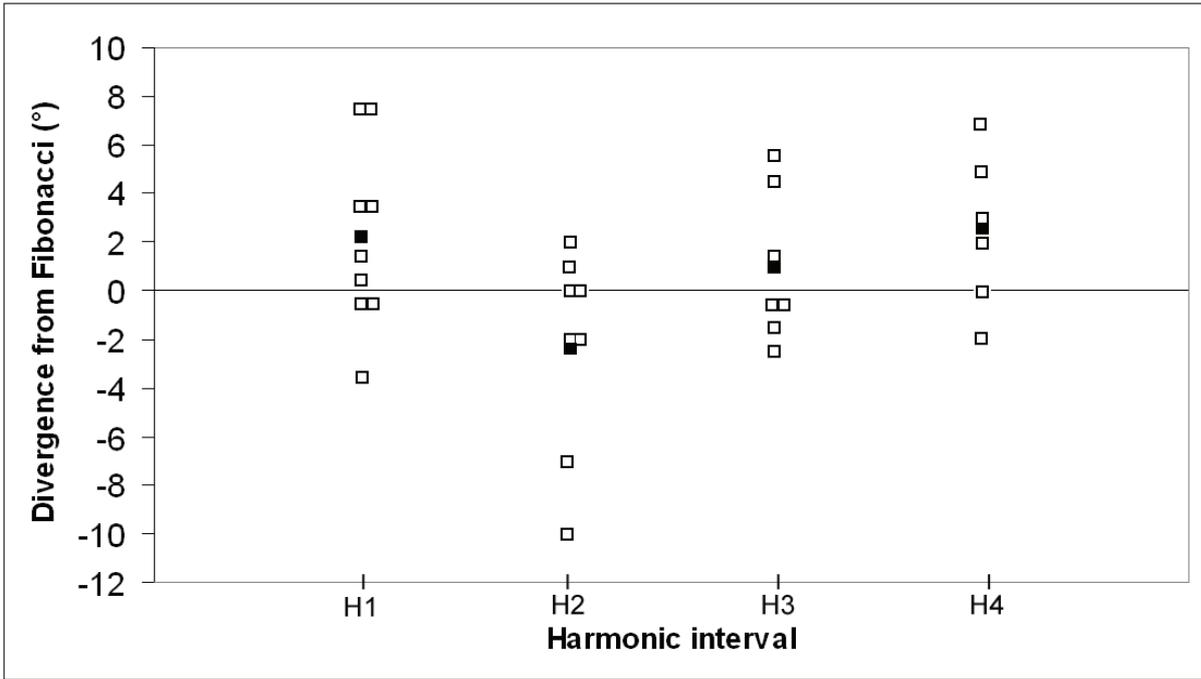


Fig. 7

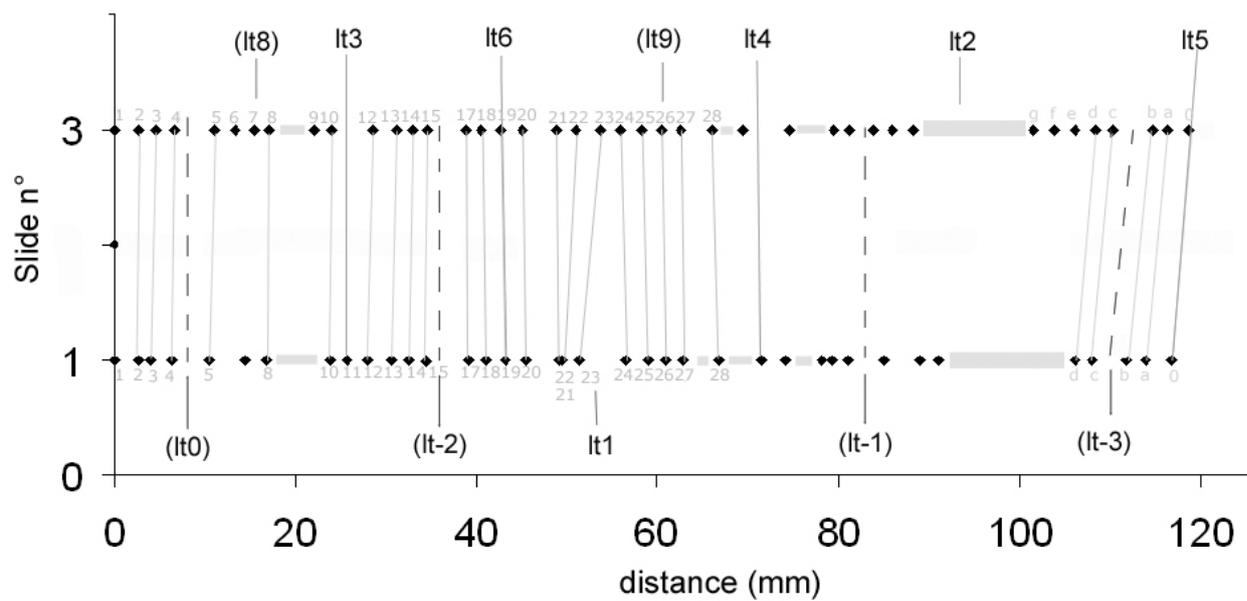


Fig. 8

	MN792	MN932-933	MN841	MN873	MN866	KLA17
Total length (cm)	14	4 and 2	4	2	2	22.5
Total diameter (cm)	3.8 x 3.1	2.2	2.2	4.3 x 1.5	2	4.5
Stele diameter (cm)	2.2	1.5 x 1.3	1.1 x 1.2	1.6	1.7	1.2
Pith cell diameter (µm)	47-210	47-227	72-206	52-214	63-223	72-180
Number of primary xylem strands	About 45	About 30	15 observed (incomplete)	10 observed (incomplete)	–	About 30
Metaxylem tracheids diameter (µm)	13-50	25-48	19-51	13-43	–	15-35
Maximum wood width (cm)	1.3	0.5	0.4	> 1 c	0.5	2.2
Tracheid diameter (µm)	12-80	13-58	16-58	14- 64	20- 65	-56
Tracheid pitting	1-4 rows	2-3 rows	2-4 rows	1-3 rows	1-3 rows	2-3 (4) rows
Average pit size (µm)	10-14	10-13	7-16	9-16	7-17	–
Ray width (cells)	1-3	1-2	1-2	1-4	1-2	1-2
Ray height (cells)	1-40	1-25	1- about 20	1-25	1-20	1-20
Cross-field pitting	Up to 6 oval, crowded	–	–	6-8, oval, crowded	–	–

Table 1

5. *Protopitys*

Cette partie comporte la description succincte de deux axes, dont un portant des sporanges, et de deux morceaux de bois attribués au genre *Protopitys* Goeppert 1850.

5.1. *MN 877 – axe ramifié*

MN 877 est un petit axe de 2.6 cm de long dont le diamètre varie de à 1.7 x 1.2 cm dans la partie proximale à 1.2 x 1.2 cm dans la partie distale. La stèle comporte deux zones de xylème primaire opposées et est entourée de 2 à 10 mm de bois très dense (Fig. III.2). Une petite zone d'écorce est préservée. L'émission de deux traces vasculaires vers des organes latéraux a été suivie sur une longueur de 2 cm

5.1.1. *Stèle et émission des organes latéraux*

La stèle est ovale à ronde et mesure au maximum 1 x 2 mm en coupe transversale (Planche III.1, a). Elle est située en position excentrée dans l'axe. La partie centrale est constituée exclusivement de cellules de parenchyme polygonales en coupe transversale (Planche III.1, c) qui mesurent 37 à 128 µm de diamètre. En coupe radiale, ces cellules sont rectangulaires et beaucoup plus hautes que larges (Planche III.1, b), certaines dépassant les 400 µm de hauteur. Les cellules situées en périphérie de la moelle présentent parfois des parois plus épaisses et un diamètre réduit en coupe transversale.

Le xylème primaire est disposé dans deux zones opposées à partir desquelles sont émises les traces vasculaires vers les organes latéraux. Le suivi sur 12 coupes transversales successives distantes d'environ 2 mm et sur une petite tranche polie de 2 mm d'épaisseur révèle la présence de deux de ces traces. Leur mode d'émission est illustré sur la figure III.2.

Sur la face inférieure de la tranche polie (Fig. III.2, A), qui constitue la section la plus proximale de la série, on observe le départ de la première trace (a). A ce stade, elle est en forme d'arc et reliée à la stèle du côté adaxial par une épaisse bande de cellules de parenchyme. Deux pôles de protoxylème sont disposés de part et d'autre de cette bande de tissu. La zone opposée de la stèle contient un pôle unique de protoxylème endarche.

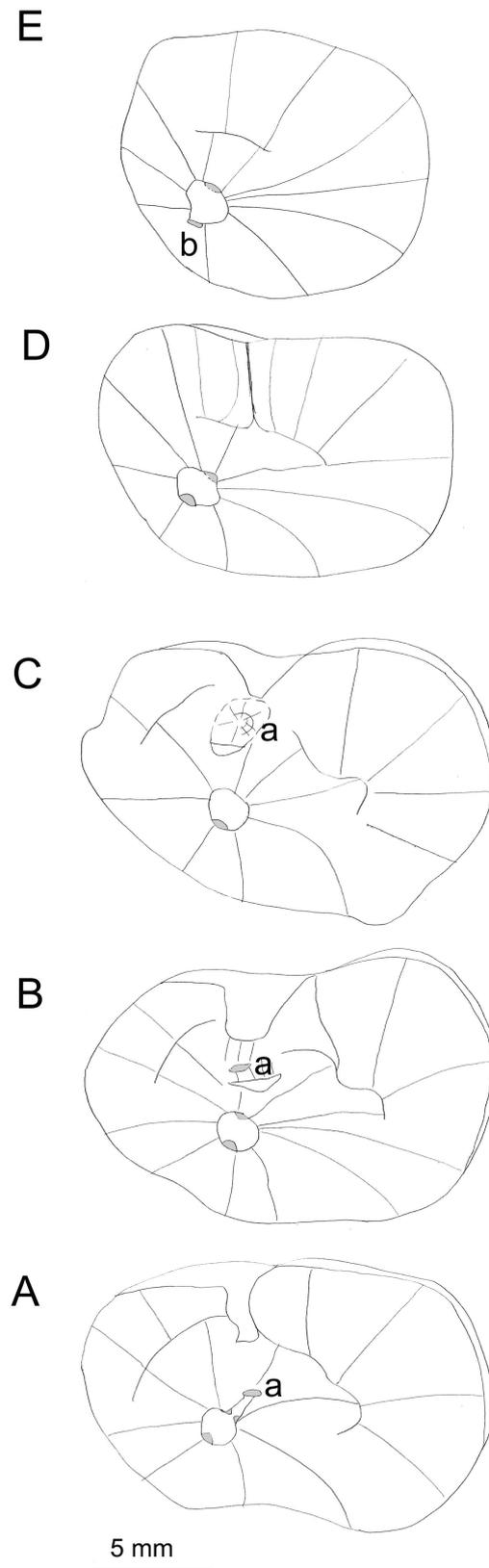


Fig. III.2. Ramification de MN877.

La section A est la plus proximale. A : émission de la première trace (a), face proximale du spécimen ; B : trace (a) détachée de la stèle, lame MN877-11, +4mm ; C : la trace (a) va sortir, lame MN877-10, +2mm ; D : lame MN877-6 +7mm ; E : émission de la trace suivante (b), lame MN877-2, +7mm. Le xylème primaire est en gris

Sur la section MN877-11 située 4 mm plus haut dans l'axe (Fig. III.2, B), l'ouverture de la stèle provoquée par le départ de la trace s'est refermée. On observe dans le bois deux traces en croissant alignées radialement. La nature exacte du tissu de chacune de ces deux traces - métaxylème et/ou parenchyme- est difficile à établir ; la plus éloignée représenterait la véritable trace, tandis que la seconde serait du parenchyme qui l'accompagne.

La trace la plus éloignée s'entoure rapidement de xylème secondaire et forme une branche qui sort du spécimen sur les sections suivantes (Fig. III.2, C-D). Le bois de l'axe est très perturbé par l'émission (Planche III.1, a) et cette perturbation subsiste jusqu'à environ 5 mm au dessus du départ de la trace.

Enfin, dans la partie la plus distale (Fig. III.2, E), une seconde trace (b) est émise du côté opposé à la première. Elle est aussi en forme d'arc (Planche III.1, c), mesure 470 x 135 µm en coupe transversale et est accompagnée de parenchyme du côté adaxial.

5.1.2. Bois

- Coupe transversale (Planche III.1, d): le bois est composé de trachéides de xylème secondaire et de rayons parenchymateux courts. Des zones où la croissance du bois est perturbée sont visibles tout le long du spécimen. La plus interne est concentrique par rapport à la stèle et plus marquée dans la partie distale du spécimen. Elle est située à environ 1 mm de la stèle et consiste en une zone de 1-4 trachéides déformées suivies de trachéides plus petites. Une seconde zone située presque à la périphérie du spécimen consiste en une bande de 1-3 trachéides de diamètre radial réduit. Entre ces deux zones, on distingue selon les coupes 1 à 3 « faux cernes » incomplets, peut être à mettre en relation avec les émissions.

Dans les zones les moins perturbées du bois les trachéides de xylème secondaire sont carrées à rectangulaires en coupe transversale. Leur diamètre moyen varie de 23 x 24 µm à 1 mm de la stèle à 30 x 32 µm à 10 mm. Le diamètre maximum est de 50 µm. La croissance en épaisseur de l'axe se fait à la fois par ajout de nouvelles files de trachéides et par augmentation de leur taille.

Les rayons sont courts. On observe des cellules à contenu noir qui correspondent à la fois à des cellules de rayon et du parenchyme vertical.

- Coupe tangentielle (Planche III.1, e) : près de 80 % des rayons sont constitués d'une seule cellule, les plus hauts atteignent 10 cellules (Fig. III.3). La hauteur moyenne pour 188 rayons est de 1.4 cellules. Des rayons partiellement bisériés sont parfois présents mais ils sont rares et généralement situés dans des zones perturbées du bois, par exemple au niveau de

l'émission d'une trace. Les cellules de rayons sont plus hautes que larges en coupe tangentielle avec des dimensions moyennes de 19 (10-43) x 46 (12-67) μm .

- Coupe radiale (Planche III.1, f): en coupe radiale les cellules de rayons sont rectangulaires à carrées (longueur 35-75 μm). En raison de la conservation, l'ornementation radiale des trachéides n'a pu être observée que dans une seule zone. Les ponctuations sont unisériées et légèrement allongées transversalement. Les ponctuations de champ n'ont pas pu être observées.

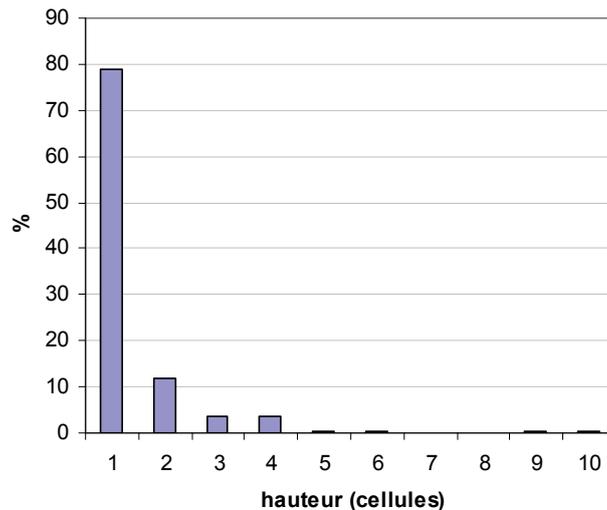


Fig. III.3. Hauteur des rayons de MN877 en coupe tangentielle.
Tous sont unisériés (n=188).

5.1.3. *Ecorce.*

Sur les sections les plus proximales, une étroite zone de tissu est préservée à l'extérieur du xylème secondaire (Planche III.1, a). La zone directement au contact de ce dernier n'est pas conservée ; au-delà on observe des cellules à paroi fine allongées tangentiellement sur les coupes transversales. Ce tissu étant mieux conservé sur le spécimen MN843, son anatomie sera détaillée par la suite.

5.2. *MN483- Axe ramifié et portant des sporanges*

MN843 est un petit axe similaire à MN877 mais qui porte un système ramifié fertile avec des sporanges et des spores in situ.

5.2.1. *Ramification.*

Dans la partie la plus proximale, on observe deux axes de taille à peu près équivalente

(Planche III.2, a). Le premier ('axe principal', A1) reste vertical dans le nodule tandis que le second (A2a) s'éloigne en formant un angle d'environ 45° (Fig. III.5, A-B). Dans la zone située entre les deux axes qui se séparent, on observe au moins un axe plus petit et des sporanges. Il est difficile d'établir si le système ramifié portant les sporanges est porté par l'axe principal A1 ou l'axe A2a. L'axe A2a émet une première trace vers un organe (A3a) qui n'est pas conservé (Fig. III.5, B). Plus haut dans le spécimen, il émet, du côté opposé à A3a, un petit axe de moins d'1 mm de diamètre (A3b) qui se ramifie à son tour (Planche III.2, b et c ; Fig. III.5, C). Les ramifications ultimes portent des sporanges.

Dans la partie distale du spécimen, alors que l'axe A2a est sorti du nodule, on observe l'émission d'un autre axe (A2b) à partir de l'axe principal (Fig. III.5, D). L'angle entre les axes A2a et A2b est d'environ 90°.

5.2.2. Spores et sporanges

Les sporanges mesurent entre 1 et 2 mm de long dans leur plus grande dimension (Planche III.2, b). Le système ramifié qui les porte est recourbé vers l'axe A2a et les axes ultimes sont situés en position abaxiale par rapport aux sporanges (Planche III.2, d et e). La plupart des sporanges contiennent des spores rondes entourées d'une membrane. Les mesures effectuées sur 30 spores les mieux préservées donnent une taille de 85 à 245 µm (moyenne 149 µm) (Fig. III.4). Ces mesures ont été effectuées sur des peels et sous-estiment donc légèrement la taille des spores.

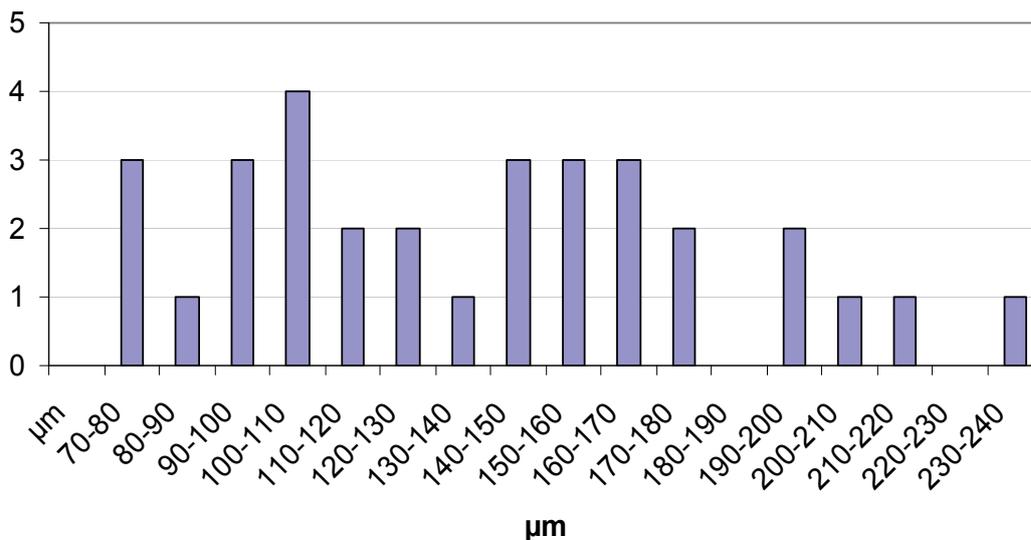


Fig. III.4. Taille des spores de MN483 (n=30)

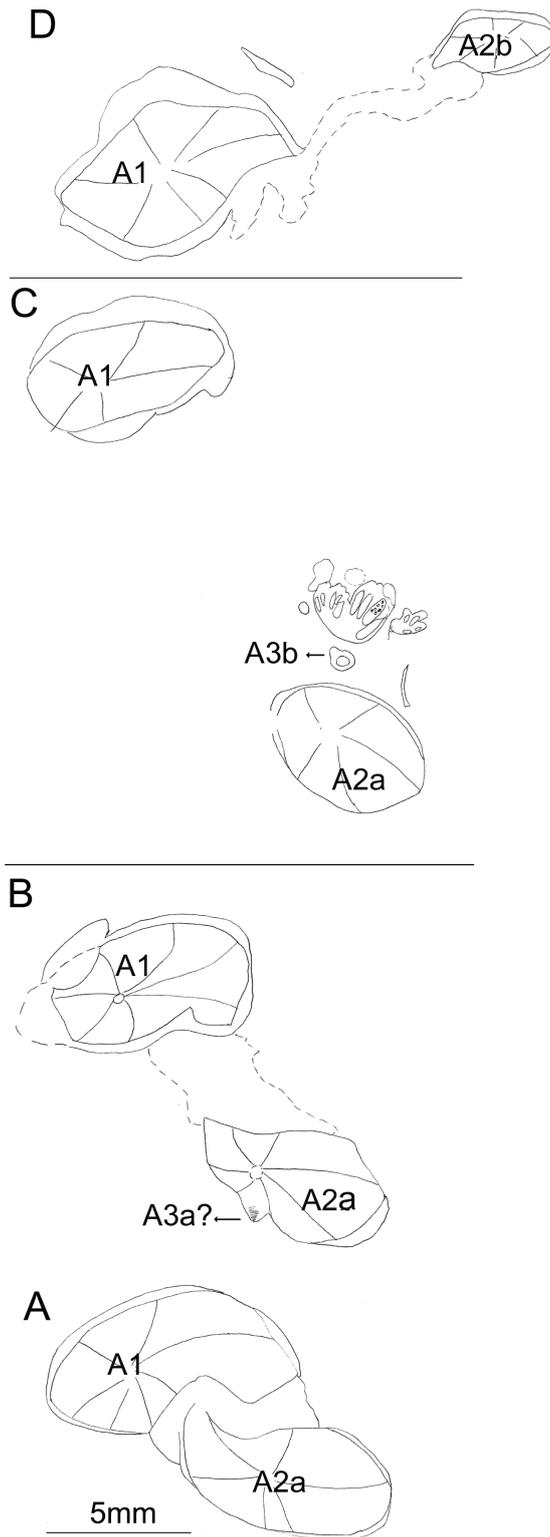


Fig. III.5. Ramification de MN483.

La première section est la plus proximale. A : l'axe principal A1 émet une première ramification (A2a), peel MN483-AS9 ; B* : les deux axes se sont éloignés, A2a émet un organe latéral (A3a) vers le bas, lame MN483-AS, +7mm ; C : les deux axes A1 et A2a continuent à s'éloigner, A2a produit un deuxième organe latéral (A3b) ramifié qui porte les sporanges, lame MN483-Bi ; D : l'axe principal émet une seconde ramification (A2b) à 90° de la précédente, lame MN483-Ei, +9mm.

*les sporanges situés entre les deux axes ne sont pas représentés (voir texte p. 104)

5.2.3. Ecorce

Dans les axes les plus grands comme A1, une partie de l'écorce est présente (Planche III.2, f). La zone correspondant à l'emplacement du cambium est mal ou pas conservée. Au-delà on observe une alternance de couches de cellules à paroi fine modérément allongées tangentiellement et de couches de cellules très étirées tangentiellement et avec des parois plus épaisses. Dans les petits axes le cortex est composé de plusieurs couches de cellules à paroi épaisses, souvent avec un contenu noir (Planche III.2, c).

5.3. Bois isolés

5.3.1. MN225 (Planche III.3, a, c, e)

Ce spécimen a déjà été décrit par Galtier (Galtier, 1970) sous l'appellation « bois pycnoxylique ». En coupe transversale les trachéides de xylème secondaire (Planche III.3, a) ont un diamètre radial de 10-90 μ m et un diamètre tangentiel de 15-90 μ m. En coupe tangentielle, les rayons sont unisériés et ont 1 à 3 cellules de haut (Planche III.3, c). Les cellules de rayons mesurent 20 à 25 μ m de large et 25 à 45 μ m de haut. En coupe radiale, elles mesurent environ 115 μ m de long et ont parfois un contenu sombre. La paroi radiale des trachéides porte des ponctuations aréolées allongées tangentiellement (Planche III.3, e), plus rarement circulaires uni ou bisériées.

Galtier (1970) décrit une zone centrale très altérée contenant des éléments ligneux et des cellules sécrétrices à contenu sombre. Cette zone correspond vraisemblablement à une région où le bois a été très compressé, les « cellules sécrétrices » correspondant à des cellules de rayon avec leur contenu sombre (résine ?).

5.3.2. MN915 (Planche III.3, b, d, f)

MN915 est un morceau de bois de 2.9 cm de long et qui atteint 5 cm dans son plus grand diamètre. Il n'y a pas d'incurvation des files de trachéides indiquant la localisation de la stèle et ce spécimen représente donc vraisemblablement une portion d'un axe de diamètre important. Le bois, exclusivement composé de trachéides de xylème secondaire et de rayons parenchymateux, présente des traces de compression. Il est dépourvu de cernes.

- Coupe transversale (Planche III.3, b): les trachéides sont rectangulaires à carrées, très rarement polygonales. Leur diamètre radial moyen est de 36 μ m (18-58 μ m) et leur diamètre

tangentiel de 38 μm (18-54 μm). Les rayons apparaissent très courts en coupe transversale.

- Coupe tangentielle (Planche III.3, d): les rayons sont très petits, unisériés et atteignant au maximum 4 cellules de haut. La mesure effectuée sur 100 rayons en périphérie du spécimen, dans la zone où ont été mesurées les trachéides de xylème secondaire, donne une hauteur moyenne de 1.2 cellules (82% sont constitués d'une seule cellule) (Fig. III.6). La densité est de 20 à 27 rayons/mm². Les cellules de rayons sont hautes en coupe tangentielle, avec des dimensions moyennes de 21 μm (11-41 μm) x 45 μm (14-74 μm).

- Coupe radiale (Planche III.3, f): La paroi radiale des trachéides porte généralement une seule rangée de ponctuations rondes. Ces ponctuations sont serrées les une contre les autres verticalement mais n'occupent que le tiers central du diamètre de la trachéide.

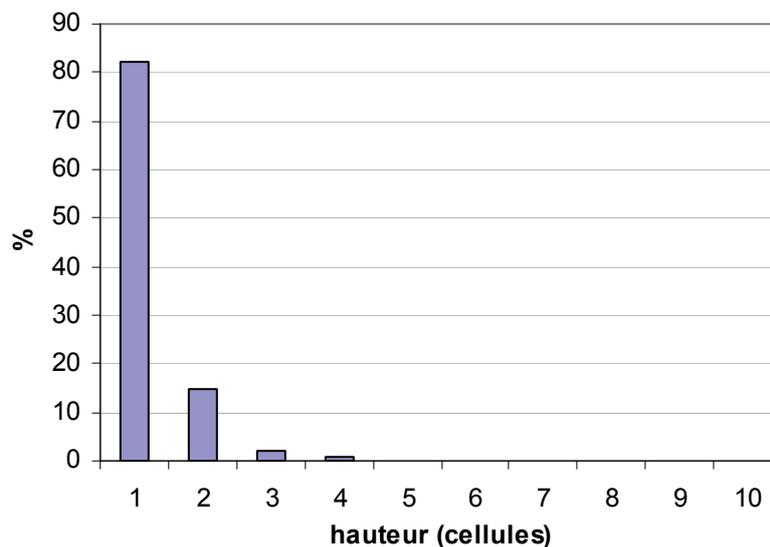


Fig. III.6. Hauteur des rayons de MN915. Tous sont unisériés.

5.4. Affinités

Les 4 spécimens décrits précédemment ont en commun un bois avec des rayons unisériés et très bas et des ponctuations majoritairement unisériées. On retrouve ce type de bois dans plusieurs genres de lignophytes du Mississippien, à savoir *Bilignea*, *Endoxylon* et *Protopitys*. *Bilignea* se distingue toutefois par ses cellules de rayons plus petites, et ses rayons hauts de quelques cellules en coupe tangentielle alors qu'ils sont très majoritairement unicellulaires dans les deux autres genres. De plus l'anatomie de son système vasculaire primaire est très différente. *Endoxylon* et *Protopitys* se distinguent par l'anatomie de leur stèle qui peut comporter jusqu'à 8 faisceaux de xylème primaire dans le premier selon Scott (1924) et Lacey

(1953) contre seulement 2 à 4 dans le second, selon l'avancement de l'émission des traces. Les spécimens de la Montagne Noire MN877 et MN843 qui présentent 1 à 2 faisceaux dans deux zones opposées de la stèle sont donc plus comparables à *Protopitys*. Il convient toutefois de noter que les genres *Endoxylon* et *Protopitys* présentent de nombreuses similitudes.

Le spécimen fertile de *Protopitys scotica* décrit par Walton (Walton, 1957) est un axe de 6 mm de diamètre portant 2 organes latéraux (« sporophylles ») en position alternée opposée. Ces organes latéraux se divisent dichotomiquement deux fois et portent les sporanges sur des ramifications ultimes pennées. Les spores de *P. scotica* mesurent 82-163 µm selon Walton, 75-355 µm selon Smith (Smith, 1962), ce qui est compatible avec les tailles observées dans le spécimen de la Montagne Noire MN483. Celui-ci se distingue de *P. scotica* par la taille de ses sporanges qui est inférieure à 2 mm, contre 3 mm pour *P. scotica*, un développement plus important du xylème secondaire et une stèle réduite. En ce qui concerne les autres spécimens, les ponctuations allongées transversalement de MN877 et MN225 les rapprochent du bois de *Protopitys buchiana*, qui présente ce type de ponctuations dans tout le xylème secondaire. MN915 présente par contre surtout des ponctuations rondes unisériées. Ceci le rapproche plus du spécimen de *Protopitys sp.* décrit en Allemagne. Cependant la forme des ponctuations est variable dans le genre et parfois au sein d'un même spécimen. Il est donc possible que tous les spécimens de la Montagne Noire représentent une même espèce.

En dehors de *Protopitys sp.* de la région de Saalfeld, (Decombeix *et al.*, 2005, annexe 5) le seul taxon d'âge Tournaisien moyen assigné aux progymnospermes est *Stauroxylon beckii* (Galtier, 1970). Cette espèce est basée sur un spécimen ramifié anatomiquement conservé de la Montagne Noire. Il s'agit d'un axe de 9 mm présentant une actinostèle cruciforme avec un pôle de protoxylème central. *Stauroxylon* a été rapproché des Aneurophytales.

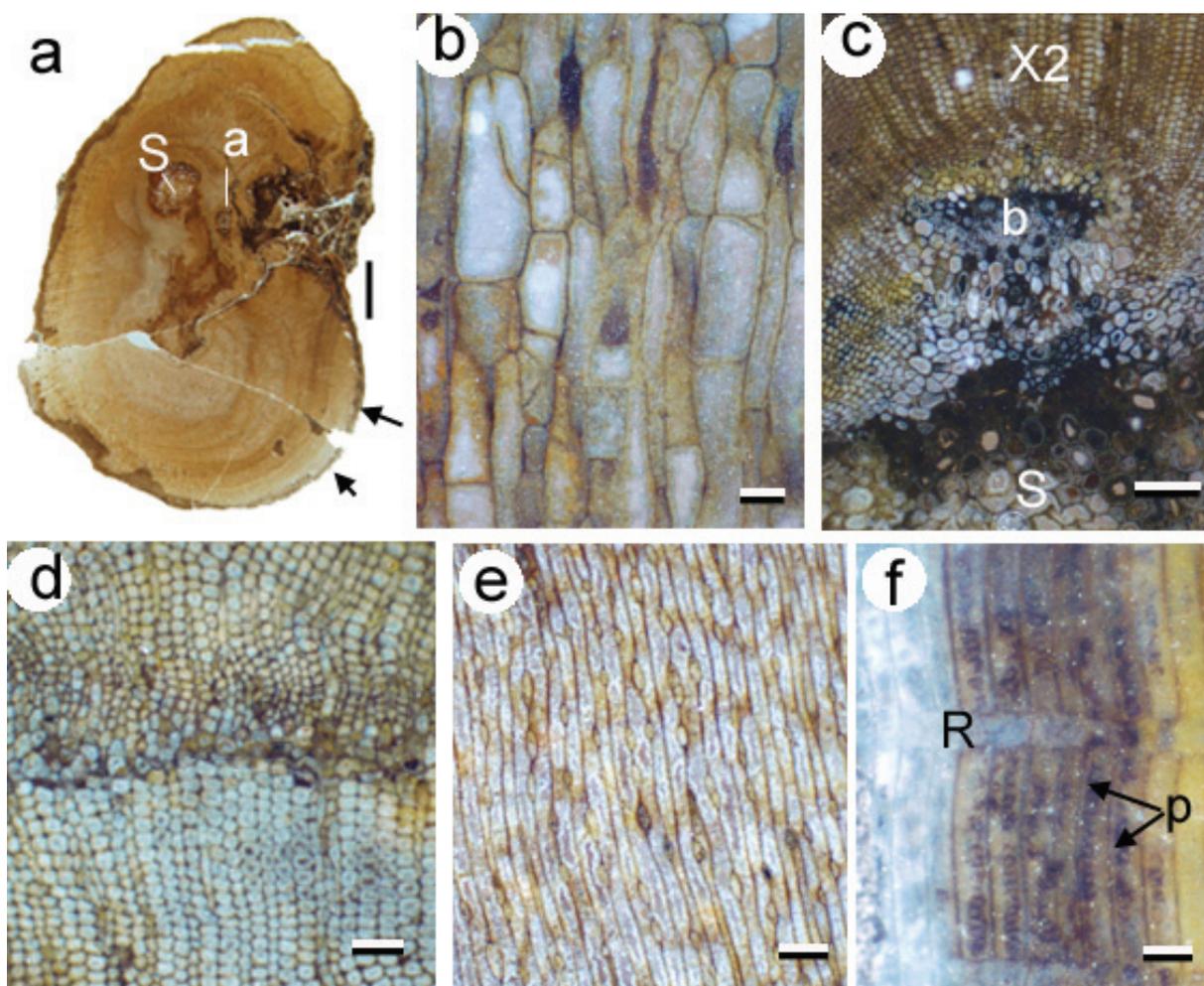


Planche III-1. Montagne Noire - MN877.

a. Vue d'ensemble du spécimen en coupe transversale montrant la stèle (S), une trace dans le bois (a), la perturbation du bois et l'emplacement de la petite bande d'écorce préservée (flèches). Lame MN877-11. Echelle 2 mm.

b. Parenchyme de la stèle en coupe radiale. Lame MN877-IV. Echelle 70 μ m.

c. Départ de la trace vasculaire b en coupe transversale. Lame MN877-1. Echelle 200 μ m.

d. Bois en coupe transversale au niveau d'une zone perturbée. Lame MN877-1. Echelle 70 μ m.

e. Bois en coupe tangentielle avec des rayons généralement composés d'une seule cellule plus haute que large. Lame MN877-II. Echelle 70 μ m.

f. Bois en coupe radiale montrant un rayon (R) et les punctuations (p) unisériées et allongées de la paroi radiale des trachéides. Lame MN877-IV. Echelle 40 μ m.

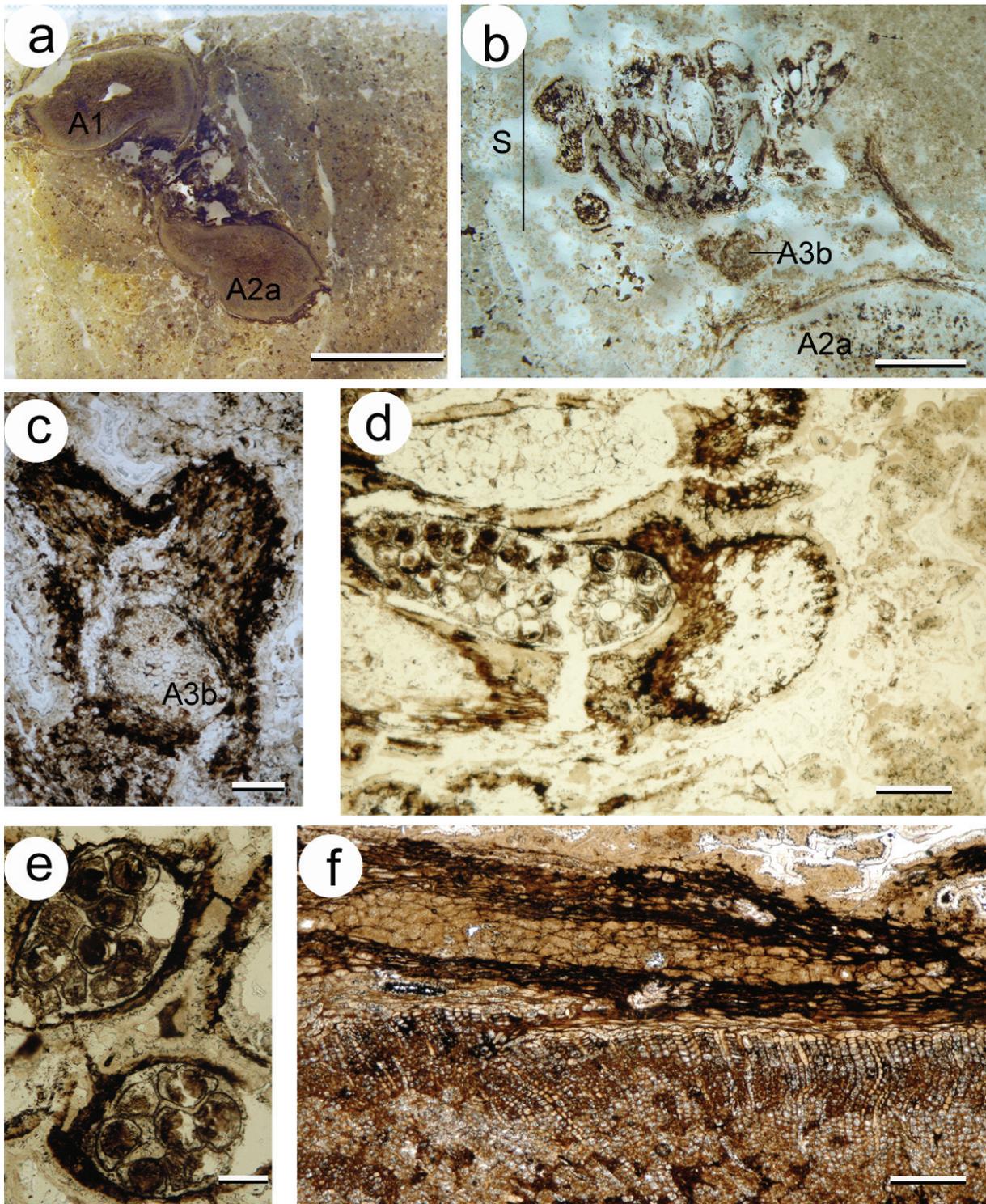


Planche III-2 . Montagne Noire - MN843.

a. Partie proximale du spécimen en coupe transversale avec deux axes de taille équivalente. Lame MN843-AS. Echelle 5 mm.

b. Ramification de l'axe A2a (A3b) et sporanges en coupe transversale. Lame MN843-CI. Echelle 1 mm.

c. Détail de l'axe A3b en train de se ramifier à son tour. Lame MN843-CI. Echelle 250 µm.

d. Sporange avec spores in situ. Lame MN843-CI. Echelle 250 µm.

e. Détail des spores. Echelle 100 µm.

f. Ecorce de l'axe principal (A1) en coupe transversale avec alternance de bandes de cellules de deux types. Lame MN843-AS. Echelle 250 µm.

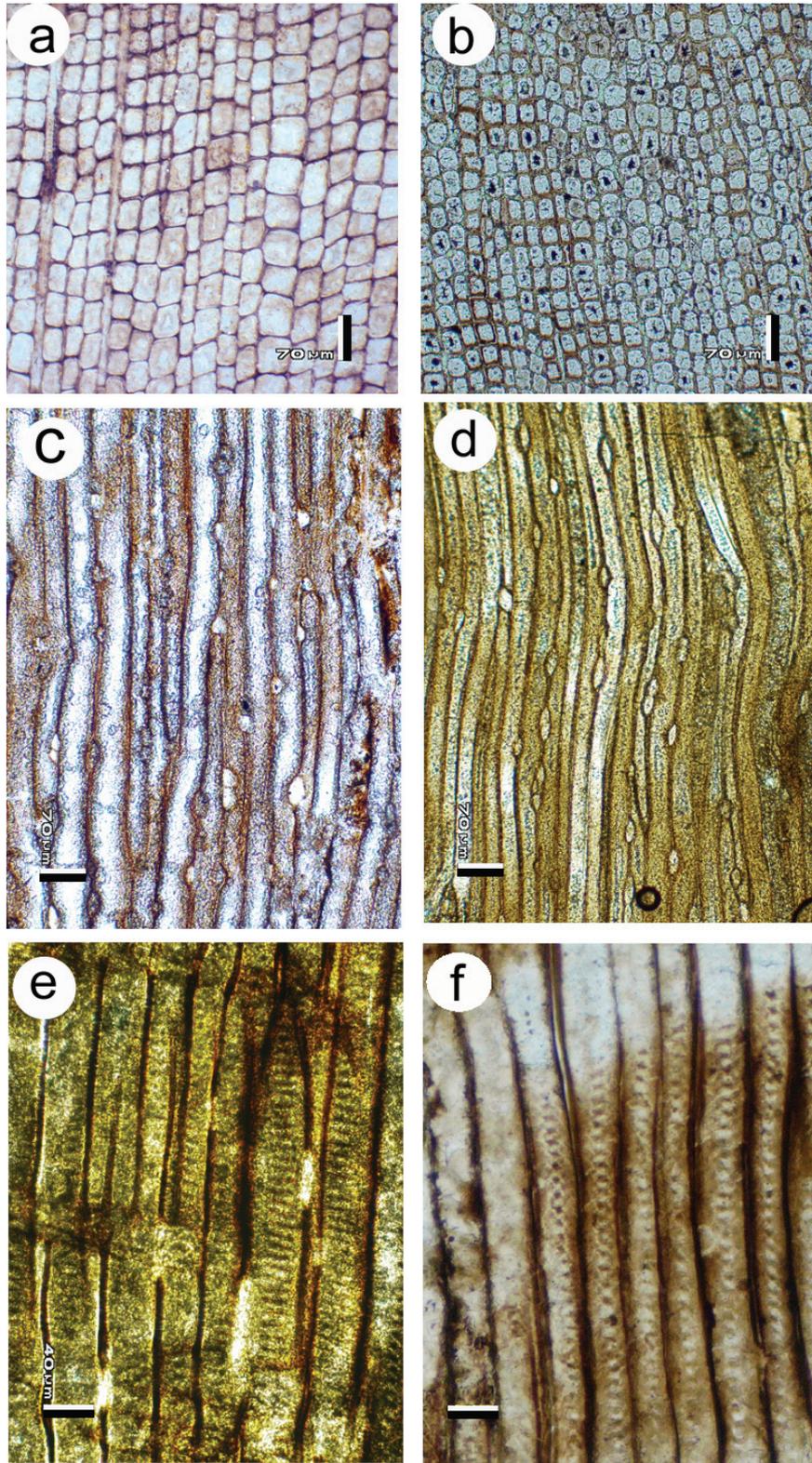


Planche III-3. Montagne Noire - MN225 (a, c, e) et MN915 (b, d, f)

a-b : Bois en coupe transversale avec trachéides rectangulaires et rayons courts. Lame MN225AL01 et peel MN915CT1. Echelle 70 µm.

c-d : Bois en coupe tangentielle avec petits rayons, généralement unicellulaires. Lames MN225B'L et MN915CLT1. Echelle 70 µm.

e-f : Bois en coupe radiale : ponctuations unisériées allongées transversalement (e) ou rondes (f). Lames MN225AL01 et MN915CLR1. Echelle 40 µm.

6. Synthèse Montagne Noire

- Les genres *Faironia*, *Eristophyton* et *Protopitys* sont décrits pour la première fois dans le Tournaisien moyen de la Montagne Noire.
- *Faironia difasciculata* gen. et sp. nov. bien que possédant un pétiole multifasciculaire rappelant les Calamopityales semble plus proche des formes arborescentes comme *Eristophyton*, *Pitus* ou *Megalomyelon*. Toutefois malgré un corps primaire de grande taille, la croissance secondaire de *Faironia* apparaît limitée, au moins dans le spécimen étudié.
- La présence d'*Eristophyton* et *Protopitys* conforte la similarité précédemment observée entre les assemblages de la Montagne Noire et de Saalfeld et surtout confirme la présence de ces deux genres en Europe dès le Tournaisien moyen. Les spécimens d'*Eristophyton* se distinguent des espèces connues au Tournaisien supérieur et Viséen et sont attribués à une nouvelle espèce.
- Les spécimens de *Protopitys* et d'*Eristophyton* présentant la plus grande épaisseur de xylème secondaire n'ont pas de cernes.

CHAPITRE IV. UN NOUVEAU TAXON DU TOURNAISIEN SUPERIEUR D'ALGERIE

CHAPITRE IV. UN NOUVEAU TAXON DU TOURNAISIEN SUPERIEUR D'ALGERIE

1. Introduction.

Alors que les localités du Dévonien supérieur de l'Anti-Atlas marocain (carte fig. IV.1) ont fourni des restes abondants de progymnospermes Archaeopteridales anatomiquement conservées (Meyer-Berthaud *et al.*, 2000; Meyer-Berthaud *et al.*, 2004), la plupart des flores mississippiennes décrites en Afrique du Nord sont des flores en compression dominées par des lycophytes et dont les lignophytes arborescentes sont absentes (Lejal-Nicol, 1985; Lemoigne *et al.*, 1992). Le seul spécimen décrit à ce jour provient d'une séquence volcanique d'âge Viséen supérieur à Westphalien A de la région du Tazekka (ouest du Maroc, Fig. IV.1) (Chalot-Prat et Galtier, 1989). Une flore anatomiquement préservée a été décrite dans cette séquence par Galtier, Phillips et Chalot-Prat (Galtier *et al.*, 1986). L'assemblage est dominé par la lycophyte arborescente *Lepidophloios* et contient aussi une fougère (*Botryopteris*) ainsi que des axes et des graines de type Lyginopteridales. L'unique spécimen de lignophyte arborescente est un tronc qui présente un bois comparable à celui d'*Eristophyton* et de nombreux cernes de croissance liés, selon les auteurs, à l'environnement volcanique.

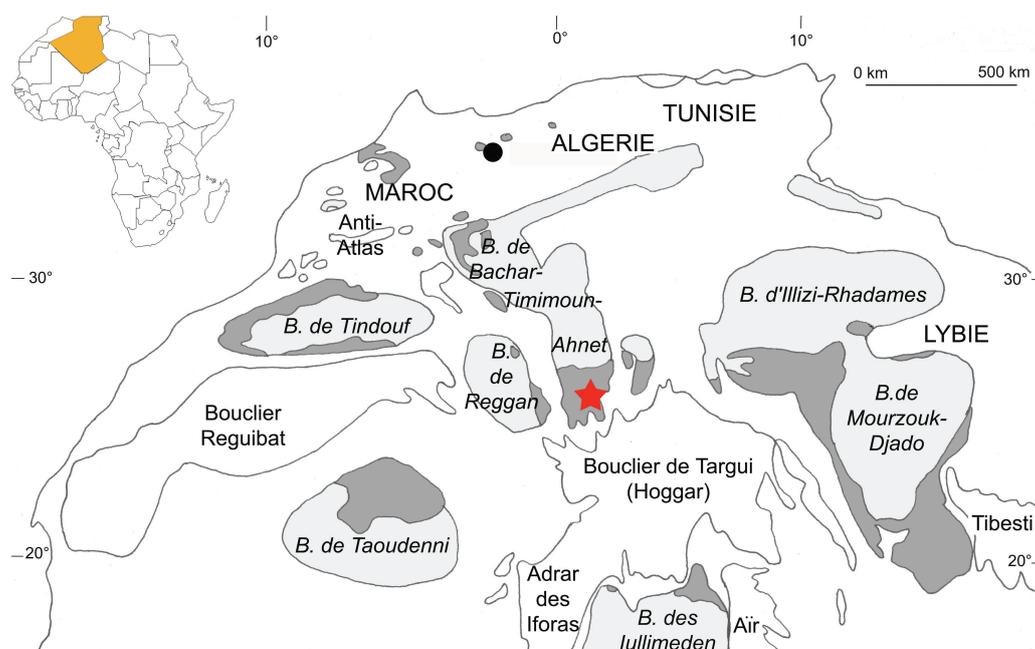


Fig. IV.1. Bassins carbonifères d'Afrique du Nord-Est. La position de la flore anatomiquement préservée de la région du Tazekka (Maroc) est indiquée par le point noir, celle de la localité de Hassi-Tin-Etenai (Algérie) par l'étoile rouge. Le gris foncé indique les affleurements. Modifié d'après Conrad (1984).

Dans cette partie nous présentons un axe de lignophyte anatomiquement préservé provenant du sud de l'Algérie. Le spécimen présente des caractéristiques anatomiques qui le rapprochent des formes arborescentes de type *Pitus/Eristophyton* avec lesquelles il est comparé. Par son âge Tournaisien supérieur, il constitue la plus ancienne occurrence de ce type d'arbre en Afrique du nord. La conservation des tissus extra-xylémiens permet de formuler des hypothèses sur ses capacités de croissance.

2. Matériel et méthodes

Le cycle Tournaisien dans le Sahara central algérien voit la succession de trois formations :

- les grès du Khenig, d'âge Tournaisien inférieur, qui correspondent à un environnement deltaïque à littoral. Ces grès contiennent par endroit des restes de lycophytes (troncs, *Stigmaria*, empreintes corticales).
- les argiles de Teguentour, d'âge Tournaisien moyen qui représentent une période de transgression.
- les grès de Tibaradine, d'âge Tournaisien supérieur qui correspondent à nouveau à des environnements deltaïques à littoraux.

Le spécimen décrit dans cette partie (JC874) provient de cette dernière formation. Il a été collecté dans la région de Hassi Tin Etenaï (Fig. IV.1) lors d'une prospection géologique dans l'Ahnet central menée par J. Conrad (Conrad, 1984). Le spécimen a ensuite été confié à J. Galtier. Il a déjà été figuré (Galtier, 1988 ; Galtier et Meyer-Berthaud, 2006) mais aucune description formelle n'a été donnée. Le spécimen est un axe de 6.5 cm de long avec un diamètre maximum de 2.7 x 3.7 cm à son extrémité distale, la mieux conservée. C'est dans cette partie, où la moelle, le xylème secondaire, et l'écorce sont préservés, que les lames minces ont été réalisées. L'autre extrémité de l'axe est décortiquée et comprend seulement la moelle et une petite quantité de xylème secondaire. Une tranche d'environ 1 cm d'épaisseur a été coupée à l'extrémité distale et trois lames minces en coupe transversale ont été montées : 1 à l'extrémité A (lame Ai01) et deux à l'autre extrémité (Bi01 et Bi02). Le morceau restant a permis de réaliser trois lames en section longitudinale, 2 tangentielles et 1 radiale. Les observations sont basées sur ces coupes et des surfaces polies.

3. Description

3.1. Aspect général. (Fig. IV.2 ; Planche IV.1)

En coupe transversale, le centre de l'axe est occupé par une large eustèle avec de nombreux faisceaux de xylème primaire distribués à la périphérie d'une moelle parenchymateuse contenant des nids scléreux. Le ratio du diamètre de la stèle sur le diamètre total de l'axe calculé sur la section A1 est d'environ 1 :1.7 mais l'écorce est peut être incomplète. De petites traces foliaires sont émises selon une phyllotaxie spiralée. La moelle est entourée d'un anneau de xylème secondaire dense dépourvu de cernes de croissance. Le phloème secondaire et du périderme sont conservés par endroits.

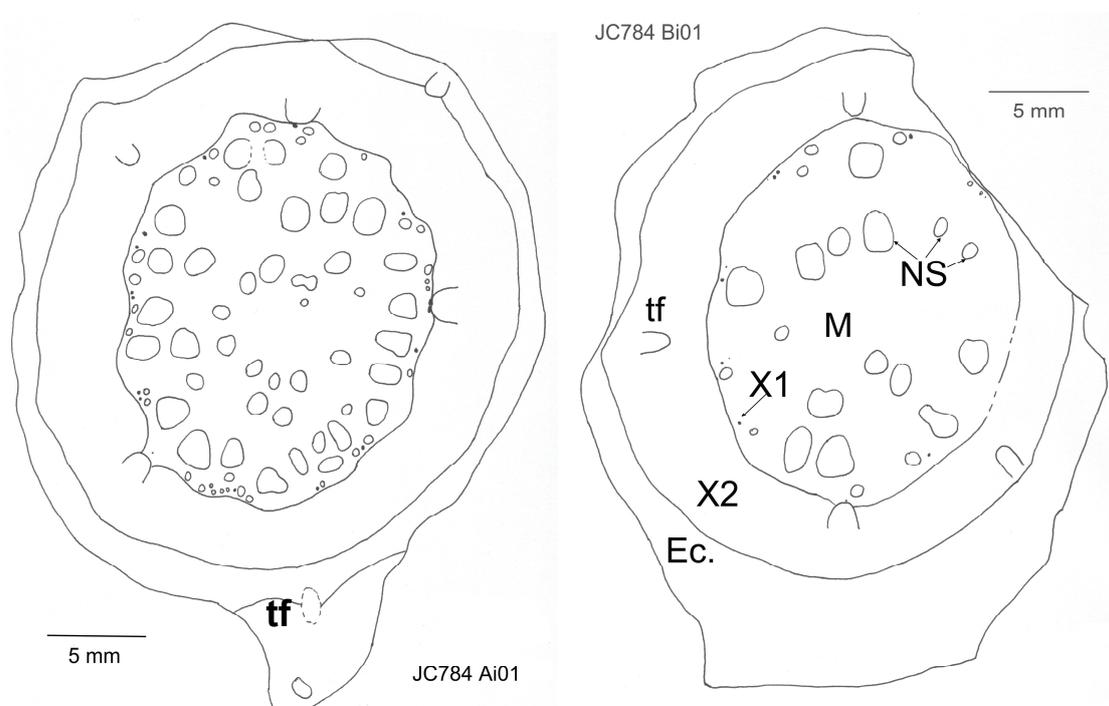


Fig. IV.2. Coupes transversales de JC874.

Noter la différence de nombre de nids scléreux dans la moelle entre les deux coupes, distantes de 0.8cm. NS : nids scléreux, M : moelle, X1 : faisceau de xylème primaire, tf : trace foliaire, X2 : xylème secondaire, Ec. : écorce.

3.2. Stèle

L'eustèle est légèrement elliptique, avec un contour 'ondulé' en coupe transversale. Son diamètre maximum est de 2.1 cm (Fig. IV.2, Planche IV.1). Une vingtaine de petits faisceaux de xylème primaire sont distribués irrégulièrement en périphérie de la moelle. La plupart sont séparés du xylème secondaire par quelques cellules de parenchyme.

La moelle est composée de cellules de parenchyme et de nids scléreux. Les cellules de parenchyme sont polygonales à arrondies et isodiamétriques (Planche IV.1 ; Planche IV.2, a et c) avec un diamètre de 37-153 μm en coupe transversale et 34-162 μm en coupe radiale. Il n'y a pas de différence de forme entre les cellules du centre de la moelle et celles qui se situent au contact du xylème secondaire. Par contre, celles qui sont les plus proches des nids scléreux sont souvent étirées transversalement ce qui donne un aspect radiant.

Les nids scléreux sont répartis dans la moelle sans arrangement particulier (Fig. IV.2 ; Planche IV.1 ; Planche IV.2, a). Leur diamètre varie de 0.25 à 2 mm en coupe transversale et 0.4 à 1.8 mm en coupe radiale. Les plus petits sont constitués de seulement quelques cellules et sont présents en particulier à la périphérie de la moelle. Le nombre total de nids scléreux est variable : il y en a plus de 60 sur la lame Ai01 et une vingtaine seulement sur la lame Bi01 (Fig. IV.2). Ceci ne traduit pas une tendance le long du spécimen, en effet on en observe toujours à l'autre extrémité de l'axe. La forme des nids est variable : certains ont un contour arrondi tandis que d'autres ont une forme allongée en coupe transversale ou en coupe radiale. Les cellules qui composent les nids scléreux ont une forme polygonale (Planche IV.2, b). Certaines présentent une paroi épaissie et un petit lumen arrondi tandis que d'autres semblent entièrement lignifiées.

Les faisceaux de xylème primaire sont séparés du xylème secondaire (Planche IV.2, c), excepté au moment de l'émission des traces foliaires. Ceux qui sont le plus enfoncés dans la moelle sont à 300-500 μm du xylème secondaire. Ils sont très petits, avec un diamètre de 77 à 183 μm . On en compte 18 sur la lame Ai01. Ils sont répartis irrégulièrement : on observe parfois 2 ou 3 groupes distincts dans une même zone, chacun composé de quelques trachéides; au contraire dans certaines parties de la stèle on ne distingue pas de xylème primaire. Les trachéides de métaxylème ont un diamètre moyen de 24 μm (maximum : 44 μm) et sont parfois difficiles à distinguer des petites cellules de parenchyme en coupe transversale. La maturation est mésarche.

3.3. Emission d'organes latéraux

Plusieurs départs de traces vasculaires vers des organes latéraux sont visibles sur chaque coupe transversale (Fig IV.2). Les traces qui vont partir sont reconnaissables à la présence d'un faisceau de xylème primaire large au contact du bois et à la courbure des files de trachéides de xylème secondaire. De manière générale, il n'y a pas de faisceau réparateur identifiable à proximité de la trace qui part (Planche IV.1). Toutefois dans un cas (lame Ai01),

on observe quelques trachéides enfoncées dans la moelle, en face d'une trace qui part. Les traces traversent le xylème secondaire presque horizontalement et, dans une section comme celle figurée Planche IV.2, d, il est difficile de distinguer le protoxylème. Les traces sont accompagnées d'un croissant de parenchyme du côté adaxial. Elles sont émises selon une phyllotaxie spiralée et ne sont pas occluses dans le bois : on observe en effet une trace dans l'écorce sur la lame Ai01 (en pointillés sur la fig.IV.2). Sur la lame Bi01 (Planche IV.1), on observe deux traces vasculaires dans la partie la plus externe du spécimen.

Le polissage tangentiel du bord du spécimen sur le morceau non utilisé pour les sections révèle la disposition spiralée des traces foliaires dans le bois (Fig. IV.3).



Fig. IV.3. Schéma du côté du spécimen poli en section tangentielle montrant la disposition des traces dans le bois. Echelle 5 mm.

3.4. Xylème secondaire

Le xylème secondaire a un diamètre maximum de 5 mm (Planche IV.1). C'est un tissu relativement bien conservé, qui ne présente pas de signe de compression. Toutefois, certains détails des ponctuations et des rayons ne sont pas préservés.

En coupe transversale, les trachéides ont généralement une forme carrée à rectangulaire, plus rarement polygonale (Planche IV.3, a). Leur diamètre moyen varie de 27 x 28 μm (maximum 46 μm) près de la moelle à 32 x 32 μm (maximum 65 μm) dans la partie la plus externe du bois. La croissance en largeur se fait par augmentation du diamètre des trachéides mais surtout par ajout de nouvelles files. On observe parfois quelques trachéides de diamètre radial réduit mais il n'y a pas de cerne de croissance distinct. En coupe radiale, la paroi des trachéides les mieux conservées porte des ponctuations aréolées multisériées. Il n'y a apparemment pas de ponctuations tangentielles.

Dans la zone la plus interne, au contact de la moelle, on observe des rayons de 1 à 5 cellules de large qui séparent 1 à 3 files de trachéides de forme irrégulière (Planche IV.2, c). Dans cette zone, les rayons sont nettement élargis par rapport au reste du bois. Ils ont plus de cellules en largeur et le diamètre de ces cellules est plus grand. Ceci donne à la zone la plus interne du bois un aspect particulier très parenchymateux. Au-delà de cette zone, les rayons sont souvent moins bien conservés et plus difficiles à voir. Ils sont uni à bisériés. Par endroit, les files de trachéides sont séparées par des zones où le tissu n'est pas préservé ou est déchiré. Les rayons observés en coupe tangentielle, sont uni ou bisériés et ont une hauteur de 10 à 20 cellules (Planche IV.3, b), plus rarement jusqu'à 50. Les cellules de rayons ont une hauteur de 27-61 μm . En coupe radiale, elles sont couchées et mesurent 52-115 μm de long ; près de la moelle elles sont carrées ou plus hautes que larges.

3.5. Phloème secondaire et périderme

La zone correspondant à l'emplacement du cambium est mal conservée. En coupe transversale, elle est matérialisée par une bande sombre (Planche IV.3, a). Au-delà, on observe un tissu complexe correspondant au phloème secondaire, composé de cellules rectangulaires à hexagonales et alignées radialement (Planche IV.3, a et d). Ces cellules sont plus larges que celles du xylème secondaire, avec un diamètre de 36 (20-61) x 36 (22-67) μm . Certaines ont une paroi relativement fine (Planche IV.3, a, flèche), tandis que d'autres ont une paroi épaisse et un lumen arrondi ou indiscernable et correspondent à des fibres. Des cellules à paroi mince et allongées radialement en section transversale, sont interprétées comme des cellules de rayons (Planche IV.3, d). Les rayons sont uni ou bi-sériés dans la partie la plus interne et séparent 2 à 7 files de fibres. En coupe longitudinale, la partie interne de ce phloème secondaire comporte essentiellement des cellules allongées, qui correspondent à des fibres et peut être à des cellules criblées. Aucune ponctuation ou zone criblée n'est visible dans les cellules allongées. On observe aussi des cellules plus courtes, avec une paroi horizontale qui correspondraient à du parenchyme (Planche IV.3, e).

Dans la partie la plus interne, près du xylème secondaire, le phloème est continu. En allant vers l'extérieur, il forme des bandes tangentielles séparées par des zones composées d'un tissu parenchymateux (Planche IV.1) souvent très compressé et qui contient parfois des fibres (Planche IV.3, f). Ce tissu, en continuité avec les rayons du phloème secondaire, est composé de cellules rectangulaires à polygonales et qui apparaissent alignées radialement dans les zones les mieux préservées. Cette structure est interprétée comme une écorce de type

rhytidome, caractérisée par une alternance de couches de phloème secondaire et de périderme.

4. Affinités

Les principaux caractères anatomiques du spécimen sont : (1) une large moelle parenchymateuse contenant des nids scléreux, (2) des faisceaux de xylème primaire petits, mésarches, séparés du xylème secondaire, (3) des traces foliaires, émises en spirale sous forme d'un faisceau unique et sans « faisceau réparateur » identifiable, (4) un bois dense avec des rayons de taille moyenne, (5) un phloème secondaire complexe et un développement du périderme avec formation d'un rhytidome. Le rapport de la taille de la stèle sur le diamètre total (1 :1.7) est comparable à celui des lignophytes arborescentes pour lesquelles ce rapport est connu. Galtier (1988) a montré que ce rapport était supérieur à 1 :5 pour les Buteoxylonaceae et les Lyginopteridaceae alors qu'il est compris entre 1 :5 et 1 :10 chez les Calamopityaceae.

Le nouveau spécimen possède une moelle parenchymateuse contenant des nids scléreux mais dépourvue de trachéides ou de faisceaux médullaires. En ceci il diffère des genres *Pitus* et *Archaeopitys*, qui possèdent des faisceaux médullaires (Scott et Jeffrey, 1914; Gordon, 1935), et de *Bilignea*, dont la moelle contient des trachéides courtes (Scott, 1924). Des nids scléreux sont présents dans la moelle d'*Eristophyton beinertianum*, *E. waltonii* et *Cauloxylon leptodesmon*. Certains auteurs considèrent toutefois que les nids scléreux sont une réaction physiologique à une attaque d'insectes ou une infection par des micro-organismes et n'ont pas de valeur systématique (Beck et Stein, 1987).

En ce qui concerne le xylème primaire, on retrouve des faisceaux de petite taille avec des traces foliaires émises en spirale sans faisceau réparateur chez plusieurs genres de lignophytes arborescentes du Mississippien comme *Aporoxylon*, *Cauloxylon*, *Eristophyton waltonii* ou *Pitus*. *Eristophyton* est caractérisé par la transition entre une maturation endarche au niveau des entrenœuds à mésarche au moment de l'émission des traces. Cette situation, qui se retrouve aussi chez *Cauloxylon* semble différente dans le spécimen algérien où les faisceaux sont mésarches. L'anatomie de son bois, avec des rayons relativement étroits, le distingue de taxons comme *Eristophyton waltonii*, *Megalomyelon*, *Pitus dayi*, *P. primaeva* et *P. antiqua* qui ont des rayons multisériés.

Le phloème secondaire des lignophytes arborescentes du Mississippien est un tissu complexe,

comprenant des cellules à parois minces, des rayons et des fibres. En ceci, il est similaire au phloème secondaire des progymnospermes Aneurophytales et Archaeopteridales du Dévonien. Différentes organisations de ce tissu sont documentées chez les lignophytes du Mississippien. Chez *Stanwoodia* et *Bilignea resinosa* il est composé de larges cellules à parois minces avec des cellules sécrétrices, chez *Eristophyton fasciculare* et *Pitus withamii* il comprend des petites fibres à paroi épaisse qui alternent avec des cellules à parois minces.

Les plus anciens péridermes ont été décrits chez des progymnospermes Aneurophytales (*Triloboxylon*) et la possession d'un périderme est parfois considérée comme une synapomorphie des lignophytes. Toutefois il n'est pas sûr que le périderme soit équivalent dans toutes les premières lignophytes. Chez *Archaeopteris* la présence de ce tissu n'a été documentée qu'une fois, dans un axe d'*Archaeopteris macilenta* (Scheckler, 1978). *Elkinsia* et les plantes à graines non-arborescentes du Mississippien en sont dépourvues, de même que *Faironia*. Chez les lignophytes arborescentes du Mississippien le périderme est rarement conservé. *Pitus dayi* (Gordon, 1935) possède un périderme en position relativement superficielle, à la périphérie du cortex. Au contraire, chez *Endoxylon* (Scott, 1924; Lacey, 1953), *Eristophyton* (Scott, 1902 ; Galtier et al., 1993b) et *Stanwoodia* (Galtier et Scott, 1991) le périderme se développe juste à l'extérieur du phloème secondaire. C'est aussi le cas du nouveau spécimen.

5. Capacités de croissance

La préservation des tissus extérieurs au bois apporte des informations cruciales pour estimer les possibilités de croissance secondaire du spécimen. En particulier, elle permet la comparaison avec *Pitus dayi*, dont les propriétés biomécaniques révèlent un port autoportant, et avec *Faironia difasciculata*. Comme ces deux taxons, le spécimen algérien présente une large moelle, un caractère qui a été associé avec des potentialités morphogénétiques importantes de l'apex chez les lycophytes et les sphénophytes (Eggert, 1961, 1962). L'avantage d'une moelle centrale large est qu'elle requiert peu d'énergie pour sa construction et permet donc d'investir prioritairement dans une croissance rapide en hauteur. Dans la nature actuelle, beaucoup d'angiospermes arborescentes à large moelle sont des espèces pionnières, qui se développent tôt dans les successions (ex : *Cecropia*, *Pittocaulon* (*Senecio*) *praecox*, *Aralia spinosa*). Leur croissance rapide au début du développement leur permet d'établir rapidement leur couronne et de réduire l'accès à la lumière d'autres espèces.

Chez *Pitus dayii*, le périderme se met en place très tôt dans les jeunes branches (Gordon, 1935) (Tableau IV.1). L'analyse biomécanique de Speck et Rowe (1994) a montré que les axes de *Pitus dayi* étaient auto-portants et que la mise en place du périderme s'effectuait très rapidement en remplacement d'un cortex primaire simple. Par comparaison, *Faironia difasciculata* du Tournaisien de la Montagne Noire qui a un diamètre total de 3.4 cm et une stèle de même taille que le spécimen algérien, ne présente pas de signe de mise en place d'un périderme.

	Rapport stèle/total	Diamètre maximum de l'axe	Diamètre de la moelle	Epaisseur de bois	Périderme
<i>Pitus dayii</i>	1 :3.8	25 mm	6.5 mm	6 mm	oui
	1 :2.3	25 mm	11 mm	2 mm	oui
<i>Faironia difasciculata</i>	1 :2	34 mm	21 mm	6 mm	non
JC784	1 :1.7	37 mm	21 mm	5 mm	oui

Tableau IV.1. Comparaison des dimensions et du développement du périderme chez *Pitus dayi* (Gordon, 1935), *Faironia difasciculata* et JC874.

Le spécimen algérien présente la plus ancienne occurrence d'une lignophyte arborescente en Afrique du nord après la disparition d'*Archaeopteris*.

Il montre des ressemblances avec *Pitus* et *Eristophyton* mais présente une combinaison originale de caractères anatomiques et représente probablement un genre nouveau.

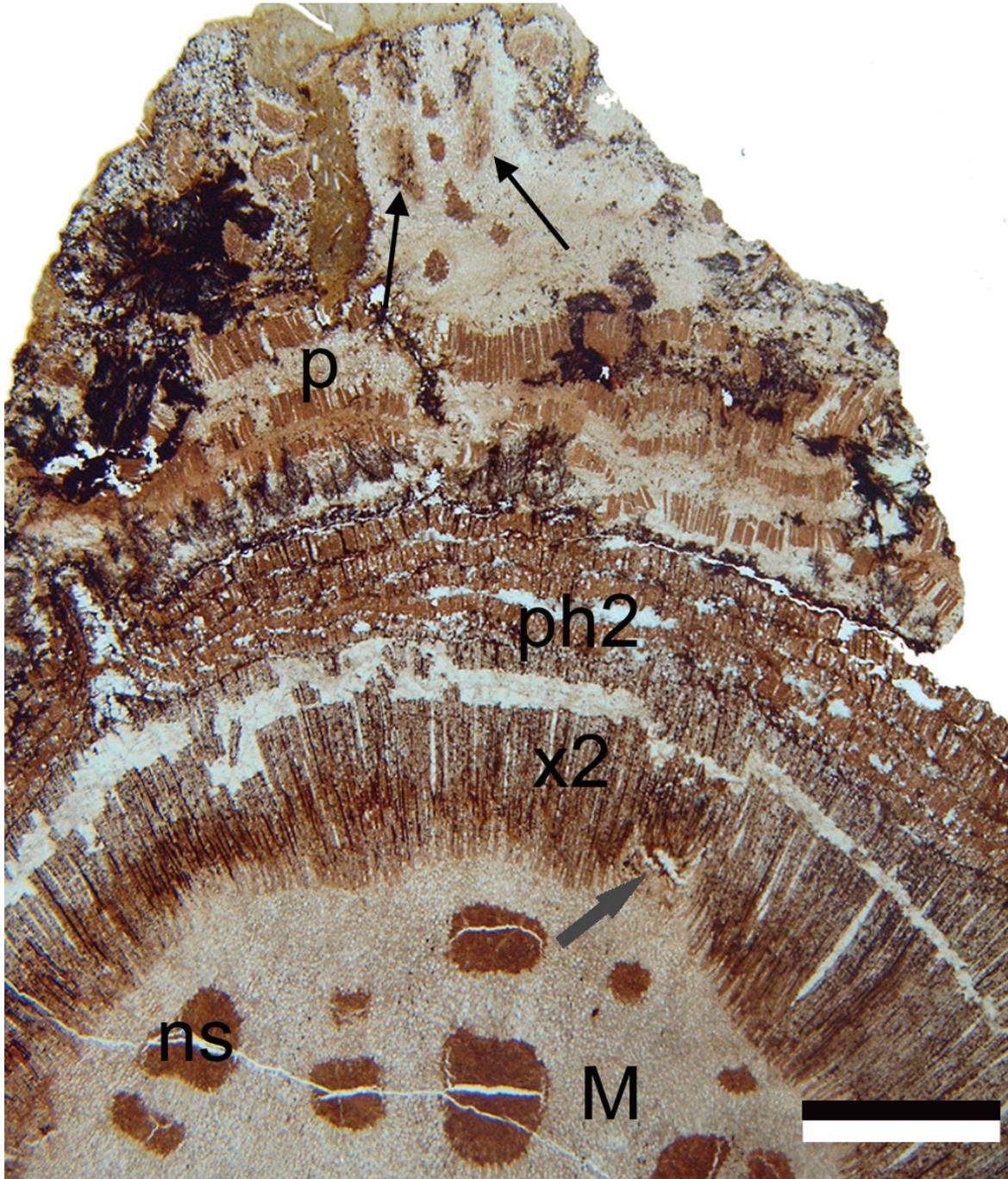


Planche IV-1. JC874 - Vue générale en coupe transversale.

Vue d'ensemble du spécimen en coupe transversale montrant la moelle (M) avec les nids scléreux (NS), le départ d'une trace foliaire (flèche grise), le xylème secondaire (x2), le phloème secondaire (ph2), le péricorème (p) et deux traces dans la partie externe de l'écorce (flèches noires). Lame Bi. Echelle 3 mm.

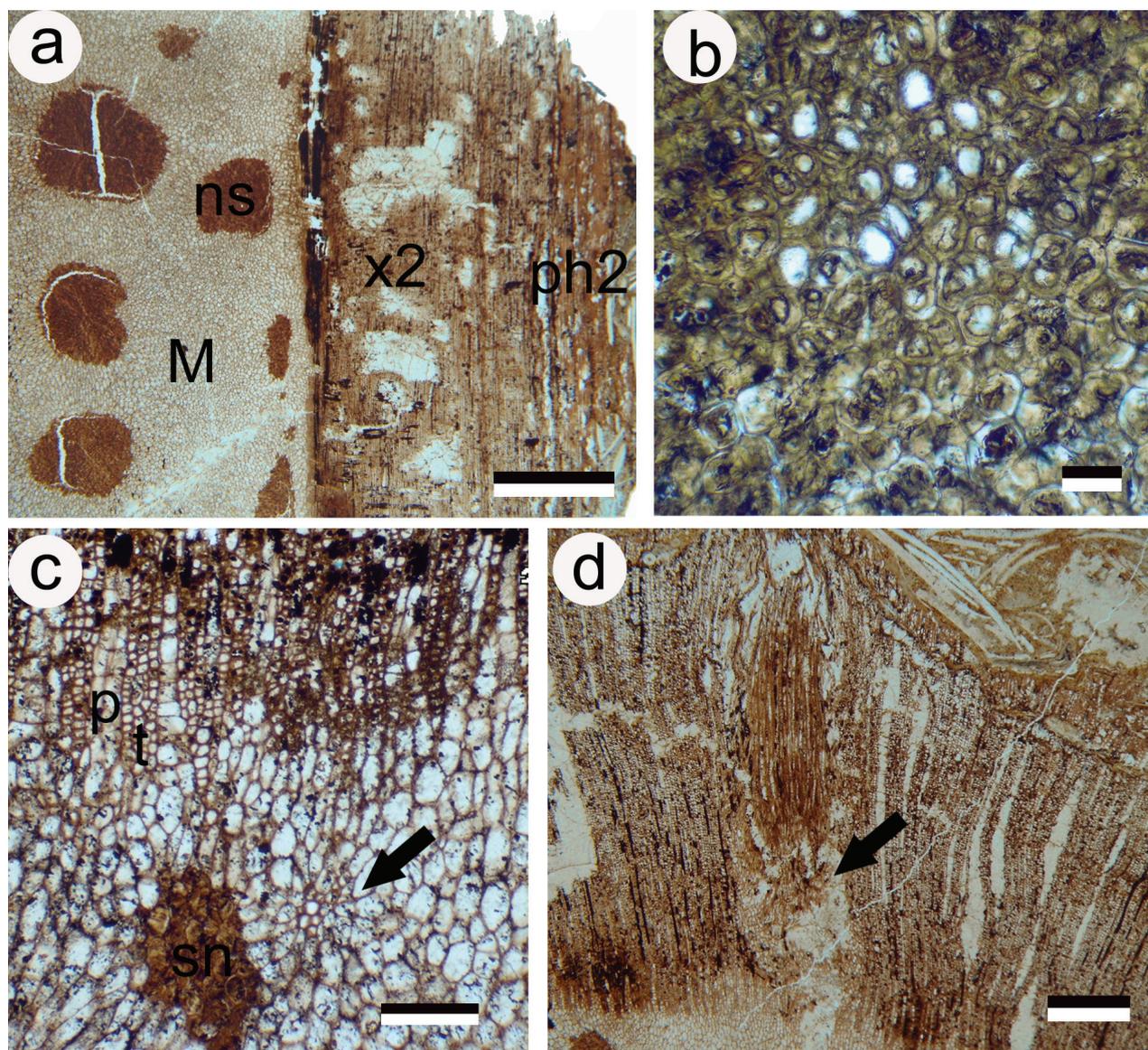
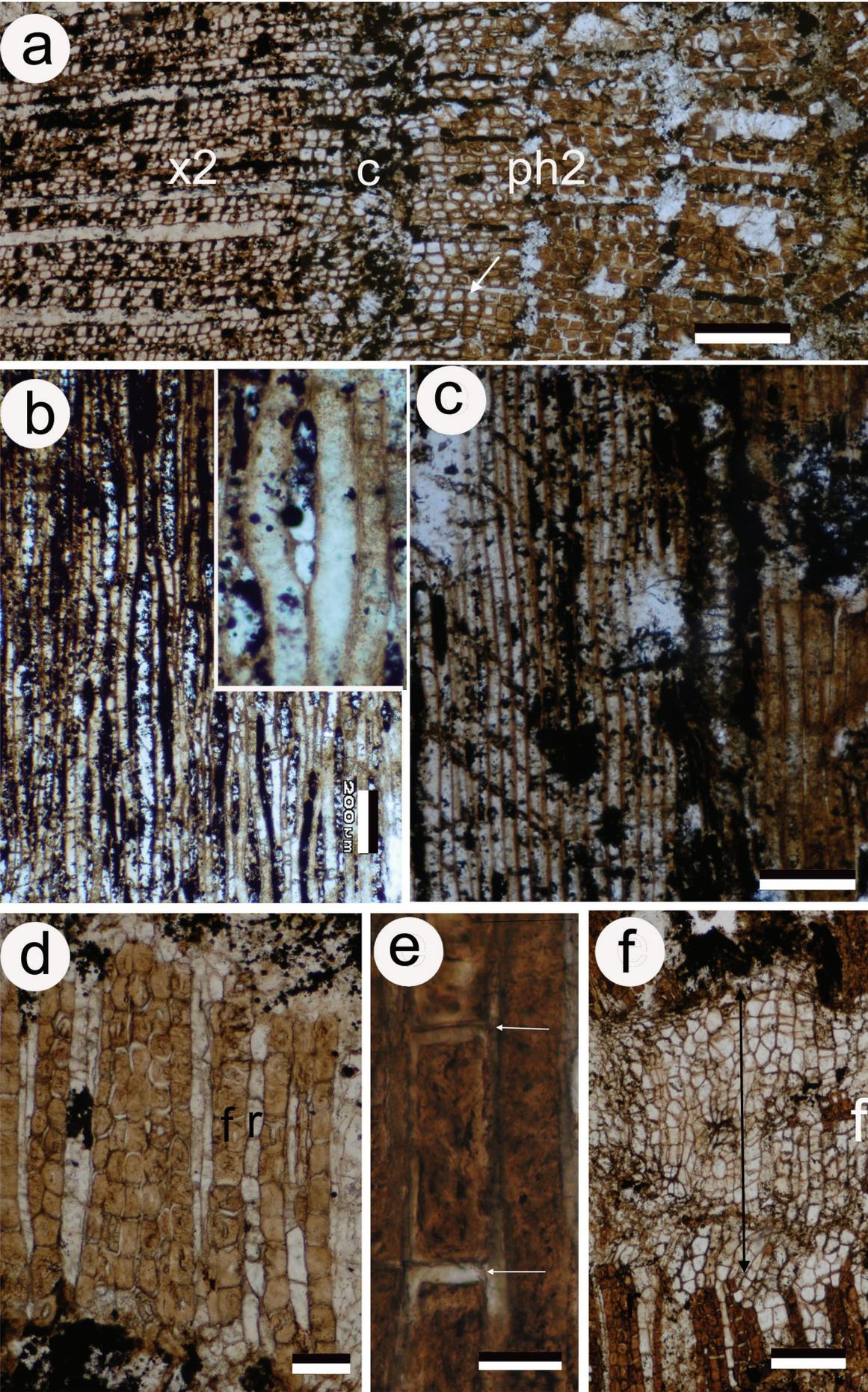


Planche IV-2. JC874 - Stèle et traces foliaires.

- a. Vue générale de la stèle en coupe radiale (mêmes abréviations que planche IV.1). Lame Ai01. Echelle 2 mm.
- b. Détail d'un nid scléreux en coupe radiale montrant les cellules à paroi épaissie. Lame Ai01. Echelle 70 μ m.
- c. Bord de la moelle en coupe transversale montrant un petit nid scléreux, un groupe de trachéides de xylème primaire (flèche), et la partie la plus interne du xylème secondaire, avec l'alternance de trachéides (t) et de rayons parenchymateux élargis (p). Lame Ai01. Echelle 200 μ m.
- d. Trace foliaire dans le bois (flèche). Coupe transversale, lame Ai01. Echelle 1 mm.

Planche IV-3.- JC874. Xylème et phloème secondaire – périderme.

- a. Xylème secondaire (x2), zone cambiale (c) et phloème secondaire (ph2) en coupe transversale. La flèche indique une cellule à paroi fine du phloème. Lame Ai01. Echelle 2 mm.
- b. Xylème secondaire en coupe tangentielle. Encadré : détail d'un petit rayon unisériel. Lame B2TG01. Echelle 200 µm.
- c. Xylème secondaire (à gauche) et phloème secondaire (à droite) en coupe radiale. Lame B2L1. Echelle 250 µm.
- d. Détail du phloème secondaire en coupe transversale montrant les cellules alignées radialement (f) et les rayons (r). Lame Ai01. Echelle 70 µm
- e. Phloème secondaire en coupe longitudinale avec des cellules allongées à droite et à gauche, et au centre des cellules plus courtes avec une paroi horizontale (flèches). Lame B2L1. Echelle 50 µm.
- f. Partie externe du spécimen en coupe transversale avec deux bandes de phloème secondaire séparées une bande de tissu interprété comme du périderme (double flèche) avec des cellules à paroi minces alignées radialement et des fibres (f). Lame Ai01. Echelle 200 µm.



CHAPITRE V. LES LIGNOPHYTES
ARBORESCENTES DU MISSISSIPPIEN
D'AUSTRALIE

CHAPITRE V. LES LIGNOPHYTES ARBORESCENTES DU MISSISSIPPIEN D'AUSTRALIE

1. Introduction

Alors que le Gondwana représente la plus grande masse continentale du Paléozoïque, le registre fossile de ce continent au Mississippien est pauvre ce qui limite les comparaisons avec les flores de Laurussia. Une des principales raisons de cette rareté est la position du pôle sud en Amérique du Sud puis en Afrique (Torsvik et Van der Voo, 2002; McElhinny *et al.*, 2003; Torsvik et Cocks, 2004) : une grande partie du Gondwana se trouvait donc à de hautes latitudes durant les épisodes de glaciation de la fin du Dévonien (Isaacson *et al.*, 1999; Streeel *et al.*, 2000 et références incluses) et du Tournaisien (Bruckschen *et al.*, 1999). A de rares exceptions près (Chalot-Prat et Galtier, 1989), les données floristiques pour le Mississippien du Gondwana proviennent de plantes en compression décrites dans la partie nord du continent (nord de l'Amérique du Sud, de l'Afrique et de l'Inde, Australie) qui se trouvait alors dans une zone tempérée chaude (Scotese, Paleomap Project). Ces flores sont essentiellement composées de lycophytes (Gould, 1975; Lejal-Nicol, 1985; Sessarego et Cesari, 1989; Archangelsky, 1990; Lemoigne *et al.*, 1992; Pant, 1996; Anderson *et al.*, 1999). Les autres taxons de ces régions n'ont pas été étudiés par manque de données. Ainsi Gould (1975) et Morris (1985) reconstruisent une flore australienne dominée par *Lepidodendropsis* au Tournaisien inférieur et moyen, puis *Lepidodendron* au Tournaisien supérieur et au Viséen. Cependant, l'investigation par Galtier *et al.* (2007) de fossiles anatomiquement conservés de la localité tournaisienne de Ruxton (Queensland, Australie) a révélé que non seulement les fougères s.l. et les lignophytes étaient bien présentes dans ces flores, mais qu'elles étaient diversifiées et présentaient des similitudes au niveau générique avec les flores contemporaines d'Europe et d'Amérique du Nord. En l'absence de gisements mississippiens riches en fossiles anatomiquement préservés et bien datés en Amérique du Sud et en Afrique, les bassins australiens représentent à ce jour le meilleur potentiel pour une étude approfondie des flores gondwaniennes du début du Carbonifère.

L'objectif de cette partie est de décrire de nouveaux spécimens de lignophytes arborescentes anatomiquement préservées provenant de 4 localités mississippiennes de l'état du Queensland (nord-est de l'Australie, Fig. V.1). Une partie a été récoltée en 2005, lors d'une mission dans

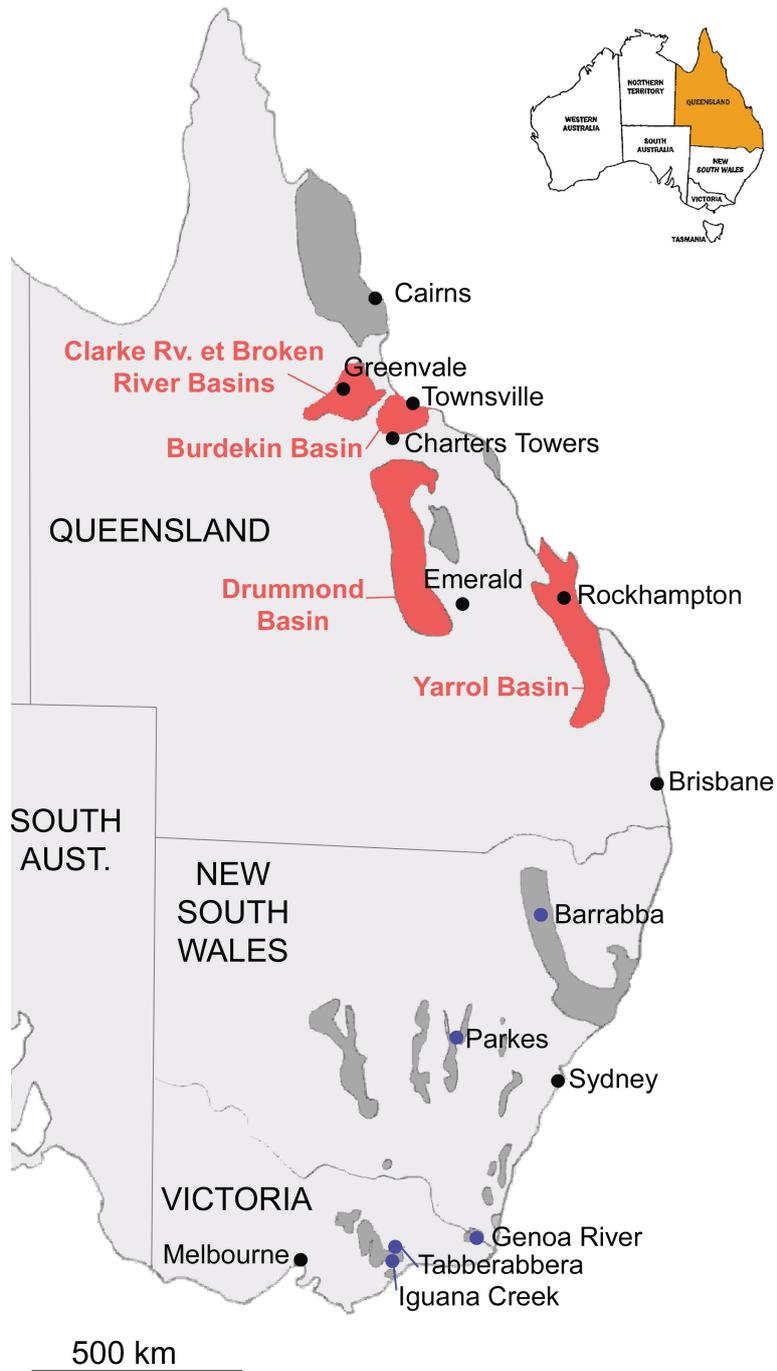


Fig. V.1. Carte générale des bassins dévoniens et carbonifères de l'est de l'Australie. Les localités à *Archaeopteris/Callixylon* des New South Wales et de Victoria sont indiquées en bleu, les bassins du Queensland étudiés dans cette thèse sont en rouge.

l'est de l'état à laquelle j'ai participé¹. Deux des localités tournaisiennes, Montgomery Dam (Clarke River Basin) et Mont St Michael (Burdekin Basin), ont fourni des bois silicifiés qui sont présentés par la suite. L'âge des gisements a été établi par J. Talent et R. Mawson (Macquarie University) sur la base des conodontes. D'autre part, une campagne menée en Australie par les géologues du Queensland Geological Survey a permis de collecter des fossiles dans deux autres localités carbonifères situées dans deux bassins du sud du Queensland (Drummond et Yarrol Basins). Une collaboration a été établie afin d'étudier les restes attribuables aux lignophytes arborescentes qui sont aussi présentés dans cette partie.

D'un point de vue taxonomique et floristique ces nouveaux spécimens sont essentiels pour augmenter notre connaissance des flores du Mississippien d'Australie. C'est aussi une occasion unique de comparer des formes gondwaniennes et laurussiennes et de confronter les données paléobotaniques aux hypothèses paléoclimatiques et paléogéographiques pour cette période.

2. Les premières lignophytes arborescentes dans la flore australienne : état des lieux

La présence du genre *Archaeopteris* en Australie est indiquée par des fragments de rameaux feuillés en compression décrits sous le nom *Archaeopteris howitti* (McCoy, 1876) dans deux localités frasniennes (Dévonien supérieur): Iguana Creek (Victoria) et Genoa River (frontière Victoria-New South Wales). *Archaeopteris howitti* présente de nombreuses similarités avec *A. halliana* du Dévonien supérieur de Belgique et des Etats-Unis (Fairon-Demaret *et al.*, 2001). Des empreintes de ce type ont aussi été reportées dans d'autres localités comme Tabberabbera (Victoria ; Talent *et al.*, 2000) et Parkes (New South Wales ; Liz Truswell, com. pers.) mais sans description détaillée. Récemment, l'étude d'une flore anatomiquement conservée du Famennien supérieur de Barraba (New South Wales) a révélé la présence de bois de type *Callixylon* (Blanchard, 2007), ce qui confirme la présence d'*Archaeopteris/ Callixylon* en Australie au Dévonien supérieur. On peut noter qu'aucune autre progymnosperme, arborescente ou non, n'a été décrite à ce jour dans cette partie du Gondwana.

Plusieurs rapports font état de la présence de lignophytes arborescentes dans le Mississippien

¹ Mission conduite conjointement par J. Talent et R. Mawson (Univ. Macquarie, Sydney), F. Hueber (Smithsonian Institution, Washington), J. Galtier, B. Meyer-Berthaud et A.-L. Decombeix (UMR AMAP, Montpellier)

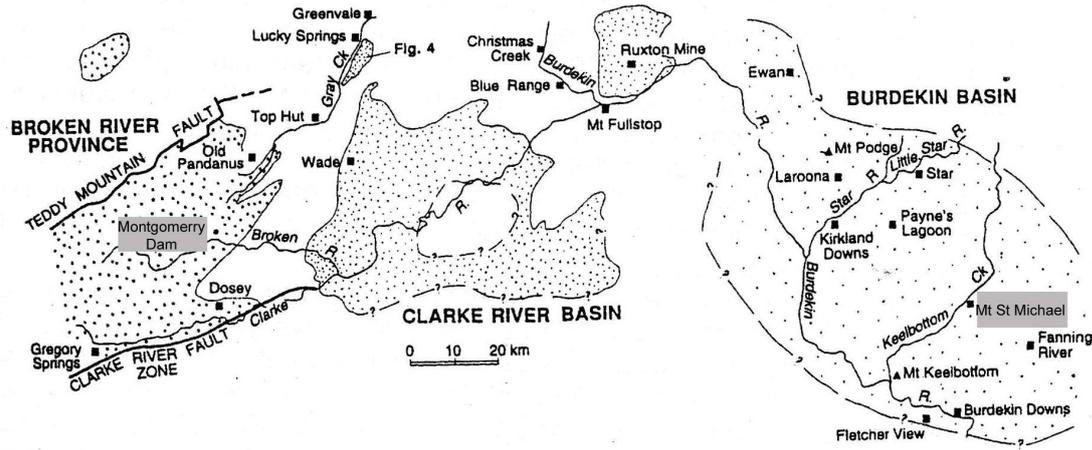


Fig. V.2. Bassins de la Broken River, de la Clarke River et de la Burdekin. Les localités de Montgomery Dam et Mont Saint Michael sont indiquées par les rectangles gris.

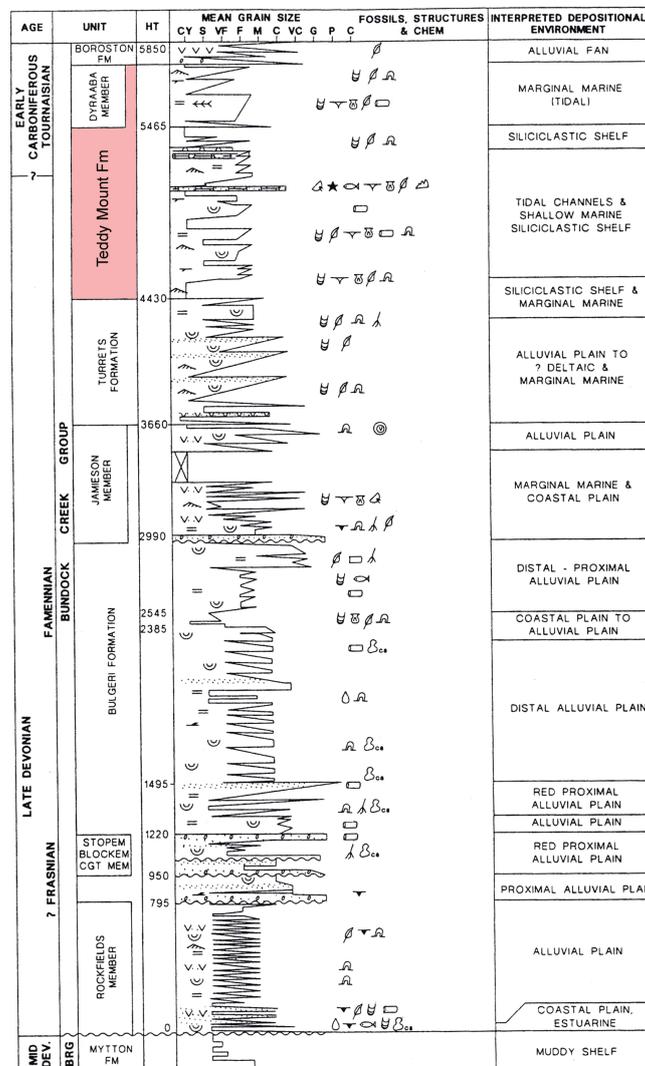


Fig. V.3. Stratigraphie du bassin de la Broken River. Les bois silicifiés de Montgomery Dam proviennent de la Teddy Mountain Formation (Talent *et al.*, 2002).

moyen et supérieur d'Australie. Ainsi des bois pétrifiés du Viséen ont été attribués au genre *Pitus*, essentiellement sur la présence de rayons multisériés car aucun ne présente à notre connaissance de tissus primaires bien conservés. Walkom (1928) crée l'espèce *Pityis* (= *Pitus*) *susmilchii* pour des bois pétrifiés trouvés dans des sédiments grossiers ("Kuttung Series") près de Wallaroba (New South Wales). Toutefois, dans ses observations sur le genre *Pitus*, Gordon (1935), considère que les détails anatomiques du bois australien ne sont pas suffisants pour les inclure dans ce genre. D'autres bois attribués à *Pitus* sp. sont signalés dans des localités viséennes des New South Wales, notamment dans les Burindi Beds (Gould, 1975), dans la base de la Currabubula Formation (Werne Syncline, Viséen supérieur ou Pennsylvanien basal) et dans le Gilmore Volcanic Group (Hunter Region, Viséen supérieur) (McKelvey et McPhie, 1985). Selon Morris (1985), la présence de *Pitus* au Viséen traduirait le passage dans cette partie de l'Australie d'une flore subtropicale sèche à *Lepidodendron* à 'une forêt humide tempérée dominée par *Pitus* et avec un sous-étage de fougères arborescentes'.

D'autres bois pétrifiés ainsi que des morceaux plus complets de troncs ayant une anatomie de type gymnosperme ont été signalés dans le Queensland. On peut noter un bois provenant de la Baron River (affluent sud de la Burdekin River, Queensland) désigné sous le nom de *Araucarioxylon daintree* par Chapman 1903. Le spécimen, de 9 cm de diamètre, est caractérisé par une petite moelle (1.7 mm) et un bois avec des cernes marqués. La paroi radiale des trachéides de xylème secondaire porte 1-6 rangs de punctuations serrées avec une ouverture ovale, les rayons sont unisériés. L'âge précis de ce bois n'est pas connu.

3. Bois silicifiés de Montgomery Dam, Broken River Basin, Tournaisien moyen.

3.1. Matériel et méthodes

Le bassin de la Broken River s'étend au sud de la ville de Greenvale, dans l'est de l'état du Queensland (Fig. V.2). Il comprend une épaisse séquence de sédiments dévoniens et mississippiens, avec une alternance de dépôts marins et d'eau douce (Fig. V.3). Des restes de lycophytes et de sphénophytes, vraisemblablement mississippiens, ont été signalés par White (1965) mais aucune étude des macroflores n'a été conduite dans la région.

En 2005, nous avons collecté trois morceaux de bois perminéralisés dans la localité de Montgomery Dam, dans la Teddy Mountain Formation. Cette formation d'âge Famennien

supérieur à Tournaisien correspond à un dépôt marin marginal avec des apports siliceux liés au volcanisme local. L'horizon dans lequel les spécimens ont été récoltés correspond au Tournaisien moyen (présence du conodonte *Siphonodella crenulata* Talent & Mawson, com. pers.).

Les bois de Montgomery Dam, désignés sous le nom de 'MODn', ont conservé très peu de matière organique. L'analyse chimique (Fig. V.4) réalisée sur MOD3 révèle que la majorité du spécimen est composé de silice (SiO₂) relativement pure. Toutefois certaines zones de la paroi des trachéides sont très riches en oxydes de fer qui donnent une couleur rouge vif. En raison de cette forte minéralisation, les peels-sections à l'acide fluorhydrique se sont avérées de mauvaise qualité, même sur MOD2 dont la coloration noire indiquait a priori une plus grande quantité de matière organique. Des lames minces ont donc été réalisées dans les trois plans du bois pour l'observation en microscopie photonique.

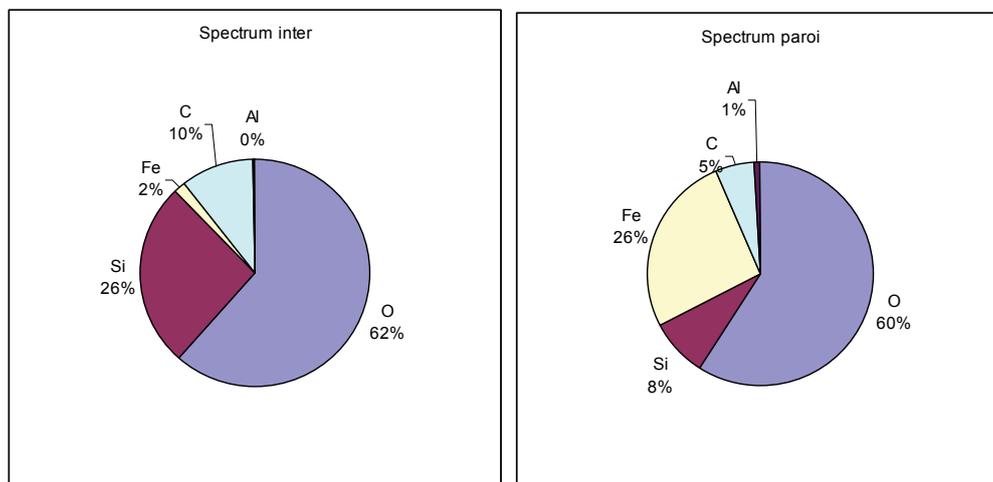


Fig. V.4. Résultat de l'analyse chimique au MEB pour le spécimen MOD3.
A : spectre atomique général ; B : spectre atomique d'une zone riche en fer.

3.2. Description

Les trois spécimens (MOD1, MOD2 et MOD3) proviennent vraisemblablement de la zone externe de troncs ou de grosses branches car toutes les files de trachéides sont à peu près parallèles les unes aux autres. Le plus gros, MOD3 (Planche V.1, a), mesure 18 x 8 cm de diamètre et 12 cm de long. L'étude anatomique détaillée ne révèle pas de différence qualitative ou quantitative entre les trois spécimens. Dans le cas de MOD1 et MOD2, le bois a subi des compressions assez fortes et seules de petites zones sont bien conservées en coupe transversale. Par contre sur MOD3, des zones non déformées relativement grandes sont visibles ; la plus grande mesure environ 2 cm en dimension radiale. Aucun cerne ou faux-

cerne n'est visible dans les parties non-compressées (Planche V.1, b).

Coupe transversale (Planche V.1, b): les trachéides de xylème secondaire sont carrées à rectangulaires. Leur forme et leur diamètre sont relativement homogènes d'une file à l'autre. Le diamètre radial varie de 18 à 83 μm et le diamètre tangentiel de 20 à 68 μm . Le diamètre radial moyen est sensiblement le même pour les 3 spécimens, compris entre 45 et 50 μm . Les rayons sont étroits, peu abondants, et séparent 2-13 files de trachéides.

Coupe tangentielle (Planche V.1, c-e ; Fig. V.5) : les trachéides ne sont pas ponctuées sur leur paroi tangentielle. Les rayons sont unisériés à plus de 80%. Ils sont bas, avec une hauteur maximum observée de 15 cellules, la hauteur moyenne est de 3-4 cellules selon les spécimens. La densité est d'environ 15 rayons/ mm^2 . Les cellules de rayons sont petites, elles mesurent 13-30 μm de large et 15-36 μm de haut. Elles sont rectangulaires dans les portions unisériées (Planche V.1, e) et arrondies dans les portions bisériées (Planche V.1, d). Certaines contiennent de petites granules noires interprétées comme des restes de résine.

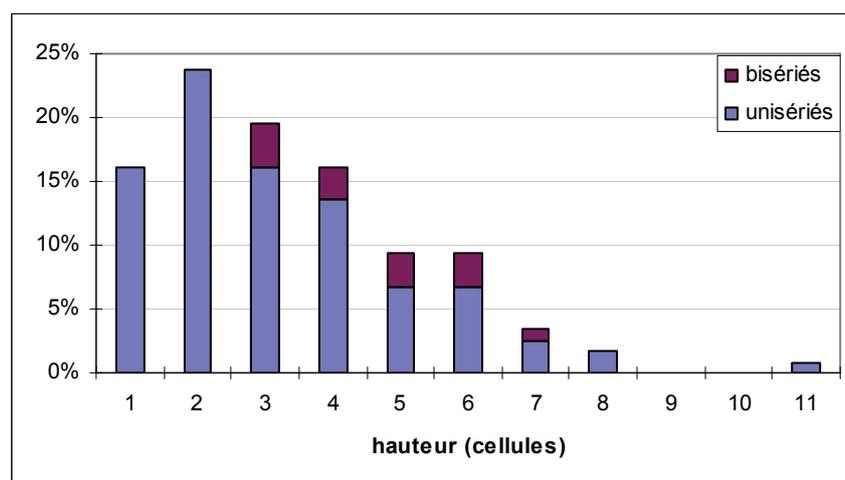


Fig. V.5. Taille des rayons du spécimen MOD1 (n=118).

Coupe radiale (Planche V.1, f-h ; Planche V.2, a): la paroi des trachéides porte des ponctuations aréolées majoritairement unisériées et n'occupant pas toute la largeur de la trachéide, plus rarement bisériées (Planche V.1, f ; Planche V.2, a). Dans le cas de trachéides bisériées, il n'y a pas d'arrangement prédominant alterne ou opposé. Les ponctuations sont rondes et relativement grandes, avec un diamètre moyen de 16-17 μm (maximum 22 μm). L'aperture est parfaitement ronde (Planche V.1, g). Sur certaines trachéides on observe des épaissements spiralés (Planche V.1, g) qui forment un angle d'environ 45° avec l'axe de la trachéide. Les cellules de rayon ont des parois transverses verticales à légèrement inclinées. Seules quelques unes ont pu être mesurées mais il est intéressant de noter qu'elles sont très

longues et peuvent dépasser les 300 µm de long. Les champs de croisement présentent 1 à 4, le plus souvent 2 ponctuations rondes espacées (Planche V.1, h ; Planche V.2, a) avec une ouverture ovale à circulaire.

3.3. *Affinités*

Les bois de Montgomery Dam sont caractérisés par (1) des rayons majoritairement unisériés et bas, avec des cellules longues en coupe radiale, (2) des trachéides présentant 1, rarement 2 rangs de ponctuations radiales rondes avec une ouverture circulaire, (3) des champs de croisement avec des ponctuations relativement peu nombreuses (1-4, généralement 2) et rondes.

Plusieurs genres de lignophytes du Mississippien possèdent des rayons unisériés et bas (*Bilignea*, *Endoxylon*, *Eristophyton*, *Protopytis*, *Stanwoodia*), cependant aucun ne présente le même type de ponctuations que les bois des Montgomery Dam. *Bilignea resinosa* (Scott, 1924) du Viséen d'Ecosse possède un bois avec des ponctuations radiales généralement unisériées et avec une petite ouverture circulaire. Toutefois chez cette espèce, les ponctuations de champ, bien documentées, sont typiquement araucarioïdes.

Alors que les ponctuations de champ sont actuellement considérées comme un des caractères principaux d'identification des bois de gymnospermes, elles ont rarement été décrites chez les premières lignophytes, en partie en raison de leur mauvaise préservation. Ainsi les études détaillées du bois des progymnospermes *Rellimia* (Aneurophytales) et *Callixylon* (Archaeopteridales) se sont focalisées sur les ponctuations inter-trachéides (Beck *et al.*, 1982; Dannenhoffer et Bonamo, 2003). Les ponctuations de champ ne sont pas décrites dans les diagnoses des aneurophytales possédant du xylème secondaire comme *Tetraxylopteris*, *Triloboxylon* ou *Proteokalon*, et l'examen de lames de *Triloboxylon* n'a pas permis d'en observer. Dans toutes les espèces de lignophytes du Dévonien et du Mississippien où ce caractère a pu être observé, les ponctuations de champ sont de type araucarioïdes, c'est-à-dire généralement nombreuses, présentant une ouverture elliptique et disposées serrées en rangs alternés de trois ou plus (IAWA Committee, 2004). La disposition des ponctuations de champ des bois de Montgomery Dam semble donc inédite pour cette période.

Au delà de cette particularité, l'espèce qui présente le plus de ressemblance avec les bois de Montgomery Dam serait *Callixylon arnoldii* (Beck, 1962) (Tableau V.1). Cette espèce est basée sur des fragments de bois provenant du Falling Run Member de la Sanderson Formation

(USA), supposé d'âge Tournaisien inférieur. Les ponctuations de champ de *C. arnoldii* n'ont pas été décrites par Beck. Contrairement aux autres espèces de *Callixylon*, *C. arnoldii* possède des ponctuations radiales relativement larges, souvent unisériées et avec une ouverture circulaire. De plus Beck note que les cellules de rayon de *C. arnoldii* sont très longues en coupe radiale (205 μm en moyenne). Cependant, comme dans toutes les espèces de *Callixylon*, les ponctuations radiales de *C. arnoldii* forment des groupes séparés par des zones non ponctuées. Cet arrangement n'a pas pu être mis en évidence dans les bois de Montgomery Dam. En effet, bien que certaines zones puissent apparaître comme non ponctuées, elles ne sont jamais très larges et sont vraisemblablement des artéfacts de préservation et/ou de préparation des spécimens.

En conclusion, les bois de Montgomery Dam présentent des traits communs avec *Callixylon arnoldii* en particulier au niveau des ponctuations radiales des trachéides. Ils s'en distinguent toutefois par la taille des rayons, plus bas et plus souvent unisériés que chez *C. arnoldii*, et surtout par l'absence apparente de groupement des ponctuations sur les parois radiales. Il s'agit donc d'un nouveau morphotaxon de bois mississippien.

	MOD	<i>Callixylon arnoldii</i>	Bois Trooz
Localité	Montgomery Dam, Austr.	New Albany Shales, USA	Trooz, Belgique
Age	Tn2	?Tn1	Fa2
Diamètre tangentiel des trachéides	20- 46 -68 μm	21- 44 -70 μm	–
Largeur des rayons	1 (87%)-2 cell.	1(33%) – 2 cell.	1-2 cell.
Hauteur moyenne des rayons	1- (3-4)-15 cell.	9 cell.	1-27 cell.
Ponctuations radiales	Majoritairement unisériées	Majoritairement unisériées	Majoritairement unisériées
Distance entre groupes	Pas de groupes observés	43-191-643 μm	Non observée
Taille moyenne ponctuation	16-17 μm	16.6 μm	–
Aperture	ronde	ronde	ronde
Ponctuations de champ	1- 2-4 , ovales à rondes	inconnues	1- 2-4 , ovales à rondes

Tableau V.1. Comparaison des bois de Montgomery Dam avec *Callixylon arnoldii* (Beck, 1962) et un bois fusinisé du Famennien supérieur de Belgique. En gras, les valeurs les plus fréquentes et les moyennes ; en vert les caractères identiques aux spécimens de Montgomery Dam, en jaune les caractères distinctifs.

Il est intéressant de noter qu'un bois fusinisé récolté dans le Famennien supérieur (Fa2d) de Trooz (Belgique) présente le même type de ponctuations radiales que *Callixylon arnoldii* et les spécimens de Montgomery Dam (Tableau V.1, Planche V.2 b, c). De plus, il possède aussi

des ponctuations de champ semblables à celles des spécimens de Montgomery Dam. Toutefois en raison de sa mauvaise préservation, la présence de zones non-ponctuées n'a pas pu être confirmée ou infirmée¹. D'autres fragments de bois présentant les mêmes caractéristiques que les spécimens de Montgomery Dam seraient aussi présents dans une localité viséenne du nord de la Russie² (O. Orlova, com. pers.).

Le bois des progymnospermes Aneurophytales et des premières plantes à graines est caractérisé par des trachéides portant des ponctuations radiales araucarioïdes. En ce sens les bois de Montgomery Dam présentent un état dérivé avec réduction du nombre de rangs de ponctuations, augmentation de la taille des ponctuations et présence d'ouvertures circulaires. Ces dernières sont particulièrement intéressantes d'un point de vue évolutif. On sait que parmi les conifères actuels, la possession de ce type de ponctuations est généralement associé à la présence d'un torus, une structure agissant comme une valve en cas de forte transpiration. Les plus anciens torus sont décrits dans des bois du Mésozoïque. Pour ce qui est de *Callixylon arnoldii*, Beck *et al.* (1982) décrivent la présence d'une membrane hétérogène au niveau de l'ouverture suggérant la présence d'une forme primitive de torus dans cette espèce. L'observation des spécimens de Montgomery Dam n'a pas permis de mettre en évidence la présence de torus.

Remarque: les épaissements spiralés observés sur certaines trachéides en coupe radiale forment un angle important avec l'axe des trachéides et ressemblent plus aux épaissements que l'on observe dans le bois de compression des conifères actuels qu'aux véritables épaissements spiralés (IAWA Committee, 2004).

Synthèse

La localité de Montgomery Dam (Tournaisien moyen) a fourni un type de bois nouveau, caractérisé par des rayons unisériés et bas, une rangée de ponctuations radiales à large ouverture circulaire et des ponctuations de champ peu nombreuses. Les spécimens ne présentent pas de cernes.

¹ La description, en cours, de ce spécimen fait l'objet d'une collaboration avec C. Prestianni et T. Gerards (Univ. de Liège).

² *Tovoxylon alekseevii* gen. et sp. nov. Tovskoe Lake, Arkhangelsk region. Viséen (?supérieur). Publication soumise.

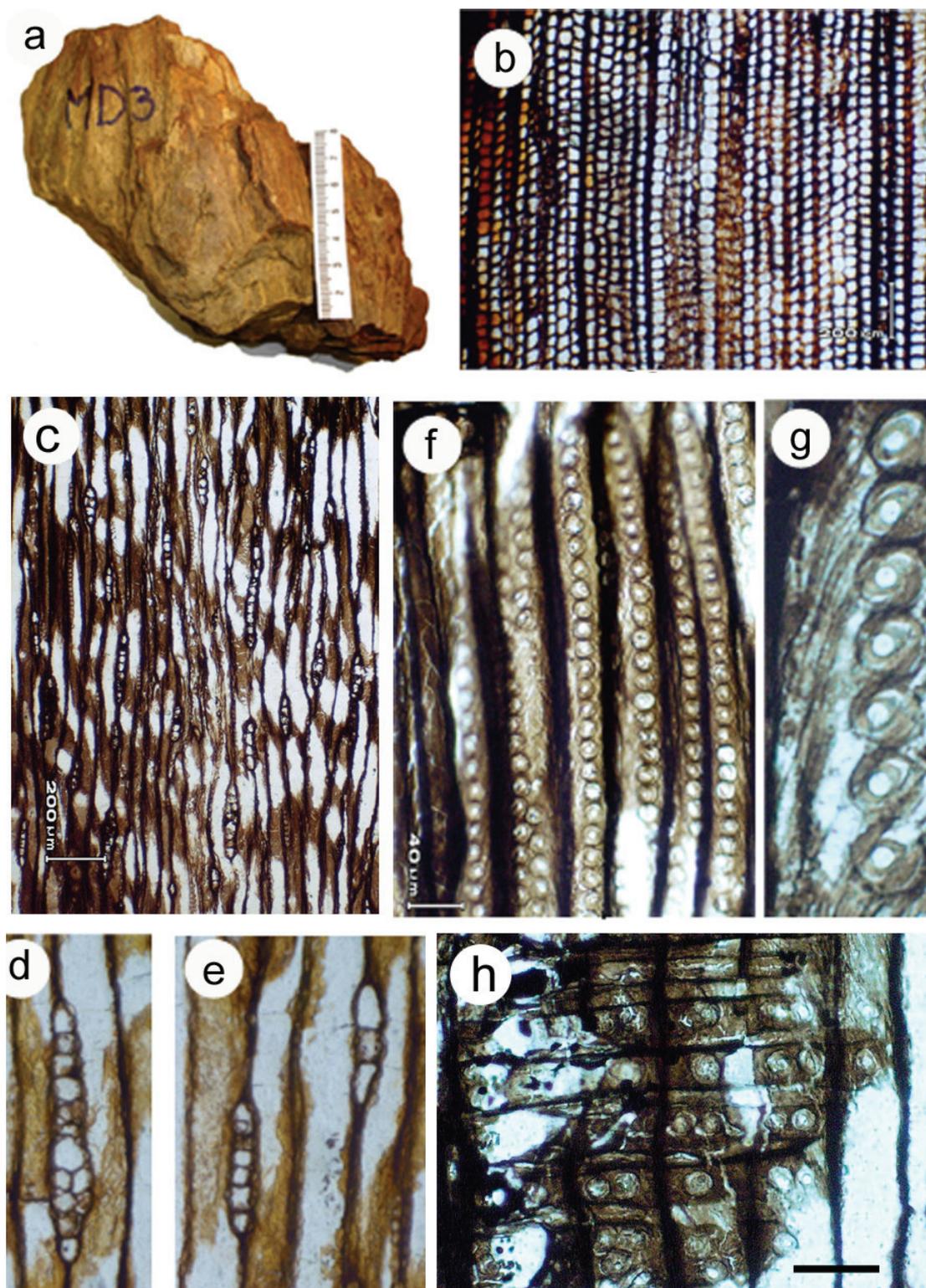


Planche V-1. Anatomie des bois de Montgomery Dam

a. Aspect général du spécimen MOD3. **b.** Coupe transversale illustrant la régularité de forme et de taille des trachéides, les rayons unisériés et l'absence de cerne de croissance. Lamé MOD1-CT1. Echelle 200 μm . **c.** Coupe tangentielle montrant les rayons bas et uni- à partiellement bisériés. Lamé MOD2-CLT1. Echelle 200 μm . **d.** Détail d'un rayon partiellement bisérié. Coupe tangentielle, lamé MOD1-CLT1. **e.** Détail de deux rayons unisériés et bas en coupe tangentielle. Lamé MOD1-CLT1. **f.** Trachéides portant des ponctuations rondes uni- et bisériées sur leur paroi radiales. Coupe radiale, lamé MOD1-CLR1. Echelle 40 μm . **g.** Détail d'une trachéide montrant l'aperture circulaire des ponctuations et des épaissements spiralés. Coupe radiale, lamé MOD1-CLR1. **h.** Champs de croisement avec 2 ou 4 ponctuations rondes. Lamé MOD3-CLR1. Echelle 40 μm .

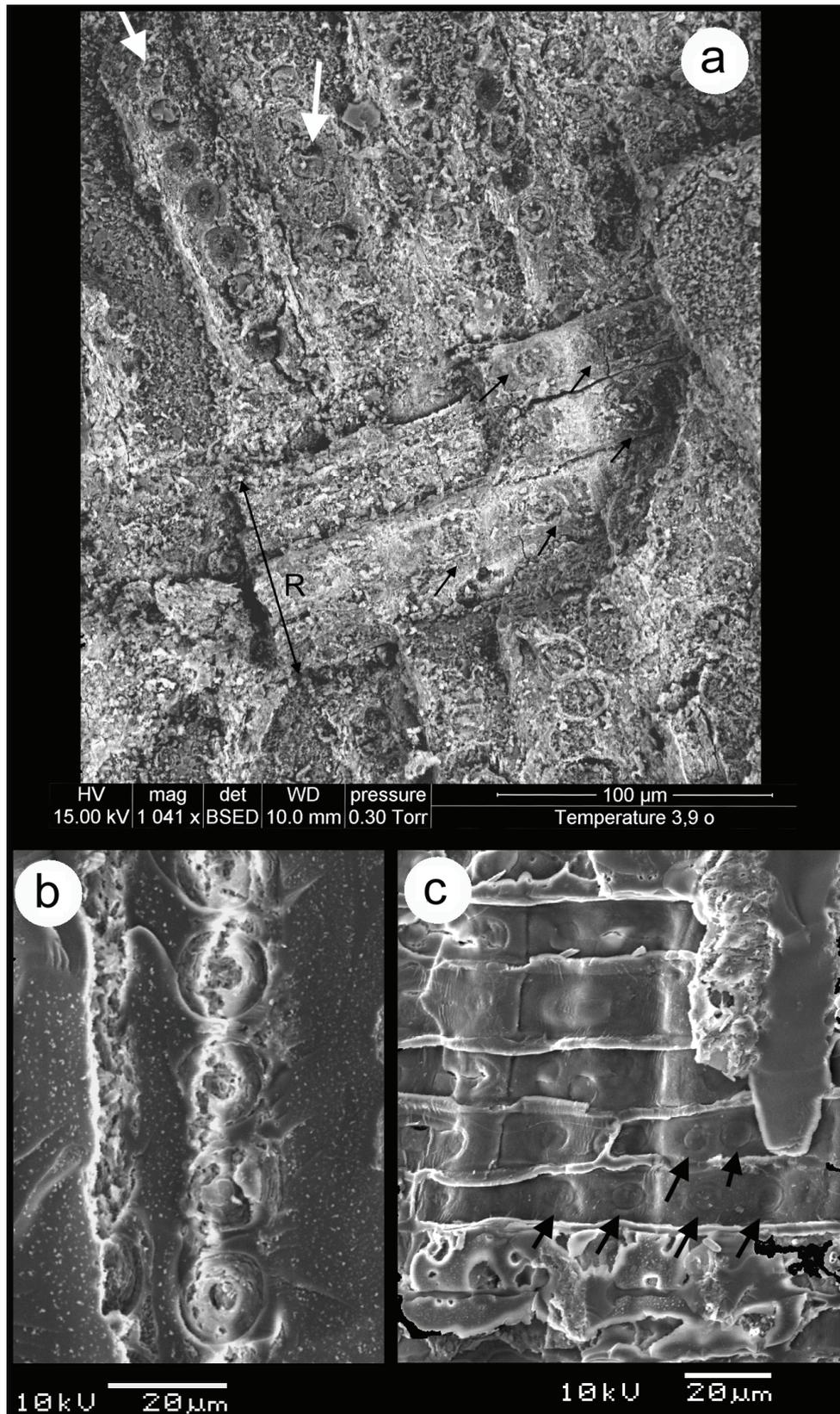


Planche V-2. Anatomie des bois au MEB

a. Montgomery Dam. Principales caractéristiques du bois de MOD3 en section radiale au microscope électronique. On observe les punctuations unisériées rondes à ouverture ronde des trachéides (flèche blanche), un rayon bas (R) et les punctuations de champ rondes et espacées (flèches noires).

b et c : bois de Trooz en section radiale montrant A les punctuations unisériées à ouverture ronde et (C) les punctuations de champ peu nombreuses (flèches noires)

4. Lignophytes arborescentes de M^t S^t Michael, Burdekin Basin, Tournaisien moyen

Dans cette partie sont décrites les lignophytes arborescentes de la localité tournaisienne de Mont St Michael, dans le Burdekin Basin (nord-est du Queensland, Australie). Cette localité, déjà prospectée dans les années 1970 par F. Hueber, comporte des bois perminéralisés vraisemblablement préservés in situ par un/des évènements catastrophiques. On y trouve des restes de lycophytes (F. Hueber, com. pers.) et de lignophytes arborescentes ainsi que la plus ancienne fougère zygopteridale arborescente à faux-tronc connue à ce jour (Hueber et Galtier, 2002). Les lignophytes sont les plus abondantes et sont représentées par deux taxons différents.

4.1. Matériel et méthodes

Le Burdekin Basin contient des dépôts d'âge Dévonien moyen au Permien. La zone prospectée se situe dans la région de Dotswood, à 50 km au Nord de Charter Towers et à une soixantaine de kilomètres au sud-ouest de Townsville (Figs. V.1, V.2). Le terrain qui renferme les fossiles appartient à la formation tournaisienne des Percy Creek Volcanics, une formation largement voire entièrement non-marine. Les bois silicifiés sont trouvés dans des sédiments d'origine volcanique ; l'horizon inférieur est constitué par des coulées de lave (rhyolites). L'âge Tournaisien moyen des bois est inféré par les conodontes collectés dans les localités 16, 17, 22, 23, 25 et 26, dans la formation sous-jacente (Hardwick Formation, Fig. V.6). J. Talent et R. Mawson estiment qu'il y a conformité entre la Hardwick Formation et les Percy Creek Volcanics.

4.1.1. Spécimens collectés en 2005 - localité principale (Fig. V.6, A)

Les fossiles collectés en 2005 ont été trouvés au pied du flanc nord du Mont St Michael, sur un terrain appartenant au Département de la Défense australien. (coordonnées GPS : S : 19°37'48.1'', E : 146°18'06.2''). Dans la localité, les spécimens se présentent sous forme de souches, de portions de troncs et de fragments de bois dispersés par le ravinement (Planche V.3, a, c, d et e). Nous avons collecté 10 spécimens (MSM4 à MSM13) en choisissant en priorité ceux qui paraissaient le mieux préservés. Tous correspondent à des lignophytes arborescentes, à l'exception des spécimens MSM4 et MSM8. Le premier correspond à un tronc de fougère zygopteridale, vraisemblablement identique à celle décrite par Hueber et Galtier en 2002 ; le second est un morceau de matrice contenant des restes de végétaux

(Planche V.3, b). Tous les troncs de lignophytes collectés dans cette localité sont décortiqués et seuls deux ont fourni des informations sur le système vasculaire primaire. Les spécimens sont silicifiés et la plupart ne contiennent quasiment plus de matière organique.

4.1.2. *Spécimens collectés en 2005 -localité 'Mont St Michael Top' (Fig. V.6, B)*

Trois autres spécimens (un morceau de bois et deux morceaux de troncs; MSMtop 1-3) ont été récoltés au sommet du Mont St Michael, dans une zone non explorée précédemment et dont l'âge n'est pas connu avec certitude (Fig. V.6 'unassigned rhyolites'). Les deux morceaux de troncs sont très abîmés et la préservation est trop mauvaise pour l'étude anatomique. Le morceau de bois présente le même type de préservation que les spécimens de la localité principale et son anatomie est semblable à celle des spécimens de type I. J. Talent estime que la formation dans laquelle ont été trouvés ces spécimens correspond aux Percy Creek Volcanics et que l'âge est similaire à celui de la localité principale ; ceci semble confirmé par la similarité anatomique des spécimens.

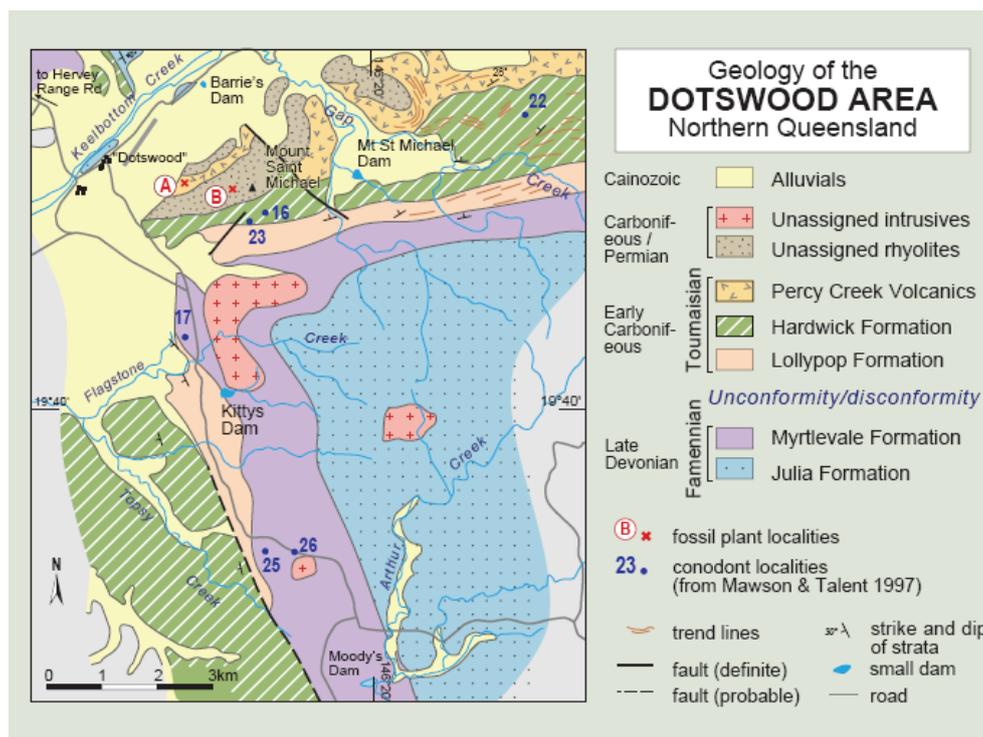


Fig. V.6. Carte géologique de la localité Mont St Michael. Le point A correspond à la localité principale, B à la localité 'Mont St Michael Top'.

4.1.3. *Spécimens du Museum National d'Histoire Naturelle (Smithsonian Institution) de Washington.*

D'autres spécimens provenant de Mont Saint Michael ont été collectés par F. Hueber lors de

précédentes missions dans la région. La localité d'origine se trouvait dans une zone proche de celle prospectée en 2005 mais contenait plus de troncs en place et avec une meilleure conservation. Les spécimens sont actuellement conservés au National Museum of Natural History de la Smithsonian Institution à Washington. Certains troncs ont leur stèle conservée et présentent des zones de ramifications ; 2 possèdent de l'écorce (Planche V.6, f) Ils apportent donc des informations complémentaires par rapport aux spécimens collectés en 2005. Cinq spécimens ont été sélectionnés lors d'un séjour au musée en mars 2007 et envoyés en France pour être étudiés. Ces spécimens n'étaient pas numérotés et ont donc reçu une numérotation temporaire de type MSM-H n.

4.1.4. Préparation et observation des spécimens

Les plus gros axes ont été sciés transversalement afin de localiser éventuellement la stèle et les traces vers des organes latéraux. Le spécimen MSM5 qui présente une branche dans le bois a été coupé en trois tranches transversales qui ont été polies afin d'être directement observables à la loupe binoculaire. Par la suite certains des axes ont été recoupés longitudinalement afin d'étudier l'anatomie du bois et de pouvoir réaliser des lames minces de certaines zones représentatives. Les spécimens du MNHN de Washington, plus riches en matière organique ont été en partie étudiés à partir de peel-sections à l'acide fluorhydrique.

4.2. Troncs de type I - *Protopitys buchiana* – Description

Spécimens. Collectés en 2005 : MSMTop3, MSM5, MSM6, MSM7, MSM9, MSM10, MSM12 ; collection Hueber : spécimens MSM-H1, MSM-H2, MSM-H3, MSM-H6

Tous les spécimens de type I sont des troncs ou des morceaux de troncs décortiqués. Le diamètre maximum parmi les spécimens collectés est de 40 cm. Des bases de troncs observées sur le terrain présentaient un diamètre supérieur, en particulier une souche (MSM9) sur laquelle ont été prélevés des échantillons de bois et qui atteignait 1m de diamètre (Planche V.3, c et d). Le bois est dense, avec des rayons bas. La paroi radiale des trachéides de xylème secondaire présente des ponctuations caractéristiques, unisériées et allongées transversalement. La stèle des troncs est relativement petite et ovale. Elle émet des axes de deuxième ordre selon une disposition distique opposée à alterne. On retrouve le même type d'organisation dans les branches.

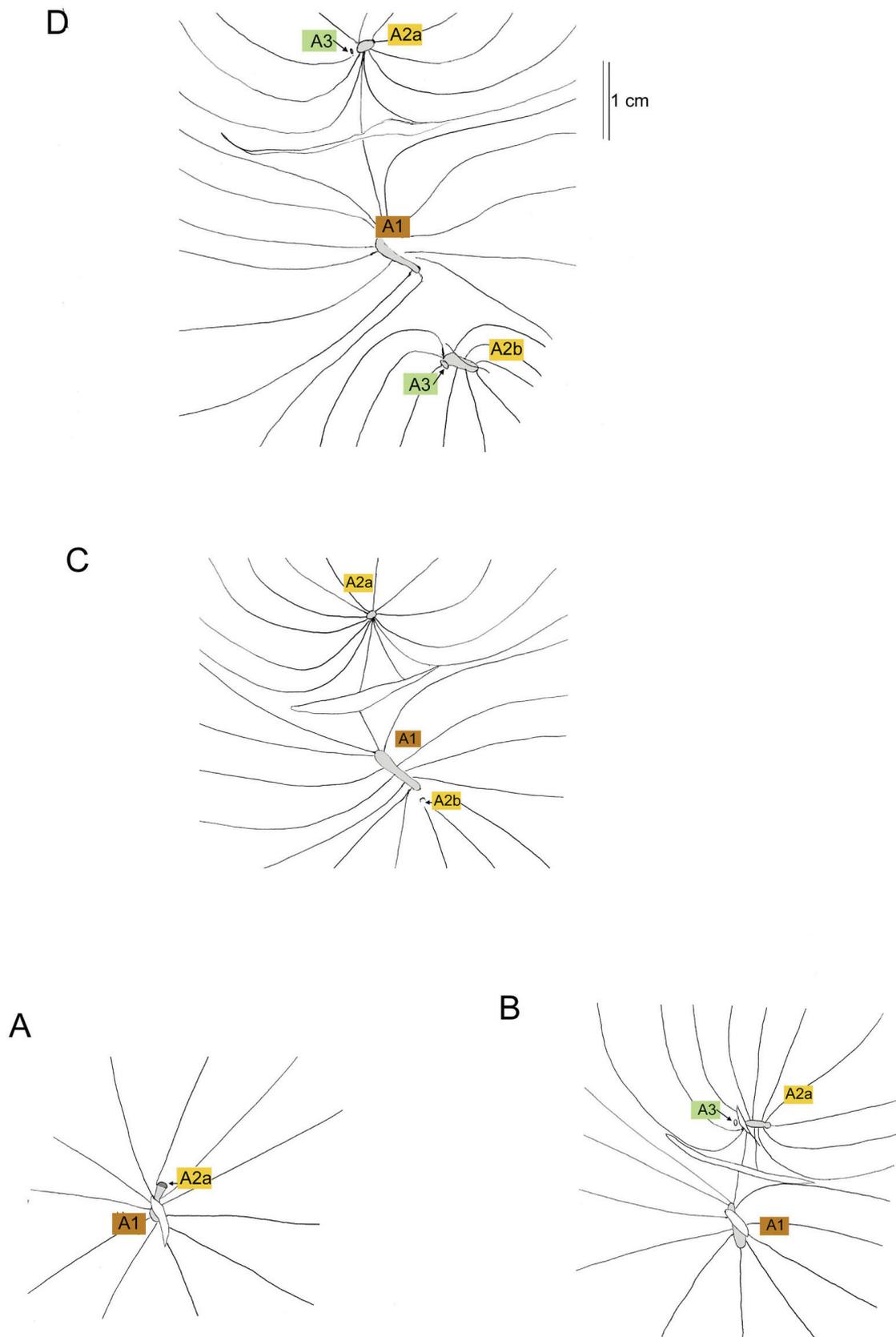


Fig. V.7. Schéma de la production de branches par un tronc de type I de Mt St Michael. La série de section est en ordre ascendant. A: peel MSMH-2 i1; B: peel MSMH-2 s1; C: peel MSMH-3 As1; D: peel MSMH-3 Bs1.

4.2.1. Stèle et émission d'organes latéraux (Planche V.4, Fig. V.7)

Les informations sur l'anatomie de la stèle et le mode de production des organes latéraux sont issues de l'observation de trois spécimens :

- MSM-H1, un tronc d'une vingtaine de cm de diamètre dont la stèle est relativement bien préservée (vue générale en Planche V.4, a)
- MSM-H2 et MSM-H3, deux tranches successives d'un même tronc d'environ 30 cm de diamètre dont la stèle est compressée et en partie cachée par une fissure mais qui illustre l'émission de deux branches successives (Planche V.4, c et d ; Fig. V.7)
- MSM5, un tronc de 40 cm de diamètre dont la stèle est écrasée mais qui présente une branche bien conservée dans sa partie externe (Planche V.4, b)

La stèle est similaire dans les troncs (axes d'ordre 1) et dans les branches (axes d'ordre 2). Elle a une forme elliptique, parfois presque ronde aux niveaux où aucun organe latéral n'est émis. Dans une des branches où elle est le mieux conservée, sa largeur maximale est de 2 x 1 mm, 5 x 1 mm en comptant les départs d'organes latéraux. La zone centrale est composée de cellules à paroi mince, parenchymateuse, de taille hétérogène. Le xylème primaire est situé aux deux extrémités de l'ellipse. Les traces vasculaires vers les organes latéraux sont émises par ces deux zones selon une organotaxie distique.

La planche V.4.a illustre la partie centrale d'un axe d'ordre 1 (MSM-H1). On distingue sa stèle (A1), en partie écrasée, et la vascularisation d'un organe latéral (A2). Cette dernière a une forme en arc et mesure environ 1 mm dans son plus grand diamètre. Elle possède du xylème secondaire du côté abaxial et une large bande de parenchyme (p) de 2 mm de long la sépare de la stèle du tronc du côté adaxial. A plus fort grossissement, on observe au niveau de la stèle deux faisceaux de xylème primaire triangulaires de part et d'autre de cette bande.

La figure V.7 illustre le mode d'émission de deux branches successives dans le spécimen MSM-H2/H3. Sur la section A, la plus proximale, la stèle du tronc (A1) émet une première trace en arc (A2a). Cette trace est encore reliée à la stèle A1 par du parenchyme. Sur la section B, 2.2 cm plus haut, l'axe d'ordre 2 a déjà l'aspect d'une branche complète et sa stèle se trouve à environ 1 cm de la stèle A1. Elle est aussi elliptique mais orientée perpendiculairement à celle de A1. La section suivante, C, est située 1.5 cm plus haut. La branche A2a s'est encore éloignée de A1. Elle n'émet pas d'organe latéral à ce niveau et sa stèle a une forme presque ronde. Sur cette même section, on observe la stèle d'un autre axe d'ordre 2 (A2b) situé du côté opposé à A2a et séparé de quelques millimètres de la stèle de

l'axe 1. A2b va suivre la même évolution que A2a et sur la section D, 1.2 cm plus haut, on peut voir la stèle du tronc (A1) et celles des deux branches (A2a et A2b), chacune produisant des traces vers les axes d'ordre 3.

Sur la photo c de la planche V.4, qui correspond à la section B de la série précédente, on observe l'émission de deux axes d'ordre 3 (a et b) par A2a. Les deux traces sont presque au même stade, celle située sur la gauche de la photo (a) est légèrement en avance. La photo d de la planche V.4 montre un détail de la trace A3b. A ce stade, elle est encore reliée à la stèle A2a et mesure environ 625 x 750 µm. On ne distingue pas de pôle de protoxylème net dans la trace.

D'après la succession observée sur le spécimen MSM-H2/H3, les axes d'ordre 2 sont émis selon un angle d'environ 45° et produisent rapidement une grande quantité de xylème secondaire. L'entre-noeud entre les deux branches observées est d'environ 2 cm. Une branche observée en périphérie du spécimen MSM5 (Planche V.4, b) mesure environ 4 cm de diamètre et forme un angle d'environ 50-60° avec l'axe du tronc.

4.2.2. *Xylème secondaire* (Planche V.5)

Coupe transversale (Planche V.5, a) : Le bois est exclusivement composé de trachéides et de rayons parenchymateux. La partie la plus interne du bois, en particulier dans les branches, montre des variations du diamètre radial des trachéides qui pourraient être interprétées comme des cernes de croissance. Toutefois ce phénomène ne se retrouve pas dans la zone plus externe du bois où l'on peut observer des trachéides de diamètre régulier sur des longueurs radiales de plusieurs centimètres. En coupe transversale les trachéides sont généralement rectangulaires, parfois un peu arrondies. On observe occasionnellement des trachéides plus grosses mais dans les zones bien conservées le bois a un aspect très régulier. Le diamètre moyen des trachéides varie de 46 à 52 µm selon les spécimens. Les rayons sont courts et peu abondants.

Coupe tangentielle (Planche V.5, b et c, Fig. V.8) : En coupe tangentielle, les rayons sont en majorité unisériés et bas (<10 cellules de haut). La répartition de taille des rayons est illustrée pour le spécimen MSM10 (Fig. V.8). Dans ce spécimen la hauteur moyenne pour 100 rayons est de 3.2 cellules et la largeur moyenne de 1.1 cellules ; 95 % des rayons sont unisériés, les autres sont partiellement bisériés. La densité peut atteindre 43 rayons/mm². On observe parfois du parenchyme vertical ou des fusions de rayons. Les cellules de rayon sont plus

hautes que larges et mesurent 17 (10-30) x 31 (14-62) μm .

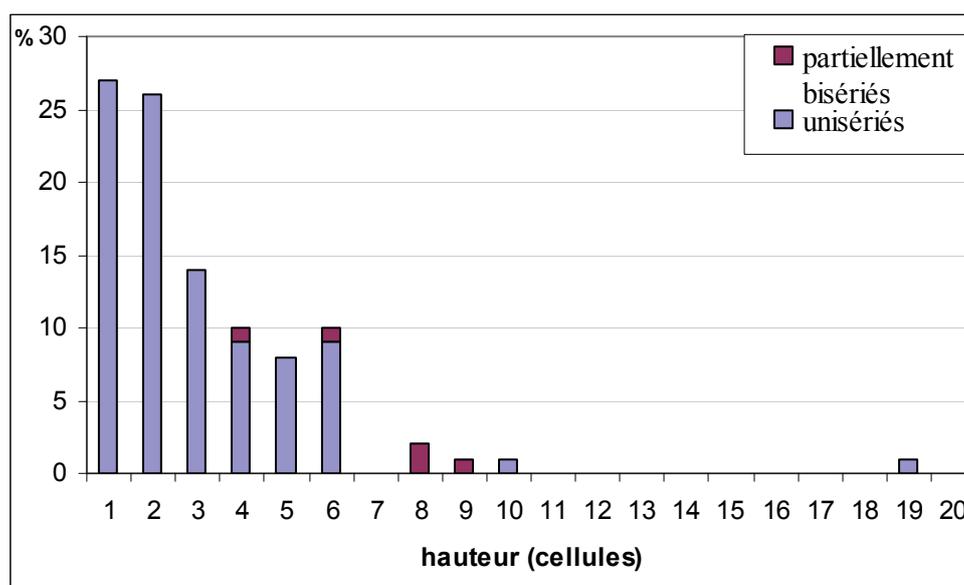


Fig. V.8. Taille des rayons de MSM10.

Coupe radiale (Planche V.5, d et e) : les trachéides portent des punctuations aréolées de trois types différents. Dans tous les spécimens la grande majorité (>95%) des trachéides porte une seule rangée de punctuations allongées transversalement. Ces punctuations mesurent 10-30 μm de large et 3-12 μm de haut. L'aperture est étroite et allongée avec une orientation horizontale à légèrement oblique. Dans certaines trachéides on observe des punctuations plus arrondies et quelques trachéides avec une rangée de punctuations rondes à aperture oblique ont été observées sur une section radiale de MSM9-2. Ces punctuations rondes sont relativement espacées verticalement. Elles mesurent seulement 8-10 μm de diamètre et leur aperture est elliptique et toujours oblique. Quelques zones bisériées ont aussi été observées sur des trachéides relativement larges. Dans ce cas, une partie seulement de la trachéide est bisériée, les deux punctuations étant en position opposée et le reste de la paroi présentant les punctuations allongées typiques. Les punctuations de champ sont difficiles à voir. Il semble qu'elles soient petites et nombreuses (Planche V.5, d, flèche)

4.3. Troncs de type I- Affinités

Le bois des spécimens de type I avec ses rayons unisériés et bas et les punctuations radiales caractéristiques de ses trachéides rappelle celui de *Protopitys*, en particulier de l'espèce-type *Protopitys buchiana* Göppert 1850 (, 1850 #100), et de '*Cordaites*' *missouriensis* (Cribbs, 1935) (Tableau V.2). Les deux espèces présentent de nombreux points communs mais l'anatomie du système vasculaire de *C. missouriensis* est inconnue. La présence dans les

collections de Washington de spécimens du Mt St Michael dont la stèle est préservée permet une comparaison plus détaillée avec *Protopitys*.

Protopitys est caractérisé par (1) une eustèle elliptique avec deux zones de xylème primaire en position opposée (Planche V.4, e), (2) des traces vasculaires vers les organes latéraux en forme d'arc (Planche V.4, f) et émises de manière alterne distique, (3) un bois avec rayons unisériés et très bas et des ponctuations 'scalariformes' dans le xylème secondaire. *Protopitys buchiana* se distingue de *Protopitys scotica* par la forme plus compacte de ses traces vers les organes latéraux, la présence des ponctuations allongées typiques dans tout le xylème secondaire et la taille de ses rayons, qui peuvent être partiellement bisériés et atteindre une vingtaine de cellules de haut.

Les spécimens de type I de Mt St Michael sont compatibles avec les descriptions de *Protopitys buchiana*, tant au niveau de l'anatomie du bois que de celle de la stèle et sont assignés à ce taxon.

Le bois des spécimens de type I présente une variation dans le type de ponctuations radiales avec la présence de ponctuations aréolées allongées tangentiellement à rondes avec une ouverture oblique. Il semble important de noter que les différents types de ponctuations apparaissent dans un même spécimen, une même zone du bois et sur des trachéides de diamètre équivalent. Dans sa description des ponctuations de *Cordaites missouriensis*, Cribbs (1935) illustre aussi différents types de ponctuations rencontrées dans son spécimen et émet l'hypothèse que les zones bisériées proviennent de la division d'une ponctuation allongée transversalement.

	Type I	<i>Protopitys buchiana</i> Goepfert, 1850	' <i>Cordaites</i> ' <i>missouriensis</i> Cribbs 1935
Age & localit�	Tournaisien moyen Australie	Vis�en Pologne & France	Tournaisien sup�rieur USA
Diam�tre maximum connu	40 cm – 1m (d�cortiqu�)	45 cm (d�cortiqu�)	26 cm (d�cortiqu�)
St�le: forme et type diam�tre (mm) Xyl�me primaire	Elliptique Environ 2 x 1mm Deux zones oppos�es	Eust�le elliptique 4 x 10 mm (branche de 3cm) 2 faisceaux en position oppos�e	–
Diam�tre moyen trach�ides	46-52 �m	54-68 �m	37-48 �m
Cernes	occasionnels dans les branches	non (faux-cernes occasionnels)	non
Ponctuations radiales des trach�ides	<u>1-2 rangs</u> <u>Allong�es transversalement -</u> rondes 8-29 x 3-12 �m	<u>1-2 rangs</u> <u>Allong�es transversalement -</u> rondes 12-55 x 9-15 �m	<u>1-3 rangs</u> <u>Allong�es</u> <u>transversalement - rondes</u> 22.1 x 4.4 �m
Ponctuations de champ	?petites et nombreuses	8-20 araucario�ides	1-3 ponctuations allong�es avec bord �troit ou absent
Hauteur des rayons (cell.)	1-19 (g�n�ralement 3)	1-16 (exceptionnel)	1-16
Largueur des rayons (cell.)	1- partiellement bis�ri�	1- partiellement bis�ri� (tr�s rarement 3)	1- partiellement bis�ri�
Traces	En arc, 'compactes'	En arc, 'compactes'	–
Phyllotaxie	Distique altern�e – entrecrois�e 2cm (tronc)	Distique altern�e – entrecrois�e 1-2 cm	–

Tableau V.2. Comparaison des sp cimens de type I de Mt St Michael avec *Protopitys buchiana* et '*Cordaites*' *missouriensis*. Les donn es anatomiques sur *P. buchiana* viennent de Goepfert, 1850, Solms-Laubach, 1893, Galtier et al., 1998, et de nouvelles observations du bois ; les donn es sur *C. missouriensis* sont tir es de Cribbs, 1935. Les valeurs soulign es sont les plus fr quentes ; les caract res en vert sont identiques   ceux des sp cimens de Mt St Michael, les caract res en oranges sont diff rents.

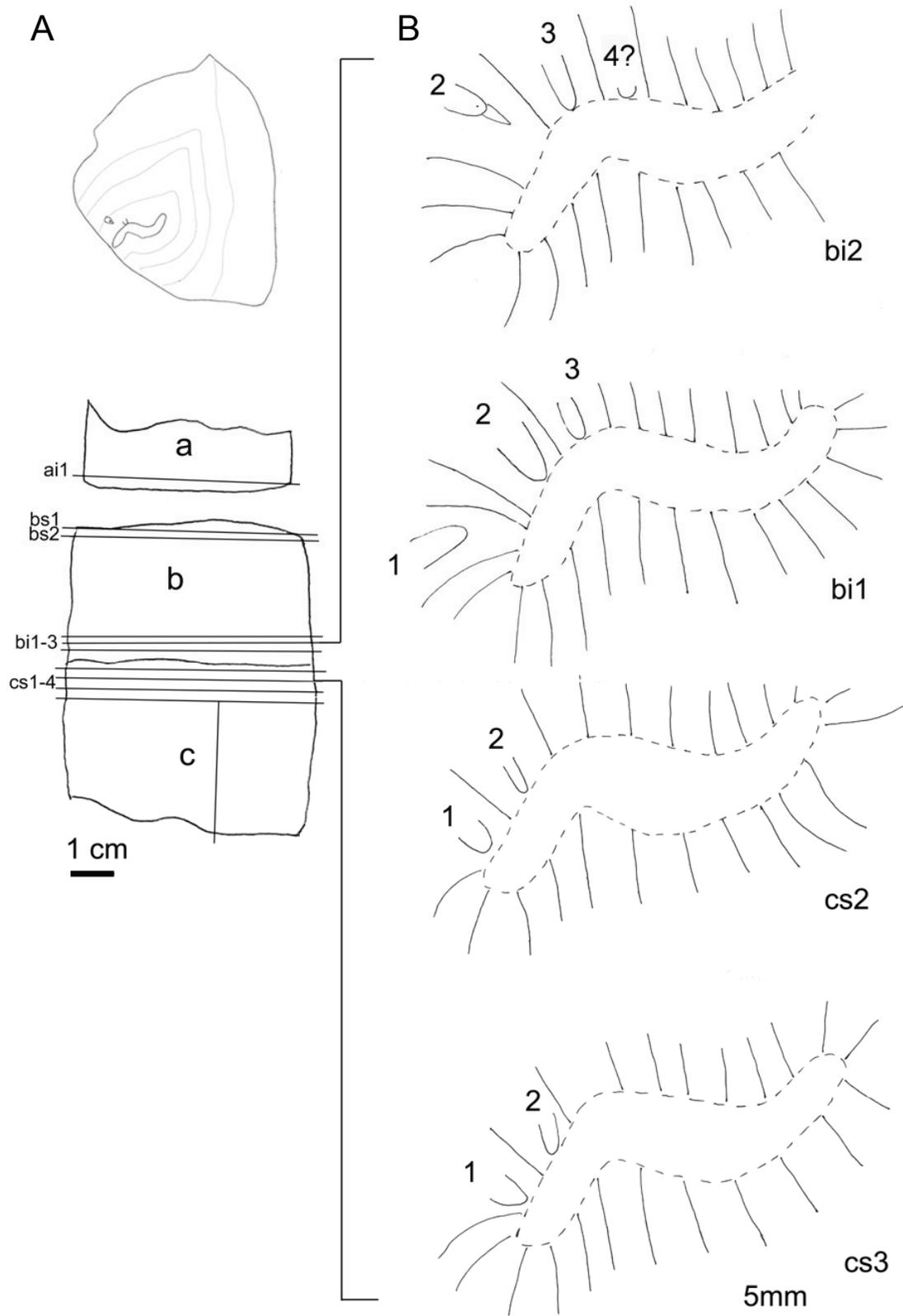


Fig. V.9. Type II- Spécimen MSM11.

A : aspect général en coupe transversale (bi2) et position des coupes transversales.

B : émission des traces en ordre ascendant de cs3 (la plus proximale) à bi2 (la plus distale). Distance entre les coupes : cs3-sc2 : 2 mm, cs2-bi1 : 5 mm ; bi1-bi2 : 2 mm.

4.4. Troncs à bois de type II- Description.

Spécimens : MSM11, MSM13, MSM-H4, MSM-H5

Quatre spécimens partagent un bois de type II: 2 spécimens collectés en 2005, un tronc de 15 cm de diamètre (MSM13) et un axe plus petit (MSM11), plus deux troncs du NMNH de Washington d'une trentaine de cm de diamètre (MSMH-4 et 5).

L'anatomie du système vasculaire primaire n'a pas pu être étudiée car la stèle est toujours soit complètement écrasée soit remplie par des cristaux grossiers. Toutefois dans le plus petit spécimen, MSM11, on observe de petites traces vasculaires émises à partir de la zone centrale (Fig. V.9 ; Planche V.6, d). Le bois est très différent de celui du type I, avec des rayons atteignant 6 cellules de large et 50 cellules de haut et des ponctuations multisériées sur la paroi radiale des trachéides. Les 2 spécimens du NMNH présentent plus de 1 cm d'écorce (Planche V.6, e).

4.4.1. Spécimen MSM11-Stèle et émission d'organes latéraux (Fig. V.9)

MSM11 est un axe de 5.5 x 4.5 cm de diamètre. La zone centrale est présente mais compressée et la structure cellulaire n'a pas été conservée. En coupe transversale, la stèle a une forme en S, probablement due à la compression et mesure environ 1 x 0.3 cm de large. Aucun faisceau de xylème primaire n'est identifiable. Par contre des traces vasculaires vers des organes latéraux sont produites à différents niveaux du spécimen. Ces traces sont petites, environ 300 x 400 µm, xylème secondaire compris, à 500 µm de la stèle. Elles comprennent un seul pôle de protoxylème central et sont accompagnées de parenchyme du côté adaxial (Planche V.6, d). Afin d'analyser la phyllotaxie, le mode d'émission de ces traces a été suivi sur plusieurs coupes transversales successives (Fig. V.9). Les trois traces observées sur ces coupes sont situées dans une même zone de la stèle et sont émises successivement. Le départ d'une quatrième trace est indiqué par la courbure des files de trachéides de xylème secondaire dans une section distale. Il n'y a aucune trace visible dans une autre zone de la stèle. Dans le bois les traces sont observées jusqu'à une distance de 3 mm du bord de la stèle mais pas au delà. Ce caractère indique que le(s) organe(s) correspondant avaient une durée de vie limitée.

4.4.2. Xylème secondaire de type II

Coupe transversale (Planche V.6, a): Le xylème secondaire est entièrement composé de trachéides et de rayons parenchymateux. Lors de l'observation à l'oeil nu des spécimens le

bois de MSM13 et MSM11 forme des zones qui ressemblent à des cernes de croissance. En réalité, cette zonation du bois est au moins en grande partie le résultat de sa compression. Au microscope il apparaît clairement que les bandes sombres correspondent à des zones où les trachéides sont complètement écrasées tandis que les bandes claires sont des zones relativement bien conservées. Toutefois on observe par endroits des bandes de 2-3 trachéides au diamètre radial réduit. Il est intéressant de noter que les rayons sont parfaitement préservés, même dans les zones les plus compressées. Ils séparent 2-11 files de trachéides et sont très longs (plusieurs cm) en coupe transversale.

Les trachéides ont une forme rectangulaire, plus rarement polygonale. Leur diamètre moyen est de 52 x 54 µm pour MSM13, le seul spécimen de ce type dont le bois est peu compressé. Le diamètre maximum est de 84 µm.

Coupe tangentielle (Planche V.6, c): les rayons ont 1-6 cellules de large et jusqu'à 50 cellules ou plus de haut. La plupart sont bisériés et ont une vingtaine de cellules de haut. Des mesures sur MSM11 donnent une largeur moyenne de 2.2 cellules et une hauteur moyenne de 17.7 cellules (Fig. V.10). Les trachéides sont très compressées et il est donc difficile d'estimer la densité originelle des rayons. Les cellules de rayon sont rectangulaires à polygonales. Elles sont plus hautes que larges dans la plupart des rayons, avec une taille moyenne de 20 (9-38) x 34 (17-73) µm. Les cellules situées au centre des rayons les plus larges tendent à être plus arrondies. Certaines contiennent des inclusions sombres, peut être de résine. La paroi tangentielle des trachéides n'est pas ponctuée.

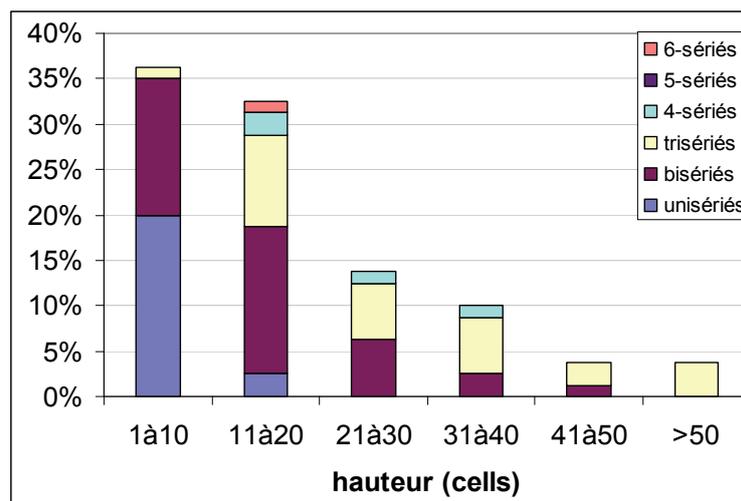


Fig. V.10. Taille des rayons de MSM11.

Coupe radiale (Planche V.6, b): la paroi des trachéides porte des ponctuations multisériées hexagonales à rondes. L'aperture est ovale ou en fente oblique et les ponctuations situées sur

des parois opposées ont leurs ouvertures croisées. Les ponctuations de champ n'ont pas pu être observées.

4.4.3. Ecorce (Planche V.6, e et f)

Au-delà du xylème secondaire, les spécimens du NMNH présentent du phloème secondaire et une écorce de type rhytidome qui apparaît à l'oeil nu comme une alternance de bandes sombres, correspondant à du phloème secondaire, et de bandes claires correspondant au périoderme. Dans la partie la plus interne, juste au-delà du xylème secondaire, les bandes de phloème secondaire ont une dimension radiale de 200 à 400 μm en coupe transversale. On observe dans ce tissu au moins deux types cellulaires :

- des cellules rectangulaires à hexagonales en coupe transversale, alignées radialement et qui mesurent 40-74 x 30-68 μm . En coupe longitudinale, ces cellules sont allongées.
- des cellules parenchymateuses allongées radialement en coupe transversale et interprétées comme des cellules de rayons. Les rayons sont uni- à trisériés et séparent généralement 2 à 6 files de cellules du premier type.

Les bandes de périoderme sont composées de cellules à paroi fine à peu près isodiamétriques en section radiale.

4.5. Troncs à bois de type II- Affinités

Les spécimens de type II sont caractérisés par un bois avec des rayons multisériés et hauts et des trachéides portant des ponctuations araucarioïdes sur leur paroi radiale; ces ponctuations ont des ouvertures ovales. Dans le spécimen dont la stèle est présente on observe l'émission de traces vasculaires petites, comprenant un seul pôle de protoxylème près de la stèle, ocluses et produites selon une phyllotaxie complexe (Cf. discussion chapitre V. 5.). Dans les deux spécimens présentant de l'écorce, celle-ci est de type rhytidome.

Parmi les lignophytes arborescentes connues au Mississippien en Europe et Amérique du Nord plusieurs genres présentent un bois similaire au type II de Mt St Michael : *Pitus*, *Eristophyton*, *Cauloxylon*. *Picnoxylon* (Cribbs, 1938) et *Megalomyelon* (Cribbs, 1940) peuvent avoir des rayons relativement grands mais ils sont uni à trisériés ; de même les rayons de *Megaloxylon* (Mapes, 1985) peuvent atteindre 5 cellules de large mais ils ne dépassent pas une trentaine de cellules de haut. Sur la seule base de l'anatomie de leur bois, les spécimens australiens se rapprochent donc de *Pitus*, *Eristophyton*, plus précisément *E. waltonii* (Lacey,

1953; Galtier et Scott, 1990) la seule espèce du genre à avoir de grands rayons, et *Cauloxylon* (Cribbs, 1939), un genre du Tournaisien supérieur des Etats-Unis très proche d'*Eristophyton*. *Pitus* et *Eristophyton waltonii* se distinguent notamment par la présence de faisceaux de xylème primaire médullaires chez le premier et par la différence de maturation, mésarce chez *Pitus* et endarce à mésarce chez *Eristophyton*. L'absence d'information sur le système vasculaire primaire des spécimens de Mt St Michael empêche de conclure en faveur d'un de ces deux genres -ou d'un genre nouveau. *Pitus* et *Eristophyton waltonii* ont des traces foliaires relativement petites au début de leur course dans le xylème secondaire et comparables à celles de MSM11. Cependant le mode d'émission des traces observé sur MSM11 est tout à fait particulier et ne rappelle rien de décrit pour *Pitus* ou *Eristophyton*. Il est possible que ce pattern soit un artéfact de conservation ou corresponde à une zone perturbée du spécimen. Toutefois, la phyllotaxie de deux spécimens du Drummond Basin décrits par la suite semble conforter cette particularité (voir discussion chapitre V. 5.). Enfin les spécimens à bois de type II du Mt St Michael qui présentent de l'écorce différent aussi de *Pitus* par la structure de cette dernière. Bien que l'écorce soit rarement conservée chez les lignophytes du Mississippien, elle a été décrite chez plusieurs formes arborescentes particulièrement bien conservées dans les localités écossaises du Viséen. Chez *Pitus dayi* le périderme est produit à l'extérieur du cortex. Chez *Stanwoodia*, *Endoxylon*, *Eristophyton beinertianum* et *E. fasciculare* ainsi que chez le nouveau taxon algérien (voir chapitre IV), on observe un périderme de type rhytidome, produit dans une zone plus interne de l'axe, juste à l'extérieur du phloème. Les spécimens à bois de type II de Mt St Michael présentent la même organisation mais se distinguent toutefois par l'anatomie de leur phloème secondaire.

	Type <i>Protopitys buchiana</i>	Type <i>Pitus/Eristophyton</i>
Mont Saint Michael, Australie, Tn2	Type I	Type II
Reed Spring Formation, Etats-Unis, Tn3	' <i>Cordaites</i> ' <i>missouriensis</i>	<i>Cauloxylon</i> <i>Megalomyelon</i> <i>Picnoxylon</i>
Falkenberg, Pologne, V	<i>Protopitys buchiana</i> (type)	<i>Eristophyton beinertianum</i> (type)
Vosges, France, V	<i>Protopitys buchiana</i> (bois)	Cf. <i>Eristophyton</i> <i>E. waltonii</i> <i>Dadoxylon ambiguum</i> <i>Paleoxylon bourbachensis</i>

Tableau V.3. Co-occurrences de bois de type *Protopitys buchiana* et de type *Pitus/Eristophyton*

La co-occurrence dans les mêmes gisements de bois de type *Protopitys buchiana* présentant des ponctuations radiales allongées et des rayons majoritairement unisériés, et de bois de type *Pitus/Eristophyton*, avec des ponctuations araucarioides et des rayons multisériés est documentée dans plusieurs localités du Mississippien de Laurussia (Tableau V.3).

Synthèse

- (1) les fossiles de Mt St Michael documentent une forêt tournaisienne diversifiée comprenant au moins deux genres de lignophytes arborescentes en plus de fougères arborescentes et de lycophytes
- (2) les lignophytes arborescentes ne montrent pas de cernes marqués ce qui traduit des conditions environnementales stables et favorables, en termes d'humidité, de température et de lumière, à la croissance de ces plantes
- (3) le premier type de lignophyte arborescente est attribué au genre *Protopitys* et constitue la première occurrence de ce genre en Gondwana
- (4) le second type est comparé à *Eristophyton* et *Pitus* mais des caractères de l'écorce et le mode d'émission des traces suggèrent qu'il représente un nouveau taxon. Il constitue la plus ancienne occurrence d'une écorce de type rhytidome.

Perspectives : Les fossiles de Mt St Michael offrent une opportunité exceptionnelle de comprendre la végétation du Tournaisien en Australie. D'un point de vue systématique, il convient de poursuivre et affiner les données anatomiques sur les deux types de lignophytes arborescentes. En particulier le matériel disponible dans la localité devrait permettre de documenter plus précisément l'architecture des troncs de type *Protopitys* et de préciser les affinités des spécimens à bois de type II. D'autre part les fragments conservés dans la matrice et qui n'ont pas encore étudiés constituent une opportunité unique d'étudier les pétioles, racines, et structures reproductrices associés aux troncs décrits dans cette partie, et potentiellement de proposer des reconstructions de plantes entières.



Planche V-3. Mont Saint Michael – Localité principale et aspect général des spécimens

- a. Aspect de la localité principale avec des morceaux de bois silicifiés en surface
- b. Section d'un morceau de matrice contenant des restes végétaux (racines, pétioles, etc.). Spécimen MSM8. Echelle 5 mm.
- c. Souche correspondant au type I. Trois échantillons de bois ont été prélevés aux niveaux indiqués par les flèches (MSM9-1, MSM9-2 et MSM9-3).
- d. Même spécimen que c, vue sous un autre angle.
- e. Tronc de type I. L= 2 m Diamètre max= 40 cm. La flèche indique le morceau qui a été collecté (spécimen MSM 5).
- f. Autre souche de type I.

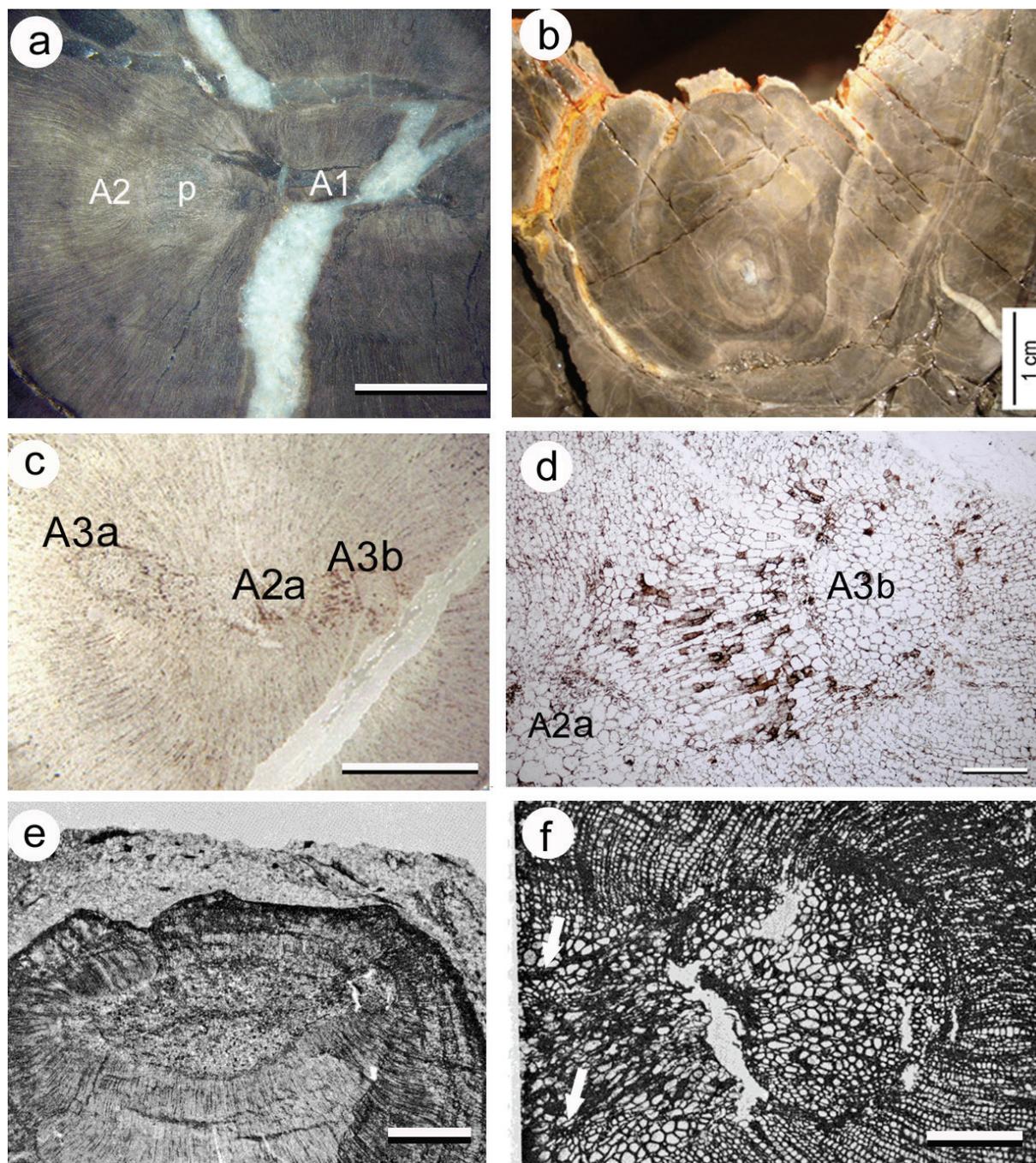


Planche V-4. a-d. Mt St Michael, type I-- stèle et ramification.

a. Section transversale d'un tronc montrant l'emplacement de la stèle (A1) et l'émission d'un axe d'ordre 2 en forme d'arc (A2) et relié à A1 par une bande de parenchyme (p). Spécimen MSM-H1, surface polie. Echelle 5 mm.

b. Coupe transversale de la partie externe du tronc MSM5 montrant une branche. Spécimen MSM5, surface polie. Echelle 1 cm.

c. Coupe transversale d'un axe d'ordre 2 du tronc MSM-H2 montrant la stèle (A2a) et l'émission de deux organes latéraux d'ordre 3 (A3a et A3b). Spécimen MSM-H2, peel monté. Echelle 2 mm. Comparer avec fig. V.7.B

d. Détail de la section précédente montrant la trace b encore reliée à la stèle de A2 par du parenchyme. Echelle 250 μ m.

e-f : *Prototypis buchiana* du Viséen de Pologne illustré par Scott (Scott, 1923).

e. Coupe transversale de la stèle d'une branche (s). Echelle environ 2.5 mm.

f. Détail de l'émission d'un organe latéral. Deux pôles de protoxylème sont visibles de part et d'autre du parenchyme reliant la trace à la stèle (flèches). Echelle environ 500 μ m.

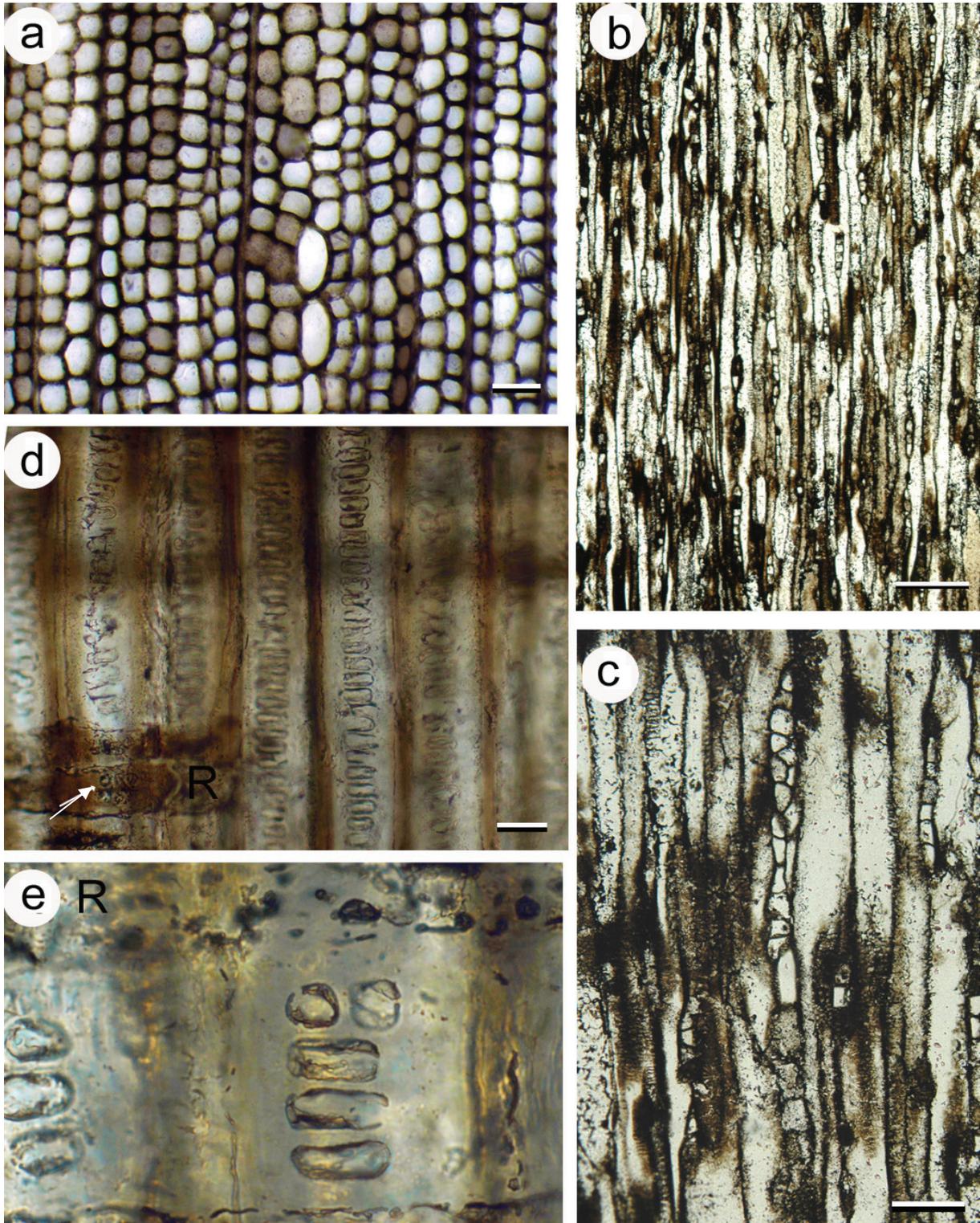


Planche V-5. Mt St Michael, type I--bois

- a. Coupe transversale du bois montrant des trachéides de forme et de taille régulières et deux trachéides plus grosses. Lame MSM12-CT1. Echelle 70 μm .
- b. Coupe tangentielle montrant les rayons bas et unisériés à partiellement bisériés. Lame mince dans le spécimen MSM-H6. Echelle 250 μm .
- c. Détail de la même coupe tangentielle montrant un rayon partiellement bisérié. Echelle 100 μm .
- d. Coupe radiale montrant les ponctuations unisériées allongées transversalement et un rayon (R) avec au moins une petite ponctuation de champ visible (flèche blanche). Lame MSM10-CLR1. Echelle 40 μm .
- e. Détail d'une trachéide portant des ponctuations allongées transversalement et rondes. Noter le rayon situé dans la partie supérieure de l'image et qui contient de petites granules noires. Lame MSM10-CLR1.

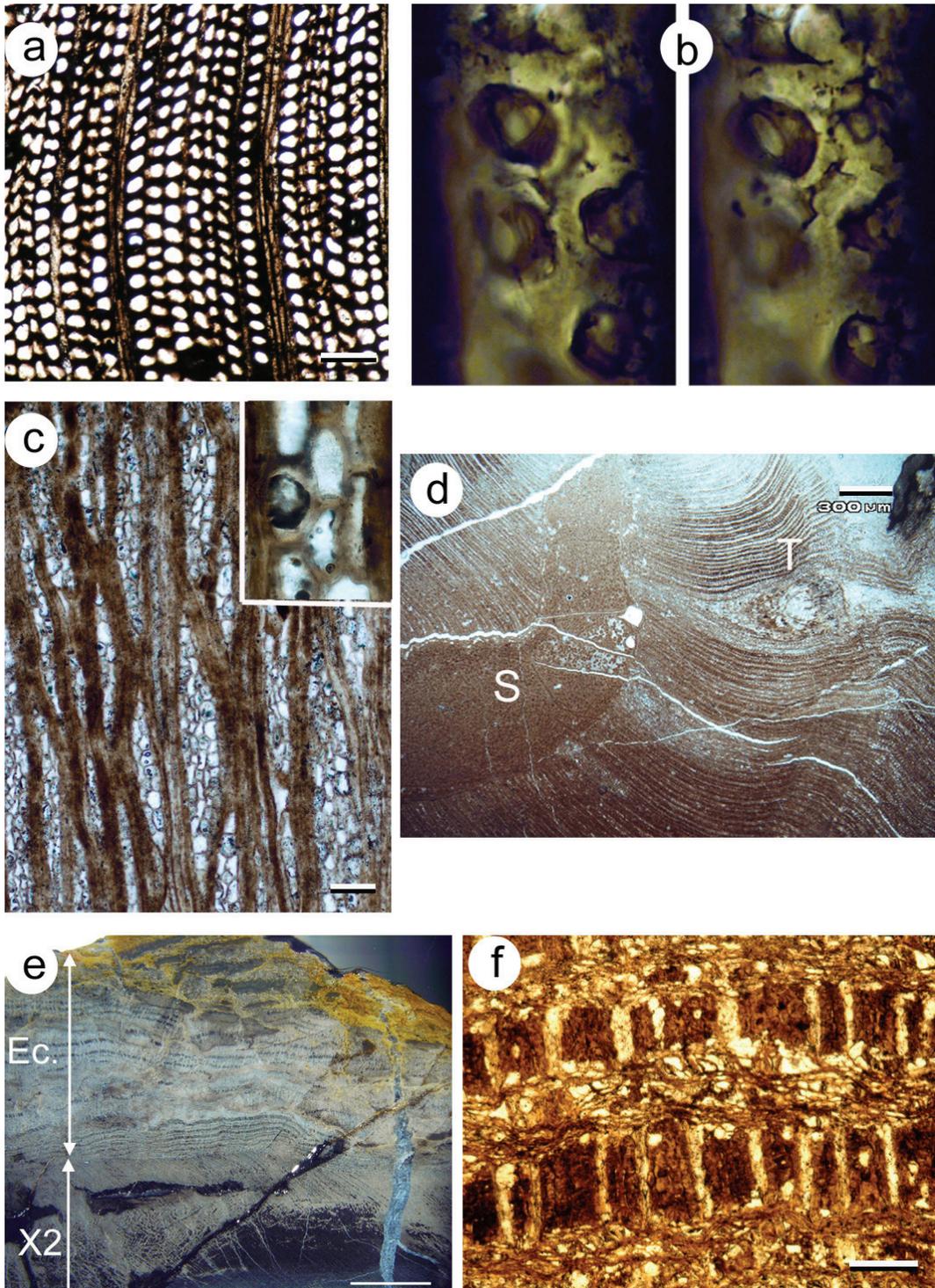


Planche V-6. Mt St Michael, spécimens à bois de type II

- a. Coupe transversale du bois montrant les rayons multisériés. Lame MSM13-CT1. Echelle 200 μm .
- b. Ponctuations bisériées sur la paroi des trachéides. Noter que les ouvertures des parois opposées sont croisées. Lame MSM11-CLR1.
- c. Coupe tangentielle montrant les rayons hauts et multisériés. Lame MSM11-CLT1. Echelle 70 μm . Encadré : inclusion de matière noire et dense dans une cellule de rayon (résine ?)
- d. Stèle (S, non conservée) avec émission d'une trace vasculaire (T) vers un organe latéral. Lame MSM11-CTbi2. Echelle 300 μm .
- e. Bord d'un tronc montrant l'épaisseur d'écorce préservée. X2 : xylème secondaire ; Ec.: phloème secondaire et écorce. Spécimen MSM-H5, surface polie. Echelle 5 mm.
- f : Détail de l'écorce en coupe transversale. Lame MSMH-4 CT1. Echelle 250 μm .

5. Bois silicifiés du Drummond Basin, Tournaisien supérieur à Viséen.

5.1. Matériel et méthodes

Le Drummond Basin, situé dans l'est de l'état du Queensland, comprend des terrains d'âge Dévonien supérieur à Mississippien. Trois cycles de dépôt sont reconnaissables dans le bassin. Le cycle 1 correspond à un dépôt en milieu continental à proximité d'une zone volcanique et comprend essentiellement des laves et du matériel volcanique et volcanoclastique. Le cycle 2 comprend des grès d'origine fluviale. Enfin le cycle 3 est à nouveau dominé par des dépôts d'origine volcanique. La Ducabrook Formation, de plus de 2 km d'épaisseur, correspond à ce dernier cycle de dépôt. Elle est célèbre pour sa faune d'eau douce comprenant des restes de requins, acanthodiens, rhizodontes, dipneustes et le plus ancien tétrapode connu en Gondwana (Thulborn *et al.*, 1996; Warren et Turner, 2004). Cet assemblage daté du Viséen moyen à supérieur est tout à fait semblable aux assemblages de vertébrés contemporains de la zone euraméricaine (Thulborn *et al.*, 1996) ce qui renforce l'hypothèse d'une connection continentale entre Gondwana et Laurussia à la fin du Dévonien et/ou au début du Carbonifère.

Récemment, les prospections du Geological Survey of Queensland dans le Drummond Basin ont permis de collecter des plantes anatomiquement conservées dans la Ducabrook Formation. Les observations préliminaires ont reconnu la présence de fougères zygopteridales à faux troncs semblables aux deux genres décrits dans le Tournaisien et le Viséen du Queensland (Sahni, 1932; Hueber et Galtier, 2002) et de lignophytes. Ces dernières sont représentées par des morceaux de bois ainsi que des axes plus complets.

Les onze spécimens collectés proviennent d'une localité située à environ 120 km au sud-ouest de Clermont, dans la partie sud du Drummond Basin (coordonnées 24.06S, 147.61E) (Fig. V.11). Les bois fossiles ont été récoltés relativement bas dans la Ducabrook Formation et un âge Tournaisien supérieur à Viséen inférieur est proposé (Paul Blake Geological Survey of Queensland via McLaughlin, pers.com.).

Les spécimens DBW1, DBW2, DBW3, DBW5, DBW6, DBW7, DBW8, DBW10, DBW11 correspondent à des morceaux de bois plus ou moins bien conservés. DBW4 est un axe comprimé. DBW9 représente la partie centrale d'un axe (moelle) avec un tout petit peu de bois.

	Coupe transversale	Coupe tangentielle	Coupe radiale
DBW1	Bois fortement compressé. Les trachéides non déformées sont rectangulaires, parfois polygonales. Rayons longs et multisériés.	–	–
DBW2	Au moins deux cernes visibles (4 et 7 mm d'épaisseur). Trachéides rectangulaires. Rayons longs.	Rayons 1-3 sériés, 1-20 cellules de haut. Trachéides droites.	Trachéides : 1-2 rangs de ponctuations rondes à ouverture ovale oblique.
DBW3	Bois fortement compressé. Rayons longs.	(tangentielle oblique). Rayons type DBW6	Trachéides : 1-2-3 rangs de ponctuations rondes.
DBW4	Bois compressé. Trachéides rectangulaires. Rayons longs. Stèle présente.	Rayons 1-4 sériés et hauts. Type DBW6	Trachéides : 1-2-3 rangs de ponctuations rondes
DBW5	–	Rayons 1-8 sériés, relativement bas (1-25 cellules de haut)	–
DBW6	Bois compressé. Trachéides rectangulaires. Rayons longs. Trois traces vasculaires très proches les unes des autres sont visibles.	Rayons 1-4 sériés, jusqu'à 60 cellules de haut (exceptionnellement 100). Trachéides droites.	Trachéides : 1-3 rangs de ponctuations. Aperture oblique.
DBW7	Bois compressé et très minéralisé. Trachéides rectangulaires. Rayons longs.	Rayons 1-3 sériés et bas. Type DBW6.	–
DBW8	Au moins deux cernes visibles. Trachéides rectangulaires à polygonales. Rayons longs.	Rayons arrondis, 1-7 sériés et bas. Type DBW5.	Trachéides : 2-4 rangs de ponctuations rondes. Ponctuations de champ petites et nombreuses (une dizaine par champ).
DBW10	Bois fortement compressé. Rayons longs.	(tangentielle oblique) Rayons mal conservés, probablement type DBW66	Trachéides : ponctuations 1-3 sériées. Aperture oblique.
DBW11	Bois compressé. Trachéides rectangulaires. Rayons longs.	Rayons type DBW6.	Trachéides : ponctuations multisériées.

Tableau V.4. Principales caractéristiques des bois du Drummond Basin. Une description plus détaillée des spécimens en gris (DBW2, 4, 5 et 6) est donnée dans le texte. Les valeurs en gras souligné sont les plus fréquentes.

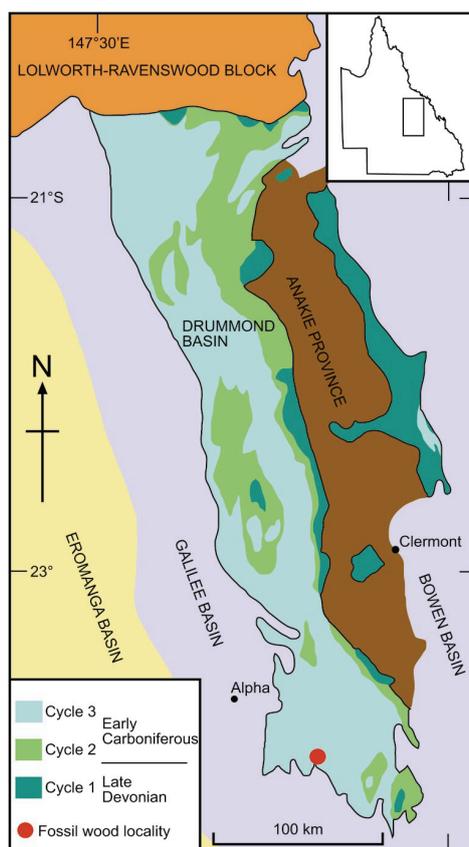


Fig. V.11. Position de la localité à bois perminéralisés de la Ducabrook Formation, dans la partie sud du Drummond Basin.

5.2. Descriptions

Les principales caractéristiques du bois des spécimens sont regroupées dans le tableau V.4. Nous avons fait la distinction entre les bois ‘compressés’, dans lesquels on peut observer des zones non déformées, et les bois ‘fortement compressés’ pour lesquels des informations telles que la forme des trachéides en coupe transversale ou la présence de cernes sont perdues.

5.2.1. Bois (spécimens DBW1, DBW2, DBW3, DBW5, DBW6, DBW7, DBW8, DBW10 et DBW11).

Ces spécimens correspondent à des morceaux de bois de 2 à 5 cm de diamètre qui, à l’exception de DBW6, présentent des files de trachéides parallèles et correspondent donc à la zone externe d’axes de gros diamètre. Le bois est composé exclusivement de trachéides et de rayons parenchymateux. En coupe transversale, le diamètre moyen des trachéides varie de 40 à 50 μm selon les spécimens, avec un diamètre maximum de 75 μm . Les rayons sont multisériés et très longs en coupe transversale. Dans la plupart des cas le bois est trop

comprimé pour analyser les variations de taille des trachéides mais au moins deux spécimens montrent des cernes de croissance distincts (DBW8 et DBW2, planche V.7, a et b). Les trachéides ont une forme rectangulaire ; plus rarement on observe quelques trachéides polygonales dans certains spécimens.

En coupe radiale la paroi des trachéides porte 1 à 4 (généralement 2) rangées de ponctuations araucarioïdes de 6-11 μm de diamètre. L'aperture est ovale et oblique. Les cellules de rayon sont couchées et contiennent souvent des résidus noirs, peut être de la résine. Les champs de croisements observés dans le spécimen DBW8 sont de type araucarioïde.

En dépit de problèmes de préservation, il est possible de distinguer 3 types de bois différents grâce aux coupes tangentielles. Chacun de ces types est décrit plus spécifiquement à partir du spécimen le mieux conservé et les mesures réalisées sur 50 rayons pour chacun de ces spécimens sont illustrées sur les figures V.12 et V.13. Dans les trois types on observe des fusions de rayons en coupe tangentielle.

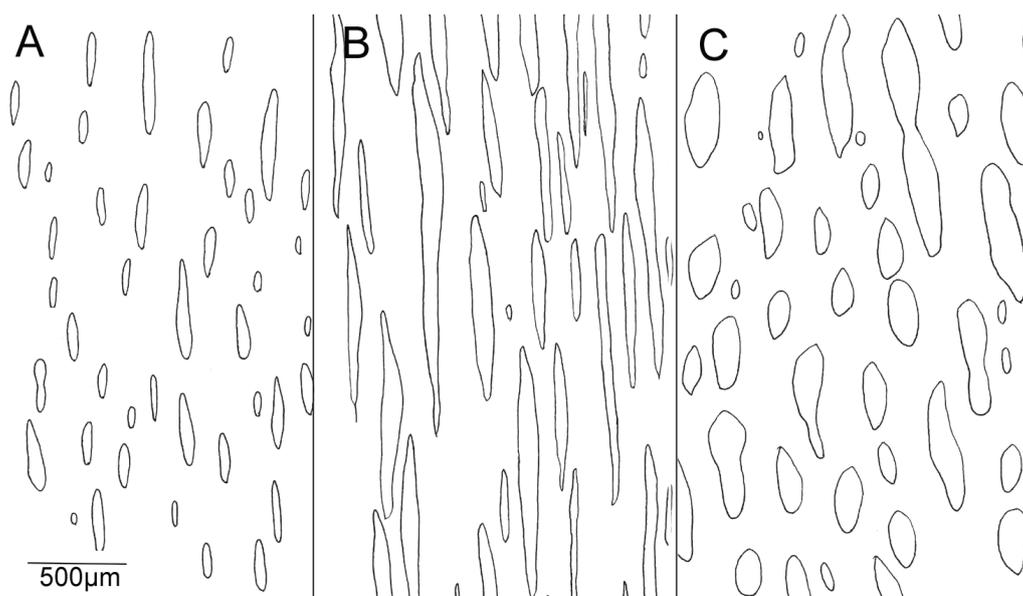


Fig. V.12. Dessin à la chambre claire des rayons des spécimens (A) DBW2, (B) DBW6 et (C) DBW5 en coupe tangentielle.

- type DBW2 (Planche V.7, c ; Fig. V.12,A) : les rayons sont uni à trisériés et ne dépassent pas une vingtaine de cellules de haut. Les valeurs moyennes pour 50 rayons sont de 1.8 cellules de large et 6.2 cellules de haut. La largeur maximum est de 86 μm , la hauteur maximum de 598 μm . La densité est de 9 rayons/ mm^2 . Les cellules de rayon sont plus hautes que larges avec une forme rectangulaire à ovale. Elles mesurent 22 (12-33) x 31 (20-57) μm . Les trachéides sont droites.

- type DBW6 (Planche V.7 d ; Fig. V.12, B) : les rayons sont uni à quadrisériés et peuvent atteindre au moins 60 cellules de haut, exceptionnellement 100 cellules. Les valeurs moyennes pour 50 rayons sont de 2.4 cellules de large pour 21.7 cellules de haut. La largeur maximum est de 116 μ m, la hauteur maximum de 2092 μ m. La densité est de 5 rayons/mm². Les cellules de rayon sont plus hautes que larges avec une forme rectangulaire à ovale. Elles mesurent 18 (12-28) x 31 (14-45) μ m Les trachéides sont droites.

- type DBW5 (Planche V.7, e ; Fig. V.12, C) : les rayons peuvent atteindre 8 cellules de large mais ne dépassent pas 25 cellules de haut. Les valeurs moyennes pour 50 rayons sont : 4.5 cellules de large pour 11 cellules de haut. La largeur maximum est de 183 μ m, la hauteur maximum de 1295 μ m. La densité est de 6.5 rayons/mm². Les cellules de rayons sont petites et rondes. Elles mesurent 27 (15-41) x 29 (19-43) μ m. En raison de la forme arrondie des rayons, les trachéides sont souvent contournées, certaines entourent partiellement les rayons.

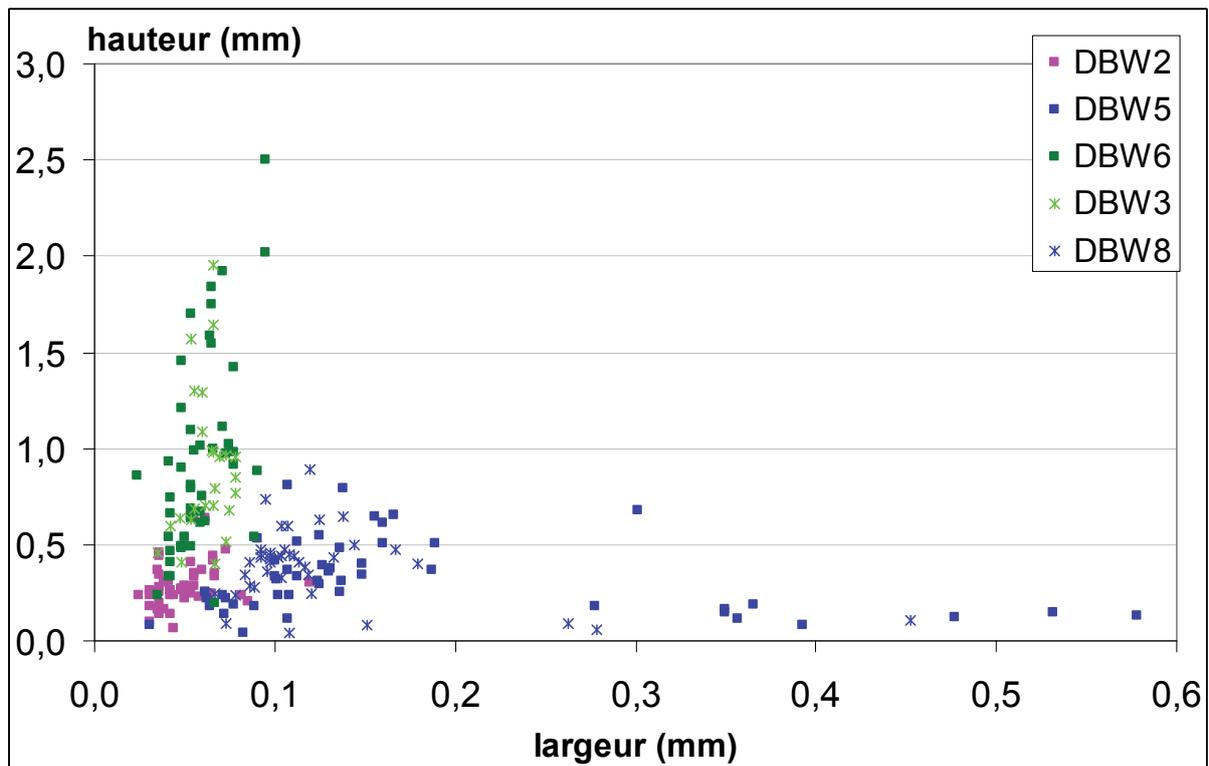


Fig. V.13. Taille des rayons (mm) illustrant la différence entre les trois spécimens DBW2, 5 et 6 (n=50). Pour plus de clarté seuls deux autres spécimens ont été illustrés : DBW3, de même type que DBW6, et DBW8, de même type que DBW5.

5.2.2. Axe compressé (spécimen DBW4)

Ce spécimen est un axe de 5.3 x 4.4 cm de diamètre. La zone de la stèle mesure 1.2 x 0.3 cm. Sa forme allongée est vraisemblablement due à la compression. La structure cellulaire a été

remplacée par des cristaux grossiers et l'anatomie de la moelle et des faisceaux de xylème primaire est donc inconnue. Par contre on observe plusieurs petites traces foliaires en périphérie (Planche V.8, d ; Fig. V.14). Ces traces comportent un seul pôle de protoxylème mésarche et sont accompagnées d'un peu de parenchyme sur leur face adaxiale. Elles mesurent un peu moins de 300 μm . Les trachéides de xylème primaire ont un diamètre maximum de 60 μm . On observe jusqu'à 9 traces à différents stades d'émission sur une même coupe. La figure V.14 montre les traces sur deux sections transversales distantes d'environ 2 mm. Aucune trace n'a été observée à plus de 3 mm du bord de la stèle ce qui laisse penser que les organes innervés étaient caduques.

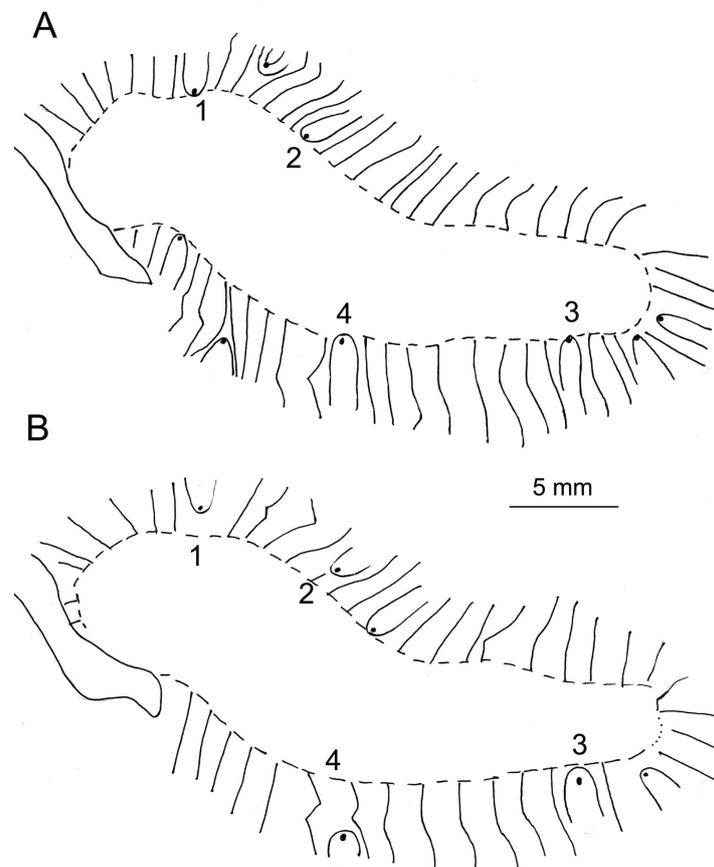


Fig. V.14. DBW4 - Dessin de la stèle sur deux sections transversales, DBW4-1 (A) et DBW4-2 (B) distantes d'environ 2 mm montrant la disposition des traces foliaires. A est la section la plus proximale ; certaines traces ont été numérotées pour faciliter la lecture du dessin.

Le xylème secondaire est très compressé et il n'est pas possible d'identifier les cernes. Quand elles sont bien conservées, les trachéides sont carrées à rectangulaire en coupe transversale. Leur paroi radiale porte 1 à 3 rangs de ponctuations araucarioïdes à petite aperture étroite. Les rayons, uni à trisériés et hauts en coupe tangentielle sont comparables à ceux du type DBW6 décrits précédemment.

5.2.3. Partie centrale d'axe (spécimen DBW9)

Ce petit spécimen de 2.5 cm de diamètre correspond à un morceau de moelle parenchymateuse. En dehors des cellules de parenchyme, cette moelle contient (1) des cellules à contenu noir, à paroi minces, (2) des cellules sans contenu, à paroi épaissie, qui forment des faisceaux et (3) de vrais nids scléreux avec un aspect rayonnant (Planche V.8, a).

Un peu de bois (2 mm) est conservé sur un bord. Les rayons sont uni- à bisériés. On observe aussi une trace vasculaire avec un pôle de protoxylème mésarche qui quitte la stèle (Planche V.8, c).

5.3. Discussion

L'anatomie des spécimens de la Ducabrook Formation soulève plusieurs questions. Tout d'abord, la présence de trois types de bois traduit-elle la présence de trois taxons différents ou s'agit-il de variations au sein d'une même espèce ? Gordon (1935) distingue le bois des différentes espèces de *Pitus* par la largeur des rayons (taille maxi et taille moyenne) et la forme des trachéides (droites ou courbées). Quant aux variations de la hauteur des rayons, elles ont été suivies à différentes distances de la moelle dans un tronc de *Pitus withamii* du Viséen d'Ecosse (Galtier et Scott, 1994). Si la hauteur maximum des rayons augmente vers la périphérie du bois, la hauteur moyenne reste significativement la même et serait donc un bon indicateur. Dans le cas des spécimens de la Ducabrook Formation, les largeurs et les hauteurs moyennes sont très différentes, il semble donc que l'on soit bien en présence de 3 taxons différents.

	Largeur (cellules)	Hauteur (cellules)
DBW2	1- <u>1.8</u> -3	1- <u>6.2</u> -14
DBW6	1- <u>2.4</u> -4	1- <u>21.7</u> -56 (100)
DBW5	1- <u>4.5</u> -8	1- <u>11</u> -24
<i>Pitus antiqua</i>	2- <u>3</u> -5	
<i>P. withamii</i>	1- <u>1.7</u> -4	2- <u>14</u> -78
<i>P. primaeva</i>	8- <u>10</u> -15	
<i>P. dayi</i>	4- <u>5</u> -6	
<i>Eristophyton waltonii</i>	1- <u>2</u> -5	1-(<u>5-10</u>)-50
<i>E.fasciculare</i>	1- <u>1.5</u> -3	1- <u>7</u> -22
<i>Paleoxylon bourbachensis</i>	2-3	7- <u>25.5</u> -70
<i>Dadoxylon ambiguum</i>	1- <u>1.5</u> -3	1-(<u>1-10</u>)-35
MSM11	1- <u>2.2</u> -6	1- <u>17.7</u> -50

Tableau V.5. Comparaison de la taille des rayons des bois de la Ducabrook Formation, de spécimens du Mississippien d'Europe et de MSM11, un spécimen à bois de type II de Mt St Michael (chapitre V. 4.).

Le tableau V.5 compare la taille des rayons des spécimens de la Ducabrook Formation à des bois du Mississippien d'Europe pour lequel des données quantitatives sont disponibles. DBW2, qui a les rayons les plus étroits et les plus bas a des valeurs comparables à *Eristophyton fasciculare* ou *Dadoxylon ambiguum*. L'espèce qui ressemble le plus à DBW6 est *Paleoxylon bourbachensis*. Cette espèce a été comparée à *Pitus withamii* par Galtier *et al.* (1998a) mais ses rayons sont en moyenne plus larges et plus hauts. Enfin, DBW5, caractérisé par des rayons très larges, se rapproche plus de *Pitus dayi*. La structure primaire étant inconnue tant dans les spécimens de la Ducabrook Formation que dans certains des taxons mississippiens (ex. *Dadoxylon ambiguum*) cette comparaison a seulement une valeur indicative. Elle montre que l'on observe une diversité des bois de lignophytes comparable à celle de localités mississippiennes d'Europe.

Un deuxième point concerne la phyllotaxie observée sur le spécimen DBW4 (Fig. V.14). On observe à la fois des traces qui partent très proches les unes des autres et des zones apparemment sans départ de traces. Une première interprétation est qu'il s'agit d'un artéfact dû à la compression du spécimen et à la mauvaise préservation de la bordure de la stèle. Cependant la présence d'une distribution particulière est soutenue par l'observation de deux autres spécimens, l'un provenant de la même localité (DBW6) et l'autre du Mont St Michael, dans le Burdekin Basin (Chapitre V.4.). Ces deux spécimens présentent le même type de bois que DBW4. Le premier, DBW6 est un morceau de bois mais on observe dans sa zone la plus interne trois traces qui apparaissent presque au même stade en coupe transversale (Planche V.8, b). Ceci confirme l'émission rapprochée de traces situées dans une même zone de la stèle. Le second spécimen, MSM11, rappelle DBW4 car sa partie centrale est présente mais non préservée. Dans ce cas aussi on observe l'émission de traces proches les unes des autres et une zone d'où ne part apparemment aucune trace (voir Fig. V.9).

Deux hypothèses sont à envisager : (1) il s'agit d'une phyllotaxie complexe à spirales multiples, (2) plusieurs traces innervent un même organe latéral. Dans le premier cas comment expliquer que les traces soient émises dans une seule zone sur certaines sections de MSM11, est-ce dû à un problème de préservation ou à une irrégularité propre au spécimen ? D'autre part les traces sont très rapprochées et donc les organes latéraux qu'elles innervent devaient se recouvrir au moins partiellement.

Dans le deuxième cas, la vascularisation d'un seul organe latéral par plusieurs traces est

documentée chez plusieurs lignophytes du Mississippien. Les Calamopityales *Diichnia* et *Triichnia* par exemple ont respectivement des traces doubles et triples. De même *Faironia* (Chapitre III. 3), qui présente des caractères de Calamopityales et de formes arborescentes de type *Pitus*, émet des paires de traces qui donnent dans le cortex un unique pétiole. Dans tous les cas, les bases de pétioles comprennent plusieurs faisceaux de xylème primaire distincts. Les lignophytes arborescentes du Tournaisien des USA *Cauloxylon*, *Picnoxylon* et *Megalomyelon* (Cribbs, 1938, 1939, 1940) ont aussi des traces qui semblent être émises par paires, voire plus. La figure V.15 qui représente l'émission des traces de *Megalomyelon* illustre une répartition inégale des traces qui semble comparable au pattern observé dans les spécimens australiens. Ces traces sont occluses et s'arrêtent à quelques millimètres dans le bois des trois genres décrits par Cribbs ; on ne sait donc pas si ces groupes de traces aboutissaient dans un même organe.

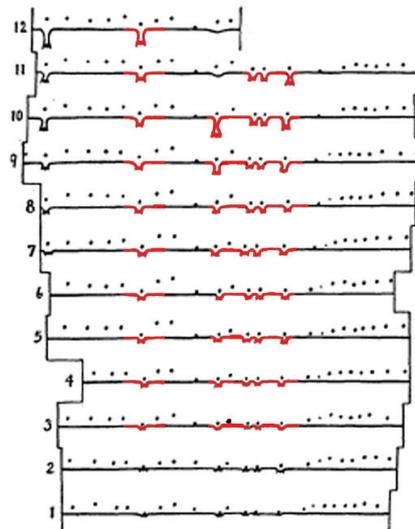


Fig. V.15. Mode d'émission des traces (en rouge) de *Megalomyelon* (Cribbs, 1940)

Synthèse

La Ducabrook Formation contient au moins trois taxons différents de lignophytes arborescentes. Tous présentent un bois avec des ponctuations araucarioïdes sur la paroi radiale des trachéides et des rayons parenchymateux multisériés. Au moins deux spécimens montrent des cernes de croissance. La distinction entre les trois taxons est établie sur la base de la taille moyenne des rayons en section tangentielle. Deux taxons ne sont représentés que par des morceaux de bois, le troisième par du bois et des axes présentant soit une phyllotaxie complexe soit des feuilles dont la vascularisation est issue de plusieurs traces. Ce dernier est *a priori* comparable au type II de la localité Mt St Michael.

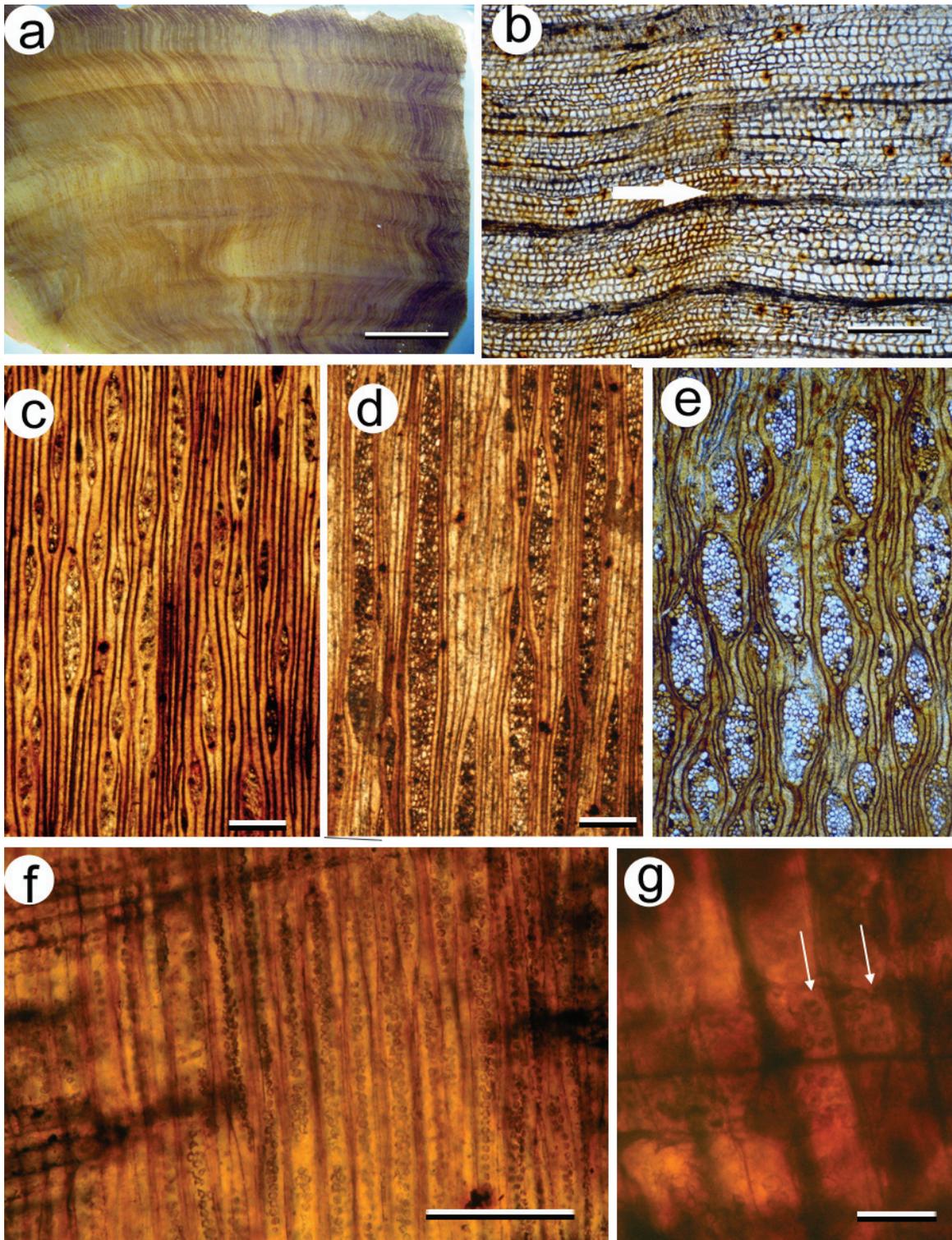


Planche V-7. – Bois de la Ducabrook Formation

a. Bois de DBW2 en coupe transversale montrant les cernes de croissance. Lame DBW2a Echelle 5 mm.

b. Détail d'une limite de cerne sur le même spécimen. Echelle 250 µm.

c-e Taille des rayons en coupe tangentielle- Echelle 250 µm.

c. DBW2- rayons bas et uni à trisériés. Lame DBW2b

d. DBW6 – rayons très hauts et uni à quadrisériés. Lame DBW6b

e. DBW5 – rayons arrondis, très larges et pas hauts. Lame DBW5b

f. Ponctuations multisériées de la paroi radiale des trachéides. Lame DBW2c. Echelle 200 µm.

g. Ponctuations de champ. Lame DBW8c. Echelle 50 µm.

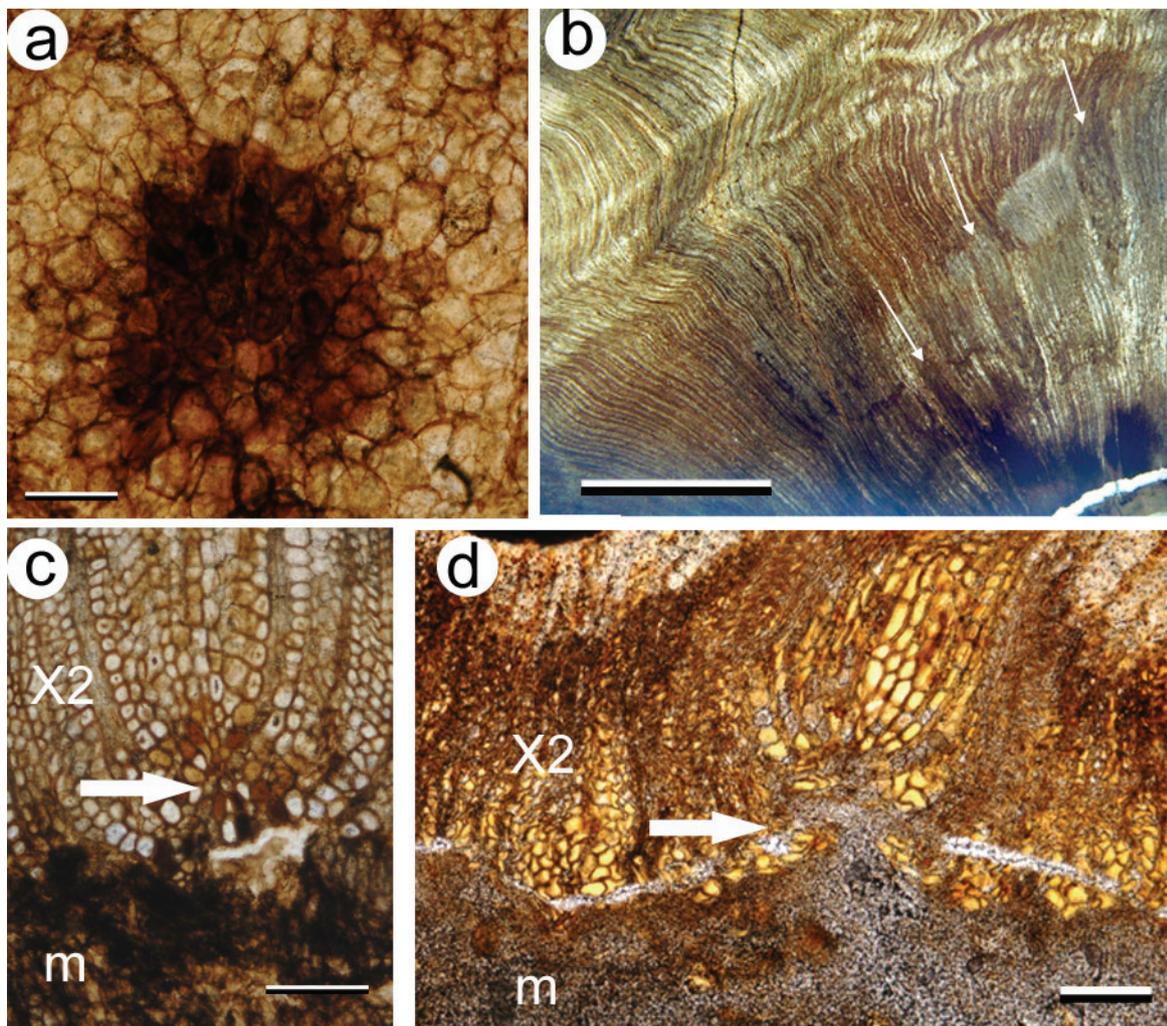


Planche V-8. Bois de la Ducabrook Formation. Stèle et émission de traces vasculaires.

- a. DBW9 - cellules à paroi épaissie dans la moelle. Echelle 250 μ m
- b. DBW6 - trois traces très proches dans le bois (flèches). Echelle 5 mm
- c. DBW9 - départ d'une trace (flèche ; m= moelle ; X2=xylème secondaire). Echelle 250 μ m
- d. DBW4 - départ d'une trace (flèche ; m= moelle ; X2=xylème secondaire). Echelle 250 μ m

6. Tronc du Yarrol Basin, Viséen supérieur

6.1. Matériel et méthodes

Le spécimen décrit dans cette partie est un tronc décortiqué provenant du Yarrol Basin, dans le sud du Queensland. Il a été collecté par les géologues du Geological Survey of Queensland dans le nord du bassin, près de la ville de Rockhampton (coordonnées 23°22'9''S, 150°14'5''E ; Fig. V.16), dans un horizon non-nommé situé entre le Lion Creek Limestone et la Neerkol Formation. L'âge Viséen supérieur est contraint par la biostratigraphie des coraux et des brachiopodes.

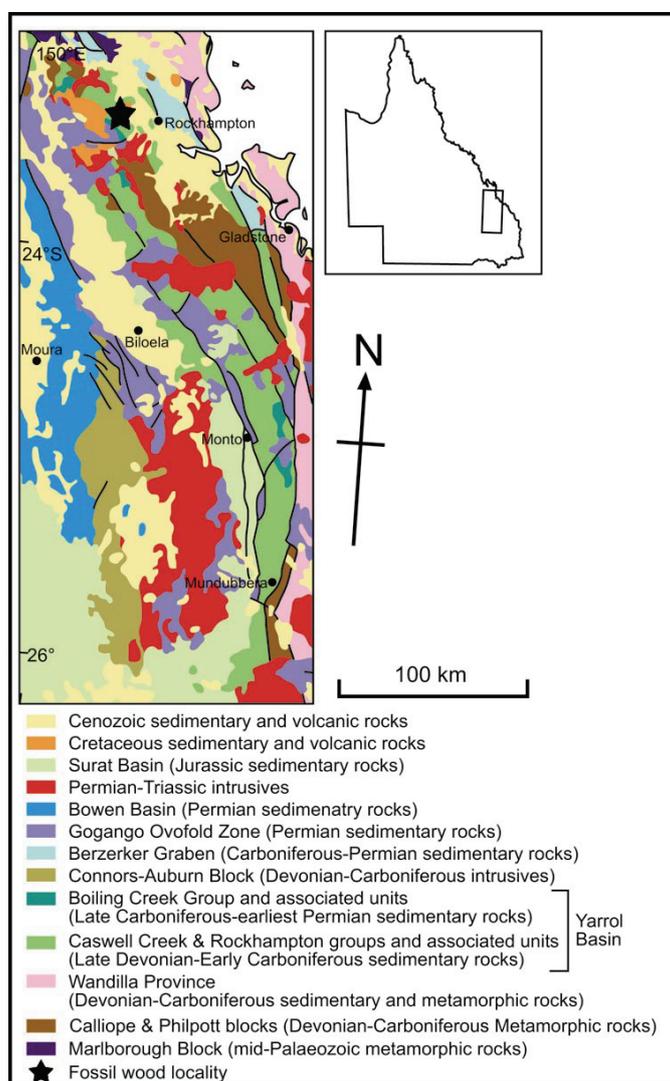


Fig. V.16. Géologie du Yarrol Basin et localité à bois fossile (étoile noire).

Le spécimen est un tronc décortiqué de 14.5 x 9 cm de diamètre. Il a été coupé en deux parties : YB1 dans laquelle ont été faites les coupes, et YB2 qui permet d'observer la section

complète du tronc. La partie YB1 a été découpée en 13 morceaux (A à M) par le musée du Queensland. Le plus gros morceau fait 7.5 x 5 x 3.5 cm, il représente la partie la plus externe du spécimen et comporte seulement du xylème secondaire. Les morceaux A-E et M comportent une partie de la moelle. Les autres sont constitués uniquement de xylème secondaire. Le spécimen est silicifié mais comporte encore une grande proportion de matière organique. L'étude a été réalisée à partir des lames minces empruntées, de nouvelles lames et de peel-sections à l'acide fluorhydrique.

6.2. Description

En coupe transversale (Fig. V.17; Planche V.9, a) le centre du spécimen est composé d'une large moelle parenchymateuse légèrement comprimée de 2.5 x 3.5 cm de diamètre. De nombreux faisceaux de xylème primaire de petite taille sont répartis en périphérie de la moelle. Le bois atteint environ 5.5 cm d'épaisseur et est traversé par de nombreux rayons multisériés.

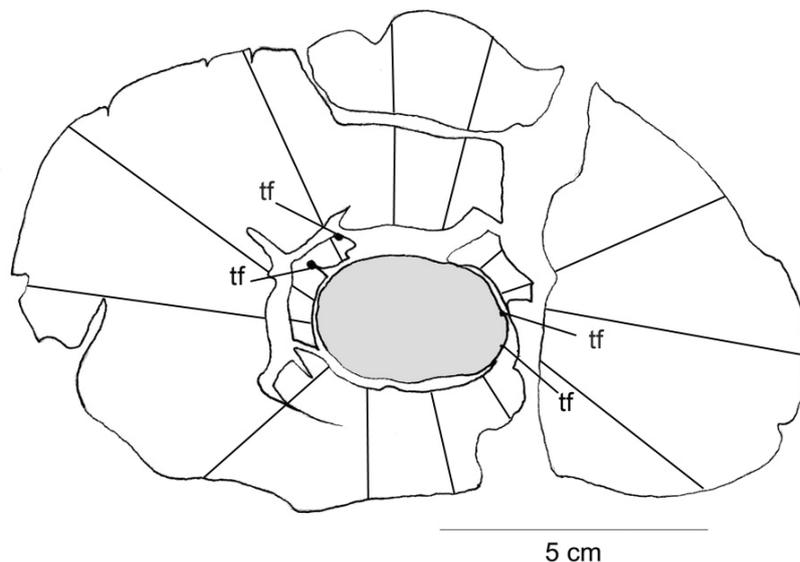


Fig. V.17. Aspect général de YB2 en coupe transversale.
La zone grisée correspond à la moelle ; tf : traces foliaires. Peel YB2-s1

6.2.1. Stèle et émission d'organes latéraux

La moelle est elliptique et très bien conservée (Fig. V.17 ; Planche V.9, a). Elle contient au moins deux sortes de cellules (Planche V.9, b): des cellules de parenchyme sans contenu apparent, les plus abondantes, et des cellules à contenu noir, vraisemblablement de nature sécrétrice. Ces dernières sont réparties de manière aléatoire et représentent une proportion

d'environ 1/25 cellules dans la moelle.

Les cellules sans contenu sont des cellules de parenchyme de forme polygonales à arrondie. En coupe transversale elles mesurent en moyenne 151 μm de diamètre (84-229 μm). Elles sont généralement allongées radialement sauf vers le centre où elles sont à peu près isodiamétriques.

Les cellules à contenu noir sont isodiamétriques, à paroi mince. Leur forme et leur taille sont identiques à celles des cellules sans contenu, que ce soit en section transversale ou en section longitudinale. Lorsque la section est assez fine, le contenu noir apparaît sous la forme d'un reticulum légèrement détaché des parois. Beaucoup de ces cellules sont apparemment en cours de division et apparaissent par 2. Ces divisions se font aussi bien dans le plan transversal que dans le plan radial (Planche V.9, b).

La zone de contact entre la moelle et le bois n'est pas conservée sur toute la circonférence du spécimen. L'observation du xylème primaire et du mode d'émission des traces foliaires a été réalisée en partie sur des peels du tronc entier et en partie sur les lames minces des morceaux A-E et M.

Les faisceaux de xylème primaire sont généralement très petits et se présentent sous la forme de petits groupes de quelques trachéides séparés du xylème secondaire par 2 à 6 cellules de parenchyme (Planche V.9, c-f). La forme de ces faisceaux et le nombre de trachéides qui les compose est très variable (Planche V.9, d-f). Ils forment une sorte d'anneau dans la zone externe de la moelle ; il n'y a aucune évidence de véritables faisceaux médullaires plus enfoncés dans la moelle. La distance entre deux groupes de trachéides est assez irrégulière.

Certains faisceaux présentent 1-3 trachéides de petite taille en position centrale interprétées comme du protoxylème (Planche V.9, f). La maturation est donc mésarche. Dans d'autres groupes il est impossible de distinguer du métaxylème et du protoxylème en coupe transversale (Planche V.9, d).

Plusieurs départs de traces vers des organes latéraux ont pu être observés (Planche V.10, a-c), à la fois sur des peels de la section complète du tronc et sur des lames minces. Sur la section complète du tronc les traces sont peu abondantes. Sur la section représentée à la figure V.17, on observe deux traces au même stade et dans la même zone du bois. Deux autres traces en préparation sont visibles dans la partie droite de la moelle et forment avec les deux premières un angle d'environ 140° . Ce groupement par paires des traces n'a pas été observé sur les lames minces -soit parce que les zones représentées sont trop petites, soit parce que ce

groupement n'est pas régulier. Dans chaque cas, la trace est très grosse par rapport aux faisceaux péri-médullaires et constituée de 3 faisceaux de xylème primaire mésarches alignés radialement (Planche V.10, c). Au départ de la trace le faisceau médian est généralement le plus petit ; les deux autres sont plus larges que les faisceaux péri-médullaires. L'ensemble de ces trois faisceaux s'enfonce dans le bois. Aucune trace dans ce spécimen n'est associée de façon évidente à un faisceau péri-médullaire. L'absence de trace visible en périphérie du bois indique qu'elles innervaient des organes caducs.

6.2.2. Xylème secondaire (Planche V.10)

Coupe transversale (Planche V.10, d et e ; Fig. V.18): dans les zones non compressées du bois on distingue des cernes caractérisés par une faible proportion de bois tardif et un passage brusque à des trachéides larges (Planche V.10 d). Seuls quelques uns de ces cernes sont complets, sans zone déformée; ils mesurent 3 à 7 mm. On observe aussi des faux-cernes composés de 3-5 rangées de trachéides dont le diamètre radial est réduit (Fig V.18). Les trachéides de xylème secondaire ont une forme polygonale et mesurent 17 à 75 μm . Les rayons sont longs en coupe transversale, certains traversent toute l'épaisseur du bois. Ils séparent 2 à 10 files de trachéides et s'élargissent au contact de la moelle par augmentation du diamètre des cellules.

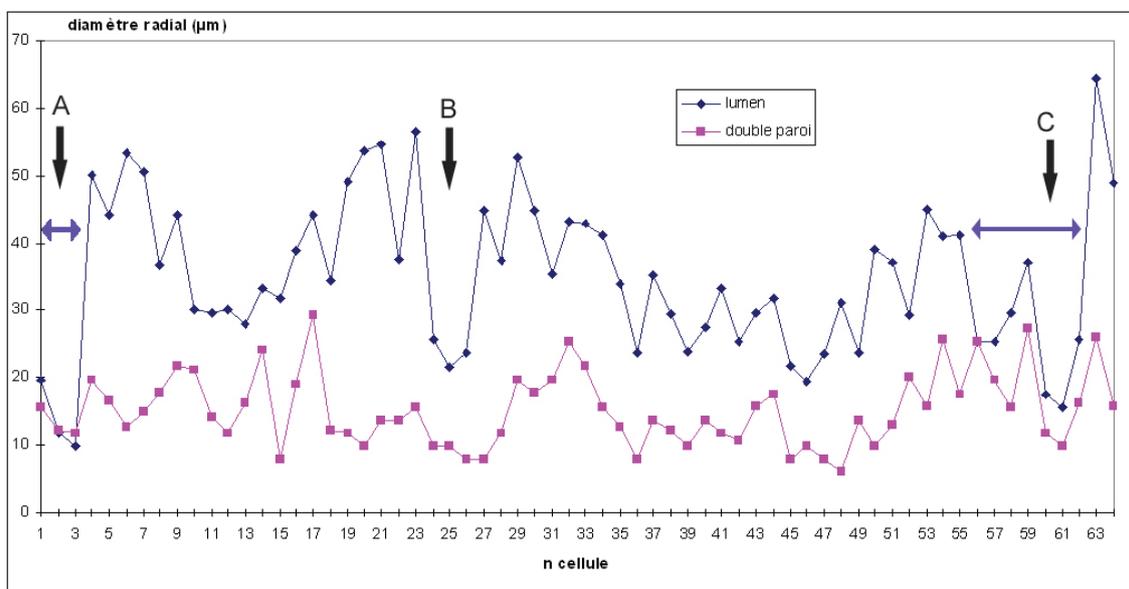


Fig. V.18. Analyse quantitative d'un cerne du tronc du Yarrol Basin. En bleu, le diamètre radial du lumen des trachéides, en rose l'épaisseur des 2 parois cellulaires consécutives. A et C indiquent deux limites de cernes, B un faux-cerne. Les doubles flèches horizontales indiquent le bois tardif.

Coupe tangentielle (Planche V.10, f): Les parois tangentielles des trachéides ne sont pas

ponctuées. Les rayons ont 2 à 5 cellules de large et peuvent atteindre une soixantaine de cellules de haut (Fig. V.19). La taille moyenne pour 100 rayons est de 2.7 cellules de large et 14 cellules de haut. Sur les coupes tangentielles, les cellules de rayons sont rondes à polygonales, avec des tailles hétérogènes. Elles mesurent en moyenne 32 μm de large (16-53 μm) et 55 μm de haut (30-79 μm).

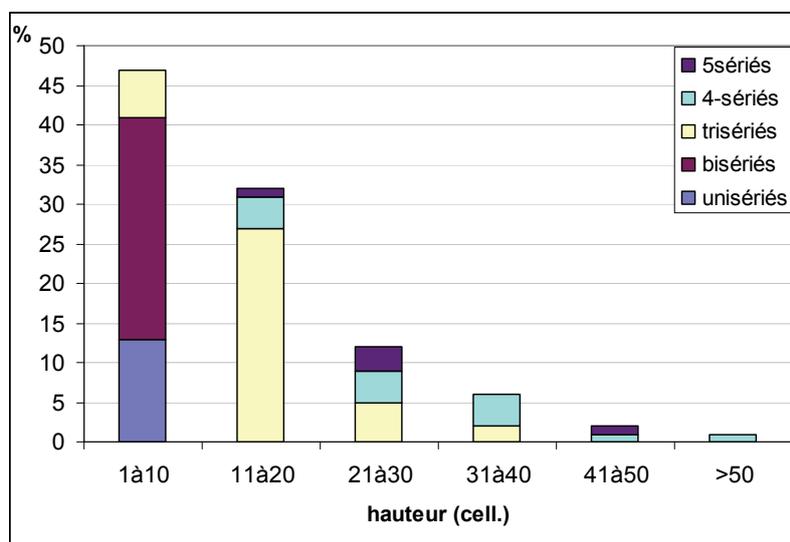


Fig. V.19. Taille des rayons du tronc du Yarrol Basin.

Coupe radiale (Planche V.10, g): la paroi des trachéides porte 1-4 rangs de ponctuations qui apparaissent hexagonales à arrondies selon la préservation. La plupart des trachéides (86%) ont 2 ou 3 rangs de ponctuations. La disposition est toujours alterne. Les ponctuations ont un diamètre moyen de 14 μm (10-20 μm , n=30). Les ouvertures sont obliques et leur forme varie d'une fente étroite à un ovale. Les cellules de rayon ont une longueur de 81 à 257 μm . Leurs parois transversales sont verticales. Il n'y a pas de trachéides de rayon. Les champs de croisements contiennent 6-10/12 ponctuations serrées rondes à ovales de type araucarioïdes.

6.3. Affinités

Le tronc du Yarrol Basin est caractérisé par (1) une large eustèle parenchymateuse avec de nombreux faisceaux de xylème primaire petits et séparés du bois, (2) des traces foliaires qui peuvent être émises par paires et comportent au début de leur course trois faisceaux de protoxylème alignés radialement (3) un bois avec des rayons multisériés et hauts et des trachéides portant des ponctuations araucarioïdes.

Cauloxylon (Cribbs, 1939) et *Eristophyton waltonii* (Lacey, 1953; Galtier et Scott, 1990)

ressemblent au tronc du Yarrol basin par leur bois et par la présence de nombreux petits faisceaux de xylème primaire séparés du bois mais se distinguent par la présence de nids scléreux dans leur moelle.

Le tronc du Yarrol Basin présente aussi de nombreuses similarités avec le spécimen algérien (chapitre 4) et avec *Pitus*, en particulier *Pitus antiqua*. *Pitus antiqua* possède un bois avec des rayons élargis près de la moelle, de 1 à 5 cellules de large en coupe tangentielle et atteignant plus de 70 cellules de haut. On retrouve aussi chez *Pitus antiqua* une moelle avec des cellules à contenu (Gordon, 1935), des faisceaux de xylème primaire petits et séparés du bois. Le genre *Pitus* est caractérisé par la présence de faisceaux de xylème primaire médullaires. Toutefois il convient de noter que si ces derniers sont documentés chez toutes les espèces de *Pitus* dont le système vasculaire primaire est connu, cela n'est pas vrai pour tous les spécimens ; le spécimen type de *Pitus antiqua* par exemple en est dépourvu (voir fig. I.7).

La principale différence entre le tronc du Yarrol Basin et *Pitus* est l'anatomie des traces foliaires à leur départ de la stèle. Chez *Pitus*, la trace est simple, avec un seul pôle de protoxylème mésarce tandis que dans le spécimen australien, elle comporte 3 pôles alignés radialement.

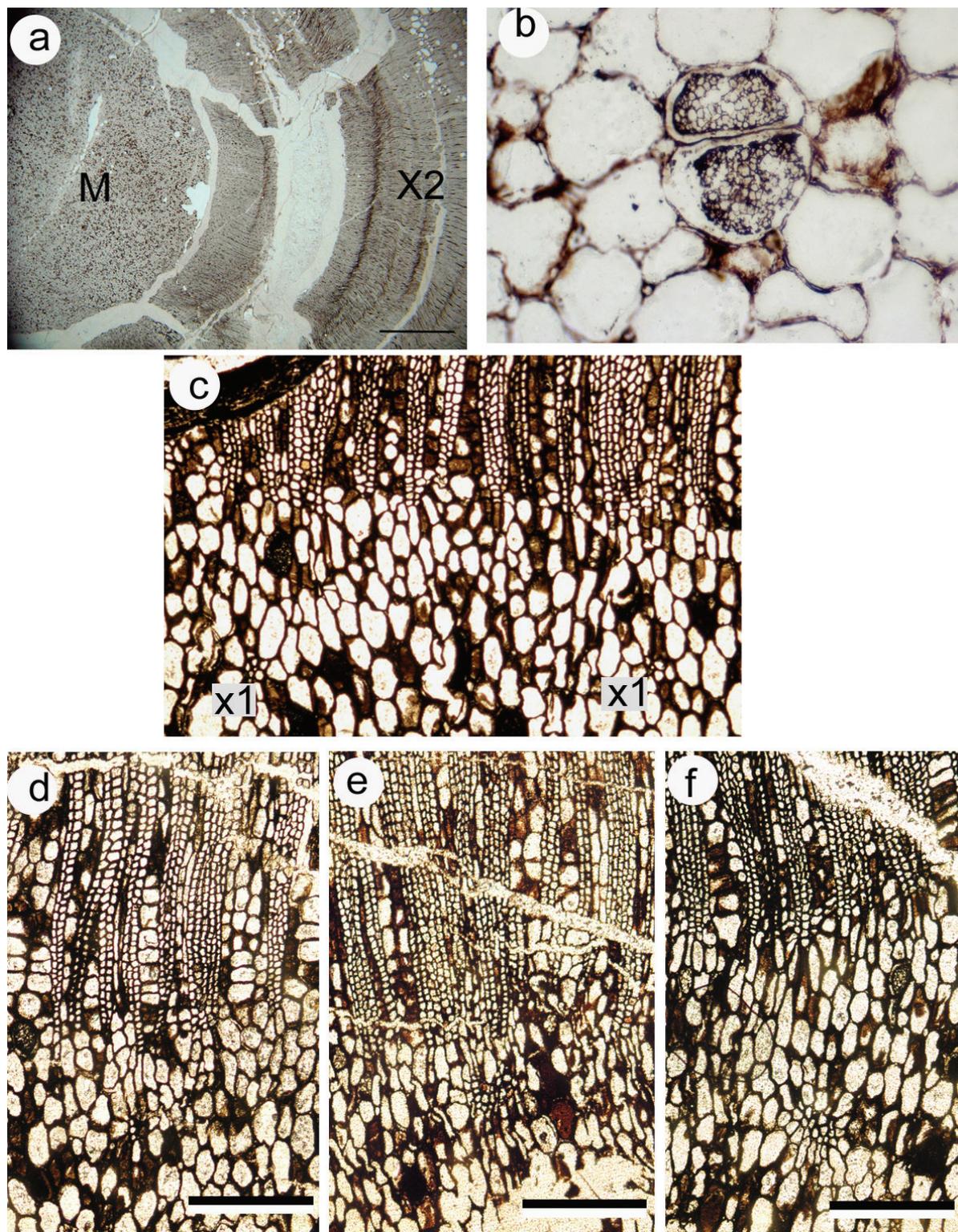


Planche V-9. Tronc du Yarrol Basin- stèle

- a. Vue d'ensemble en section transversale montrant la large moelle parenchymateuse (M) et le bois (X2). Peel non monté de YB2. Echelle 500 μ m.
- b. Cellules à contenu noir de la moelle en cours de division, coupe radiale. Lame YB1B0.
- c. Bord de la moelle en coupe transversale montrant les rayons du xylème secondaire élargis au contact de la moelle et deux faisceaux de xylème primaire immergés dans la moelle (X1).
- d. Faisceau de xylème primaire avec seulement quelques trachéides. Lame YB1E2. Echelle 500 μ m.
- e. Faisceau de xylème primaire en forme de fer à cheval. Lame YB1E2. Echelle 500 μ m.
- f. Un des plus gros faisceau de xylème primaire immergé. Lame YB1E2. Echelle 500 μ m.

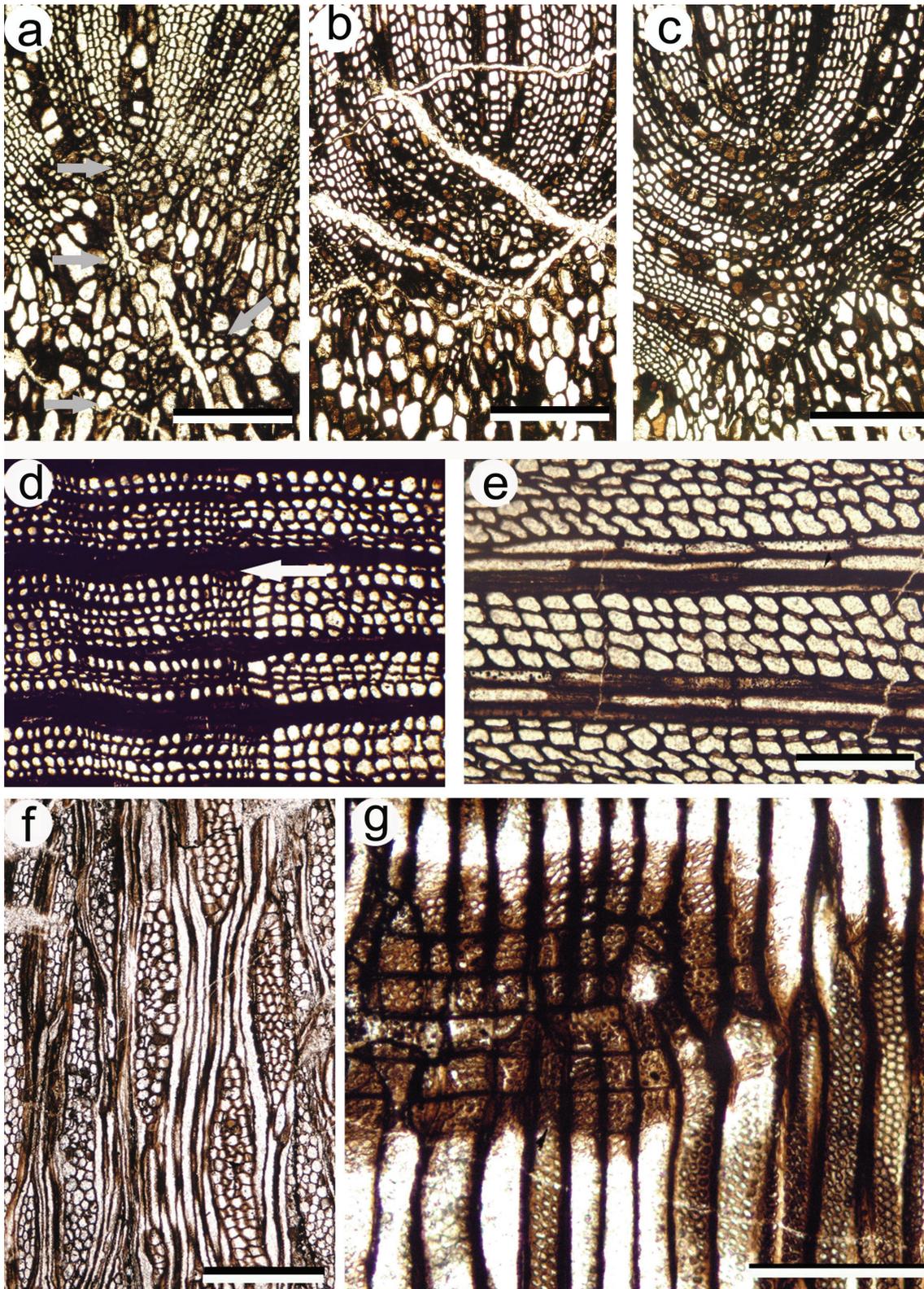


Planche V-10. Tronc du Yarrol Basin- traces et bois

a-c : traces foliaires en train de quitter la stèle à différents stades. Echelle 500 μ m. a. Lame YB1B0, les flèches grises indiquent les nombreux faisceaux de xylème primaire présents dans cette zone. b. Lame YB1B0. c. Lame YB1E1.

d-g : bois. d. Limite de cerne en coupe transversale (flèche) avec à gauche le bois terminal et à droite le début du cerne suivant ; e. Détail du bois en coupe transversale. Lame YB1E2. Echelle 200 μ m ; f. Rayons multi-sériés en coupe tangentielle. Lame YB1H0. Echelle 500 μ m ; g. Coupe radiale du bois illustrant les ponctuations araucarioïdes des trachéides et les champs de croisement. Lame YB1. Echelle 200 μ m.

7. Synthèse Australie.

7.1. Diversité des lignophytes arborescentes en Australie au Mississippien

- Les spécimens que nous avons décrits dans cette partie documentent pour la première fois la présence de lignophytes arborescentes en Australie dès le Tournaisien moyen. Ils illustrent aussi une diversité des formes comparable à celle des localités laurussiennes.
- Dans les localités du Tournaisien moyen, 3 taxons différents sont présents, dont deux présentant des petits rayons et des ponctuations larges et unisériées. Le premier taxon est représenté uniquement par des morceaux de bois présentant un type de ponctuations radiales et de champs inconnu en Europe et Amérique du nord pour cette période. Le second est représenté par des troncs atteignant 1 m de diamètre et attribués à *Protopitys buchiana*, une espèce précédemment reportée dans le Viséen de Pologne et de France. Enfin, le troisième taxon du Tournaisien moyen, lui aussi représenté par des troncs, possède un bois comparable à celui de *Pitus* ou *Eristophyton* du Mississippien d'Europe mais présente une phyllotaxie plus complexe et une écorce différente.
- Les bois du Drummond Basin d'âge Tournaisien supérieur à Viséen confirment la diversité des lignophytes arborescentes avec trois taxons différents identifiés sur la base de la taille de leurs rayons. L'un des trois est comparable à un des taxons du Tournaisien moyen. Tous ont des ponctuations multisériés et deux ont de grands rayons.
- Enfin dans le Yarrol Basin, un nouveau taxon est identifié dans un horizon d'âge Viséen supérieur. Il présente de nombreuses similarités avec le genre *Pitus* dont un bois avec des ponctuations araucarioïdes et des rayons hauts et multisériés. Il se distingue toutefois de *Pitus* par l'anatomie de ses traces foliaires.
- La diversité des types de bois rencontrés s'accompagne d'une diversité du mode d'émission des traces vers les organes latéraux.
- Les cernes sont absents dans le bois des spécimens d'âge Tournaisien moyen (Broken River Basin et Burdekin Basin). Ils sont marqués dans les spécimens du Tournaisien supérieur (Drummond Basin) et du Viséen supérieur (Yarrol Basin).

7.2. Le genre *Pitus* en Australie

Selon Morris (Morris, 1985) *Pitus sussmilchii* est facilement reconnaissable par son absence

de cernes de croissance et ses rayons multisériés. Au terme de cette investigation il apparaît que plusieurs taxons présentant un bois de type *Pitus*, c'est-à-dire avec des ponctuations araucarioïdes et des rayons multisériés, sont présent dans les gisements mississippiens d'Australie. Nous avons vu que les spécimens à bois de type II du Mt Saint Michael diffèrent a priori de *Pitus* par l'anatomie de leur écorce et par leur phyllotaxie. Dans le Drummond Basin, deux autres types de bois peuvent être comparés à des espèces de *Pitus* ; cependant l'absence d'anatomie du système vasculaire primaire ne permet pas de les identifier formellement à ce genre. Enfin le tronc du Yarrol Basin semble aussi se distinguer de *Pitus* par l'anatomie de ses traces foliaires. Au vu de ces résultats, il apparaît comme très probable que non seulement les différents bois du Mississippien d'Australie précédemment décrits sous le terme *Pitus susmilchii* ou *Pitus sp.* correspondent à plusieurs taxons différents, mais aussi qu'au moins une partie d'entre eux n'appartient pas au genre *Pitus*.

7.3. Implications paléogéographiques et paléoclimatiques

La présence d'au moins un taxon arborescent (*Protopitys*) commun à l'Australie et l'Europe au Tournaisien moyen est une preuve paléontologique supplémentaire de l'existence d'une connection entre Laurussia et Gondwana à la fin du Dévonien et/ou au début du Mississippien. L'étude de la localité de Ruxton (Tournaisien moyen) avait déjà montré une similarité au niveau générique entre des taxons australiens et laurussiens, en particulier avec ceux des localités écossaises du Tournaisien supérieur et du Viséen.

Morris considère qu'au Viséen *Pitus* formait des forêts ombrophiles en milieu tempéré avec un sous-bois de fougères arborescentes et que ceci traduisait le passage à un climat plus humide qu'au Tournaisien. Cette interprétation était basée sur (1) l'association de *Pitus* et de la fougère zygopteridale arborescente *Austraulepsis australis* dans le Viséen de New South Wales et (2) les cernes de croissance absents ou peu prononcés de spécimens de *Pitus* observés. Nous avons vu que la co-occurrence de lignophytes arborescentes et de fougères zygoptéridales arborescentes se retrouve au Tournaisien moyen dans la localité Mt St Michael avec *Symplocopteris* et au Tournaisien supérieur-Viséen dans la Ducabrook Formation (Drummond Basin) avec deux genre de fougères différents. Cette association n'est donc pas typique du Viséen. Aucune fougère arborescente (zygopteridale ou autre) n'est connue à cette période en Laurussia et cette association est donc à ce jour spécifique aux localités australiennes du Mississippien.

En ce qui concerne les cernes de croissance, ils sont absents ou peu marqués dans les spécimens du Tournaisien moyen mais marqués dans les bois de la Ducabrook Formation et le tronc du Yarrol Basin. La présence de cernes dans les spécimens du Drummond et du Yarrol Basin traduit des conditions environnementales moins régulières. Elles correspondent vraisemblablement à une saisonnalité plus marquée, à mettre en relation avec le déplacement de l'Australie vers le sud au cours du Mississippien. Pour des raisons de préservation des spécimens, les mesures de la taille des cernes ont été effectuées dans la partie interne du bois et ne peuvent donc pas être interprétées plus précisément en terme de climat. En effet, les cernes les plus internes reflètent une croissance rapide et irrégulière propre aux individus jeunes. Les faux-cernes du spécimen du Yarrol Basin traduisent des variations dans le rythme de croissance au sein d'une même saison. Chez les arbres actuels, les faux-cernes se forment en réponse à des perturbations environnementales durant la saison de croissance telles que la sécheresse ou des attaques de phytophages. Il est aussi possible dans le cas des spécimens australiens que les faux-cernes soient liés à l'activité volcanique.

CHAPITRE VI. DISPARITE
MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE DES
PREMIERES LIGNOPHYTES
ARBORESCENTES

CHAPITRE VI. DISPARITE MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE DES PREMIERES LIGNOPHYTES ARBORESCENTES

1. Introduction

Alors que les lignophytes arborescentes étaient représentées par le seul genre *Archaeopteris/Callixylon* au Dévonien supérieur, plus de 10 genres différents sont documentés au Mississippien (Fig. VI.1). Les nouveaux fossiles décrits dans les chapitres précédents confirment cette diversification des lignophytes arborescentes et montrent qu'elle a lieu dès le Tournaisien moyen dans les localités laurussiennes et australiennes. Comment cette diversification se traduit-elle en termes de disparité morphologique et anatomique de l'appareil végétatif ? Bien que tous les caractères ne soient pas documentés pour l'ensemble des lignophytes du Dévonien et du Mississippien, nous disposons souvent de données de bonne qualité sur l'anatomie du système vasculaire primaire et du bois ainsi que sur le mode de production des organes latéraux. Une partie de cette information a été utilisée dans des analyses phylogénétiques (Rothwell et Serbet, 1994; Hilton et Bateman, 2006) mais seulement pour un nombre réduit de taxons.

L'étude de la disparité morphologique au sein d'un groupe est une approche classique en paléontologie (voir une revue très complète dans Foote, 1997). Récemment plusieurs études ont été menées sur cette disparité au sein des plantes vasculaires avec la construction d'espaces morphologiques théoriques (ex.: Niklas, 1999) ou réalisés (ex: Boyce et Knoll, 2002). Grâce à l'utilisation d'analyses multivariées, ce type d'approche permet de synthétiser et d'analyser un grand nombre de données anatomiques et morphologiques. La comparaison des espaces morphologiques occupés au cours du temps peut mettre en évidence des périodes de diversification ou au contraire une canalisation de la diversité. Elle permet aussi d'envisager l'évolution d'un groupe en s'affranchissant de la taxonomie. A plus grande échelle, la comparaison entre l'évolution de la disparité morphologique et de la diversité taxonomique au sein d'un clade permet de comprendre les grands mécanismes évolutifs en jeu (Lupia, 1999).

Dans ce chapitre nous analysons la disparité morpho-anatomique de l'appareil végétatif des premières lignophytes en nous focalisant sur les formes arborescentes. Trois axes d'études sont abordés :

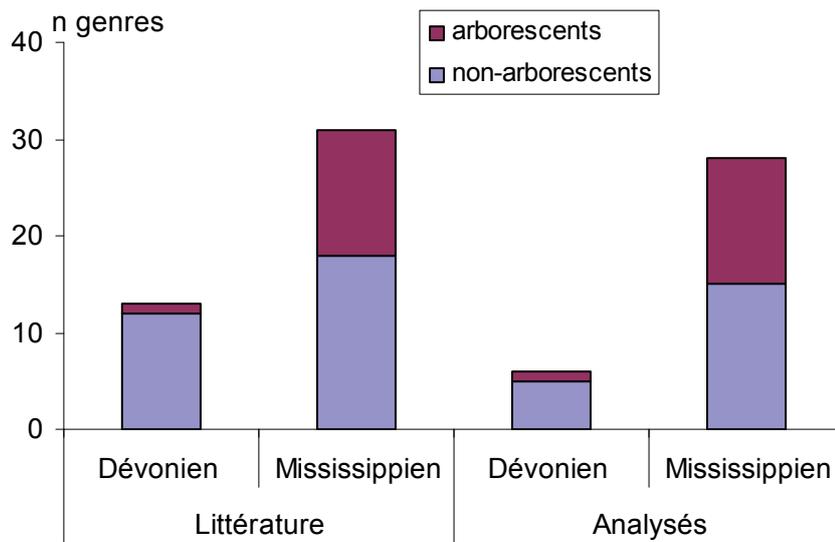


Fig. VI.1. Nombre de genres de tiges de lignophytes décrits dans la littérature et nombre de genres inclus dans l'analyse.

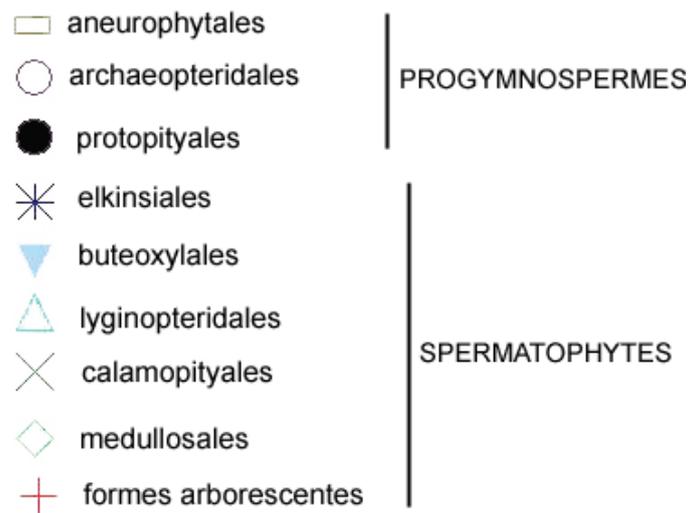


Fig. VI.2. Symboles utilisés pour les analyses incluant les taxons arborescents et non-arborescents.

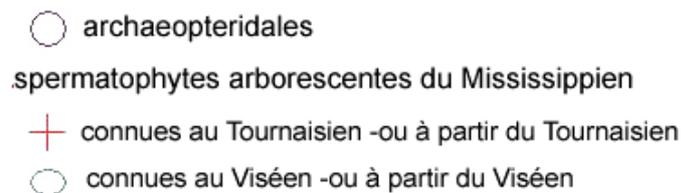


Fig. VI.3. Symboles utilisés pour les analyses incluant uniquement des taxons arborescents.

(1) comparaison des espaces morphologiques occupés par les formes arborescentes et par les formes non-arborescentes. Peut-on mettre en évidence une différence entre les formes arborescentes et les formes non-arborescentes ? Les deux groupes présentent-ils les mêmes modes de diversification au cours du temps ?

(2) évolution de l'espace morphologique occupé par les formes arborescentes au cours du temps. La diversification des formes arborescentes est-elle rapide ? Les formes du Mississippien occupent-elles le même espace morphologique qu'*Archaeopteris* ?

(3) effet de l'environnement. Est-il possible de mettre en relation certains caractères anatomiques du bois avec des contraintes environnementales ?

2. Matériel et méthodes

Les caractéristiques de la morphologie végétative générale, de l'anatomie du système vasculaire primaire, des traces foliaires et du bois ont été recensées pour 64 taxons de lignophytes du Dévonien supérieur et du Mississippien (liste en annexe 3). Les données sont issues de la littérature et de nouvelles observations réalisées à la fois sur des spécimens de collection (voir chapitre Matériel et Méthodes) et sur les nouveaux spécimens décrits dans cette thèse. La liste de taxons inclut des formes arborescentes et non-arborescentes. La plupart des genres ont été pris en compte (Fig. VI.1), sauf dans le cas de certaines progymnospermes connues uniquement en compression ou similaires à d'autres genres pour les caractères choisis. Chaque fois que possible, plusieurs espèces de chaque genre sont incluses. Les progymnospermes sont représentées par 4 Aneurophytales, 8 Archaeopteridales et 3 Protopytales ; les plantes à graines par 1 Elkinsiales, 2 Buteoxylales, 9 Lyginopteridales, 14 Calamopityales, 2 Medullosales. Cette analyse inclut enfin 21 formes arborescentes d'affinités incertaines. Ces taxons ont été codés pour 15 caractères binaires ou à états multiples non-ordonnés. Les symboles utilisés dans les analyses sont présentés sur les figures VI.2 et VI.3.

Une analyse en coordonnées principales (ACoP) de la matrice obtenue a été effectuée avec le logiciel PAST (Hammer *et al.*, 2001). Ce type d'analyse se base sur une matrice de dissimilarité, ici le nombre de différences d'état de caractères pour chaque paire de taxon. La matrice de dissimilarité permet de construire un nuage de points dans un espace à n dimensions, n étant le nombre de taxons. Les axes qui permettent de définir géométriquement

ce nuage de point sont calculés, ainsi que le pourcentage de variation expliqué par chacun de ces nouveaux axes. Les deux axes de l'analyse qui expliquent le maximum de variation sont utilisés pour représenter l'espace morphologique. Nous avons utilisé des ellipses de confiance à probabilité de 95% afin de mieux appréhender la position respective des espaces morphologiques.

Analyses complémentaires

Afin d'étudier plus précisément certains points de l'anatomie des lignophytes du Dévonien supérieur et du Mississippien, des analyses complémentaires ont été réalisées sur des ensembles de caractères plus limités :

- une analyse en coordonnées principales incluant uniquement les caractères 1 à 12 de l'analyse globale qui correspondent à la morphologie et l'anatomie du système vasculaire primaire.
- une comparaison de la taille maximum des trachéides de xylème primaire et secondaire dans les différents taxons à l'aide d'un graphique bivarié classique
- une analyse en composantes principales (ACP) de caractères quantitatifs du bois. L'ACP est une méthode moins souple que l'ACoP car elle est obligatoirement basée sur une matrice de distance euclidienne. Par contre elle permet d'analyser non seulement les relations entre les taxons mais aussi entre les variables, ainsi que leur contribution respective à l'espace morphologique.

La liste des caractères, des taxons, ainsi que les matrices utilisées pour chaque analyse et le pourcentage de variation expliqué par les différents axes sont donnés dans l'annexe 3.

3. Résultats

3.1. Analyse globale

Si on réalise une analyse avec tous les taxons pour les 15 caractères (Fig. VI.4) on observe que les espaces occupés par les formes arborescentes (y compris les Archaeopteridales et les Protopityales) et non arborescentes sont en partie distincts (la discrimination se fait principalement selon l'axe 1) mais se recoupent. On note aussi que :

- l'espace occupé au Dévonien par les progymnospermes Aneurophytales ne l'est plus par la suite, même si certaines Lyginopteridales en sont proches. Par contre l'espace occupé par les Aarchéopteridales et celui d'*Elkinsia* sont toujours occupés au Mississippien ;

- au sein des progymnospermes on observe une différence nette entre les Aneurophytales et les Archaeopteridales. *Protospitys* se place plus près des Aneurophytales selon l'axe 2 tout en étant dans le groupe des formes arborescentes selon l'axe 1 ;
- *Elkinsia*, la première plante à graine, est placée près des Lyginopteridales et des Buteoxylales. Par rapport au modèle ancestral de spermatophyte représenté par *Elkinsia*, les formes arborescentes et le groupe Calamopityales + Medullosales présentent des espaces morphologiques plus dérivés.
- le nouveau genre *Faironia* se place avec les formes arborescentes mais est proche des formes non-arborescentes selon l'axe 1.

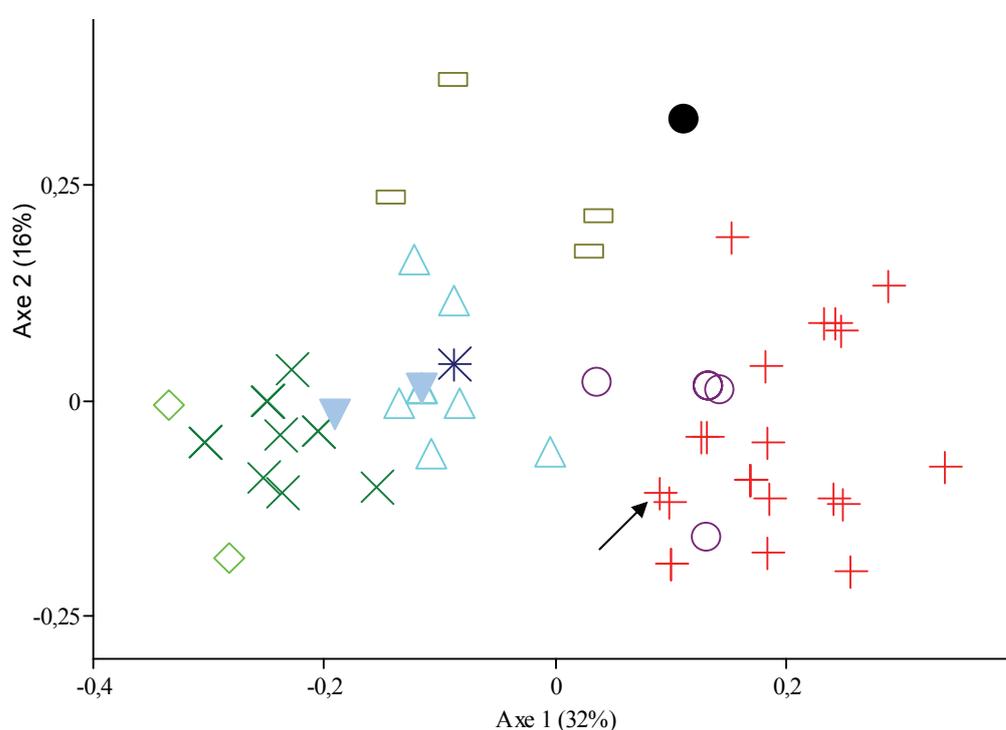


Fig. VI.4. Analyse en coordonnées principales pour tous les taxons et tous les caractères. Les deux axes représentent 48% de la variation initiale. La flèche noire indique la position de *Faironia*.

Si on analyse uniquement les formes arborescentes (Fig. VI.5) on constate que l'espace occupé par les formes du Mississippien est plus étendu que celui occupé par *Archaeopteris/Callixylon* au Dévonien et que les deux espaces se superposent en partie. La Fig.VI.6 permet de mieux visualiser l'évolution de l'espace morphologique des formes arborescentes au cours du temps.

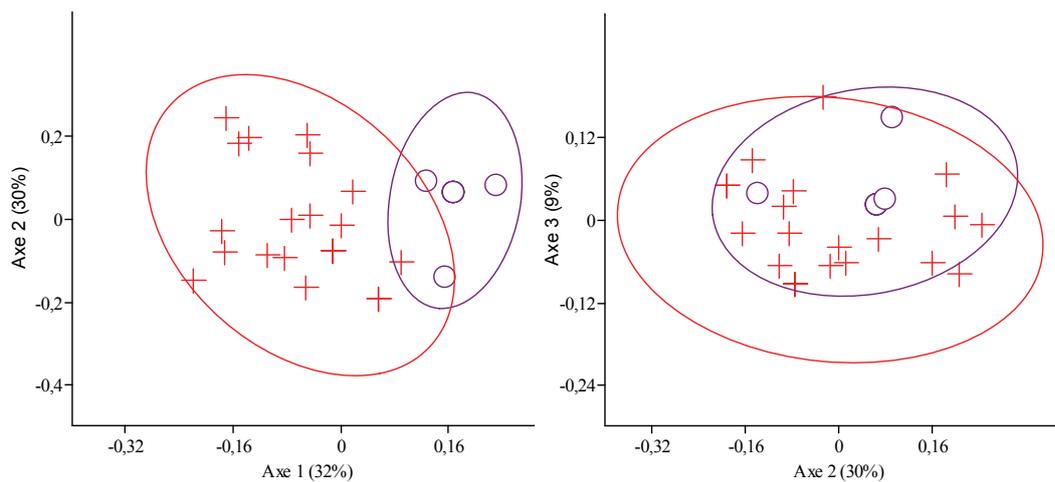


Fig. VI.5. Analyse en coordonnées principales pour les taxons arborescents (*Prototypis* exclu). Résultats en fonction des axes 1 et 2 (62% de la variation initiale) et en fonction des axes 2 et 3 (39%) avec les ellipses de confiance.

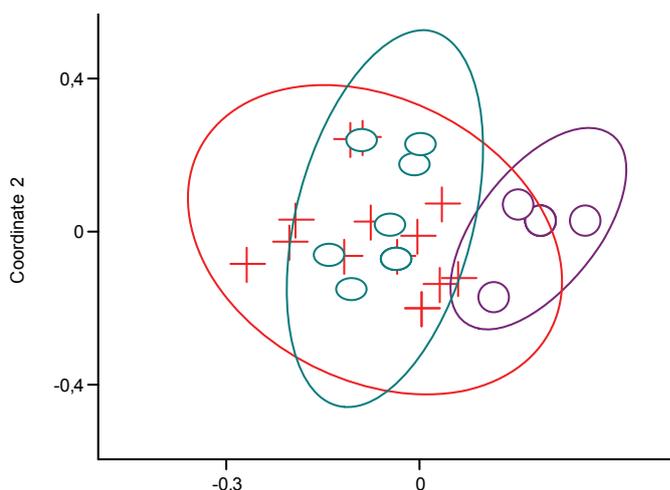


Fig. VI.6. Espace morphologique occupé par les formes arborescentes au cours du temps : formes du Dévonien supérieur (en violet), formes apparaissant au Tournaisien (rouge) et formes apparaissant au Viséen (vert). Axes 1 et 2 : 62% de la variation initiale.

Dès le Tournaisien l'espace occupé est plus grand que celui de *Callixylon*. Les formes qui apparaissent au Viséen présentent une disparité comparable à celles du Tournaisien et occupent un espace distinct de celui de *Callixylon*.

Dans cette première partie, nous avons inclus des caractères de morphologie générale, d'anatomie du système vasculaire primaire et du bois. La série d'analyses suivante a été conduite en supprimant les caractères du bois.

3.2. Morphologie générale et système vasculaire primaire

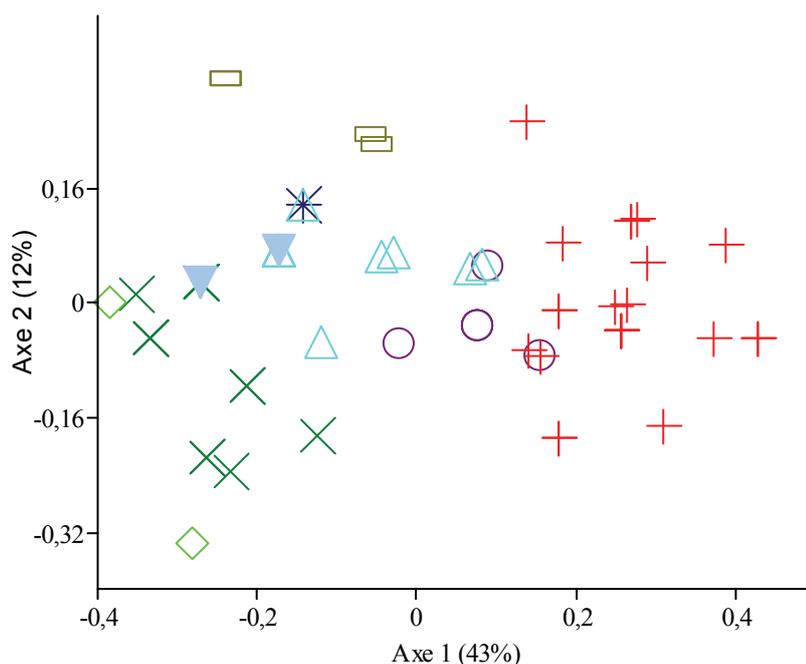


Fig. VI.7. Analyse en coordonnées principales des 11 caractères liés à la morphologie générale et à l'anatomie du système vasculaire primaire pour 62 taxons. Les axes 1 et 2 représentent 55% de la variation initiale.

Une nouvelle analyse en coordonnées principales (Fig. VI.7) a été réalisée avec la même liste de taxons que l'analyse globale, à l'exception des spécimens de *Protopitys*. En raison de la diminution du nombre de caractères, il arrive que plusieurs taxons distincts dans l'analyse précédente soient représentés par le même point. Les deux axes représentent respectivement 43% et 12% de la variation totale.

On note que, comme dans l'analyse globale, l'espace occupé par les progymnospermes Aneurophytales n'est pas occupé par la suite. Ceci est peut-être lié à l'apparition de vraies feuilles chez les Archaeopteridales et les plantes à graines (partiellement codé par le caractère 1, voir annexe 3). Par rapport au résultat de l'analyse globale on remarque que l'espace occupé par les formes arborescentes est plus proche de celui des formes non-arborescentes mais qu'il y a toujours une discrimination du port selon l'axe 1.

Quant on détaille la disparité des formes arborescentes (Fig. VI.8), on remarque que l'espace occupé par les formes du Mississippien est toujours nettement plus étendu que celui occupé par *Callixylon* au Dévonien supérieur. Ceci est notamment lié à la diversification du mode d'émission des traces (plan d'émission, traces simples ou multiples) et de la maturation (apparition de la maturation endarche). Cette diversification a lieu dès le Tournaisien et se

maintient au Viséen. Si on illustre la position des Cordaitales du Pennsylvanien¹ *Mesoxylon* et *Cordaixylon*, elles se placent dans une zone de l'espace morphologique qui était déjà occupée durant le Mississippien et en partie au Dévonien supérieur.

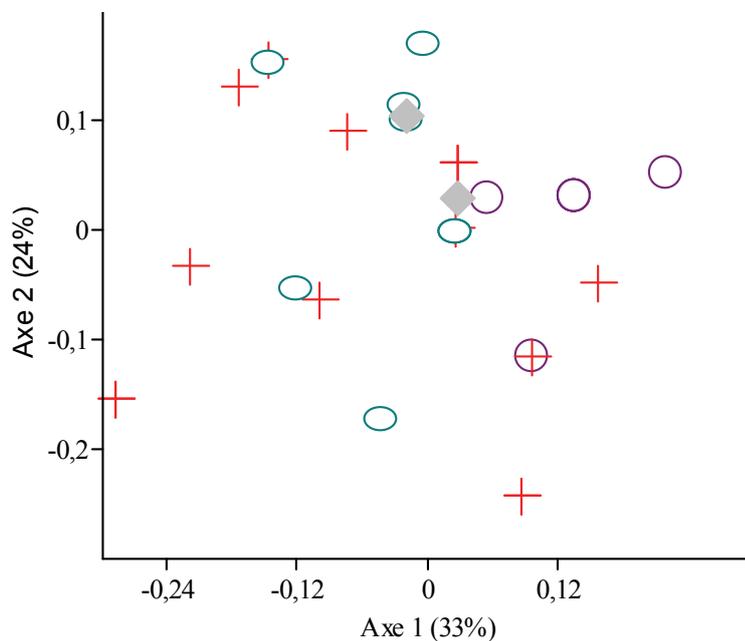


Fig. VI.8. Analyse en coordonnées principales des 11 caractères liés à la morphologie et à l'anatomie du système vasculaire primaire pour les taxons arborescents uniquement. Les losanges grisés représentent la position des Cordaitales *Cordaixylon* et *Mesoxylon*. Les axes 1 et 2 représentent 57% de la variation initiale.

3.3. Ratio diamètre maximum des trachéides de métaxylème/ trachéides de xylème secondaire

Dans les analyses précédentes nous avons utilisé le caractère ratio du diamètre des trachéides de xylème primaire sur celui des trachéides de xylème secondaire. Ce caractère est cité dans la littérature (Galtier et Meyer-Berthaud, 2006) comme une des différences entre les formes arborescentes et non-arborescentes du Mississippien, les premières (Lyginopteridales et Calamopityales) ayant un ratio supérieur à 1 et les secondes un ratio inférieur à 1.

La figure VI.9 présente une analyse quantitative de ce ratio² pour 53 lignophytes du Dévonien supérieur et du Mississippien. A partir des données actuellement disponibles, il est impossible d'établir une distinction claire entre les formes arborescentes et non-arborescentes sur ce critère. Les formes arborescentes se répartissent de part et d'autre de la courbe $x=y$, certaines

¹ Ces deux taxons ont été uniquement figurés pour la discussion et ne sont pas comptabilisés dans l'analyse

² Le diamètre moyen étant rarement documenté dans la littérature, nous avons utilisé le diamètre maximum qui permet d'inclure plus de taxons. Les ratios calculés sont sensiblement les mêmes.

ont un ratio inférieur à 1, d'autres un ratio supérieur. Par contre les Calamopityales et les Medullosales ont toutes des trachéides de métaxylème plus grandes que les trachéides de xylème secondaire.

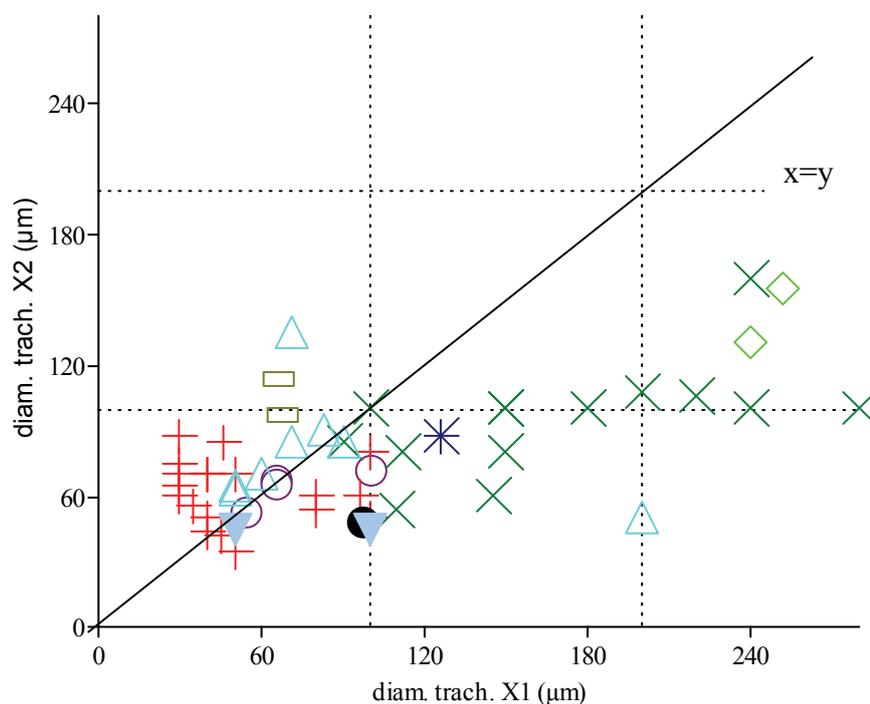


Fig. VI.9. Diamètre maximum des trachéides de xylème primaire et secondaire chez les premières lignophytes (l'axe est orthonormé).

3.4. Bois pycnoxylique vs. manoxylique: effet du port et de la localité

Parmi les caractères du bois utilisés dans l'analyse globale, nous avons inclus deux caractères de taille des rayons. On considère souvent que la possession d'un bois « dense » ou pycnoxylique est une caractéristique des formes arborescentes. Ceci semble confirmé par le rapprochement des espaces morphologiques des formes arborescentes et non-arborescentes lorsque l'on supprime les caractères du bois (Chapitre VI.3.2). Toutefois les lignophytes arborescentes du Mississippien présentent une grande diversité dans l'anatomie de leur bois, en particulier en ce qui concerne la taille des rayons. L'analyse de cette diversité, qui a été codée par classes de taille dans l'analyse globale, est ici affinée par une étude quantitative. Les définitions utilisées sont les suivantes :

- manoxylique : les trachéides ont un large diamètre, jusqu'à 150 µm ou plus, les rayons sont larges (plus de 5 cellules) et hauts (jusqu'à 200 cellules).
- pycnoxylique : les trachéides ont un petit diamètre (moins de 50 µm), les rayons sont unisériés et bas.

Une analyse en composantes principales a d'abord été menée sur 53 taxons dont 36 arborescents (Fig. VI.10).

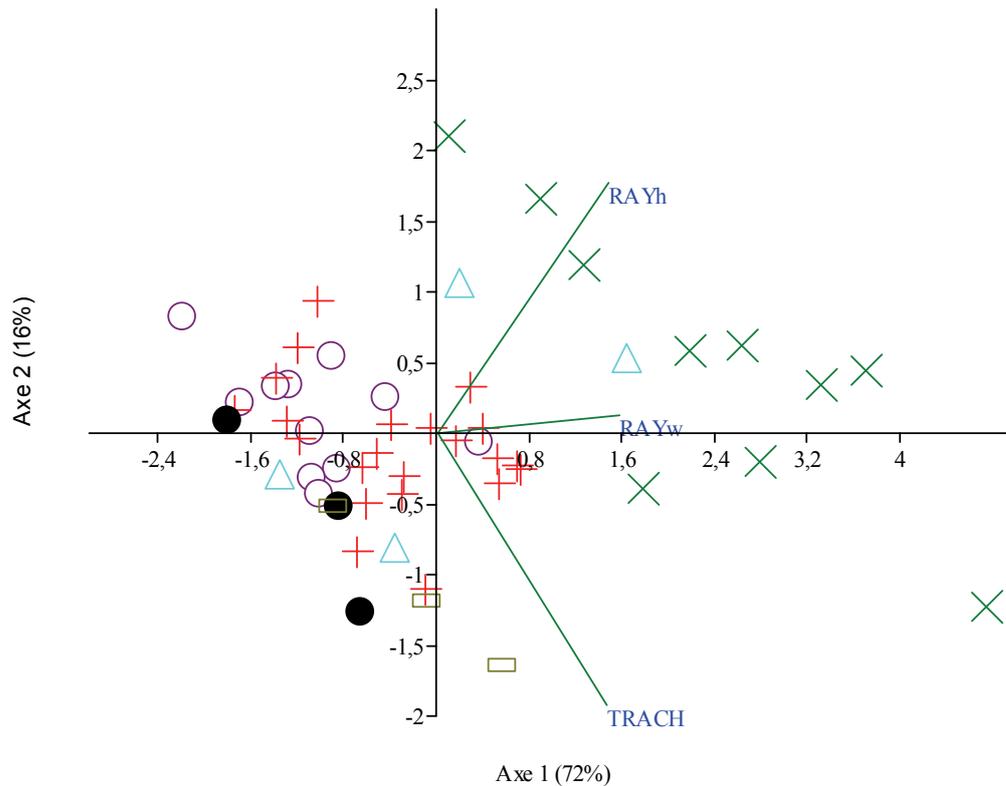


Fig. VI.10. Résultat de l'analyse en composantes principales sur les caractères quantitatifs du bois utilisés pour la définition du bois picnoxylique ou manoxylique. Les variables, représentées par les axes verts, sont le diamètre maximum des trachéides (TRACH), la hauteur (RAYh) et la largeur (RAYw) maximum des rayons. Les axes 1 et 2 représentent 88.8% de la variation initiale.

Les trois variables sont celles utilisées dans la définition de picnoxylique et manoxylique à savoir : diamètre maximum des trachéides (μm), largeur maximum des rayons (cellules) et hauteur maximum des rayons (cellules). L'analyse montre que les trois variables sont peu corrélées. Le diamètre maximum des trachéides et la largeur des rayons sont complètement indépendants ; la hauteur des rayons est légèrement corrélée positivement aux deux autres variables. Ces faibles corrélations expliquent la difficulté à placer les taxons dans des catégories définies par une combinaison de ces trois variables.

Tous taxons confondus, les formes arborescentes ont un espace morphologique plus restreint que celui des formes non-arborescentes mais ces deux espaces se recoupent et il est encore une fois impossible de faire une distinction claire entre les deux groupes. Dans l'espace morphologique qui englobe toutes les formes arborescentes on retrouve des progymnospermes Aneurophytales ainsi que des Lyginopteridales. On note cependant que seules des formes arborescentes combinent des trachéides de petit diamètre et des petits

rayons ; de même seules des formes non-arborescentes combinent des trachéides très larges et de grands rayons.

Si on réalise une nouvelle ACP avec uniquement les formes arborescentes (Fig. VI.11) on observe un changement dans la corrélation des variables : le diamètre maximum des trachéides est indépendant de la largeur et de la hauteur des rayons mais ces deux dernières sont très fortement corrélées.

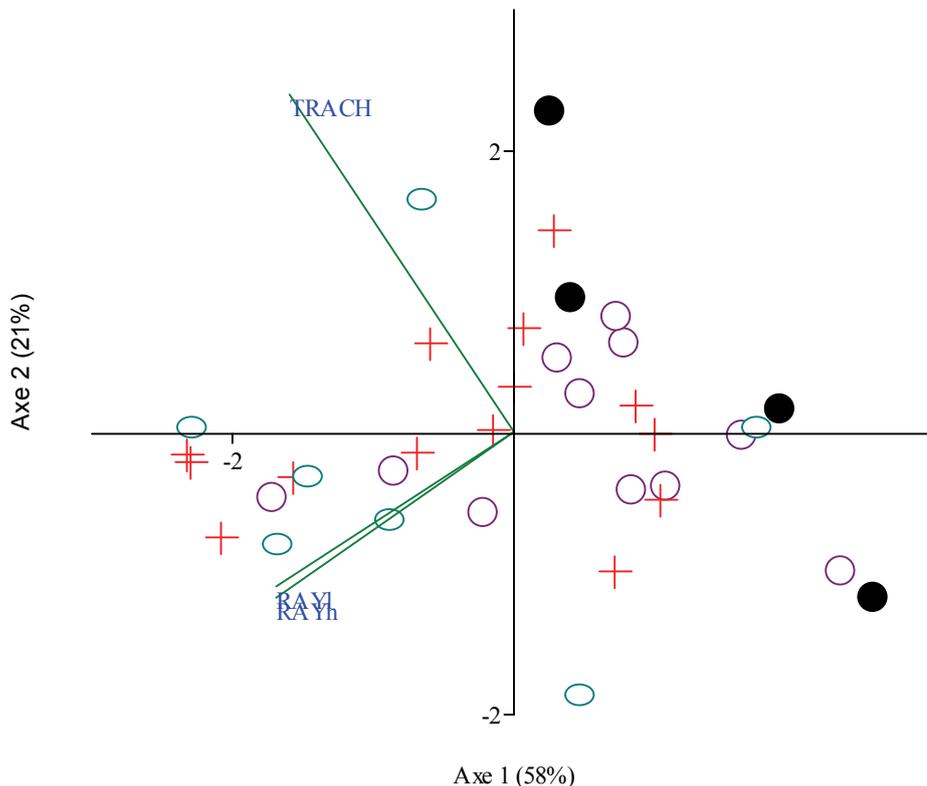


Fig. VI.11. Analyse en composantes principales pour les taxons arborescentes uniquement. Les deux axes représentent 79% de la variation totale.

Chez les formes arborescentes il existe donc une corrélation positive entre la largeur et la hauteur des rayons. Les formes arborescentes du Mississippien occupent un espace morphologique comparable à celui des Archaeopteridales du Dévonien et ce dès le Tournaisien. Elles atteignent cependant des tailles maximum de trachéides et de rayons supérieures. Des taxons à bois véritablement pycnoxylique (à droite de la figure, au niveau de l'axe des abscisses) sont présents dans les trois groupes arborescents. Les Protopytales ont toutes des rayons étroits et bas mais présentent une gamme de taille de trachéides aussi large que les deux autres groupes.

Effet de la localité

Les figures suivantes illustrent à partir de l'analyse de la figure VI.11 la position dans l'espace morphologique de formes arborescentes de localités d'Europe et d'Australie. La figure VI.12 illustre la position des taxons australiens par rapport à la totalité des formes arborescentes (triangles gris). D'un point de vue général, les taxons australiens ne se distinguent pas des autres formes ; par contre ils se répartissent en deux groupes qui correspondent à deux grands types de tailles de rayons.

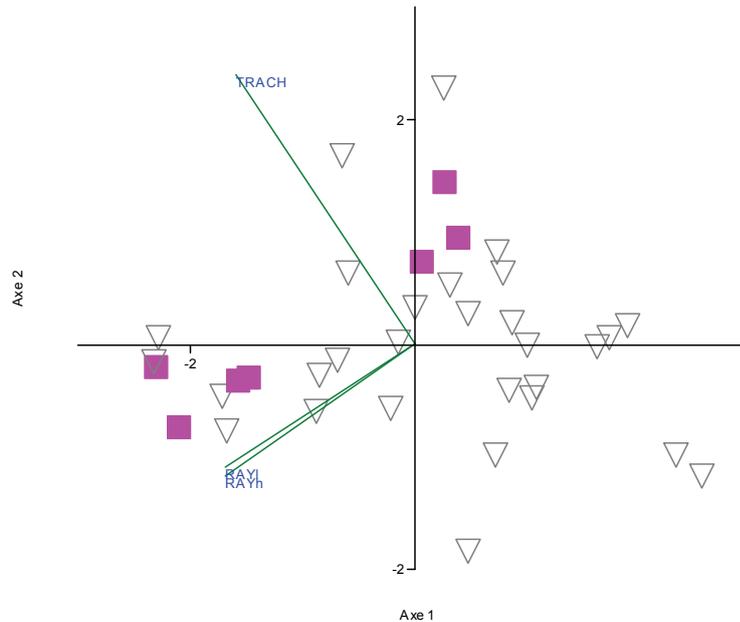


Fig. VI.12. Position des taxons australiens (carrés roses) dans l'espace morphologique des taxons arborescents.

Sur la figure VI.13 on a comparé des taxons australiens et européens d'âge équivalent. Les triangles gris correspondent aux autres taxons, d'âge et de localités différents. La première figure représente les taxons des localités d'âge Tournaisien moyen de la Montagne Noire (France) et Kahlleite (Allemagne) et ceux de Montgomery Dam et Mont St Michael (Australie). Les taxons australiens ont des trachéides un peu plus larges que les taxons européens contemporains et l'un d'eux à des rayons plus hauts. Sur la seconde figure sont représentés des taxons du Tournaisien supérieur d'Ecosse et les bois du Drummond Basin (Australie). La taille des trachéides et de rayons dans les deux zones géographiques est équivalente.

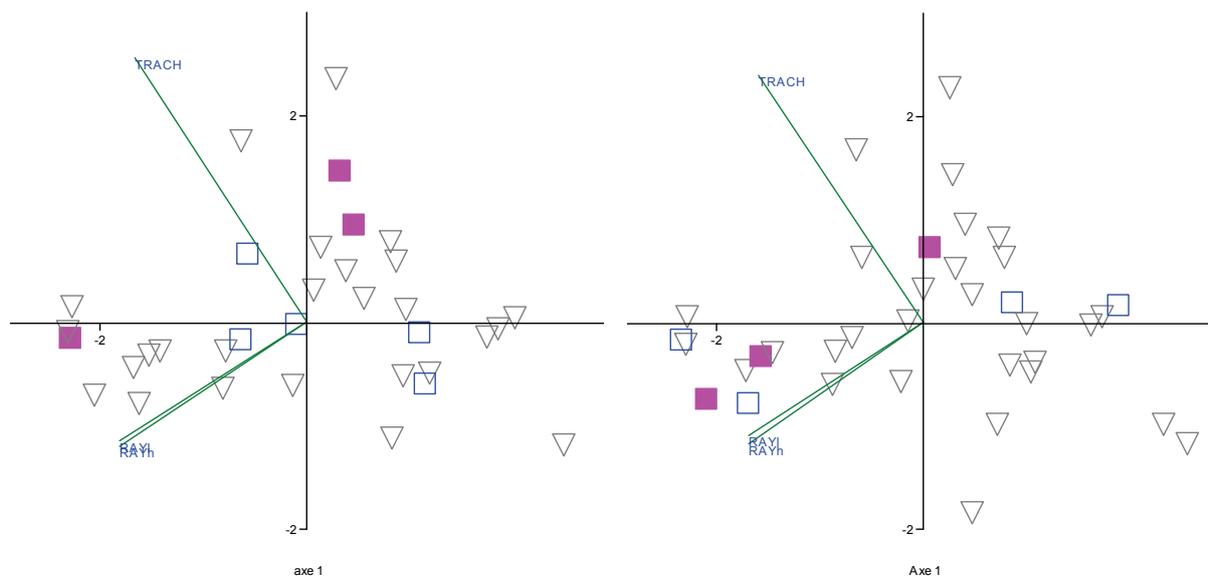


Fig. VI.13. Comparaison des bois de localités européennes (carrés vides bleus) et australiennes (carrés pleins roses) au Tournaisien moyen et au Tournaisien supérieur.

4. Discussion

4.1. Diversification de l'appareil végétatif des lignophytes au Mississippien.

Quelles que soient les données analysées, l'espace morphologique occupé est **plus important au Mississippien qu'à la fin du Dévonien**. Cette diversification apparente est-elle liée à un biais d'échantillonnage? Le nombre de données disponibles pour le Dévonien supérieur est restreint par rapport au Mississippien, en particulier pour les plantes à graines. Les recherches actuelles sur l'évolution des structures reproductrices révèlent une diversification des types de pré-ovules et d'ovules à la fin du Dévonien. Cependant, la seule spermatophyte entièrement reconstruite à ce jour est *Elkinsia* et les autres taxons en cours d'étude semblent construits sur le même modèle (Prestianni *et al.*, 2007). Il n'y a donc actuellement pas d'évidence que les spermatophytes aient diversifié leurs formes de croissance au Dévonien supérieur parallèlement aux structures reproductrices.

L'origine unique des plantes à graines à partir d'une forme de type *Elkinsa* est soutenue par le fait (1) que l'on retrouve des formes similaires au Mississippien et (2) que l'espace morphologique des plantes à graines au Mississippien est continu. Après l'apparition des feuilles au Dévonien supérieur, beaucoup de caractères végétatifs qui vont caractériser les plantes à graines du Carbonifère se mettent en place dès le Tournaisien (eustèle, maturation

endarche, émission tangentielle des traces, etc). Les grands type de port (prostré, buisson, lianes, arbres) sont aussi présents (DiMichele *et al.*, 2006). Certains caractères architecturaux importants qui n'ont pas été utilisés dans cette étude sont aussi présents dès le Tournaisien : c'est le cas de la ramification axillaire, documentée chez une Calamopityale du Tournaisien moyen (Galtier, 1975).

4.2. Distinction des formes arborescentes et non-arborescentes

La distinction entre les formes arborescentes et non-arborescentes est difficile à faire dans l'espace morphologique à n dimensions. Ce résultat est peu étonnant quand on envisage l'origine commune de ces plantes et la para- ou polyphyly des formes arborescentes. **Les espaces morphologiques des deux groupes augmentent au Mississippien.** On note que des caractères qualitatifs du système vasculaire primaire comme le plan d'émission tangentiel des traces ou la maturation endarche, indépendants de la taille mais aussi des conditions environnementales, apparaissent d'abord dans des formes arborescentes.

Au niveau du bois, on voit au Mississippien l'apparition à la fois de formes à bois très dense dans les taxons arborescents et de formes à bois très lâche dans les formes non-arborescentes. Il existe cependant une gamme de variation continue et la distinction entre bois picnoxylique et bois manoxylique n'est pas vraiment possible.

4.3. Evolution de l'espace morpho-anatomique occupé par les formes arborescentes

L'espace morphologique occupé par les progymnospermes Archaeopteridales à la fin du Dévonien est toujours occupé par les nouveaux taxons arborescents du Mississippien et ce dès le Tournaisien. Il n'y a donc **pas de changement de l'espace morphologique occupé par les formes arborescentes mais plutôt une diversification.** Il est intéressant de voir que les Cordaitales du Pennsylvanien se placent dans l'espace occupé par les formes arborescentes du Mississippien, ce qui reflète les ressemblances observées entre des taxons des deux groupes.

4.4. Effet de la position paléogéographique

Tous les taxons utilisés dans l'analyse proviennent de la zone intertropicale ce qui limite l'interprétation des résultats en termes de climat. De plus la plupart des fossiles concernés sont allochtones et peuvent représenter des environnements différents au sein d'une même

zone climatique ce qui biaise l'interprétation. Les caractères quantitatifs du bois des taxons australiens et européens ne permettent pas de différencier les deux régions.

Synthèse

Les lignophytes montrent une augmentation de la disparité morpho-anatomique de leur appareil végétatif au Mississippien par rapport au Dévonien. Cette augmentation est visible chez les formes non-arborescentes comme chez les formes arborescentes, qui occupent dès le Tournaisien un large espace morphologique. Cet espace englobe celui occupé par *Archaeopteris* au Dévonien, illustrant une diversification des stratégies plutôt qu'un changement radical de l'appareil végétatif. Cette augmentation de la disparité morpho-anatomique, couplée à la diversification taxonomique déjà observée semble refléter une période favorable aux formes arborescentes au Mississippien.

CHAPITRE VII. PHYLOGENIE : L'APPORT DES CARACTERES VEGETATIFS

CHAPITRE VII. PHYLOGENIE : L'APPORT DES CARACTERES VEGETATIFS

1. Introduction : synthèse des analyses précédentes et problématiques

Au cours des 30 dernières années, de nombreuses études phylogénétiques ont été menées sur les lignophytes. Elles se sont focalisées en particulier sur l'origine et la diversification (1) des angiospermes au Crétacé et (2) des plantes à graines à la fin du Dévonien et au Carbonifère. Les principales analyses phylogénétiques incluant des lignophytes de la fin du Dévonien et du Carbonifère ont été menées par Crane (1985), Doyle et Donoghue (1986), Rothwell et Serbet (1994), Hammond (2004) et Hilton et Bateman (2006). Ces analyses s'accordent notamment sur:

- la **paraphylie des progymnospermes** (Aneurophytales + Archaeopteridales), qui constituent un grade à la base de l'arbre des lignophytes. Les Archaeopteridales apparaissent généralement comme le groupe-frère des spermatophytes (mais voir Hilton et Bateman, 2006, chapitre I. 2).
- la **monophylie des spermatophytes** : l'apparition de la graine serait donc un événement unique. Par contre le groupe traditionnel des 'ptéridospermes' apparaît comme para- ou polyphylétique.

La part des caractères des parties fertiles dans ces analyses est très forte (ex. : 70 caractères sur 102 pour Hilton et Bateman, 42/65 pour Rothwell et Serbet). Or, bien que ces caractères soient évidemment importants, cette prédominance a empêché de prendre en compte des taxons relativement bien décrits anatomiquement mais dont les parties fertiles sont inconnues, notamment les formes arborescentes du Mississippien. Les seules à avoir été prises en compte sont : *Biliginea*, dans la matrice principale de Hilton et Bateman (2006), *Pitus*, analysé en tant que taxon supplémentaire par Hammond (2004) et Hilton et Bateman (2006), et *Protopitys*, analysé en tant que taxon supplémentaire par Hammond (2004).

Dans ce court chapitre exploratoire nous proposons de tester les affinités des premières lignophytes arborescentes à partir d'une matrice comprenant essentiellement des caractères morphologiques et anatomiques de l'appareil végétatif.

La première problématique est d'ordre méthodologique, à savoir : est-il possible d'obtenir à

partir de notre jeu de caractères essentiellement végétatifs des résultats compatibles avec ceux des analyses précédentes ? Nous présenterons dans un premier temps (analyse 1) les résultats obtenus pour des taxons qui ont été utilisés dans d'autres analyses afin de valider notre démarche. Dans un second temps nous analyserons les affinités des formes arborescentes en incluant des taxons supplémentaires afin de répondre aux problématiques suivantes :

Archaeopteris : Hammond (2004), a noté que la position d'*Archaeopteris* en groupe-frère des spermatophytes n'était pas seulement liée à sa reproduction hétérosporee : la suppression du caractère reproduction n'affecte pas la topologie de son arbre de consensus. Cette position serait donc due en partie à une **ressemblance de l'appareil végétatif**. D'autre part, *Archaeopteris* présente de nombreuses similarités morphologiques avec certains taxons arborescents du Mississippien. Comment se place t-il dans une analyse basée essentiellement sur des caractères végétatifs ? Garde t-il sa place en groupe-frère des spermatophytes ?

Protopitys : dans l'analyse de Hammond (2004), l'addition de *Protopitys*, qui vient se placer en groupe-frère des spermatophytes, a pour effet de diminuer la résolution des Archaeopteridales. De plus, les spermatophytes les plus dérivées de son analyse (conifères) viennent se placer à la base du clade. Ceci impliquerait que **Protopitys partage plus de caractères avec les Archaeopteridales et les spermatophytes dérivées qu'avec les Aneurophytales**. Nous testerons cette hypothèse en incluant *Protopitys* dans notre analyse.

?Spermatophytes arborescentes : dans l'analyse de Hilton et Bateman, *Bilignea* et *Pitus* se placent dans une polytomie avec 5 autres lignophytes non-arborescentes (*Elkinsia*, *Laceyia*, *Lyrasperma* (= *Stenomyelon*), *Lyginopteris* et *Heterangium*). Dans l'analyse de Hammond (2004), *Pitus* se place en groupe-frère d'un clade qui comprend *Medullosa* et les autres spermatophytes. Afin de les inclure dans des analyses comportant une grande proportion de caractères reproducteurs, ces deux genres ont été reconstruits à partir d'ovules associés et donc **considérés a priori comme des spermatophytes**. Conserveront-ils cette position si on utilise seulement leurs caractères végétatifs ? Comment se placent d'autres taxons arborescents du Mississippien qui sont traditionnellement considérés comme des spermatophytes ? Le nouveau genre *Faironia* se groupe t-il avec les formes arborescentes ? Les formes arborescentes forment-elles un groupe monophylétique ? Quelles sont leurs relations avec *Archaeopteris* ?

2. Matériel et méthodes

La liste des taxons, la liste des caractères et la matrice sont données dans l'annexe 4.

Choix des taxons

Les taxons choisis sont des fossiles, connus dans un laps de temps restreint au Dévonien et au Carbonifère. Tous les taxons choisis sont des espèces – au sens paléontologique du terme, c'est à dire des espèces de forme. L'utilisation de taxons supra-spécifiques paraît en effet susceptible d'introduire de l'incertitude car certains sont vraisemblablement paraphylétiques. *Psilophyton dawsonii*, une euphyllophyte primitive sert de groupe externe. La liste comprend :

Analyse 1 : 2 progymnospermes : *Tetraxylopteris schmidtii* (Aneurophytales) et *Callixylon zalesskyi* (Archaeopteridales), et 7 spermatophytes *Elkinsia polymorpha*, *Lyginopteris oldhamia* (Lyginopteridales), *Medullosa steinii* (Medullosales), *Callistophyton poroxyloides* (Callistophytales), *Mesoxylon priapi* (Cordaitales), *Cordaixylon iowensis* (Cordaitales), *Thucydia mahoningensis* (Coniferales).

Taxons supplémentaires : *Protopitys buchiana* (Protopityales), et 9 spermatophytes et spermatophytes supposées: *Laceyia hibernica* (Lyginopteridales), *Stenomyelon tuedianum* (Calamopityales), *Calamopitys annularis* (Calamopityales), *Pitus dayi*, *Eristophyton waltonii*, *Bilignea solida*, *Endoxylon zonatum*, *Faironia difasciculata*, *Megalomyelon myriodesmon*.

Choix des caractères

L'objectif est de réaliser une analyse phylogénétique basée sur des caractères végétatifs afin de prendre en compte des taxons dont les parties fertiles sont inconnues. Seul deux caractères liés au mode de reproduction ont été utilisés : les caractères 1 (cycle de vie) et 2 (ovule). D'autre part, nous avons fait le choix de ne pas utiliser les reconstructions proposées dans les analyses précédentes pour *Pitus*, *Bilignea* et *Stenomyelon/Lyrasperma* dont les organes reproducteurs sont considérés ici comme inconnus.

La liste des caractères a été établie à partir : (1) de caractères utilisés dans les analyses précédentes, (2) de caractères anatomiques et morphologiques bien documentés pour les taxons choisis mais inutilisés jusqu'ici, (3) pour le bois, de caractères donnés dans la liste d'identification des bois de résineux de l'IAWA (International Association of Wood Anatomists).

Au total 32 caractères ont été retenus. Ils se répartissent en différentes catégories : reproduction (2) général (3), système vasculaire primaire (8), xylème secondaire (6), phloème secondaire et cortex (4), émission et feuilles (9).

Méthodes phylogénétiques

Les analyses phylogénétiques ont été réalisées grâce au logiciel PAUP 4 (Swofford, 2003). Pour les recherches heuristiques, les options suivantes ont été utilisées : TBR branch swapping, MULPARS. L'analyse des caractères a été faite avec MacClade 4 (Maddison et Maddison, 1992). Un poids égal a été attribué à tous les caractères et aucune hypothèse n'a été faite sur leur évolution (états non-ordonnés et réversibles). La matrice complète avec 20 taxons et 32 caractères contient 18% de cellules ambiguës (caractères non-documentés ou non-applicables).

La solidité des arbres a été évaluée par bootstrap. Le bootstrap est utilisé pour mesurer la probabilité d'obtenir un groupe spécifique sur la base d'un échantillon indépendant de caractères. Il a été réalisé avec un réarrangement des branches (option TBR et MULTREES dans le logiciel PAUP) et avec 100 répliques. Pour l'analyse 1 on a aussi indiqué les indices de Bremer, qui indiquent pour chaque nœud le nombre de pas supplémentaires nécessaires pour 'casser' un groupe monophylétique. Ces indices ont été calculés avec TreeRot version 3 (Sorenson et Franzosa, 2007 ; <http://people.bu.edu/msoren/TreeRot.html>).

3. Résultats

3.1. Analyse 1

Dans cette analyse nous avons inclus 10 taxons déjà utilisés dans la plupart des analyses phylogénétiques précédentes. La recherche heuristique renvoie 5 arbres équiparcimonieux, chacun de 44 pas. L'arbre de consensus strict est présenté à la figure VII.1.

Globalement la topologie obtenue est cohérente avec les résultats des analyses précédentes. Notamment, les progymnospermes sont paraphylétiques, les spermatophytes forment un clade monophylétique reflétant une origine unique de la graine. *Archaeopteris/Callixylon* se place en groupe frère des spermatophytes. Si on réalise une analyse avec les mêmes taxons en supprimant les caractères 1 et 2 (cycle de vie et ovule) on obtient la même topologie mais les nœuds sont moins bien soutenus.

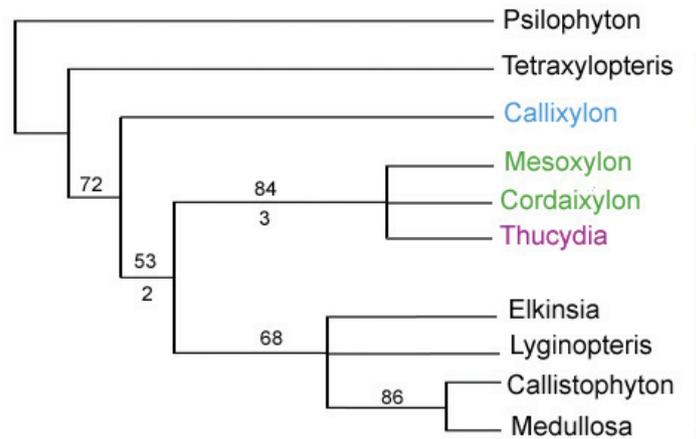


Fig. VII.1. Arbre de consensus strict obtenu à partir des 5 arbres les plus parcimonieux (44 pas, CI 0.74, RI 0.69). Les valeurs de bootstrap supérieures à 50 sont indiquées au-dessus des branches, les indices de Bremer au-dessous. Le trait bleu indique les progymnospermes, le trait rouge les spermatophytes. Dans cette figure et toutes les suivantes, les progymnospermes arborescentes sont en bleu, les Cordaitales en vert, les conifères en rose et les formes arborescentes du Mississippien en orange.

On note que les spermatophytes sont divisées en deux clades. L'un comprend les Cordaitales et *Thucydia*, c'est à dire des formes ligneuses, à bois dense en majorité arborescentes. L'autre comprend *Elkinsia*, *Lyginopteris* et (*Medullosa* + *Callistophyton*), généralement considérés comme non arborescents. Selon cette analyse, on aurait une évolution séparée à partir d'un ancêtre commun (arborescent ?) proche de *Callixylon/Archaeopteris* de deux grands types d'appareil végétatif au sein des premières spermatophytes. Toutefois, la dichotomie entre ces deux clades est peu soutenue, avec une valeur de bootstrap faible.

3.2. Ajout/ suppression de taxons

3.2.1. Ajout de *Bilignea*, *Eristophyton* et *Pitus* (arborescents)

Si on ajoute *Bilignea* à l'analyse 1 (Fig.VII.2, A), on obtient 12 arbres équiparcimonieux de 47 pas. *Bilignea* se place au sein des spermatophytes et s'ajoute à la polytomie qui contient *Cordaixylon*, *Mesoxylon* et *Thucydia*.

Si on ajoute *Eristophyton* à l'analyse 1 (Fig.VII.2, B), on obtient 7 arbres équiparcimonieux de 46 pas. *Eristophyton* se place parmi les spermatophytes. Son addition fait apparaître un nouveau clade avec *Lyginopteris* qui vient se placer en groupe frère de (*Medullosa* + *Callistophyton*). *Eristophyton* s'ajoute à la polytomie qui contient ce clade et *Elkinsia*.

Enfin, l'ajout de *Pitus* à l'analyse 1 (Fig.VII.2, C) renvoie 3 arbres équiparcimonieux de 46 pas. *Pitus* vient se placer à la base d'un clade qui contient (*Lyginopteris* + (*Medullosa* + *Callistophyton*)).

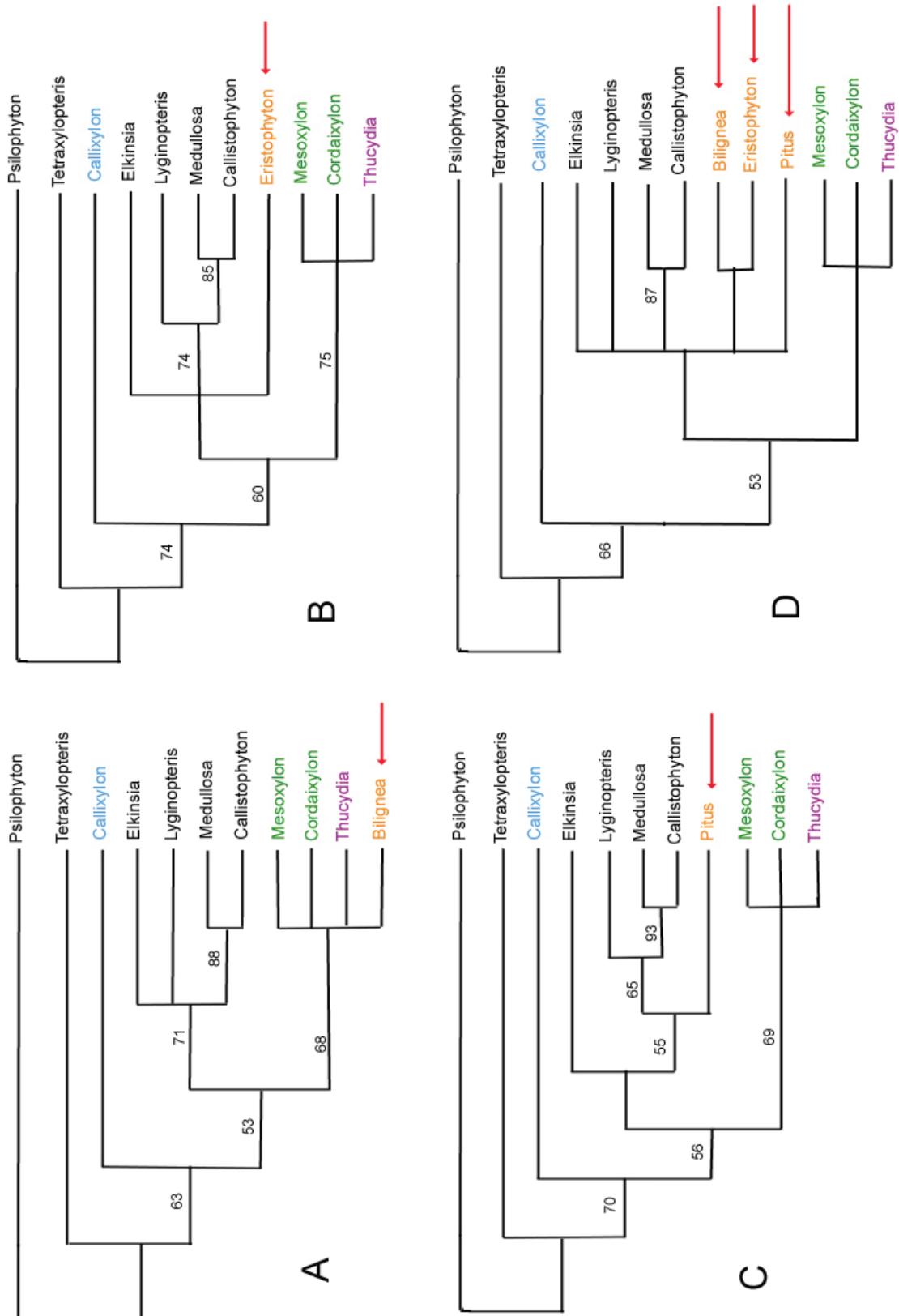


Fig. VII.2. Arbres de consensus strict obtenus en ajoutant à l'analyse 1 : A : *Bilignea* (12 MPT, 47 pas, CI : 0,74, RI : 0,73), B : *Eristophyton* (7 MPT, 46 pas, CI : 0,76, RI : 0,74), C : *Pitus* (3 MPT, 46 pas, CI : 0,74, RI : 0,73), D : *Bilignea*, *Eristophyton* et *Pitus*. (14 MPT, 50 pas, CI : 0,70, RI : 0,71)

L'ajout simultané de *Bilignea*, *Eristophyton* et *Pitus* à l'analyse 1 (Fig.VII.2, D) produit 14 arbres équiparcimonieux de 50 pas. L'addition de ces trois taxons ne change pas la position d'*Archaeopteris* en groupe-frère des spermatophytes. Les trois taxons se placent parmi les spermatophytes selon la topologie suivante (*Elkinsia* + *Lyginopteris* + (*Medullosa* + *Callistophyton*)) + *Pitus* + (*Eristophyton* + *Bilignea*). Ce clade est groupe-frère du clade qui contient les Cordaitales et *Thucydia*. On note que *Bilignea* qui se plaçait dans le clade « arborescent » comprenant les Cordaitales et *Thucydia* lors qu'il était ajouté seul se place avec *Eristophyton*. Le clade « arborescent » est lui beaucoup moins soutenu (bootstrap <50).

3.2.2. Ajout de *Protopitys* (*arborescent*)

L'addition de *Protopitys* à l'analyse 1 (Fig. VII.3) produit 14 arbres équiparcimonieux de 48 pas. *Protopitys* se place parmi les spermatophytes et entraîne une diminution de leur résolution. Elles forment une polytomie, à l'exception de *Medullosa* et *Callistophyton* qui restent groupés. *Archaeopteris/Callixylon* est placé en groupe frère du clade qui contient *Protopitys* et les spermatophytes.

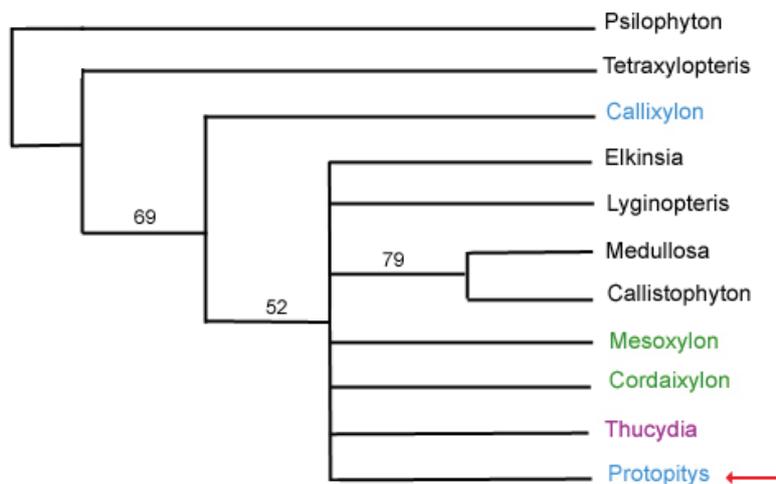
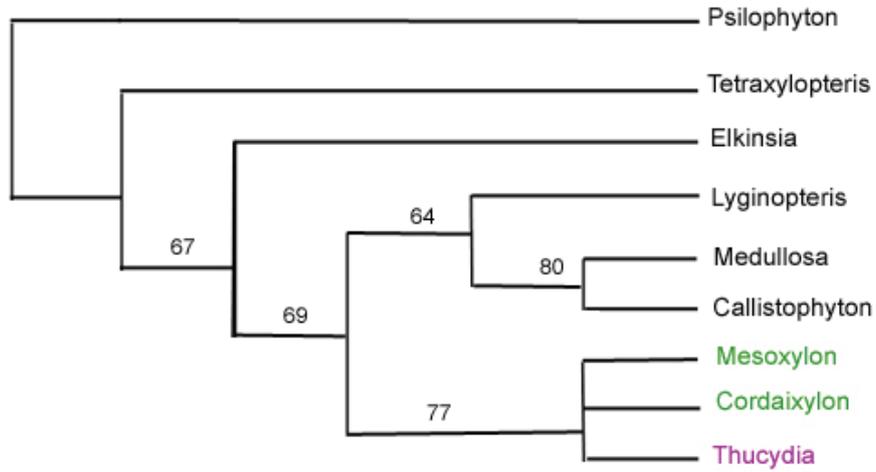


Fig. VII.3. Arbre de consensus strict obtenu en ajoutant *Protopitys* à l'analyse 1 (14 MPT, 48 pas, RI : 0,71 , CI : 0,69)

3.2.3. Suppression de *Callixylon* (*arborescent*)

Si on supprime *Callixylon* de l'analyse 1, *Elkinsia* se place en groupe-frère des autres spermatophytes (Fig. VII.4). Ces dernières sont divisées en deux clades, l'un contenant les Cordaitales et *Thucydia* (« clade arborescent »), l'autre contenant *Lyginopteris* en groupe-frère de (*Medullosa* + *Callistophyton*). Dans cette analyse, la distinction entre ces deux groupes morphologiques reste donc valable même sans la présence d'un taxon arborescent en groupe frère des spermatophytes.



VII.4. Arbre de consensus strict de l'analyse 1 moins *Callixylon* (3 MPT, 41 pas, RI : 0,80, CI : 0,76)

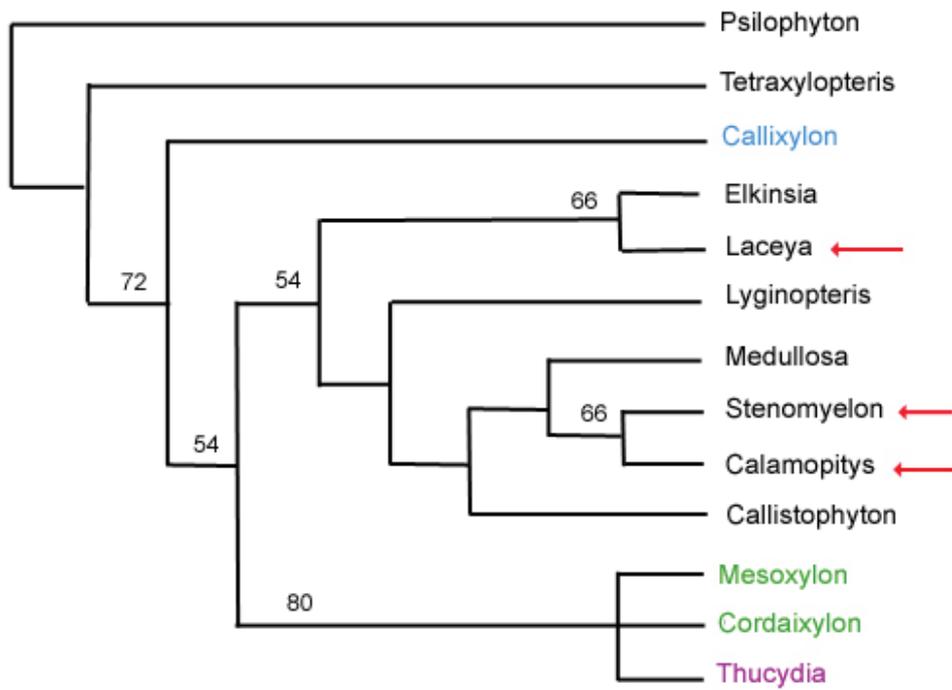


Fig. VII.5. Arbre de consensus strict obtenu en ajoutant *Calamopitys*, *Stenomyelon* et *Laceyia* à l'analyse 1 (3 MPT, 52 pas, RI : 0,71 , CI : 0,76)

3.2.4. Ajout de *Calamopitys*, *Stenomyelon* et *Laceyia* (*non-arborescent*)

Afin de tester la place de formes non-arborescentes du Mississippien, nous avons ajouté à l'analyse 1 deux *Calamopityales* (*Calamopitys* et *Stenomyelon*) et une *Lyginopteridale* : *Laceyia* (Fig. VII.5). On obtient 3 arbres équiparcimonieux de 52 pas. *Laceyia* se groupe avec *Elkinsia* tandis que *Stenomyelon* et *Calamopitys* se placent en groupe frère de *Medullosa*. Les deux grands groupes morphologiques sont maintenus.

3.2.5. Ajout de *Calamopitys*, *Stenomyelon*, *Laceyia* (*non-arborescents*) et *Bilignea*, *Eristophyton*, *Pitus* (*arborescents*)

Si on inclut ces 6 taxons dans l'analyse, on obtient 18 arbres équiparcimonieux de 59 pas (Fig.VII.6).

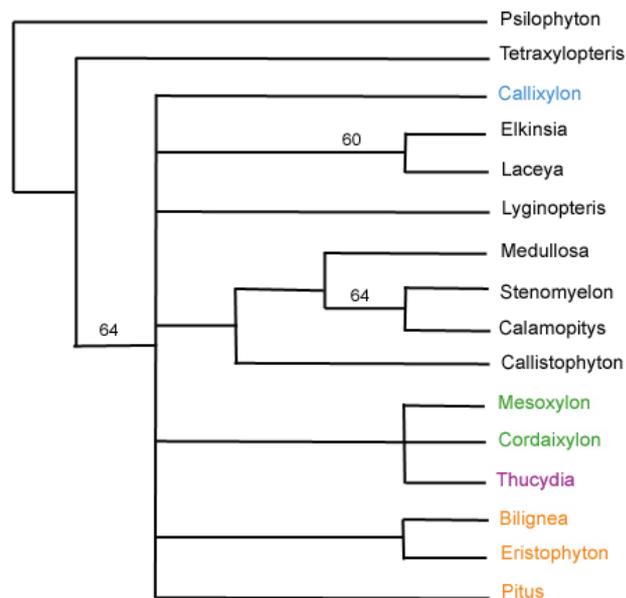


Fig. VII.6. Arbre de consensus strict obtenu en ajoutant simultanément des taxons arborescents et non-arborescents du Mississippien (18MPT, 59 pas, RI : 0,64 CI : 0,73)

La résolution est nettement diminuée. *Callixylon* participe à une polytomie avec les spermatophytes. Parmi ces dernières on observe les clades suivants (*Elkinsia* + *Laceyia*), (*Callistophyton* + (*Medullosa* + (*Stenomyelon* + *Calamopitys*))), (*Mesoxylon* + *Cordaixylon* + *Thucydia*) et (*Bilignea* + *Eristophyton*). Les seuls clades pour lesquels on a une valeur de bootstrap > 50 sont (*Elkinsia* + *Laceyia*), (*Stenomyelon* + *Calamopitys*) et le clade qui regroupe *Callixylon* et les spermatophytes.

Inclusion de *Faironia* et de *Megalomyelon*

Le nouveau genre *Faironia* (chapitre III) présente des caractères de formes arborescentes et non-arborescentes. Si on l'ajoute à l'analyse précédente (Fig. VII.7) on obtient 1 seul arbre de 61 pas. *Callixylon* se replace en groupe-frère des spermatophytes et le clade (*Mesoxylon* + *5Cordaixylon* + *Thucydia*) vient se placer à la base du clade, en groupe frère de toutes les autres spermatophytes. *Pitus* et (*Bilignea* + *Eristophyton*) forment un groupe paraphylétique à la base de ces dernières. Cependant comme pour l'analyse précédente, les valeurs de bootstrap sont faibles. Les trois clades les plus soutenus restent les mêmes.

Si on ajoute *Megalomyelon*, un genre arborescent qui présente de nombreuses similarités avec *Faironia*, il vient en effet se placer avec *Faironia* sans que le reste de la topologie de l'arbre de consensus soit affecté.

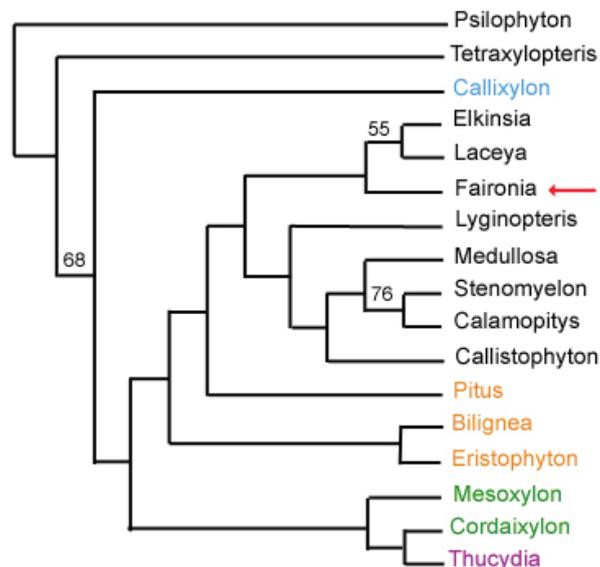


Fig. VII.7. Ajout de *Faironia* (1 MPT, 61 pas, RI : 0,64, CI : 0,74)

Ajout de *Faironia* et *Endoxylon*.

Si on ajoute *Faironia* et *Endoxylon*, ce dernier se place dans le clade qui contient les Cordaitales et *Thucydia* et il forme une polytomie avec *Cordaixylon* et *Thucydia* (Fig.VII.8, A)

Suppression de *Callixylon*/ajout de *Protopitys*.

Si à partir de l'analyse précédente, la plus complète, on enlève *Callixylon*, on obtient 11 arbres équiparcimonieux de 59 pas (Fig.VII.8, C). *Laceyia* vient se placer en groupe frère de toutes les autres spermatophytes. Aux nœuds suivants, on trouve *Elkinsia* puis *Faironia* qui se place en groupe frère de deux clades

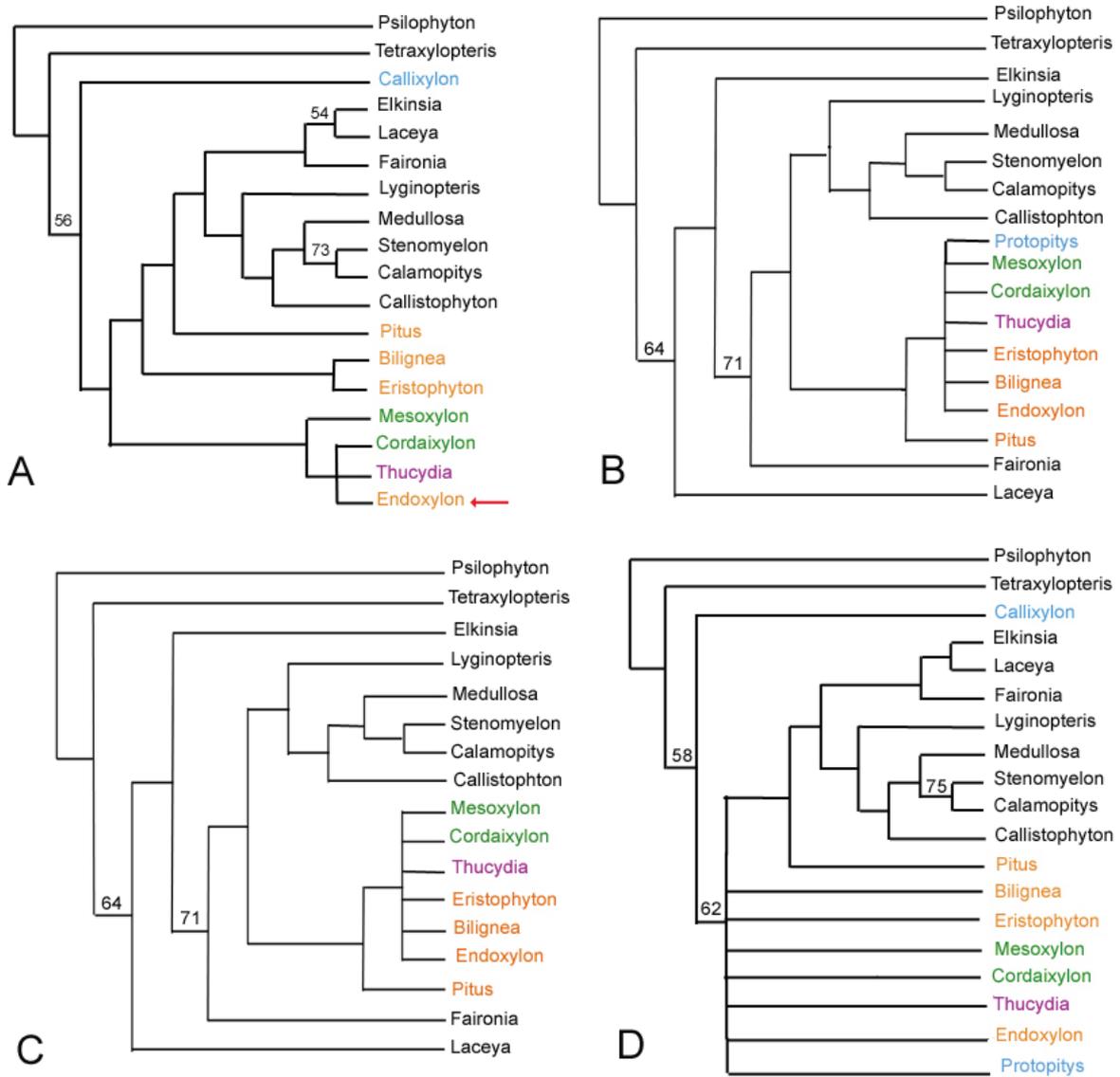


Fig. VII.8. A : Ajout de *Faironia* + *Endoxylon*, arbre de consensus strict (3 MPT, 63 pas, RI : 0,62, CI : 0,73), B : en enlevant *Callixylon* et en ajoutant *Protopytis* (6 MPT, 66 pas, CI : 0,56, RI : 0,70), C : en enlevant *Callixylon* (11 MPT, 59 pas, CI : 0,63, RI : 0,72), D : en ajoutant *Protopytis* (13 MPT, 62 pas, CI : 0,60, RI : 0,71).

- l'un contient des formes non-arborescentes (*Lyginopteris* + (*Callistophyton* + (*Medullosa* + (*Calamopitys* + *Stenomyelon*))))).

- l'autre contient des formes arborescentes avec *Pitus* en groupe-frère d'une polytomie qui comprend *Eristophyton*, *Bilignea*, les Cordaitales et *Thucydia*. Les deux seuls clades dont la valeur de bootstrap est > 50 sont *Laceyia* + les autres spermatophytes et *Faironia* + les autres spermatophytes.

Si on enlève *Callixylon* et que l'on ajoute *Protopitys*, on obtient 6 arbres équiparcimonieux de 66 pas (Fig VII.8, B). La topologie de l'arbre de consensus strict est la même que dans le cas précédent. *Protopitys* s'ajoute à la polytomie qui comprend les formes arborescentes moins *Pitus*.

Enfin si on ajoute *Protopitys* à l'analyse qui contient *Callixylon* (Fig.VII.8 D), toutes les formes arborescentes sauf *Pitus* forment une polytomie à la base des spermatophytes. *Pitus* est le groupe-frère d'un clade contenant les formes non-arborescentes. *Faironia* se place à nouveau avec les formes non-arborescentes.

3.3. Tests sur la matrice de Hilton et Bateman

Pour compléter nos résultats, nous avons effectués plusieurs tests sur la matrice de Hilton et Bateman (2006), la plus récente.

- En supprimant les reconstructions proposées pour les spermatophytes basales *Laceya* (Lyginopteridales), *Lyrasperma* (= *Stenomyelon*, Calamopityales), et *Bilignea* (Fig.VII.9) on obtient un arbre de consensus similaire à celui illustré par Hilton et Bateman, à l'exception des Medullosales qui rejoignent la polytomie basale des spermatophytes. Ceci montre que même en l'absence de données sur leurs caractères reproducteurs, ces trois taxons se placent dans le clade des spermatophytes.

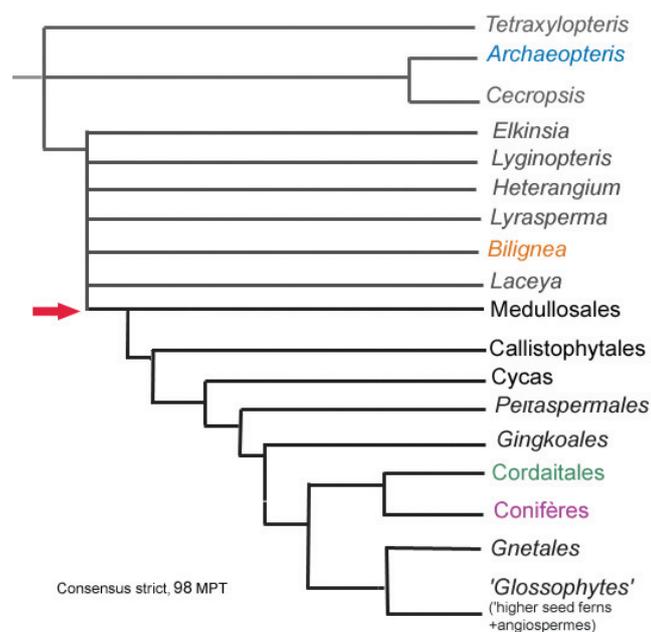


Fig. VII.9. Arbre de consensus strict obtenu avec la matrice de Hilton et Bateman (2006, voir chapitre I.2), en codant comme inconnus les caractères reproducteurs de *Laceya*, *Bilignea* et *Lyrasperma* qui sont basés sur des reconstructions.

- D'autre part, Hilton et Bateman ont codé *Lyrasperma* et *Bilignea* comme possédant un seul sympode. Or, ces deux taxons possèdent en fait une stèle avec plusieurs sympodes (3 dans le cas de *Lyrasperma* et une dizaine dans le cas de *Bilignea*). Si on utilise la matrice d'origine en changeant uniquement le codage de ce caractère pour ces deux taxons on obtient un arbre de consensus sur lequel les relations des spermatophytes basales sont résolues (Fig. VII.10). *Elkinsia* se place à la base des spermatophytes (*Laceya* + (*Heterangium* + (*Lyginopteris* + ((*Bilignea* + *Lyrasperma*) + autres spermatophytes)))).

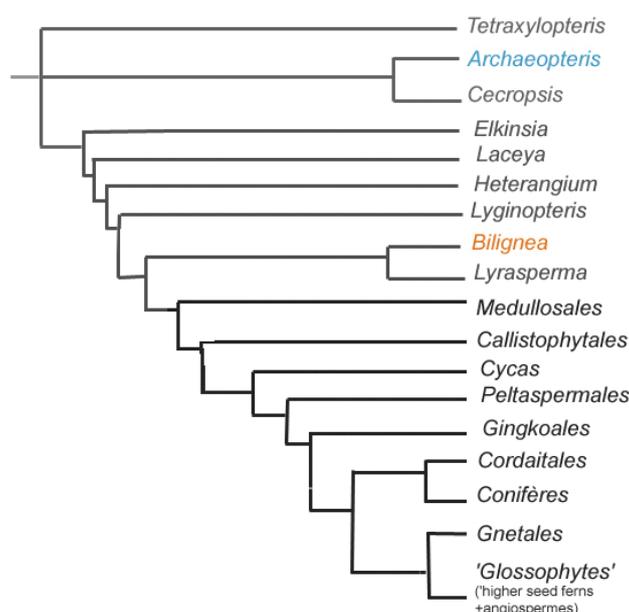
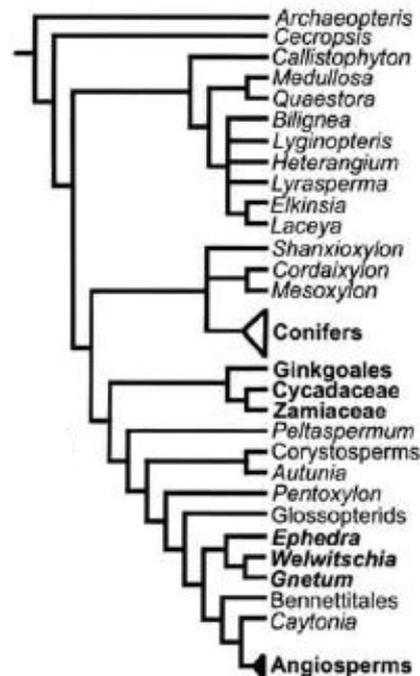


Fig. VII.10. Arbre de consensus strict obtenu avec la matrice de Hilton et Bateman (2006), en codant *Bilignea* et *Lyrasperma* comme ayant 'un ou plusieurs sympodes' au lieu de 'un faisceau central' pour le caractère 17 (protoxylème caulinaire). (3 MPT, 352 pas).

4. Discussion

Les analyses présentées dans la partie précédente montrent que les caractères végétatifs permettent de discriminer de grands groupes de lignophytes. La paraphylie des progymnospermes, la position d'*Archeopteris* en groupe-frère des spermatophytes, la monophylie des spermatophytes sont des résultats cohérents avec ceux des analyses comprenant un grand nombre de caractères reproducteurs. Il en est de même pour les affinités des Medullosales avec les Callistophytales et des Cordaitales avec *Thucydia*. Les affinités des Calamopityales avec les Medullosales et de *Laceya* avec *Elkinsia* ont été suggérées par plusieurs auteurs (ex. Stein et Beck, 1992 et Rothwell et Erwin, 1987).

Dans l'analyse 1 et lorsqu'on ajoute à cette analyse soit des formes arborescentes, soit des formes non-arborescentes, on observe une dichotomie à la base des spermatophytes avec d'une part les cordaites et *Thucydia* et d'autre part des formes non arborescentes appartenant aux Lyginopteridales, Calamopityales, Medullosales et Callistophytales. Une topologie comparable a été obtenue par Hilton et Bateman (2006) en supprimant *Tetraxylopteris* de leur analyse et en utilisant *Archaeopteris* comme outgroup (Fig.VII.11).



VII.71. Arbre de consensus strict obtenu par Hilton et Bateman (2006) en utilisant *Archaeopteris* comme outgroup. Les spermatophytes sont divisées en deux grands clades.

Lorsque l'on ajoute en même temps des formes arborescentes et non-arborescentes à l'analyse 1, cette dichotomie disparaît et les affinités des spermatophytes sont moins bien résolues. L'ajout de *Faironia* conduit à un seul arbre dans lequel les spermatophytes généralement considérées comme les plus primitives (*Elkinsia*, *Laceyia*, etc.) se placent en position dérivée tandis que les Cordaitales et *Thucydia* se placent à la base du clade. Cette topologie 'inversée' n'est pas compatible avec les données stratigraphiques ; elle est vraisemblablement due à un regroupement des formes arborescentes à la base du clade en raison de leurs similarités avec *Callixylon*.

La suppression de *Callixylon* de l'analyse qui comprend des formes non-arborescentes et arborescentes du Mississippien a pour effet de replacer les plus anciennes spermatophytes

(*Elkinsia* et *Laceyia*) à la base du clade, une topologie plus compatibles avec les données fossiles. La suppression des Archaeopteridales dans l'analyse de Hilton et Bateman (2006) avait conduit à un résultat comparable avec *Elkinsia*, puis *Laceyia* à la base des spermatophytes. *Faironia* se place alors en groupe-frère de deux clades l'un arborescent, l'autre non, ce qui correspond plus à la combinaison de caractères observé dans ce genre. Enfin, la suppression de *Callixylon* a pour effet de regrouper les formes arborescentes du Mississippien avec les cordaites et *Thucydia*.

Les spermatophytes arborescentes du Mississippien que nous avons testées se rapprochent soit des formes non-arborescentes contemporaines soit des cordaites et de *Thucydia*. Elles ne forment pas un groupe monophylétique. Elles apparaissent même parfois comme polyphylétiques (Fig. VII.8) avec *Pitus* et (*Eristophyton* + *Bilignea*) qui occupent une position différente d'*Endoxylon* qui se groupe avec *Cordaixylon* et *Thucydia*.

Synthèse

Les analyses présentées dans cette partie sont basées sur un jeu de caractères original focalisé sur l'anatomie et la morphologie de l'appareil végétatif.

Les résultats obtenus soutiennent notamment la paraphylie des progymnospermes et la monophylie des spermatophytes.

La position d'*Archaeopteris* en groupe-frère des spermatophytes est également soutenue.

Protopitys se groupe avec les spermatophytes mais son inclusion diminue la résolution des affinités au sein de ce clade.

Aucune analyse ne propose un clade comprenant *Bilignea*, *Eristophyton* et *Pitus*. Les spermatophytes arborescentes du Mississippien sont para ou polyphylétiques. Leur place au sein des spermatophytes dépend fortement des taxons inclus dans l'analyse. Elles se rapprochent soit des Cordaitales, soit de formes non-arborescentes.

CHAPITRE VIII. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

CHAPITRE VIII. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

Dans les chapitres précédents nous avons documenté de nouveaux spécimens de lignophytes arborescentes du Mississippien de France, Algérie et Australie. L'évolution de la disparité morpho-anatomique des premières lignophytes a été analysée. Enfin nous avons testé les affinités des formes arborescentes à travers un jeu inédit de caractères essentiellement végétatifs. Les principaux résultats sont synthétisés et discutés ci-après.

1. Formes arborescentes du Mississippien : nouvelles données

1.1. *Protopitys*

1.1.1. *Occurrence stratigraphique et géographique*

En 2005, nous avons décrit un axe d'âge Tournaisien moyen qui constituait la plus ancienne occurrence de ce genre et permettait d'étendre son aire de répartition à l'Allemagne. Les nouveaux spécimens présentés dans cette thèse **confirment la présence de *Protopitys* dès le Tournaisien moyen et étendent sa répartition géographique au sud de la France et à l'Australie**. Ils montrent que ce genre encore mal connu était un élément important des flores du Mississippien.

1.1.2. *Architecture*

L'étude des troncs de *P. buchiana* du Tournaisien d'Australie a permis d'observer 3 ordres d'axes successifs. **Les axes d'ordre 2 produits par le tronc ont la même anatomie que celui-ci et les axes d'ordre 2 et 3 sont émis dans des plans perpendiculaires** (Fig. VIII.1, A). Ce changement de plan d'émission avait déjà été noté par Brown (1994) dans un axe de *P. scotica* d'Ecosse (Fig. VIII.1, B). Ce spécimen de 13.5 cm de long montre une ramification à 10 cm de sa base. Il est toutefois difficile de savoir si il s'agit d'une ramification inégale (axe n émettant un axe $n+1$) ou égale. Dans tous les axes de *Protopitys* décrits à ce jour l'organotaxie est alterne distique et, quand ces paramètres sont connus, l'entre-noeud est de 1-2 cm et l'angle d'émission d'environ 45°. On ignore toutefois si c'est le cas pour tous les ordres d'axes, en particulier les troncs. Le spécimen fertile de la Montagne Noire (MN483), qui correspond à une partie distale, ne semble pas suivre cette organotaxie puisque l'axe principal émet deux ramifications à 90° l'une de l'autre.

			AMERIQUE DU NORD	EUROPE	AFRIQUE DU NORD	AUSTRALIE
MISSISSIPPIEN	Serpukhovien (8Ma)		<i>Megaloxylon</i>	<i>Bilignea</i> <i>Endoxylon</i> <i>Eristophyton</i>	? <i>Eristophyton</i>	-
	Viséen (19Ma)		-	<i>Bilignea</i> <i>Eristophyton</i> <i>Endoxylon</i> <i>Pitius</i> <i>Protopiys</i> <i>Stanwoodia</i>	-	Tronc Yarrol Basin
	Tournaisien (14Ma)	Sup.	<i>Cauloxylon</i> ' <i>Cordaites</i> ' <i>Megalomyelon</i> <i>Picnoxylon</i>	<i>Bilignea</i> <i>Eristophyton</i> <i>Pitius</i> <i>Protopiys</i>	JC874	Bois I Drummond basin Bois II Drummond basin Bois III Drummond basin
Moy.		* <i>Archaeoptiys</i> * <i>Archaeopteris</i>	<i>Aporoxylon</i> <i>Eristophyton</i> <i>Faironia</i> <i>Protopiys</i>	-	Bois Montgomery Dam Troncs II Mt St Michael <i>Protopiys</i>	
Inf.			-	-	-	
DEVONIEN	Famennien (15Ma)		<i>Archaeopteris</i>	? <i>Pitius</i> <i>Archaeopteris</i>	<i>Archaeopteris</i>	<i>Archaeopteris</i>
	Frasnien (11Ma)		<i>Archaeopteris</i>	<i>Archaeopteris</i>	<i>Archaeopteris</i>	<i>Archaeopteris</i>
	Givétien (6.5Ma)		-	<i>Archaeopteris</i>	-	-

Tableau VIII.1. Succession des premières lignophytes arborescentes.

Afin de détailler le Tournaisien la taille des étages n'est pas proportionnelle à leur durée. Celle-ci est indiquée entre parenthèses. En rouge les nouvelles données apportées dans cette thèse. * : stratigraphie incertaine, ? : décrit par *Matten et al.* (1980), affinité incertaine.

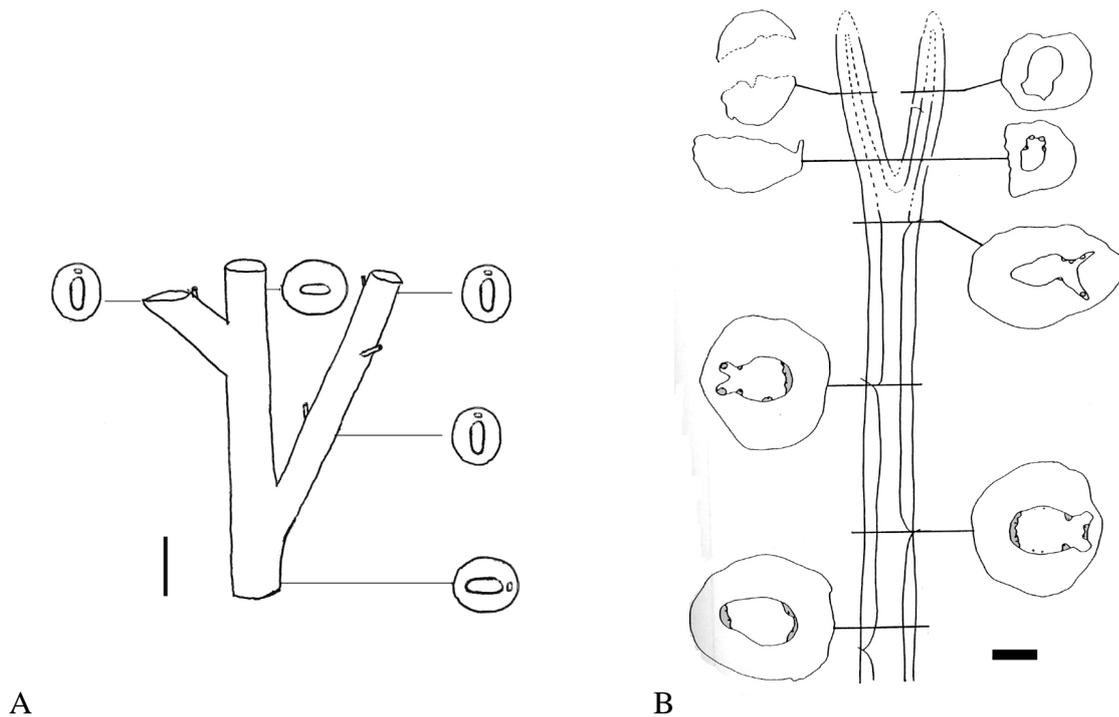


Fig. VIII.1. Architecture de *Protopitys*.

A. Spécimen de *P. scotica* d'Ecosse illustré par Brown (1994). Echelle de l'axe 8 mm.

B. Schéma illustrant la ramification d'un spécimen de *P. buchiana* du Tournaisien moyen d'Australie. Echelle de l'axe 1 cm.

1.1.3. Affinités

Beck (1976) considère que *Protopitys* représente une 'lignée évolutive' distincte issue des Aneurophytales. D'autres auteurs comme Rothwell et Serbet (1994) ont émis l'hypothèse que *Protopitys* était une spermatophyte dont seuls les organes mâles sont connus. Le mode de ramification des nouveaux spécimens étudiés rappelle les Aneurophytales, notamment *Tetraxylopteris*. Par contre l'analyse phylogénétique indique plutôt des affinités avec les spermatophytes. Enfin, dans l'analyse de la disparité morpho- anatomique, *Protopitys* se place près des autres formes arborescentes, en particulier les spermatophytes arborescentes, mais aussi près des Aneurophytales. Dans l'état actuel des connaissances, la résolution des affinités de ce genre passe par l'étude de nouveaux spécimens. La poursuite des investigations sur le matériel australien et la reconstruction détaillée de l'axe fertile de la Montagne Noire devraient permettre d'apporter de nouvelles données sur ce genre, en particulier sur la morphologie et l'anatomie de ses appendices végétatifs et sur sa reproduction.

1.2. Spermatophytes arborescentes du Mississippien

1.2.1. Occurrence stratigraphique et géographique - diversité

Au début de ce projet seuls deux taxons attribués aux spermatophytes arborescentes étaient décrits au Tournaisien moyen, *Aporoxylon* et *Archaeopitys*. Le travail effectué durant mon DEA sur la localité allemande de Kahlleite avait mis en évidence la présence à cette période du genre *Eristophyton*. Les spécimens présentés dans cette thèse confirment ce résultat et montrent qu'il s'agit d'une nouvelle espèce, présente aussi dans le Tournaisien moyen de la Montagne Noire. Trois autres taxons attribués aux spermatophytes arborescentes sont aussi décrits pour cette période, en France (*Faironia*) et en Australie (bois de Montgomery Dam et troncs de type II de Mt St Michael). D'autre part, au Tournaisien supérieur et au Viséen, des spécimens présentant des similarités avec les genres *Eristophyton* et *Pitus* mais qui correspondent peut-être à des taxons nouveaux sont documentés en Algérie et en Australie. **La répartition géographique des spermatophytes arborescentes est donc étendue au sud de la France, l'Algérie et l'Australie. Leur présence dès le Tournaisien moyen est confirmée.**

1.2.2. Diversité de l'appareil végétatif

La combinaison originale de caractères observée chez les nouveaux taxons et l'analyse de la disparité morpho-anatomique illustrent la diversification de l'appareil végétatif des spermatophytes arborescentes peu après la limite D/C.

Cette disparité s'observe d'abord au niveau de **l'anatomie et de l'architecture du système vasculaire primaire et dans le mode d'émission des organes latéraux**. La maturation endarche du xylème primaire s'observe dès le Tournaisien moyen chez les formes arborescentes (*Eristophyton feistii*) alors qu'elle n'apparaît que plus tard chez les formes non-arborescentes. Des traces vasculaires multiples vers les organes latéraux, connues chez des Calamopityales comme *Diichnia* (Beck *et al.*, 1992) et des formes arborescentes du Tournaisien supérieur d'Amérique du nord (Cribbs, 1938, 1939, 1940), sont documentées chez *Faironia* et certains spécimens australiens d'âge Tournaisien moyen. Chez *Faironia* comme chez les Calamopityales, ces traces vasculaires se divisent dans le cortex pour former une base de pétiole multifasciculaire. On ignore encore s'il en est de même dans les autres taxons.

Au niveau du bois, on observe aussi une certaine disparité, en particulier au niveau de la taille des rayons et du type de punctuations sur la paroi radiale des trachéides. Cette disparité

s'observe de manière globale au sein des spermatophytes arborescentes mais aussi entre des taxons de même âge et de même provenance géographique. Dans le Tournaisien d'Australie (Clarke River et Burdekin Basin) par exemple, on trouve deux grands types de bois, l'un avec des ponctuations unisériées et des petits rayons, l'autre avec des ponctuations multisériées et de grands rayons. Par ailleurs, l'analyse en composantes principales (chapitre VI) a montré qu'il n'est pas possible de distinguer des bois 'pynoxyliques' et des bois 'manoxyliques' au sein des premières lignophytes. Les formes arborescentes ne peuvent donc pas être distinguées des formes non-arborescentes sur ce critère. Enfin, l'exemple des genres *Faironia* et *Eristophyton* dans la Montagne Noire montre que des taxons présentant un bois comparable peuvent avoir un système vasculaire primaire très différent.

1.2.3. Affinités

Plusieurs questions se posaient sur les affinités de ces « spermatophytes arborescentes du Mississippien » et, tout d'abord, sur leur statut de plantes à graines, essentiellement basé sur des reconstructions à partir d'ovules associés. D'autre part, il a été suggéré au vu de leur disparité anatomique qu'elles ne constituaient pas un groupe monophylétique (Galtier et Meyer-Berthaud, 2006). Enfin, au sein des spermatophytes, des affinités ont été suggérées avec les Lyginopteridales (ex : Long, 1979) et avec les Cordaitales (ex : Lacey, 1953). L'analyse phylogénétique réalisée à partir d'un jeu de caractères essentiellement végétatifs, a permis de tester ces hypothèses. **Du point de vue des caractères choisis les 'spermatophytes' arborescentes du Mississippien dont nous avons testé les affinités**

- ✓ se placent effectivement dans le clade des spermatophytes
- ✓ forment un groupe para-ou polyphylétique
- ✓ présentent des affinités avec des formes non-arborescentes et avec les Cordaitales

Ces affinités basées sur des caractères végétatifs seront évidemment à confronter aux caractères reproducteurs des formes mississippiennes quand ceux-ci seront connus afin de faire la distinction entre une véritable affinité systématique et des convergences de l'appareil végétatif.

2. Implications paléogéographiques, biogéographiques et climatiques

Le tableau VIII.2 présente une synthèse des monilophytes et des lignophytes anatomiquement

conservées du Dévonien supérieur et du Mississippien d’Australie. Il existe des ressemblances au niveau générique entre les flores de Laurussia et de Gondwana qui impliquent l’existence à cette période d’une connection entre ces deux continents. **Ces résultats ne sont pas compatibles avec l'hypothèse d'un continent gondwanien séparé de Laurussia par un large océan au début du Carbonifère.**

Australie	Age et localité
MONILOPHYTES	
<i>Polyxylon</i>	Fa- Barraba, NSW
<i>Hierogramma</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Stauropteris</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Clepsidropsis</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Symplocopteris</i>	Tn2 – Mt Sont Michael, QLD
Cf. <i>Psaliyochlaena</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Austrocleipsis</i>	V- NSW
LIGNOPHYTES	
<i>Callixylon</i>	Fa- Barraba, NSW
<i>Protopitys*</i>	Tn2 – Mt St Michael, QLD
<i>Hydrasperma</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Tristichia</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Lyginorachis</i>	Tn2- Ruxton, QLD
<i>Ruxtonia</i>	Tn2- Ruxton, QLD
Bois type Montgomery Dam*	Tn2 – Montgomery Dam, QLD
Cf. <i>Tetrastichia</i>	Tn2- Ruxton, QLD
Bois type <i>Pitus</i> (plusieurs taxons)*	Tn2 - Mt Sont Michael Tn3 – Drummond Basin V- Yarrol Basin -QLD

▪ **Tableau VIII.2.** Monilophytes et lignophytes anatomiquement conservées du Dévonien supérieur et du Mississippien d’Australie.

▪ En vert les genres connus en Laurussia, en jaune les genres connus uniquement en Australie, en gris les genres dont l’identification n’est pas assez précise pour la comparaison ; en gras, les genres arborescents ; les étoiles correspondent aux taxons décrits dans cette thèse.

Après l’hypothèse d’une flore tournaisienne cosmopolite dominée par des lycophytes, certains auteurs comme Raymond (1985) ont suggéré un certain endémisme durant cette période.

Toutefois les flores gondwanniennes n'ont pas été détaillées par manque de données. L'étude de la flore anatomiquement préservée tournaisienne de Ruxton (Galtier *et al.*, 2007) et les résultats présentés dans cette thèse montrent qu'**au début du Carbonifère les flores australiennes étaient diversifiées**. Ces résultats confirment les hypothèses selon lesquelles **ces flores présenteraient un certain degré d'endémisme**.

Les bois du Tournaisien moyen de France et d'Australie ne présentent pas de cernes de croissance. Ceci implique des conditions environnementales stables, avec une **saisonalité peu marquée**. La présence de cernes dans les spécimens du Tournaisien supérieur et du Viséen supérieur d'Australie pourrait correspondre au **passage à un climat avec des saisons plus marquées au fur et à mesure que l'Australie descend vers le sud**. Ces observations sont compatibles avec la reconstruction climatique de Scotese (Paleomap project) pour la période Tournaisien-Viséen (cf. fig. I.1) qui place la France dans la zone tropicale et le nord de l'Australie dans une zone tropicale ou aride. Par contre, le spécimen du Tournaisien supérieur d'Algérie ne présente pas de cerne, alors que la reconstruction climatique de Scotese place cette région dans une zone aride au Tournaisien-Viséen et que certaines reconstructions paléogéographiques (Torvisk et Coks, 2004) la placent à 60° de latitude sud.

3. Structure des communautés végétales autour de la limite Dévonien-Carbonifère.

Dans le premier chapitre de cette thèse nous nous étions interrogés sur le mode de transition entre *Archaeopteris* et les taxons arborescents du Mississippien avec cette question : y a-t-il eu une période sans lignophytes arborescentes au début du Mississippien ? Au vu de nos résultats il apparaît que **l'hypothèse de paysages sans arbres à cette période n'est pas soutenue**. Reste la question du moment d'origine des taxons mississippiens. Dans l'état actuel des connaissances (Tableau VIII.1) on constate que ces taxons sont inconnus à la fin du Dévonien et présentent une importante diversité taxonomique, une importante disparité morphologique et une large répartition géographique dès le Tournaisien moyen. Deux hypothèses sont alors à envisager :

(1) il y a eu une **diversification très rapide de ces formes au début du Tournaisien**. Dans l'état actuel des connaissances, cette hypothèse est la plus compatible avec le registre fossile. Cependant il est difficile d'identifier une cause de cette diversification rapide, qu'elle soit externe (environnementale) ou interne (innovation biologique), les grandes caractéristiques de

ces formes (port arborescent, feuilles, graine) étant déjà présentes chez les lignophytes du Dévonien.

(2) elles étaient déjà présentes à la fin du Dévonien mais n'ont pas été incluses dans le registre fossile car elles occupaient des environnements de 'uplands' bien drainées et éloignés des zones de dépôt. Cette hypothèse peut s'appuyer sur plusieurs arguments, notamment la diversité des pré-ovules/ovules connus au Famennien qui dépasse de loin la diversité des plantes parentes décrites. D'autre part, *Archaeopteris* en raison de sa reproduction hétérosporee était plus dépendant de l'eau que les formes connues au Mississippien qui, à l'exception possible de *Protospitys*, seraient des plantes à graines et qui semblent adaptées à des environnements perturbés. On peut donc envisager un biais taphonomique qui masque la présence à la fin du Dévonien de formes arborescentes contemporaines d'*Archaeopteris*.

Ceci nous amène à discuter les causes possibles de la disparition d'*Archaeopteris*. Les analyses des chapitres 6 et 7 soutiennent que du point de vue des caractères végétatifs ce genre présentait des caractères avancés : il se place en groupe-frère des plantes à graines dans l'analyse phylogénétique et l'espace morphologique qu'il occupait est toujours occupé par les formes arborescentes du Tournaisien.

La dépendance à l'eau pour la reproduction évoquée plus haut peut-être une contrainte en cas de changement climatique. Cependant la large répartition géographique d'*Archaeopteris* implique que ces plantes vivaient sous une grande diversité de climats (zones tropicales, arides, tempérées chaudes et tempérées froides de la reconstruction climatique de Scotese. Fairon-Demaret et ses collaborateurs (2001) ont montré qu'*Archaeopteris halliana* pouvait résister à des épisodes de sécheresse. Il n'y a pas actuellement d'éléments qui indiquent que la disparition d'*Archaeopteris* puisse être liée à un changement climatique. Il est possible que la présence d'*Archaeopteris* nécessite des conditions édaphiques particulières qui auraient changé au début du Carbonifère.

Archaeopteris aurait-il pu disparaître suite à une compétition avec les plantes à graines ? Cette hypothèse, difficile à envisager si on considère que les seules plantes à graines contemporaines d'*Archaeopteris* sont des formes de petite taille comme *Elkinsia*, sera à tester s'il est confirmé qu'il a co-existé avec des spermatophytes arborescentes.

4. Conclusion et perspectives.

Les résultats présentés dans cette thèse mettent en avant la diversité taxonomique, la disparité morphologique et la large répartition géographique des lignophytes arborescentes du Mississippien. Les affinités des taxons attribués a priori aux spermatophytes sont soutenues par l'analyse des caractères végétatifs. Le Mississippien représente une période de diversification des formes arborescentes dans le clade des lignophytes.

Les perspectives de ce travail sont de plusieurs types.

L'étude des localités australiennes illustre la quantité d'informations qui reste potentiellement à découvrir. La poursuite du travail de terrain est donc une des priorités pour la suite de ce travail. Les prospections futures devraient permettre de mieux appréhender

- l'anatomie et l'architecture de ces plantes en permettant des reconstructions fiables ;
- le moment de leur apparition ainsi que la rapidité de leur diversification en précisant leur répartition géographique et stratigraphique.

L'analyse de la disparité morpho-anatomique s'est surtout focalisée sur l'anatomie des axes. Il serait intéressant de réaliser le même type d'analyses pour les feuilles et les structures reproductrices attribuées aux lignophytes du Dévonien et du Mississippien. Ceci permettrait de comparer l'évolution au cours du temps de la disparité morpho-anatomique des différents organes. A plus long terme, une analyse de la disparité au sein des lignophytes et des monilophytes permettrait de comparer l'espace morphologique occupé par les formes arborescentes dans les deux groupes. Observe-t-on des modèles de diversification similaires ?

Un axe de recherche envisagé au début de ce travail et qu'il serait intéressant de mettre en place est la comparaison de la conduction hydraulique des différents types de bois rencontrés chez les premières lignophytes arborescentes. Deux volets sont possibles: (1) estimer la conduction des différents types de bois à partir du diamètre et de la densité des trachéides et faire une comparaison avec des formes non-arborescentes, (2) modéliser les flux d'eau à travers des trachéides portant différents types de ponctuations (araucarioïdes disposées en groupe pour *Callixylon*, unisériées allongées pour *Prototypis*, etc.). La confrontation de ces données avec celles relatives à la taille et à la densité des rayons pourrait permettre de comparer la répartition des fonctions conduction hydraulique/stockage au sein des différents taxons et éventuellement de mettre en évidence des stratégies différentes.

Enfin, les résultats de l'analyse phylogénétique montrent que l'utilisation de caractères végétatifs permet de tester les affinités de formes dont les parties fertiles sont inconnues. Cette méthode qui doit continuer d'être développée pour les premières lignophytes en ajoutant des caractères et des taxons pourra aussi être appliquée à d'autres groupes dont les caractères végétatifs sont bien connus.

LISTE DES ILLUSTRATIONS

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Liste des figures

Introduction.

Fig.1. Evolution des plantes terrestres au cours des temps géologiques.....	12
---	----

Chapitre I.

Fig. I.1. Augmentation de la taille maximale dans les différents groupes de plantes au Dévonien-Carbonifère.....	15
Fig. I.2. Les premières lignophytes arborescentes connues avant le présent travail.	20
Fig. I.3. Occurrence et anatomie de quelques progymnospermes Aneurophytales et Archaeopteridales.....	22
Fig. I.4. Répartition d' <i>Archaeopteris</i> et <i>Callixylon</i> au Dévonien supérieur.....	24
Fig. I.5. Système vasculaire primaire et mode d'émission des traces chez <i>Callixylon zalesskyi</i>	24
Fig. I.6. Anatomie du système vasculaire primaire et mode d'émission des traces chez <i>Protopitys buchiana</i> et <i>P. scotica</i>	29
Fig. I.7. Lignophytes arborescentes du Mississippien en coupe transversale.....	32
Fig. I.8. Reconstructions paléogéographiques pour le Dévonien supérieur (370 Ma) et le Mississippien (340 Ma, Viséen).	44
Fig. I.9. Position de l'Armorica au Mississippien (340Ma) selon la reconstruction de R. Blakey.	46
Fig. I.10. Reconstructions de la position de l'Australie au Viséen (A) par Metcalfe (2006) et (B) par Li et Powell (2001).....	47
Fig. I.11. Reconstruction du climat pour la période Tournaisien-Viséen.....	48

Chapitre III.

Fig. III.1. Emplacement des localités tournaisiennes de la Montagne Noire.	56
Fig. III.2. Ramification de MN877.....	100
Fig. III.3. Hauteur des rayons de MN877 en coupe tangentielle.....	102
Fig. III.4. Ramification de MN483.....	104
Fig. III.5. Taille des spores de MN483.....	104
Fig. III.6. Hauteur des rayons de MN915.....	106

Chapitre IV.

Fig. IV.1. Bassins carbonifères d'Afrique du Nord-Est.	113
Fig. IV.2. Coupes transversales de JC874.....	115
Fig. IV.3. Coté du spécimen poli en section tangentielle montrant la disposition des traces dans le bois.	117

Chapitre V.

Fig. V.1. Carte générale des bassins dévoniens et carbonifères de l'est de l'Australie.....	128
Fig. V.2. Bassins de la Broken River, de la Clarke River et de la Burdekin.....	130
Fig. V.3. Stratigraphie du bassin de la Broken River.....	130
Fig. V.4. Résultat de l'analyse chimique au MEB pour le spécimen MOD3.....	132

Fig. V.5. Taille des rayons du spécimen MOD1	133
Fig. V.6. Carte géologique de la localité Mont St Michael.....	140
Fig. V.7. Schéma de la production de branches par un tronc de type I de Mt St Michael.....	142
Fig. V.8. Taille des rayons de MSM10.....	145
Fig. V.9. Type II- Spécimen MSM11. Position des coupes transversales, aspect général en coupe transversale et émission des traces.....	148
Fig. V.10. Taille des rayons de MSM11.....	150
Fig. V.11. Position de la localité à bois perminéralisés de la Ducabrook Formation.....	160
Fig. V.12. Dessin à la chambre claire des rayons des spécimens en coupe tangentielle.....	161
Fig. V.13. Taille des rayons illustrant la différence entre les trois spécimens DBW2, 5, 6.....	162
Fig. V.14. DBW04 - Dessin de la stèle sur deux sections transversales.....	163
Fig. V.15. Mode d'émission des traces de <i>Megalomyelon</i>	166
Fig. V.16. Géologie du Yarrol Basin et localité à bois fossile.....	169
Fig. V.17. Aspect général de YB2 en coupe transversale.....	170
Fig. V.18. Analyse quantitative d'un cerne du tronc du Yarrol Basin.....	172
Fig. V.19. Taille des rayons du tronc du Yarrol Basin.....	173

Chapitre VI.

Fig. VI.1. Nombre de genres de tiges de lignophytes décrits dans la littérature et nombre de genres inclus dans l'analyse.....	182
Fig. VI.2. Symboles utilisés pour les analyses incluant les taxons arborescents et non-arborescents.....	182
Fig. VI.3. Symboles utilisés pour les analyses incluant uniquement des taxons arborescents.....	182
Fig. VI.4. Analyse en coordonnées principales pour tous les taxons et tous les caractères.....	185
Fig. VI.5. Analyse en coordonnées principales pour les taxons arborescents	186
Fig. VI.6. Espace morphologique occupé par les formes arborescentes au cours du temps ..	186
Fig. VI.7. Analyse en coordonnées principales des 11 caractères liés à la morphologie générale et à l'anatomie du système vasculaire primaire pour 62 taxons.....	187
Fig. VI.8. Analyse en coordonnées principales des 11 caractères liés à la morphologie et à l'anatomie du système vasculaire primaire pour les taxons arborescents uniquement.....	188
Fig. VI.9. Diamètre maximum des trachéides de xylème primaire et secondaire chez les premières lignophytes.....	189
Fig. VI.10. Résultat de l'analyse en composantes principales sur les caractères quantitatifs du bois utilisés pour la définition du bois picnoxylique ou manoxylique.....	190
Fig. VI.11. Analyse en composantes principales pour les taxons arborescents uniquement.....	191
Fig. VI.12. Position des taxons australiens dans l'espace morphologique des taxons arborescents.....	192
Fig. VI.13. Comparaison des bois de localités européennes et australiennes au Tournaisien moyen et au Tournaisien supérieur.....	193

Chapitre VII.

Fig. VII.1. Arbre de consensus strict analyse 1.....	200
Fig. VII.2. Arbres de consensus strict obtenus en ajoutant à l'analyse 1 : A: <i>Bilignea</i> , B : <i>Eristophyton</i> , C : <i>Pitus</i> , D : <i>Bilignea</i> , <i>Eristophyton</i> et <i>Pitus</i>	202
Fig. VII.3. Arbre de consensus strict obtenu en ajoutant <i>Protopitys</i> à l'analyse 1.....	203
VII.4. Arbre de consensus strict de l'analyse 1 moins <i>Callixylon</i>	204
Fig. VII.5. Arbre de consensus strict obtenu en ajoutant <i>Calamopitys</i> , <i>Stenomyelon</i> et <i>Laceyia</i> à l'analyse 1.....	204
Fig. VII.6. Arbre de consensus strict obtenu en ajoutant simultanément des taxons arborescents et non-arborescents du Mississippien.....	205
Fig. VII.7. Ajout de <i>Faironia</i>	206
Fig. VII.8. A : Ajout de <i>Faironia</i> + <i>Endoxylon</i> , B : en enlevant <i>Callixylon</i> et en ajoutant <i>Protopitys</i> , C: en enlevant <i>Callixylon</i> , D : en ajoutant <i>Protopitys</i>	207

Fig. VII.9. Arbre de consensus strict obtenu avec la matrice de Hilton et Bateman en codant comme inconnus les caractères reproducteurs de *Laceyia*, *Bilignea* et *Lyrasperma* qui sont basés sur des reconstructions.....208

Fig. VII.10. Arbre de consensus strict obtenu avec la matrice de Hilton et Bateman, en codant *Bilignea* et *Lyrasperma* comme ayant ‘un ou plusieurs sympodes’ au lieu de ‘un faisceau central’ pour le caractère 17 (protoxylème caulinaire).....209

VII.71. Arbre de consensus strict obtenu par Hilton et Bateman en utilisant *Archaeopteris* comme outgroup.....210

Chapitre VIII

Fig. VIII.1. Architecture de *Protopitys*.....215

Liste des planches

Chapitre III.

Planche III-1. Montagne Noire - MN877.....	108
Planche III-2 . Montagne Noire - MN843.....	109
Planche III-3. Montagne Noire - MN225 et MN915.....	110

Chapitre IV.

Planche IV-1. JC874. Vue générale en coupe transversale.....	122
Planche IV-2. JC874. Stèle et traces foliaires.....	123
Planche IV-3.- JC874. Xylème et phloème secondaire – périderme.....	124

Chapitre V.

Planche V-1. Anatomie des bois de Montgomery Dam.....	137
Planche V-2. Anatomie des bois au MEB.....	138
Planche V-3. Mont Saint Michael – Localité principale et aspect général des spécimens.....	154
Planche V-4. Mt St Michael, type I-- stèle et ramification.....	155
Planche V-5. Mt St Michael, type I--bois.....	156
Planche V-6. Mt St Michael, spécimens à bois de type II.....	157
Planche V-7. Bois de la Ducabrook Formation.....	167
Planche V-8. Bois de la Ducabrook Formation. Stèle et émission de traces vasculaires.....	168
Planche V-9. Tronc du Yarrol Basin- stèle.....	175
Planche V-10. Tronc du Yarrol Basin- traces et bois.....	176

Liste des tableaux

Chapitre II.

Tableau II-1. Liste des spécimens décrits dans les chapitres suivants.	51
---	----

Chapitre IV.

Tableau IV-1. Comparaison des dimensions et du développement du périoderme chez <i>Pitus dayi</i> , <i>Faironia difasciculata</i> et JC874.	121
--	-----

Chapitre V.

Tableau V-1. Comparaison des bois de Montgomery Dam avec <i>Callixylon arnoldii</i> et un bois fusinisé du Famennien supérieur de Belgique.	135
Tableau V-2. Comparaison des spécimens de type I de Mt St Michael avec <i>Protopitys buchiana</i> et ' <i>Cordaites</i> ' <i>missouriensis</i>	147
Tableau V-3. Co-occurrences de bois de type <i>Protopitys buchiana</i> et de type <i>Pitus/Eristophyton</i>	152
Tableau V-4. Principales caractéristiques des bois du Drummond Basin.	159
Tableau V-5. Comparaison de la taille des rayons des bois de la Ducabrook Formation, de spécimens du Mississippien d'Europe et de MSM1 1, un spécimen à bois de type II de Mt St Michael.	164

Chapitre VIII.

Tableau VIII-1. Succession des premières lignophytes arborescentes.	215
Tableau VIII-2. Monilophytes et lignophytes anatomiquement conservées du Dévonien supérieur et du Mississippien d'Australie.	218

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

(245 REFERENCES)

- ALGEO, T. J., et SCHECKLER, S. E. 1998. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes and marine anoxic events. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 353: 113-130.
- ALGEO, T. J., BERNER, R. A., MAYNARD, J. B., et SCHECKLER, S. E. 1995. Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: "rooted" in the evolution of vascular land plants? *GSA Today* 5: 45, 64-66.
- ALGEO, T. J., SCHECKLER, S. E., et MAYNARD, J. B. 2001. Effect of the middle to late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. In P. G. Gensel and D. Edwards [eds.], *Plant invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press, New York, pp. 213-236.
- ANDERSON, H. M., HILLER, N., et GESS, R. W. 1995. *Archaeopteris* (Progymnospermopsida) from the Devonian of Southern Africa. *Bot. J. Lin. Soc.* 117: 305-320.
- ANDERSON, J. M., ANDERSON, H. M., ARCHANGELSKY, S., BAMFORD, M., CHANDRA, S., DETTMANN, M., HILL, R., MCLOUGHLIN, S., et ROSLER, O. 1999. Patterns of Gondwana plant colonisation and diversification. *J. Afr. Earth Sci.* 28: 145-167.
- ARCHANGELSKY, S. 1990. Plant distribution in Gondwana during the late Palaeozoic. In T. N. Taylor et E. L. Taylor [eds.], *Antarctic Paleobiology - Its Role in the Reconstruction of Gondwana*. Springer, New York, USA, pp. 102-117.
- ARNOLD, C. A. 1930. The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of Central and western New-york. *Pap. Mich. Acad. Sci.* 11: 1-50.
- _____. 1931. On *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins and Wieland. *Contrib. Mus. Paleontol., Univ. Mich* 3: 207-232.
- _____. 1934. *Callixylon whiteanum* sp. nov. from the Woodford chert of Oklahoma. *Bot. Gaz.* 96: 180-185.
- _____. 1970. In E. Boureau [ed.], *Traité de Paléobotanique*. Masson, Paris, fasc. IV, p. 444.
- BAMBACH, R. K., ALGEO, T. J., THOREZ, J., et WITZKE, B. G. 1999. Dynamics of Devonian paleogeography and paleoclimatic implications for expanding *Archeopteris* forests, XVI International Botanical Congress, 1-7 Août 1999, Saint Louis, Missouri, U.S.A.
- BANKS, H. P., S. LECLERCQ, et F. M. HUEBER. 1975. Anatomy and morphology of *Psilophyton dawsonii*, sp. n. from the late Lower Devonian of Quebec (Gaspé), and Ontario, Canada. *Paleontographica Americana* 8: 77-126.
- BARNARD, P. D. W., et LONG, A. G. 1973. On the Structure of a Petrified Stem and some Associated Seeds from the Lower Carboniferous Rocks of East Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 69: 91-108.
- _____. 1975. *Triradioxylon* - a New Genus of Lower Carboniferous Petrified Stems and Petioles together with a Review of the Classification of Early Pterophytina. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 69: 231-250.
- BATEMAN, R. M., et DIMICHELE, W. A. 1994. Heterospory: The most iterative key innovation

- in the evolutionary history of the plant kingdom. *Biol. Rev.* 69: 345-417.
- BATEMAN, R. M., et ROTHWELL, G. W. 1990. A reappraisal of the Dinantian floras at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland.1. Floristics and the development of whole-plant concepts. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 81: 127-159.
- BATEMAN, R. M., CRANE, P. R., DIMICHELE, W. A., KENRICK, P. R., ROWE, N. P., SPECK, T., et STEIN, W. E. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary terrestrial radiation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29: 263-292.
- BECK, C. B. 1953. A new root species of *Callixylon*. *Am. J. Bot.* 40: 226-233.
- _____. 1957. *Tetraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New-York. *Am. J. Bot.* 44: 350-367.
- _____. 1960. Connection between *Archeopteris* and *Callixylon*. *Science* 131: 1524-1525.
- _____. 1962. Plants of New Albany Shale II. *Callixylon arnoldii*, sp. nov. *Brittonia* 14: 322-327.
- _____. 1967. *Eddyia sullivanensis*, gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York. *Palaeontographica B* 121: 1-22.
- _____. 1976. Current status of the Progymnospermopsida. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 21: 5-23.
- _____. 1979. The primary vascular system of *Callixylon*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 28: 103-115.
- _____. 1981. *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. In K. J. Niklas [ed.], *Paleobotany, Paleoecology, and Evolution*. Praeger Publishers, New York, USA, pp. 193-228.
- BECK, C. B., et STEIN, W. E. 1987. *Galtiera bostonensis*, gen. et sp. nov., a protostelic Calamopityacean from the New Albany Shales of Kentucky. *Can. J. Botany* 65: 348-361.
- BECK, C. B., et WIGHT, D. C. 1988. Progymnosperms. In C. B. Beck [ed.], *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York, USA, pp. 57-61.
- BECK, C. B., COY, K., et SCHMIDT, R. 1982. Observations on the fine structure of *Callixylon* wood. *Am. J. Bot.* 69: 54-76.
- BECK, C. B., GALTIER, J., et STEIN, W. E. J. 1992. A reinvestigation of *Diichnia* Read from the New Albany Shales of Kentucky. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 75: 1-32.
- BERNER, R. A. 1998. The carbon cycle and CO₂ over Phanerozoic time: the role of land plants. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 353: 75-82.
- BERTRAND, P., BÖHM, R., et CORSIN, P. M. 1935. Découverte d'une flore dans les lydiennes du Carbonifère de la Montagne Noire. *C. R. Acad. Sci. Paris* 200: 1344.
- BLANCHARD, R. 2007. Analyse d'une flore paléozoïque d'Australie. Mémoire de Master 1, Université Montpellier 2, Montpellier.
- BÖHM, R. 1935. Etude sur la flore de l'horizon à lydiennes de la base du Carbonifère de la Montagne Noire. 2ème thèse, Impr. de la Charité [ed.], Montpellier, France.
- BONAMO, P. M., et H. P. BANKS. 1967. *Tetraxylopteris schmidtii*: its fertile parts and its relationships within the Aneurophytales. *Am. J. Bot.* 64: 755-768.

- BOUCOT, A. J., et GRAY, J. 2001. A critique of Phanerozoic climatic models involving changes in the CO₂ content of the atmosphere. *Earth-Sci. Rev.* 56: 1-159.
- BOYCE, C. K., et KNOLL, A. H. 2002. Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. *Paleobiology* 28: 70-100.
- BROWN, R. E. 1994. Paleobotany and plant taphonomy of Visean volcanic sequences from Northern Britain. PhD thesis, University of London, UK, 297p.
- BRUCKSCHEN, P., OESMANN, S., et VEIZER, J. 1999. Isotope stratigraphy of the European Carboniferous: proxy signals for ocean chemistry, climate and tectonics. *Chem. Geol.* 161: 127-163.
- CAI, C. 1989. Two *Callixylon* species from Upper Devonian of Jungar Basin, Xinjiang. *Acta Palaeontol. Sin.* 28: 571-578.
- CAPLAN, M. L., et BUSTIN, R. M. 1999. Devonian-Carboniferous Hangenberg mass extinction event, widespread organic-rich mudrock and anoxia: causes and consequences. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 148: 187-207.
- CARLUCCIO, L. M., HUEBER, F. M., et BANKS, H. P. 1966. *Archaeopteris macilenta*, anatomy and morphology of its frond. *Am. J. Bot.* 53: 719-730.
- CHALONER, W. 1999. The architecture of the *Archaeopteris/Callixylon* tree. In M. H. Kurmann et A. R. Hemsley [eds.], *The evolution of plant architecture*. Royal Botanical Garden, Kew, UK, pp.65-74.
- CHALONER, W. G., et SHEERIN, A. 1979. Devonian macrofloras. In M. R. House, C. T. Scrutton, et M. G. Bassett [eds.], *The Devonian System: A Palaeontological Association International Symposium*. The Palaeontological Association, London, UK, pp. 145-161.
- CHALOT-PRAT, F., et GALTIER, J. 1989. Découverte d'un tronc de gymnosperme dans une coulée du complexe volcanique carbonifère du Tazekka (Maroc oriental) et sa signification paléoécologique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 309: 1735-1741.
- CHITALEY, S., et CAI, C. 2001. Permineralized *Callixylon* woods from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio, U.S.A. and that of Kettle Point, Ontario, Canada. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 114: 127-144.
- CICHAN, M. 1985. Vascular Cambium and Wood Development in Carboniferous Plants. II. *Sphenophyllum plurifoliatum* Williamson and Scott (Sphenophyllales). *Bot. Gaz.* 146: 395-403.
- CLAYTON, G. 1985. Dinantian miospores and inter-continental correlation. *Comptes rendus Dixième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, Madrid 1983, volume 4, J.L. Escobedo, L.F. Granados et B. Meléndez [eds.], Instituto Geologico y Minero de Espana, Madrid, Spain, pp. 9-23.
- CONRAD, J. 1984. Les séries Carbonifère du Sahara central algérien. Thèse de doctorat d'état, Université d'Aix Marseille, Marseille, France, 370 p.
- CRANE, P. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of Angiosperms. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72: 716-796.
- CRIBBS, J. E. 1935. *Cordaites missouriense* from the Lower Carboniferous of Missouri. *Am. J. Bot.* 22: 427-438.
- _____. 1938. A new fossil plant from the Reed Springs Formation of Southwestern

- Missouri. *Am. J. Bot.* 25: 311-321.
- _____. 1939. *Cauloxylon ambiguum*, gen. et sp. nov., a new fossil plant from the Reed Springs Formation of southwestern Missouri. *Am. J. Bot.* 26: 440-449.
- _____. 1940. Structure of fossil stem of Pityean affinity from the Reed Springs Formation of Missouri. *Bot. Gaz.* 101: 582-597.
- DANNENHOFFER, J. M., et BONAMO, P. M. 2003. The wood of *Rellimia* from the Middle Devonian of New York. *Int. J. Plant. Sci.* 164: 429-441.
- DANNENHOFFER, J. M., STEIN, W. E., et BONAMO, P. M. 2007. The primary body of *Rellimia thomsonii*: integrated perspective based on organically connected specimens. *Int. J. Plant. Sci.* 168: 491-506.
- DAWSON, J.W. 1871. The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. *Geological Survey of Canada Bulletin* 1871: 1-92.
- DECOMBEIX, A.-L., MEYER-BERTHAUD, B., ROWE, N. P., et GALTIER, J. 2005. Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction of *Archaeopteris*: new data from the middle Tournaisian of Thuringia (Germany). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 137: 69-82.
- DIMICHELE, W. A., et HOOK, R. W. 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems. In A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, et S. L. Wing [eds.], *Terrestrial ecosystems through time*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 205-325.
- DIMICHELE, W. A., DAVIS, J. I., et OLMSTEAD, R. G. 1989. Origins of Heterospory and the Seed Habit: The Role of Heterochrony. *Taxon* 38: 1-11.
- DIMICHELE, W. A., PHILLIPS, T. L., et PFEFFERKORN, H. W. 2006. Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms from tropical Euramerica. *J. Torrey Bot. Soc.* 133: 83-118.
- DOYLE, J. A., et DONOGHUE, M. J. 1986. Seed Plant Phylogeny and the Origin of Angiosperms: An Experimental Cladistic Approach. *Bot. Rev.* 52: 321-431.
- DRIESE, S. G., MORA, C. I., et ELICK, J. M. 1997. Morphology and taphonomy of root and stump casts of the earliest trees (Middle to Late Devonian), Pennsylvania and New York, U.S.A. *Palaios* 12: 524-537.
- DUNN, M. T., ROTHWELL, G. W., et MAPES, G. 2003. Paleozoic plants from marine strata: *Trivena arkansana* (Lyginopteridaceae) gen. et sp. nov., a lyginopterid from the Fayetteville Formation (middle Chesterian/Upper Mississippian) of Arkansas, USA. *Am. J. Bot.* 90: 1239-1252.
- DUNN M.T., KRINGS M., MAPES G., ROTHWELL G.W., MAPES R.H., et SUN KEQIN. 2003. *Medullosa steinii* sp. nov., a seed fern vine from the Upper Mississippian. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 124: 307-324
- EGGERT, D. A. 1961. The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. *Palaeontographica B* 108: 43-92.
- _____. 1962. The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. *Palaeontographica B* 110: 99-127.
- EGGERT, D. A., et GAUNT, D. D. 1973. Phloem of *Sphenophyllum*. *Am. J. Bot.* 60: 755-770.
- ENDLICHER, S. 1847. Synopsis Coniferarum. S. Endlicher [ed.], Scheitlin & Zoliker, St.-Gallen, Switzerland.

- FAIRON-DEMARET, M., et BERRY, C. M. 2000. The architecture of *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks: a middle Devonian cladoxylopsid from Belgium. *Int. J. Plant. Sci.* 163: 699–713.
- FAIRON-DEMARET, M., et LEPONCE, I. 2001. Leaf dimorphism in *Archaeopteris roemeriana* (Progymnosperm): further early fossil evidence of shoot dorsiventrality, *Am. J. Bot.* 88: 729-735.
- FAIRON-DEMARET, M., LEPONCE, I., et STREEL, M. 2001. *Archaeopteris* from the Upper Famennian of Belgium: heterospory, nomenclature, and palaeobiogeography. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 115: 79-97.
- FALCON-LANG, H. J. 1999. The Early Carboniferous (Asbian-Brigantian) Seasonal Tropical Climate of Northern Britain. *Palaaios* 14: 116-126.
- _____. 2000. Fire ecology of the Carboniferous tropical zone. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 164: 339-355.
- FOOTE, M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 129-152.
- GALTIER, J. 1970. Recherches sur les végétaux à structure conservée du Carbonifère Inférieur français. *Paleobiologie Continentale* 1: 1-221.
- _____. 1974. Sur l'organisation de la fronde des *Calamopitys*, Ptéridospermes probables du Carbonifère inférieur. *C. R. Acad. Sci. Paris* 279: 975-978.
- _____. 1975. Variabilité anatomique et ramification des tiges de *Calamopitys*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 280: 1967-1970.
- _____. 1977. *Tristichia longii*, nouvelle Pteridosperme probable du Carbonifère de la Montagne Noire. *C. R. Acad. Sci. Paris* 284: 2215-2218.
- _____. 1988. Morphology and Phylogenetic Relationships of Early Pteridosperms. In C. B. Beck [ed.], *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New-York, USA, pp.135-176.
- GALTIER, J., et BECK, C. B. 1992. *Triichnia*, a new eustelic calamopityacean from the Lower Carboniferous of France. *Palaeontographica B* 224: 1-16.
- _____. 1995. A reinvestigation of *Calamopitys americana* with a description of two species from the Lower Carboniferous of U.S.A. and France. *Palaeontographica B* 237: 75-111.
- GALTIER, J., et MEYER-BERTHAUD, B. 1989. Studies on the Early Carboniferous Pteridosperm *Calamopitys*. A redescription of the type material from Saalfeld (GDR). *Palaeontographica B* 213: 1-36.
- _____. 1996. The early seed plant *Tristichia tripos* (Unger) comb. nov. from the Lower Carboniferous of Saalfeld, Thuringia. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 93: 299-315.
- _____. 2005. Diversification of the secondary xylem structure in early lignophytes. 17th International Botanical Congress, 17-23th July, Vienna, Austria.
- _____. 2006. The diversification of early arborescent seed ferns. *J. Torrey Bot. Soc.* 133: 7-19.
- GALTIER, J., et ROWE, N. P. 1989. A primitive seed-like structure and its implications for early gymnosperm evolution. *Nature* 340: 225-227.

- _____. 1991. A new permineralised seed-like structure from the basalmost Carboniferous of France. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 183: 103-120.
- GALTIER, J., et SCOTT, A. C. 1990. On *Eristophyton* and other gymnosperms from the Lower Carboniferous of Castleton Bay, East Lothian, Scotland. *Geobios* 23: 5-19.
- GALTIER, J., et SCOTT, A. C. 1991. *Stanwoodia*, a new genus of probable early gymnosperms from the Dinantian of East Kirkton, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 82: 113-123.
- GALTIER, J., et SCOTT, A. C. 1994. Arborescent gymnosperms from the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 84: 261-266.
- GALTIER, J., MEYER-BERTHAUD, B., et BECK, C. B. 1993. Large *Calamopitys* stems from the Tournaisian of France. *Palaeontographica B* 230: 59-79.
- GALTIER, J., MEYER-BERTHAUD, B., et BROWN, R. 1998. The anatomy and seed plant affinities of *Rhacopteris* and *Spathulopteris* foliage from the Dinantian (Lower Carboniferous) of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 88: 197-208
- GALTIER, J., MEYER-BERTHAUD, B., et ROWE, N. P. 1988. Tournaisian plants from the "lydiennes" Formation of the Montagne Noire (France). *Cour. Forsh.-Inst. Senckenberg* 100: 109-117.
- GALTIER, J., PHILLIPS, T. L., et CHALOT-PRAT, F. 1986. Euramerican coal-swamp plants in mid-Carboniferous of Morocco. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 49: 93-98.
- GALTIER, J., SCHNEIDER, J.-L., et GRAUVOGEL-STAMM, L. 1998. Arborescent gymnosperms and the occurrence of *Protopitys* from the Lower Carboniferous of the Vosges, France. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99: 203-215.
- GALTIER, J., FEIST, R., TALENT, J. A., et 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., BROWN, R. E., SCOTT, A. C., REX, G. M., et ROWE, N. P. 1993. A late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland. *Spec. Pap. Paleontol.* 49: 57-74.
- GENSEL, P. G., et ANDREWS, H. N. 1984. Plant life in the Devonian, Praeger, New York, USA, 380 pp.
- GODDERIS, Y., et JOACHIMSKI, M. M. 2004. Global change in the Late Devonian: modelling the Frasnian-Famennian short-term carbon isotope excursions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.* 202: 309-329.
- GOEPPERT, H. R. 1850. Monographie der fossilen Coniferen. Arnz. & Comp. [eds.]. *Natuur Verh. Holland Maas. Wet.*, 6: 1-286.
- _____. 1845. In F. Wimmer and H. R. Goeppert [eds.], *Flora von Schlesien preussischen und österreichischen Antheils*. Breslau, Poland, p. 229.
- GOEPPERT, H. R. 1881. Revision meiner Arbeiten über die Stämme der fossilen Coniferen. *Bot. Centralbl.*, 6, p. 403.
- GOEPPERT, H. R., et STENZEL, G. 1888. Nachträge zur kenntniss der Coniferenhölzer der palaeozoischen Formationen. *Abh. K. Akad. Wiss. Berlin* 2.
- GORDON, W. T. 1935. The genus *Pitys*, Witham, emend. *Trans. R. Soc. Edinburgh* 58: 279-311.

- _____. 1938. On *Tetrastichia bupatides*: a Carboniferous pteridosperm from East Lothian. *Trans. R. Soc. Edinburgh* 59: 351-370.
- GOULD, R. E. 1975. The succession of Australian pre-Tertiary megafossil floras. *Bot. Rev.* 41: 453-483.
- GREB, S. F., DiMICHELE, W. A., et GASTALDO, R. A. 2006. Evolution and importance of wetlands in earth history. In S.F. Greb et W.A. DiMichele [eds.], *Wetlands through time: Geological Society of America Special Paper* 399: 1-40.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A., et TOMLINSON, P. B. 1978. Tropical trees and forests – an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T., et RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- HAMMOND, S. E. 2004. Progymnosperms and the origin of the seed. PhD Thesis, Cardiff University, UK.
- HERNANDEZ-CASTILLO G.R., ROTHWELL G.W., et MAPES G. 2001. Thucydiaceae fam. nov., with a review and reevaluation of Paleozoic walchian conifers. *Int. J. Plant Sci.* 162: 1155-1185.
- HILTON, J., et BATEMAN, R. M. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed plant phylogeny. *J. Torrey Bot. Soc.* 133: 119-168.
- HOEG, O. A. 1942. The Downtonian and Devonian Flora of Spitsbergen. *Skrifter om Svalbard og Nordishavet* 83: 7-228.
- HÖRICH, O. 1915. Einige strukturbietende Pflanzenreste aus deutschen Culm und Devon. *Jahrbuch der Königl. Preufs. Geologischen Landesanstalt* 36: 520-521.
- HOSKIN, J. H., et CROSS, A. T. 1951. The Structure and Classification of Four Plants from the New Albany Shales. *The American Midland Naturalist* 46: 684-716.
- HOUSE, M. R. 2002. Strength, timing, setting and cause of mid-Paleozoic extinctions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 181: 5-25.
- HUEBER, F. M., et 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. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 119: 241-273.
- IAWA COMMITTEE. 2004. IAWA list of microscopic features for softwood identification. *IAWA J.* 25: 1-71.
- ISAACSON, P. E., HLADIL, J., SHEN, J.-W., KALVODA, J., DIAZ MARTINEZ, E., et GRADER, G. I. 1999. Late Devonian Glaciation in Gondwana: Setting the Stage for Carboniferous Eustasy. *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter* 16: 37-46.
- JONGMANS W.J. 1930. On the fructification of *Sphenopteris hoeninghausi* and its relations with *Lyginodendron oldhamium* and *Crossotheca schatzlarensis*. *Jaarverslag* 1930: 77-81.
- KLAVINS, S. D., et L. C. MATTEN. 1996. Reconstruction of the frond of *Laceyia hibernica*, a Lyginopterid pteridosperm from the uppermost Devonian of Ireland. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 93: 253-268.
- LACEY, W. S. 1953. Scottish Lower Carboniferous Plants: *Eristophyton waltonii* sp. nov. and *Endoxylon zonatum* (Kidston) Scott from Dumbartonshire. *Ann. Bot.* 68: 579-596.

- LEJAL-NICOL, A. 1985. North Africa: Megafloras, *In* C. Martinez Diaz, [general editor], R. H. Wagner, C. F. Winkler Prins, and L. F. Granados [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. 386-391.
- LEMOIGNE, Y., DURANTE, M., et BLANC, C. 1992. Flores d'âge Carbonifere inferieur du Niger et du Tchad. *Geobios* 25: 449-455.
- LEMOIGNE, Y., IURINA, A., et SNIGEREVSKAYA, N. 1983. Révision du genre *Callixylon* Zaleski 1911(*Archaeopteris*) du Dévonien. *Palaeontographica B* 186: 81-120.
- LI, X., et WU, X. 1996. Late Paleozoic phytogeographic provinces in China and its adjacent regions. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 90: 41-62.
- LI, Z. X., et POWELL, C. M. 2001. An outline of the palaeogeographic evolution of the Australasian region since the beginning of the Neoproterozoic. *Earth-Sci. Rev.* 53: 237-277.
- LINDLEY, J. AND HUTTON, W. 1831. *The Fossil Flora of Great Britain; or, Figures & Descriptions of the Vegetable Remains found in a Fossil State in this Country*. Vol. I, London, UK, 224 pp.
- LONG, A. G. 1961. *Tristichia ovensi* gen. et sp. nov., a protostelic Lower Carboniferous pteridosperm from Berwickshire and East Lothian, with an account of some associated seeds and cupules. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 64: 477-488.
- _____. 1963. Some specimens of *Lyginorachis papilio* Kidston associated with stems of *Pitys*. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 65: 211-224.
- _____. 1979. Observations on the Lower Carboniferous genus *Pitus* Witham. *Trans. R. Soc. Edinburgh* 70: 111-127.
- _____. 1987. Observations on *Eristophyton* Zaleski, *Lyginorachis waltonii* Calder, and *Cladoxylon edromense* sp. nov. from the Lower Carboniferous Cementstone group of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 78: 73-84.
- LOOY, C. V., BRUGMAN, W. A., DILCHER, D. L., et VISSCHER, H. 1999. The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crisis. *PNAS* 96: 13857-13862.
- LUPIA, R. 1999. Discordant morphological disparity and taxonomic diversity during the Cretaceous angiosperm radiation: North American pollen record *Paleobiology* 25: 1-28.
- MADDISON, W. P., et MADDISON, D. R. 1992. Macclade, Version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland.
- MAPES, G. 1985. *Megaloxylon* in midcontinent North America. *Bot. Gaz.* 146: 157-167.
- MAPES G., et Rothwell G.W. 1980. *Quaestora amplexa* gen. et sp. n., a structurally simple medullosan stem from the upper Mississippian of Arkansas. *Am. J. Bot.* 67: 636-647.
- MARCELLE, H. 1951. *Callixylon velinense* nov. sp. un bois à structure conservée du Dévonien de Belgique. *Bull. Acad. Roy. Belgique Sciences* 37: 908-919.
- MATTEN, L. C. 1968. *Actinoxylon banksii* gen. et sp. nov.: a progymnosperm from the Middle Devonian of New-York. *Am. J. Bot.* 55: 773-782.
- _____. 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 Ferns Evolution. *Cour. Forsh.-Inst. Senckenberg* 147: 75-85.
- MATTEN, L. C., et H. P. BANKS. 1967. Relationship between the Devonian progymnosperm genera *Sphenoxylon* and *Tetraxylopteris*. *Bull. Torrey Bot. Club* 94: 321-333.
- MATTEN, L. C., LACEY, W. S., MAY, B. I., et LUCAS, R. C. 1980. A megafossil flora from the uppermost Devonian near Ballyheigue, Co. Kerry, Ireland. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 29: 241-251.
- MAY, B. I., et MATTEN, L. C. 1983. *Laceyia hibernica*: a probable pteridosperm from the uppermost Devonian near Ballyheigue, County Kerry, Ireland. *Bot. J. Lin. Soc.* 86: 103-123.
- MCCOY, F. 1876. Prodrumus of the palaeontology of Victoria. *Geol. Surv. Victoria, Spec. Pub.*, IV. Melbourne, Australia, 40 pp.
- MCELHINNY, M. W., POWELL, C. M., et PISAREVSKY, S. A. 2003. Paleozoic terranes of eastern Australia and the drift history of Gondwana. *Tectonophysics* 362: 41-65.
- MCKELVEY, B. C., et MCPHIE, J. 1985. Tamworth Belt. In C. Martinez Diaz, [general editor], R. H. Wagner, C. F. Winkler Prins, and L. F. Granados [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, 15-23.
- METCALFE, I. 2006. Palaeozoic and Mesozoic tectonic evolution and palaeogeography of East Asian crustal fragments: The Korean Peninsula in context. *Gondwana Res.* 9: 24-46.
- MEYEN, S. V. 1984. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Bot. Rev.* 50: 1-111.
- MEYER-BERTHAUD, B. 1984a. Les axes de Lycophytes à structure anatomique conservée du Carbonifère basal (Tournaisien) de la Montagne Noire: *Trabicaulis* gen. nov. et *Landeyrodendron* gen. nov. *Palaeontographica B* 190: 1-36.
- _____. 1984b. *Stenomyelon*, from the Upper Tournaisian of the Montagne Noire (France). *Can. J. Bot.* 62: 2297-2307.
- MEYER-BERTHAUD, B., et DECOMBEIX, A.-L. 2007. A tree without leaves. *Nature* 446: 861-862.
- MEYER-BERTHAUD, B., et ROWE, N. P. 1997. A Lower Carboniferous plant assemblage from Thuringia (Germany): compressions. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 97: 361-379.
- MEYER-BERTHAUD, B., et SCHECKLER, S. E. 2000. Nouvelles données sur le phloème secondaire d'*Archaeopteris* et leur signification évolutive. *OFP informations* 26: 13-14.
- MEYER-BERTHAUD, B., et STEIN, W. E. 1995. A reinvestigation of *Stenomyelon* from the Late Tournaisian of Scotland. *Int. J. Plant. Sci.* 156: 863-895.
- MEYER-BERTHAUD, B., SCHECKLER, S. E., et BOUSQUET, J.-L. 2000. The development of *Archaeopteris*: new evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk from southeast Morocco, *Am. J. Bot.* 87: 456-468.
- MEYER-BERTHAUD, B., SCHECKLER, S. E., et WENDT, J. 1999. *Archaeopteris* is the earliest known modern tree. *Nature* 398: 700-701.
- MEYER-BERTHAUD, B., WENDT, J., et GALTIER, J. 1997. First record of a large *Callixylon*

- trunk from the late Devonian of Gondwana. *Geol. Mag.* 134: 847-853.
- MEYER-BERTHAUD, B., RÜCKLIN, M., SORIA, A., BELKA, Z., et LARDEUX, H. 2004. Frasnian plants from the Dra Valley, southern Anti-Atlas, Marocco. *Geol. Mag.* 141: 675-686.
- MORRIS, N. 1985. The floral succession in eastern Australia. In C. Martinez Diaz, [general editor], R. H. Wagner, C. F. Winkler Prins, et L. F. Granados [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. 118-123.
- MOSBRUGGER, V. 1990. The tree habit in land plants: a functional comparison of trunk constructions with a brief introduction into the biomechanics of trees. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 161 pp.
- NAMBOODIRI, K. K., et C. B. BECK. 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. III. Stelar evolution in the gymnosperms. *Amer. J. Bot.* 55: 464-472.
- NIKLAS, K. J. 1994a. The Allometry of Safety-Factors for Plant Height. *Am. J. Bot.* 81: 345-351.
- _____. 1994b. Plant allometry - The scaling of form and process. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 412 p.
- _____. 1999. Evolutionary walks through a land plant morphospace. *J. Exp. Bot.* 50 (n°330): 39-52.
- OLIVER F.W. et SCOTT D.H. 1904. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*. 197: 193-247.
- PANT, D. D. 1996. The biogeography of the late Paleozoic floras of India. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 90: 79-98.
- PETIT, R. J., et HAMPE, A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 187-214.
- PHILLIPS, T. L., ANDREWS, H. N., et GENSEL, P. G. 1972. Two heterosporous species of *Archaeopteris* from the Upper Devonian of West Virginia. *Palaeontographica B* 139: 47-71.
- PIGG, K. B. 2001. Isoetalean lycopsid evolution: from the Devonian to the present. *Am. Fern J.* 91: 99-114.
- PRESTIANNI, C., CARAGLIO, Y., GUÉDON, Y., MEYER-BERTHAUD, B., et GERRIENNE, P. 2007. The seed plant *Moresnetia*: morphology and anatomy of the stem and fertile frond. *Proceedings of Plant Biology and Botany 209*. Plant Biology and Botany, 07-11 juillet 2007, Chicago, USA.
- RAYMOND, A. 1985. Floral diversity, phytogeography, and climatic amelioration during the early Carboniferous (Dinantian). *Paleobiology* 11: 293-309.
- READ, C. B. 1936. A Devonian flora from Kentucky. *J. Paleontol.* 10: 215-227.
- RESTALLACK, G. 1997. Early forest soils and their role in Devonian global change. *Science* 276: 583-585.
- ROSSLER, R. 2000. The late Palaeozoic tree fern *Psaronius* -- an ecosystem unto itself. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 108: 55-74.

- ROSSLER, R., et NOLL, R. 2006. Sphenopsids of the Permian (I): The largest known anatomically preserved calamite, an exceptional find from the petrified forest of Chemnitz, Germany. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 140: 145-162.
- ROTHWELL, G. W. 1975. The Callistophytaceae (pteridospermopsida): I. Vegetative structures. *Palaeontographica B* 151: 171-196.
- ROTHWELL, G. W. 1981. The Callistophytales (Pteridospermopsida): Reproductively sophisticated paleozoic gymnosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 32: 103-121.
- ROTHWELL, G. W. 1982. New interpretations of the earliest conifers. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 37: 7-28.
- ROTHWELL, G. W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *Bot. Rev.* 65: 188-218.
- ROTHWELL, G. W., et ERWIN, D. M. 1985. The rhizomorph apex of *Paurodendron*; implications for homologies among the rooting organs of Lycopsida *Am. J. Bot.* 72: 86-98.
- ROTHWELL, G. W., et SERBET, R. 1994. Lygnophyte Phylogeny and the Evolution of Spermatophytes: A Numerical Cladistic Analysis. *Syst. Bot.* 19: 443-482.
- ROTHWELL, G. W., et WARNER, S. 1984. *Cordaixylon dumudum* n. sp. (Cordaitales). I. Vegetative structures. *Bot. Gaz.* 145: 275-291.
- ROWE, N. P., et GALTIER, J. 1988. A large calamopityacean stem compression yielding anatomy from the Lower Carboniferous of France. *Geobios* 21: 109-115.
- _____. 1989. A Lower Carboniferous plant assemblage from La Serre (Montagne Noire, France). Part I. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 61: 239-271.
- _____. 1990. A Lower Carboniferous Plant Assemblage from La Serre (Montagne Noire, France). Part II. Gymnosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 63: 91-115.
- ROWE, N., et SPECK, T. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective, *New Phytol.* 166: 61-72.
- ROWLEY, D. B., RAYMOND, A., PARRISH, J. T., LOTTES, A. L., SCOTESE, C. R., et ZIEGLET, A. M. 1985. Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions. *Int. J. Coal Geol.* 5: 7-42
- SAHNI, B. 1932. On the genera *Clepsydropsis* and *Cladoxylon* and on a new genus *Austroclepsis*. *New Phytol.* 31: 270-278.
- SCHECKLER, S. E. 1976. Ontogeny of Progymnosperms. I. Shoots of Upper Devonian Aneurophytales. *Can. J. Bot.* 54: 202-219.
- _____. 1978. Ontogeny of Progymnosperms. II. Shoots of Upper Devonian Archaeopteridales. *Can. J. Bot.* 56: 3136-3170.
- SCHECKLER, S. E., et BANKS, H. P. 1971. *Proteokalon* a new genus of progymnosperms from the Devonian of the New York state and its bearing on phylogenetic trends in the group. *Am. J. Bot.* 58: 874-884.
- _____. 1972. Periderm in some Devonian plants. In Y. S. Murty, B. M. Johri, H. Y. MohanRam, and T. M. Varghese [eds.], *Advances in plant morphology*. Sarita Prakashan, Meerut City, India, pp.58-64.
- SCHIMPER, W. 1870. *Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans ses*

- rappports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel. Tome 2. Baillièere et fils [eds.], Paris, France.
- SCHWEITZER, H. J. 1967. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. I. *Pseudobornia ursina* Nathorst. *Palaeontographica*, B 120: 116-137.
- SCOTESE, C., DER VOO, R., BARRETT, S., WESTOLL, T., SCOTESE, C., et CHALONER, W. 1985. Silurian and Devonian Base Maps [and Discussion]. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 309: 57-77.
- SCOTT, D. H. 1902. Primary structure of certain paleozoic stems with the *Dadoxylon* type of wood. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 40: 346-357.
- _____. 1917. The Heterangiums of the British Coal Measures. *J. Linn. Soc., Bot.* 44: 59-105.
- _____. 1923. Studies in Fossil Botany: Volume II - Spermophyta. A. & C. Black, Ltd., London, UK, 446 pp.
- _____. 1924. Fossil plants of the *Calamopitys* type, from the Carboniferous rocks of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.* 53: 569-596.
- SCOTT, D. H., et JEFFREY, E. C. 1914. On fossil plants, showing structure, from the base of the Waverley Shale of Kentucky. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 205: 345-354.
- SERBET, R., et ROTHWELL, G. W. 1992. Characterizing the most primitive seed ferns. I. A reconstruction of *Elkinsia polymorpha*. *Int. J. Plant. Sci.* 153: 602-621.
- SESSAREGO, H. L., et CESARI, S. N. 1989. An early Carboniferous flora from Argentina. Biostratigraphic implications. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 57: 247-264.
- SEWARD, A. C. 1917. Fossil Plants: a text-book for students of botany and geology: Volume III - Pteridospermeae, Cycadofilices, Cordaitales, Cycadophyta. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 656 pp.
- SMITH, D. L. 1962. Three fructifications from the Scottish Lower Carboniferous. *Palaeontology* 5: 225-237.
- SNIGIREVSKAYA, N. S. 1984. Root systems of *Archaeopteris* in the Upper Devonian of the Donets Basin (Kornevyye sistemy arkheopterisovykh v verkhnem devone Donbassa). *Ezhegodnik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva (Yearbook of the All-Union Palaeontological Society* 27: 28-41.
- SOLMS-LAUBACH, H. 1893. Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glatzsich-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structur bieten den pflanzenreste. *Bot. Zei. Jahrg.* 51: 197.
- SORIA, A. 2003. Structure, développement et fonctionnalité des formes chez les premières fougères s.l.: le genre dévoniien *Pietzschia* Gothan (Cladoxylopsida). Thèse Université Montpellier 2, Montpellier, France, 310 p.
- SORIA, A., et MEYER-BERTHAUD, B. 2004. Tree fern growth strategy in the Late Devonian cladoxylopid species *Pietzschia levis* from the study of its stem and root system. *Am. J. Bot.* 91: 10-23.
- SPECK, T., et ROWE, N. P. 1994. Biomechanical Analysis of *Pitus dayi*: Early Seed Plant Vegetative Morphology and Its Implications on Growth Habit. *J. Plant Res.* 107: 443-460.
- _____. 2003. Modelling primary and secondary growth processes in plants: a summary of the methodology and new data from an early lignophyte. *Phil. T. Roy. Soc. B* 358: 1473-1485.

- STEIN, W. E. 1993. Modeling the evolution of stelar architecture in vascular plants. *Int. J. Plant Sci.* 154:229-263.
- STEIN, W. E., et BECK, C. B. 1992. New information on *Bostonia perplexa* - an unusual member of the Calamopityaceae from North America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 72: 73-102.
- STEIN, W. E., MANNOLINI, F., VAN ALLER HERNICK, L., LANDING, E., et BERRY, C. M. 2007. Giant cladoxylipsoid trees resolve enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature* 446: 904-907.
- STREEL, M., CAPUTO, M. V., LOBOZIAK, S., et MELO, J. H. G. 2000. Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the late Devonian glaciations. *Earth-Sci. Rev.* 52: 121-173.
- STUBBLEFIELD, S. P., et ROTHWELL, G. W. 1989. *Cecropsis luculentum* gen. et sp. nov.: evidence for heterosporous progymnosperms in the Upper Pennsylvanian of North America. *Am. J. Bot.* 76: 1415-1428.
- SWOFFORD, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TALENT, J. A., MAWSON, R., SIMPSON, A. J., et BROCK, G. A. 2002. Palaeozoics of NE Queensland: Broken River Region - IPC2002 Field Excursion Guidebook.
- TALENT, J. A., MAWSON, R., AITCHISON, J. C., BECKER, R R. T., BELL, K. N., BRADSHAW, M. A., BURROW, C. J., COOK, A. G., DARGAN, G. M., DOUGLAS, J. G., EDGECOMBE, G. D., FEIST, M., JONES, P. J., LONG, J. A., PHILLIPS-ROSS, J. R., PICKETT, J. W., PLAYFORD, G., RICKARDS, R. B., WEBBY, B. D., WINCHESTER-SEETO, T., WRIGHT, A. J., YOUNG, G. C., et ZHEN, Y-Y. 2000. Devonian palaeobiogeography of Australia and adjoining regions. In: A.J Wright, G.C.Young, J.A Talent et J.R Laurie. [eds.] Palaeobiogeography of Australian Faunas and Floras, *Memoir of the Australasian Association of Palaeontologists* 23: 167-257.
- THOMAS, B. A., et SPICER, R. A. 1987. The Evolution and Palaeobiology of Land Plants. Dioscorides Press, London, UK, 309 pp.
- THULBORN, T., WARREN, A., TURNER, S., et HAMLEY, T. 1996. Early Carboniferous tetrapods in Australia. *Nature* 381: 777-780.
- TOMESCU, A. M. H., ROTHWELL, G. W., et MAPES, G. 2001. *Lyginopteris royalii* sp. nov. from the Upper Mississippian of North America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 111: 159-173.
- TORSVIK, T. H., et COCKS, R. M. 2004. Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review. *J. Geol. Soc. London* 161: 555-572.
- TORSVIK, T. H., et VAN DER VOO, R. 2002. Refining Gondwana and Pangea palaeogeography: estimates of Phanerozoic non-dipole (octupole) fields, *Geophys. J. Intern.* 151: 771-794.
- TRIVETT, M. L. 1993. An architectural analysis of *Archaeopteris*, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth. *Bot. J. Lin. Soc.* 111: 301-329.
- TRIVETT, M. L., et ROTHWELL, G. W. 1985. Morphology, Systematics, and Paleocology of Paleozoic Fossil Plants: *Mesoxylon priapi*, sp. nov. (Cordaitales). *Syst. Bot.* 10: 205-223.

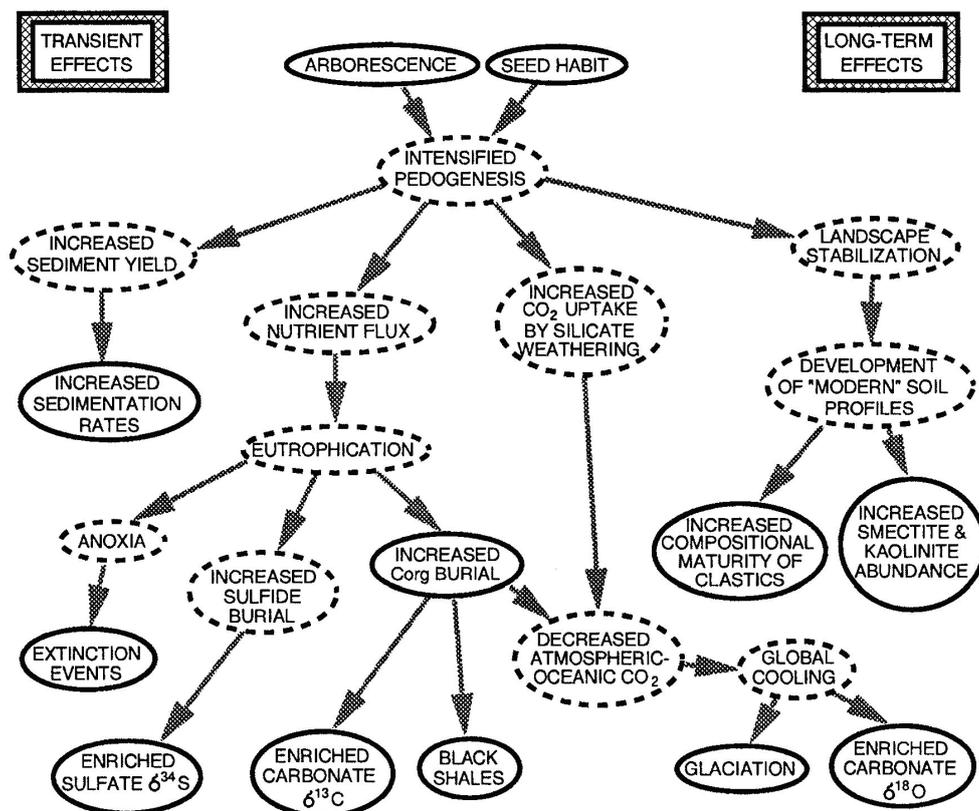
- UNGER, F. 1847. *Chloris protogaea*. Beiträge zur Flora der Vorwelt. W. Engelmann [ed.], Leipzig, Germany, p 31.
- UNGER, F. 1856. Beiträge zur Paläontologie des thüringer Waldes - Teil II. Schiefer und Sandsteinflora. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 11: 139-186.
- VAJDA, V., et MCLOUGHLIN, S. 2007. Extinction and recovery patterns of the vegetation across the Cretaceous-Palaeogene boundary -- a tool for unravelling the causes of the end-Permian mass-extinction. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 144: 99-112.
- VAN DER VOO, R., 1979. Palaeozoic assembly of Pangea: a new plate tectonic model for the Taconic, Caledonian and Hercynian Orogenies, *EOS Trans. Am. Geophys. Union*, 60, 241.
- VAN DER ZWAN, C. J. 1981. Palynology, phytogeography and climate of the Lower Carboniferous. *Palaeogeogr. Palaeocl.* 33: 279-310.
- WALKOM, A. B. 1928. Fossil plants from the Upper Palaeozoic rocks of New South Wales. *Proc. Lin. Soc. New South Wales* 53: 260.
- WALTON, J. 1957. On *Protopytis* with a description of a fertile specimen of "*Protopytis scotica*" sp. nov. from the Calciferous sandstone series of Durbatonshire. *Trans. R. Soc. Edin- Earth* 63: 333-340.
- _____. 1969. On the structure of a silicified stem of *Protopytis* and roots associated with it from the Carboniferous Limestone, Lower Carboniferous (Mississippian) of Yorkshre, England. *Am. J. Bot.* 56: 808-813.
- WANG, Q., GENG, B.-Y., et DILCHER, D. L. 2005. New perspective on the architecture of the Late Devonian arborescent lycopsid *Leptophloeum rhombicum* (Leptophloeaceae), *Am. J. Bot.* 92: 83-91.
- WANG, Z.-Q., et CHEN, A.-S. 2001. Traces of arborescent lycopsids and dieback of the forest vegetation in relation to the terminal Permian mass extinction in North China. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 117: 217-243.
- WARREN, A., et TURNER, S. 2004. The First Stem Tetrapod from the Lower Carboniferous of Gondwana. *Palaeontology* 47: 151-184.
- WHITE, M. E. 1986. The geology of the Georgetown/Clarke River area, Queensland. *Bull. Bur. Miner. Resour. Geol. Geophys. Austr.* 71: 1-165.
- WIGHT, D. C. 1986. Primary vascular architecture of aneurophytalean progymnosperms and its bearing on evolutionary relationships of the group. *Am. J. Bot.* 73: 714.
- WILSON, M. L., et EGGERT, D. A. 1974. Root phloem of fossil tree-sized arthropytes *Bot. Gaz.* 135: 319-328.
- WITHAM, H., T. 1831. Observations on Fossil Vegetables. W. Blackwood et T. Cadell [eds.], Edinburgh, London, UK, pp. 294-301.
- _____. 1833. The Internal Structure of Fossil Vegetables found in the Carboniferous and oolitic deposits of Great Britain, described and illustrated. A. et C. Black [eds.], Edinburgh, UK, pp. 37-39.
- WRIGTH, V. P. 1990. Equatorial aridity and climatic oscillations during the early Carboniferous, southern Britain. *J. Geol. Soc. London* 147: 359-363.
- YOUNG, G. C. 1995. Early vertebrates and paleogeographic models. *Geobios* 28: 129-134.

- ZALESSKY, M. D. 1911. Etude sur l'anatomie du *Dadoxylon tchihatcheffi* Goeppert. *Mém. Comité Géol. Russie* 68: 1-29.
- ZEILLER, R. 1911. Etude anatomique du *Lepidostrobus brownii* (Unger) Schimper. *Mém. Acad. Sci. Paris* 52: 1-67.

ANNEXE 1

Annexe 1

Impact des premiers arbres et des premières plantes à graines sur les cycles bio-géo-chimiques et le climat global selon le modèle d'Algeo et Scheckler (1998)



Flow-chart model linking the development of arborescence and the seed habit among vascular land plants during the Devonian to coeval terrestrial and marine events. Events are arrayed by relative duration with transient effects on the left and long-term effects on the right. Solid outlines indicate documented geological records; dashed outlines indicate processes inferred to link records

ANNEXE 2

Liste des spécimens de la Montagne Noire (France), du Mt St Michael et du Drummond Basin (Australie)

(Les lames minces sont listées mais pas les peels sections.)

Montagne Noire										
Spécimen	Longueur (cm)	Diamètre max. (cm)	Bois	Stèle	Ramification/ émissions	Ecorce	Lames minces	Type		
MN225	<i>Plusieurs petits fragments</i>		X				10	<i>Protopitys</i>		
MN266	6.2	3.8	X	X	X	X	4CT, 1CLT, 3CLR	<i>Faironia</i>		
MN483			X	X	X	X	8CT	<i>Protopitys</i>		
MN792	14.5	3.8	X	X	X		3CT, 11CL	<i>Eristophyton</i>		
MN841	4	2.2	X	X	X		1CT, 2CLT, 2CLR	<i>Eristophyton</i>		
MN842	4.2	5	X	X	X		4CT	<i>Eristophyton</i>		
MN866	1.9	2	X	X			1CT, 1CLT, 1CLR	<i>Eristophyton</i>		
MN872	3.2	5	X	X	X		1CT, 2CLT, 2CLR	<i>Eristophyton</i>		
MN873	2	4.3	X	X			2CT, 1CLT, 2CLR	<i>Eristophyton</i>		
MN877	2.6	1.7	X	X	X	X	12CT, 6CL	<i>Protopitys</i>		
MN915	2.9	5					Peel CT, 1CLT, 1CLR	<i>Protopitys</i>		
MN932	2	2.2	X	X	X		4CT, 2CLT, 1CLR	<i>Eristophyton</i>		
MN933	4	2.2	X	X	X		1CT, 2CL	<i>Eristophyton</i>		

Mt St Michael							
Spécimen	Diamètre (cm)	Bois	Stèle	Ramification/ émissions	Ecorce	Lames minces	type
Collectés 2005							
MSMtop1	28 x 18						
MSMtop2	21 x 13						
MSMtop3	8 x 6	X				1CLT, 1CLR	I
MSM4							
MSM5	32 x 20	X		X		tranches polies	I
MSM6	31 x 13	X				2 tranches polies	I
MSM7	18 x 7	X				1CLT, 1CLR	I
MSM8							
Matrice avec restes végétaux							
MSM9 (3 morceaux)	11 x 6 ; 21 x 9 ; 9 x 3	X				3CT, 1CLT, 3CLR	I
MSM10	10 x 13	X				1CLT, 2CLR	I
MSM11		X	X	X		6CLT, 2CLT, 2CLR	II
MSM12	18 x 12	X				1CT, 1CLT, 1CLR	I
MSM13	16 x 14	X				1CT, 1CLR	II
Coll. Hueber							
Tronc 1 : MSM-H 1		X	X	X		Peel-sections	I
Tronc 2 : MSM-H 2 et 3		X	X	X		Peel-sections	I
Tronc 3 : MSM-H4		X			X	1CT	II
Tronc 4 : MSM-H5		X			X	Peel-sections	II
Tronc 5 : MSM-H6		X	X			2CT, 1CLT, 1CLR	I

Drummond Basin						
Spécimen DBW-	Diamètre max. (cm)	Bois	Stèle	Ramification/ émissions	Lames minces	
1	4.2	X			1 CT	
2	3.5	X			1CT, 1CLT, 1CLR	
3	3.5	X	X	X	1CT, 1CLT, 1CLR	
4	5	X			1CT, 1CLT, 3CLR	+ deux sections polies en coupe transversale DBW4-1 et DBW4-2
5	8	X			3CLT	
6	4.2	X		X	1CT, 1CLT, 1CLR	
7	3.5	X			1CT, 1CLT, 1CLR	
8	4.5	X			1CT, 1CLT, 1CLR	
9	2.5	X	X	X	1CT, 1CLR	
10	5	X			1CT, 1CLT, 1CLR	
11	3.5	X			1CT, 1CLT, 1CLR	

ANNEXE 3

Annexe 3

Taxons inclus et références principales :

			Référence principale
Progymnospermes	Aneurophytales	<i>Rellimia thomsonii</i> <i>Triloboxylon</i> <i>Tetraxylopteris schmidtii</i> <i>Proteokalon petryi</i>	Dannenhoffer et Bonamo, 2003; Dannenhoffer <i>et al.</i> , 2007 Stein, 1983 Beck, 1957 Scheckler et Banks, 1971
	Archaeopteridales	<i>Eddyia sullivanensis</i> <i>Callixylon brownii</i> <i>Callixylon erianum</i> <i>Callixylon huronensis</i> <i>Callixylon newberry</i> <i>Callixylon trifilievi</i> <i>Callixylon zalesskyi</i> <i>Callixylon sp Maroc</i>	Beck, 1967 Hoskin et Cross, 1951 Arnold, 1930 Chitaley et Cai, 2001 Arnold, 1931 Lemoigne <i>et al.</i> , 1983 Arnold, 1930 Meyer-Berthaud, non-publié.
	Protopityales	<i>Protopitys buchiana</i> <i>Protopitys sp. KLC11</i>	Scott, 1923 Decombeix <i>et al.</i> , 2005
Plantes à graines	Elkinsiales	<i>Elkinsia polymorpha</i>	Serbet et Rothwell, 1992
	Buteoxylales	<i>Buteoxylon gordonianum</i> ----- <i>Triradioxylon primaevum</i>	Barnard et Long, 1973 Matten <i>et al.</i> , 1980 Barnard et Long, 1975
	Lyginopteridales	<i>Laceyia hibernica</i> <i>Tristichia longii</i> <i>Tristichia triplos</i> <i>Tristichia ovensii</i> <i>Tetrastichia bupatides</i> <i>Lyginopitys puechcapelensis</i> <i>Lyginopteris oldhamia</i> <i>Lyginopteris royalii</i> <i>Trivena arkansana</i> <i>Heterangium grievii</i>	May et Matten, 1983 Galtier, 1977 Galtier et Meyer-Berthaud, 1996 Long, 1961 Gordon, 1938 Galtier, 1970 Jongmans, 1930 Tomescu <i>et al.</i> , 2001 Dunn <i>et al.</i> , 2003 Scott, 1917
	Calamopityales	<i>Bostonia perplexa</i> <i>Calamopitys americana</i> <i>Calamopitys annularis</i> <i>Calamopitys embergeri</i> <i>Calamopitys eurameriana</i> <i>Calamopitys kentuckiensis</i> <i>Calamopitys saturnii</i> <i>Calamopitys schweitzeri</i> <i>Calamopitys solmsii</i> <i>Düchnia kentuckiensis</i> <i>Triichnia meyenii</i> <i>Stenomyelon bifasciculare</i> <i>Stenomyelon primaevum</i> <i>Stenomyelon tuedianum</i>	Stein et Beck, 1992 Galtier et Beck, 1995 Galtier et Meyer-Berthaud, 1989 Galtier, 1970 Galtier et Beck, 1995 Galtier et Beck, 1995 Galtier et Meyer-Berthaud, 1989 Galtier <i>et al.</i> , 1993 Galtier et Meyer-Berthaud, 1989 Beck <i>et al.</i> , 1992 Galtier et Beck, 1992 Meyer-Berthaud, 1984b Meyer-Berthaud et Stein, 1995 Meyer-Berthaud et Stein, 1995
	Medullosales	<i>Quaestora amplecta</i> <i>Medullosa steinii</i>	Mapes & Rothwell 1980 Dunn <i>et al.</i> , 2003
	Formes arborescentes	<i>Aporoxylon primaevum</i> <i>Archaeopitys eastmanii</i> <i>Bilignea solida</i> <i>Bilignea resinosa</i> <i>Cauloxylon ambiguum</i> <i>Endoxylon zonatum</i> <i>Eristophyton beinertianum</i>	Unger, 1856 et observations Scott et Jeffrey, 1914 Scott, 1924 Scott, 1924 Cribbs, 1939 Scott, 1924; Lacey, 1953 Scott, 1902

	<i>Eristophyton fasciculare</i> <i>Eristophyton waltonii</i> MN792 JC874 <i>Faironia difasciculata</i> <i>Megalomyelon myriodesmon</i> <i>Megaloxylon wheelareae</i> <i>Picnoxylon leptodesmon</i> <i>Pitus antiqua</i> <i>Pitus dayi</i> <i>Pitus primaeva</i> <i>Pitus withamii</i> <i>Stanwoodia kirktonense</i> YB	Scott, 1902 Lacey, 1953; Galtier et Scott, 1990 (chapitre III) (Chapitre IV) (Chapitre III) Cribbs, 1940 Mapes, 1985 Cribbs, 1938 Scott, 1902 ; Gordon, 1935 Scott, 1902 Scott, 1902 Galtier et Scott, 1991 (Chapitre V)
	Cordaitales ¹ <i>Cordaixylon</i> <i>Mesoxylon</i>	Rothwell et Warner, 1984 Trivett et Rothwell, 1985

1 : les cordaitales ont été illustrées sur les espaces morphologiques mais ne sont pas prises en compte dans les analyses.

Caractères : 15 caractères

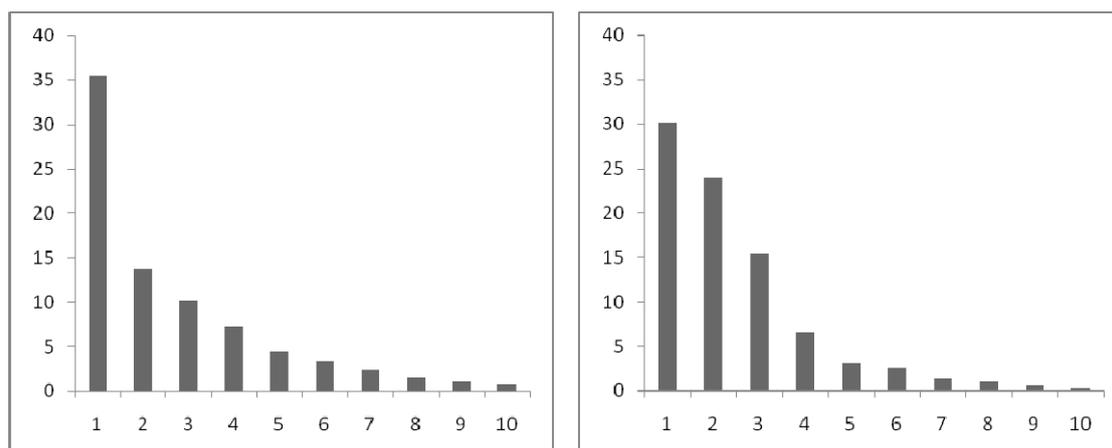
1. Symétrie bilatérale des appendices ultimes. 0 : non, 1 : oui
2. Architecture du protoxylème. 0 : un faisceau donne tous les autres ; 1 : plusieurs sympodes peu nombreux ; 2 : plusieurs sympodes nombreux
3. Stèle de type medullosale. 0 : absente, 1 : présente
4. Anatomie de la moelle. 0 : pas de moelle (protostèle) ; 1 : parenchyme uniquement ; 2 : parenchyme et nids scléreux ; 3 : trachéides courtes
5. Position des faisceaux. 0 : contre le bois ; 1 : séparés du bois ; 2 : faisceaux médullaires.
6. Maturation du xylème primaire. 0 : mésarce ; 1 : endarce à mésarce ; 2 : endarce, 3 : exarce à mésarce
7. Plan d'émission des traces. 0 : radial ; 1 : tangentiel
8. Traces vasculaires vers les feuilles/axes ultimes 0 : trace unique ; 1 : trace multiple issue de la division d'un faisceau unique, 2 : trace émise par 2 faisceaux ou plus à un même niveau, 3 : émises par 2 faisceaux ou plus à différents niveaux
9. Organotaxie des feuilles/axes ultimes. 0 : spirale ; 1 : autre
10. Entreneud : 0 : court <1 cm, 1 : moyen ; 2 : long (>10 cm)
11. Ratio du diamètre des trachéides de xylème primaire et secondaire. 0 : inférieur ou égal à 1 ; 1 : supérieur à 1
12. Arrangement des ponctuations radiales des trachéides de xylème secondaire. 0 : sur toute la paroi ; 1 : en groupes
12. Type de ponctuations radiales. 0 : araucarioïdes ; 1 : autres
14. Largeur des rayons. 0 : uni ou bisériés ; 1 : multisériés
15. Hauteur des rayons. 0 : bas (<10 cellules) ; 1 : moyens ; 2 : hauts (>à 50 cellules)

Matrice :

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Rellimia	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
Tetraxylopteris	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Proteokalon	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Triloboxyton	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
CallixylonBrw	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
CallixylonErType2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
CallixylonHuro	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
CallixylonNewArn	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
CallixylonTRif	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
CallixylonZal	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Callixspnovmar	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Eddyia	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
ProtopKah	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0
Protopitys	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0
Elkinsia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Buteoxyton	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
Triradioxyton	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Laceyia	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
TristLong	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
TristTrip	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
TristOv	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Tetrastichia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
LygOld	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2
LygRoy	1	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	2
lyginopitys	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Trivena	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
HeteranGriev	1	1	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	2
Bostonia	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
CalaAmer	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
CalaAnn	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2
CalaEmb	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
CalaEur	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
calaKent	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
CalaSat	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2
CalaSch	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	2
CalaSolms	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	2
Diichniaken	1	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	2
Triichnia	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2
StenomBif	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2
StenomPrim	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
StenomTued	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
Quaestora	1	1	0	0	0	0	0	3	1	2	1	0	0	1	2

MedullosaStein	1	1	1	1	0	0	0	3	0	2	1	0	0	1	2
Aporoxylon	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Archaeopitys	1	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
BiligneaS	1	2	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
BiligneaR	1	2	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cauloxylon	1	2	0	2	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1
EndoxylonZ	1	2	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
EristophytonB	1	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
EristophytonW	1	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
EristophytonF	1	2	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
MN792	1	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
JC	1	2	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Faironia	1	2	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1
Megalomyelon	1	2	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1
MegaloxylonWh	1	2	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Picnoxylon	1	2	0	2	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1
PitusAnt	1	2	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
PitusD	1	2	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
PitusW	1	2	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
PitusPrim	1	2	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Stanwoodia	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Yarrol	1	2	0	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1

ACoP avec les 15 caractères

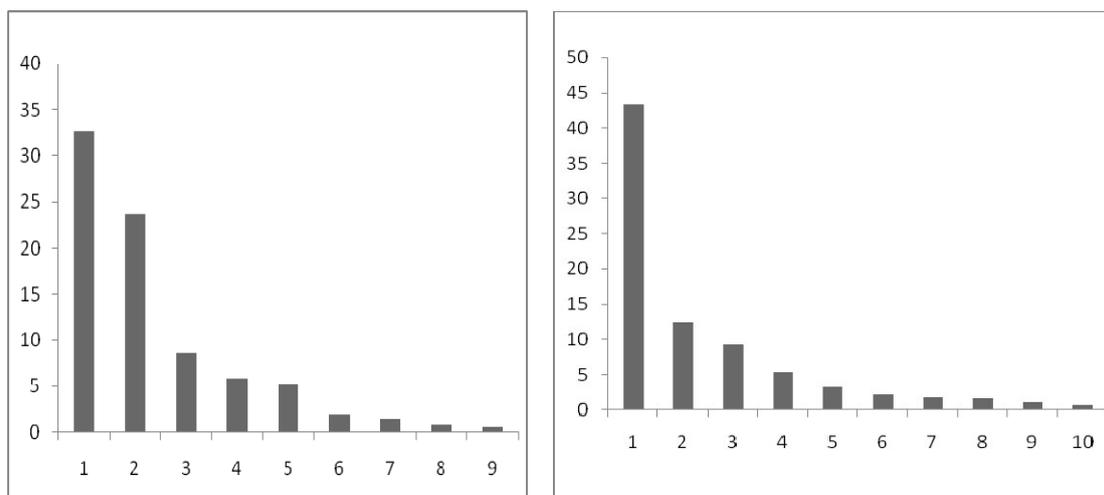


Pourcentage de variation expliqué par les 10 premiers axes de l'analyse en coordonnées principales pour tous les taxons (premier graphe) et pour les formes arborescentes seulement.

• Analyse complémentaire 1 :

ACoP caractères morphologiques et anatomie du système vasculaire primaire.

Caractères 1 à 12 de l'analyse globale



Pourcentage de variation expliqué par les 10 premiers axes de l'analyse en coordonnées principales pour tous les taxons (premier graphe) et pour les formes arborescentes seulement.

•Analyse complémentaire 2 :

Graphe bivarié des diamètres maximum des trachéides de xylème primaire et xylème secondaire

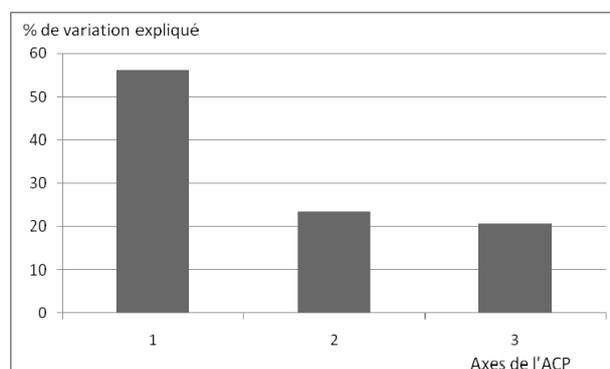
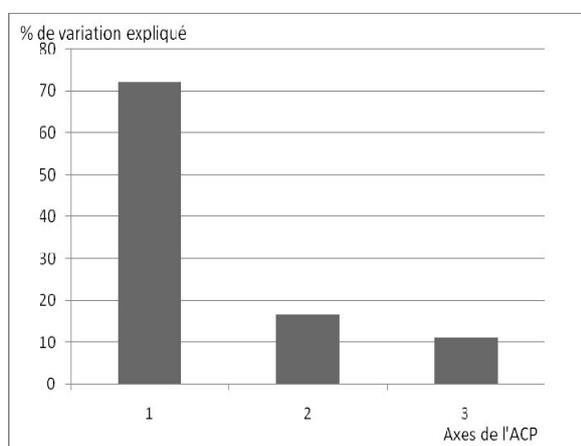
Variabes : diamètre maximum des trachéides de xylème primaire (μm) et diamètre maximum des trachéides de xylème secondaire (μm)

•Analyse complémentaire 3 :

Analyses en composantes principales des caractères quantitatifs du bois

Variables : diamètre des trachéides (μm), largeur maximum des rayons (cellules), hauteur maximum des rayons (cellules)

Taxons utilisés: 53 dont 36 arborescents. Par rapport à la liste des taxons utilisés dans les autres analyses on a enlevé certains taxons pour lesquels les données quantitatives précises manquent comme par exemple *Elkinsia*. Par contre, des taxons inutilisés dans les analyses précédentes en raison du manque d'information sur le système vasculaire primaire (les bois australiens de Montgomery Dam et du Drummond Basin par exemple) ont pu être ajoutés.



Pourcentage de variation expliqué par les axes de l'analyse en composantes principales réalisée (premier graphe)
et pour les formes arborescentes seulement

ANNEXE 4

Annexe 4

Liste des caractères

Reproduction (2)

Ces caractères n'ont été codés que lorsque la connection anatomique entre parties végétatives et fertiles est démontrée.

1. Cycle de vie : (0) plante homosporée, (1) hétérosporee

Caractère 1 de Rothwell et Serbet (1994) et de Hilton et Bateman (2006), 59 de Hammond (2004).

2. Ovule/graine (0) absent (1), présent

Caractère 60 de Hilton et Bateman. (2006).

Morphologie générale (3)

3. Ramification (0) apicale, (1) axillaire, un seul bourgeon, (2) axillaire, plusieurs bourgeons

Caractère 4 de Rothwell et Serbet (1994) et de Hilton et Bateman (2006). La ramification est apicale chez les progymnospermes. Elle est axillaire avec un seul (ex : *Lyginopteris*) ou plusieurs (ex : *Mesoxylon*) bourgeons chez toutes les spermatophytes pour lesquelles ce caractère est documenté.

4. Organotaxie : (0) toutes les émissions en spirale ou alternée (1) certaines opposées

Modifié d'après les caractères 5 de Rothwell et Serbet (1994), 4 de Hammond (2004) et 6 de Hilton et Bateman (2006).

5. Cambium bifacial (0) absent; (1) présent.

Caractère 39 de Hammond (2004), d'après le caractère non-inclus 4 de Rothwell et Serbet (1994).

Système vasculaire primaire (8)

6. Type de stèle (0) protostèle, (1) protostèle parenchymateuse et eustèle.

Caractère 16 de Rothwell et Serbet (1994) et équivalent au caractère 17 de Hammond (2004). Hilton et Bateman (2006) ont proposé de faire une distinction entre protostèle, protostèle parenchymateuse et eustèle en se basant sur les différentes sortes de stèles décrites par Galtier (1988). Nous avons choisi de ne pas faire cette distinction car elle ne changeait pas les résultats obtenus pour la liste de taxons sélectionnée.

7. Forme de la stèle (0) lobée/polygonale, (1) elliptique/circulaire

Nouveau caractère. Selon certains auteurs comme Stein (1993) la forme de la stèle serait définie par les flux hormonaux provenant des organes latéraux.

8. Rapport du diamètre de la stèle sur le diamètre total (0) grand (1 :1 à 1 :5), (1) petit (>1 :5)

Nouveau caractère. Ce rapport est supérieur à 1 :5 pour les Buteoxylonaceae et les Lyginopteridaceae alors qu'il est compris entre 1 :5 et 1 :10 chez les Calamopityaceae (Galtier, 1988).

9. Architecture du protoxylème : (0) un seul sympode, (1) plusieurs sympodes.

Caractère 14 de Rothwell et Serbet (1994), 17 de Hilton et Bateman (2006). Équivalent au caractère 19 de Hammond (2004) « architecture sympodiale ».

10. Taille des faisceaux de xylème primaire dans les eustèles : (0) gros/, (1) petits

Nouveau caractère. La taille des faisceaux de xylème primaire est très variable chez les lignophytes du Mississippien. *Calamopitys* par exemple a de gros faisceaux et *Bilignea* des petits.

11. Nombre de faisceaux de xylème primaire (0) peu nombreux, (1) nombreux

Nouveau caractère. L'eustèle de taxons comme *Callixylon*, *Pitus* ou *Megalomyelon* peut compter plus de 50 faisceaux. L'eustèle des Calamopityales par opposition compte moins de 10 faisceaux.

12. Maturation (0) mésarche, (1) endarche devenant mésarche au niveau des noeuds, (2) endarche

Modification du caractère 16 de Doyle et Donoghue (1986), 15 de Rothwell et Serbet (1994), et 21 de Hilton et Bateman (2006) afin d'inclure les taxons comme *Eristophyton* et *Bilignea* dont les faisceaux de xylème primaire

présentent une transition d'endarche à mésarche dans leur course verticale.

13. Ratio du diamètre des trachéides de métaxylème/xylème secondaire (0) environ 1, (1) $MX > X2$

Nouveau caractère. Permet de comparer la taille des trachéides de xylème primaire et secondaire sans biais quantitatif. La plupart des premières lignophytes ont des trachéides de métaxylème et de xylème secondaire de taille comparable ; les Calamopityales ont des trachéides de métaxylème nettement plus larges ; certaines lignophytes arborescentes ont des trachéides de métaxylème plus petites (Galtier, 1988). Voir aussi chapitre VI.

Xylème secondaire (6)

Certains de ces caractères (signalés par *) sont utilisés dans l'IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification. Certaines catégories quantitatives ont été modifiées pour être adaptées aux variations observées dans les fossiles.

14. Ponctuations de la paroi tangentielle des trachéides (0) identiques aux ponctuations radiales, (1) réduites ou absentes

Nouveau caractère. Le xylème secondaire des Aneurophytales présente des ponctuations similaires sur les parois tangentielles et radiales des trachéides. Dans la plupart des autres groupes de lignophytes du Dévonien et Mississippien, ces ponctuations sont réduites ou absentes (Galtier et Meyer-Berthaud, 2005).

15. Ponctuation des parois radiales (0) continue, (1) ponctuations groupées

Nouveau caractère. Les ponctuations groupées sont une caractéristique du bois des Archaeopteridales *Callixylon*, *Actinoxylon* et *Eddyia sullivanensis* (Beck et Wight, 1988).

16. Ponctuations radiales (0) araucarioïdes, (1) unisériées

Nouveau caractère. La plupart des premières lignophytes ont des ponctuations araucarioïdes sur la paroi radiale de leurs trachéides de xylème secondaire. Certains taxons présentent par contre une seule rangée de ponctuations, par exemple *Bilignea resinosa*. Ce caractère se retrouve aussi chez *Protopitys* et chez les conifères.

17. Trachéides de rayon* (0) absentes ou occasionnelles, (1) abondantes

Modifié d'après la liste de l'IAWA (caractères 80 et 79). Les trachéides de rayons sont présentes chez certaines Aneurophytales et Archaeopteridales, certaines spermatophytes du Mississippien et certains conifères.

18. Rayons *: (0) uni à bisériés ; (1) multisériés

Caractère 22 de Doyle et Donoghue (1986), 28 de Hilton et Bateman (2006), caractère non-inclus 1 de Rothwell et Serbet (1994).

19. Hauteur des rayons (nombre de cellules)*

(0): bas (<30 cellules), (1) : moyens, (2) : hauts : >90 cellules

Nouveau caractère. La liste de l'IAWA a 4 catégories: 1-4, 5-15, 15-30 et plus de 30 cellules (caractères 102-105) mais ceci n'est pas applicable ici car des rayons de plus de 100 cellules de haut sont fréquents dans le bois de certaines lignophytes du Mississippien.

Phloème et cortex (4)

20. Phloème secondaire (0) avec fibres, (1) sans fibres

Nouveau caractère (exclu par Doyle and Donoghue (1986) car « peu documenté »). Les Aneurophytales ont un phloème complexe avec des fibres. Beck et Wight (1988) décrivent pour *Archaeopteris* un phloème plus simple mais l'étude d'un nouveau spécimen (Meyer-Berthaud et Scheckler, 2000) révèle une anatomie similaire à celle des aneurophytes. Parmi les lignophytes du Mississippien, *Eristophyton*, *Pitus*, *Stanwoodia* et *Bilignea* ont un phloème secondaire semblable à celui des Aneurophytales, tandis que les calamopityales ce tissu est plus simple et dépourvu de fibres.

21. Cortex externe de type sparganum/ dictyoxylon (0) présent, (1) absent

Caractère 30 de Hilton et Bateman (2006). Un cortex externe de type *Sparganum* est documenté chez les Aneurophytales et *Elkinsia*. Parmi les formes du Mississippien, on distingue traditionnellement le cortex externe de type '*Dictyoxylon*' formé d'une alternance de bandes parallèles de sclérenchyme et de parenchyme et celui de type '*Sparganum*' dans lequel ces bandes s'anastomosent. Nous avons suivi Hilton et Bateman (2006) et regroupé ces deux types de cortex externe en attendant que de nouvelles données, en particulier sur leur ontogénie, permettent de savoir si ces deux types de cortex sont ou non homologues.

22. Périderme (0) absent, (1) présent

Caractère 43 de Hammond (2004).

23. Nids scléreux dans le cortex (0) non, (1) oui

Nouveau caractère. Des nids scléreux sont présents dans le cortex des Aneurophytales et de certaines spermatophytes (Galtier, 1988).

Feuilles (9)**24. Symétrie des appendices ultimes (0) tridimensionnels, (1) plans**

Nouveau caractère. Les appendices ultimes (à croissance déterminée) sont tridimensionnels chez les certaines Aneurophytales comme *Tetraxylopteris* ou *Rellimia*. Ils sont plans chez *Triloboxylon*, *Proteokalon*, les Archaeopteridales et les spermatophytes.

25. Limbe (0) absent, (1) présent

Nouveau caractère. Les appendices ultimes des Aneurophytales peuvent être plans mais il n'y a pas de véritable limbe comme chez les Archaeopteridales et les spermatophytes.

26 Feuilles (0) composées pennées (1) linéaires

Simplifié d'après le caractère 7 de Rothwell et Serbet (1994) et de Hilton et Bateman (2006) pour s'adapter aux taxons choisis.

27. Plan d'émission des traces foliaires (0) radial, (1) tangentiel

Nouveau caractère. Exclu par Doyle et Donoghue (1986) ("poorly documented"). Selon Namboodiri et Beck (1968) ce caractère est important dans l'évolution des lignophytes. Les progymnospermes Archaeopteridales ont un plan d'émission radial. C'est aussi le cas chez les Calamopityales. Chez la plupart des formes arborescentes du Mississippien l'émission est tangentielle.

28. Traces vasculaires multiples vers un même organe latéral (0) non, (1) oui

Modifié d'après le caractère 17 de Rothwell et Serbet (1994), 20 de Hilton et Bateman (2006). Au Mississippien, des traces vasculaires multiples vers un seul organe sont documentées chez des Calamopityales, les Medullosales, chez certaines formes arborescentes (ex : *Megalomyelon*) et chez *Faironia*.

29. Nombre de faisceaux caulinaires impliqués dans l'émission d'un organe latéral: (0) un, (1) deux ou plus faisceaux adjacents à un seul niveau, (2) deux ou plus faisceaux non-adjacents à un seul niveau, (3) deux ou plus sur une grande distance

Modifié d'après le caractère 17 de Rothwell et Serbet (1994). Les traces vasculaires doubles ou triples vers un même organe peuvent être issues de la division d'un seul faisceau de xylème primaire axial (ex : *Calamopitys*), de deux faisceaux adjacents (ex : *Diichnia*) ou de faisceaux non-adjacents (ex : *Faironia*).

30. Xylème primaire dans la base du pétiole (0) un seul faisceau, (1) petit nombre de faisceaux (2-6) (2) faisceaux nombreux

Nouveau caractère. Non pris en compte par Doyle car pas assez documenté.

31. Rachis bifurqué (0) non (1) oui

Caractère 8 de Doyle et Donoghue (1986) et Hilton et Bateman (2006).

32. Feuilles décidues

Nouveau caractère.

Caractères exclus

Croissance rythmique * : (0) pas de cernes, faux-cernes, (1) cernes bien distincts

Nids scléreux dans la moelle: (0) absents, (1) présents

Position du xylème primaire (0) au contact du bois, (1) séparé du bois

Faisceaux médullaires (0) absents, (1) présents

Ponctuations "scalariformes" dans le xylème secondaire (0) absentes, (1) présentes

Liste des taxons et comparaison avec les analyses précédentes.

* taxons inclus pour la première fois, **taxons déjà analysés mais à partir de reconstructions des parties fertiles

Psilophyton dawsonii

Utilisé comme groupe externe. Basé sur la description de Banks *et al.*, 1975. Dévonien moyen du Canada.

Tetraxylopteris schmidtii

Une des espèces les mieux connues d'Aneurophytales, avec des spécimens en compression et anatomiquement préservés. Les parties végétatives et fertiles sont connues, une analyse biomécanique a été réalisée par Speck et Rowe (2003). Basé sur les descriptions de Beck (1957), Matten et Banks (1967), Bonamo et Banks (1967), Scheckler et Banks (1971) et Scheckler (1976). Frasnien, Amérique du nord.

Callixylon zalesskyi

La seule espèce de *Callixylon* pour laquelle la connection avec *Archaeopteris* est bien documentée (Beck, 1960). Basé sur les descriptions de Arnold (1930), Beck (1960; 1971; 1979), Beck et Wigh (1988), Lemoigne *et al.* (1983), Phillips *et al.* (1972, hétérosporie). Dévonien supérieur, Amérique du nord.

Protopitys buchiana

Basé sur les descriptions de Goeppert (1850), Solms-Laubach (1893), Scott (1923) et de nouvelles observations. Tournaisien-Viséen, Europe et Australie. *Protopitys* a été codé comme hétérospore pour le caractère 1 et « ? » pour le caractère 2 (ovule).

Elkinsia polymorpha

La plus ancienne spermatophyte reconstruite à ce jour. Basé sur les descriptions de Rothwell *et al.* (1989) et la reconstruction de Rothwell et Serbet (1992). Famennien, Amérique du nord.

Laceyia hibernica**

Spermatophyte supposée présentant des ressemblances avec *Elkinsia*. Basé sur les descriptions de May et Matten (1983), Matten (1992) et Klavins et Matten (1996). ?Famennien-Tournaisien, Europe.

Stenomyelon tuedianum**

Spermatophyte supposée (Calamopityale). Basé sur la description de Meyer-Berthaud et Stein (1995). Tournaisien, Europe.

Calamopitys annularis*

Spermatophyte supposée (Calamopityale). Basé sur les descriptions de Scott (1918) et Galtier et Meyer-berthaud 1989. L'espèce qui atteint le diamètre maximum (7 cm). Tournaisien, Europe.

Lyginopteris oldhamia

Choisie pour représenter les Lyginopteridales. Telle que décrite par Oliver et Scott (1904) et Jongmans (1930). Westphalien, Europe.

Medullosa steinii

Choisi comme le plus ancien représentant du genre *Medullosa* pour représenter les Medullosales. Basé sur la description de Dunn *et al.* (2003). Serpukhovien, Amérique du nord.

Callistophyton poroxyloides

Choisi pour représenter les Callistophytales. Basé sur la description de Rothwell (1981). Pennsylvanien moyen et supérieur, Amérique du nord, Europe.

Mesoxylon priapii

Cordaitale. Basé sur la description de Trivett et Rothwell, 1985. Pennsylvanien, Amérique du nord.

Cordaixylon iowanensis

Cordaitale. Basé sur la description de Rothwell et Warner, 1984. Pennsylvanien, Amérique du nord.

Thucydia mahoningensis

Choisi pour représenter les coniférales primitives. Basé sur la description de Hernandez-Castillo et al., (2001). Amérique du nord.

?Spermatophytes arborescentes du Mississippien.

Bilignea solida**

Basé sur les descriptions de Scott (1924), Bateman et Rothwell (1990) et Galtier et Scott (1994).

Eristophyton waltonii*

Basé sur les descriptions de Lacey (1953), Long (1987), Bateman et Rothwell (1990), Galtier et Scott (1990).

Pitus dayi**

Basé sur la description de Gordon (1935).

Endoxylon zonatum*

Basé sur les descriptions de Scott (1924) et Lacey (1953).

Faironia difasciculata*

Basé sur la description donnée au chapitre 4 de cette thèse.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32					
<i>Psilophyton</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?					
<i>Tetraxylopteris</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?				
<i>Callixylon</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	?	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Elkinsia</i>	1	?	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	1	0	?	?	1	1	0	?	?			
<i>Lyginopteris</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	?	?			
<i>Medullosa</i>	1	1	1	0	1	1	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	3	2	1	0	?			
<i>Callistophyton</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	?		
<i>Mesoxylon</i>	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?	
<i>Cordaixylon</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	?	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>Thucidya</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Bilignea</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	?	?	1	?	1	1	?	?	1	0	0	1	?	?	?	?	?	
<i>Pitus</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	?	
<i>Eristophyton</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stenomylon</i>	?	?	?	0	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Calamoptys</i>	?	?	?	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Laceyia</i>	?	?	?	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prototitys</i>	?	?	?	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Faironia</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Endoxylon</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Megaloxylon</i>	?	?	?	0	1	1	0	?	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

ANNEXE 5

Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

Review of Palaeobotany and Palynology 137 (2005) 69–82

**Review of
Palaeobotany
& Palynology**

www.elsevier.com/locate/revpalbo

Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction of *Archaeopteris*: New data from the middle Tournaisian of Thuringia (Germany)

Anne-Laure Decombeix*, Brigitte Meyer-Berthaud, Nick Rowe, Jean Galtier

Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes (UMR 5120 CNRS-CIRAD), TA40/PS2, CIRAD, Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France

Received 6 April 2005; received in revised form 2 August 2005; accepted 25 August 2005

Abstract

Anatomically preserved axes representing three lignophyte species occur in the middle Tournaisian deposit of Kahlleite in Thuringia. One is characterized by a small oval eustele, short uniseriate rays, and alternate distichous phyllotaxy. It is assigned to the progymnosperm genus *Protopitys*. The two others share a eustelic primary vascular system comprising a parenchymatous pith and numerous xylem strands in a peripheral position. The secondary xylem comprises rays that are mostly uniseriate and rarely exceed 20 cells in height. One is referred to as *Eristophyton sp.*; the second, characterized by ray cells showing a wide range of sizes and shapes is assigned to *Aporoxylon primigenium*. These records extend the stratigraphical range of *Protopitys* and *Eristophyton* down to the middle Tournaisian and confirm their great longevity through most of the Mississippian. They suggest that the diversity of putative arborescent lignophytes co-occurring with *Archaeopteris* around the D/C boundary but surviving successfully above this limit has been underestimated.

© 2005 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Carboniferous; trees; progymnosperms; spermatophytes; Germany

1. Introduction

The lignophytes, a monophyletic group of plants characterized by the possession of a bifacial vascular cambium, comprise the Palaeozoic progymnosperms and the spermatophytes (Crane, 1985; Doyle and Donoghue, 1986). Earliest remains of arborescent lignophytes, recognized as such from their large stem diameter and coniferous type of wood (= secondary

xylem), are included in the Archaeopteridales, a progymnosperm order reported from the late Middle Devonian to the earliest Carboniferous deposits (Beck, 1962; Beck and Wight, 1988; Fairon-Demaret, 1986; Hammond, 2004; Hoskins and Cross, 1951, 1952; Matten, 1972). Trees included in the genus *Archaeopteris* became the dominant components of Late Devonian forests, an assessment based on the abundance and worldwide distribution of their remains (DiMichele and Hook, 1992).

A substantial number of studies have been conducted in the last 30 years on taxa possessing pycnoxylic wood from Mississippian localities of western Europe spanning the late Tournaisian to late Viséan

* Corresponding author. Fax: +33 04 67 61 56 68.

E-mail address: anne-laure.decombeix@cirad.fr (A.-L. Decombeix).

(Galtier and Meyer-Berthaud, in press). They represent the best source of information now available on Lower Carboniferous woody axes with a dense wood resembling that of *Archaeopteris* and presumed to belong to arborescent lignophytes. These axes show a broad range of vascular and cortical characters, which is the basis for assessing their taxonomic diversity. When and how these arborescent lignophytes evolve and how is this diversity related to the extinction of *Archaeopteris* slightly above the Devonian/Carboniferous boundary remains obscure.

The oldest known deposits of Carboniferous age yielding anatomically preserved plants are marine. They include the upper part of the New Albany Shale and equivalent levels of Illinois, Indiana, Kentucky and Tennessee (Hoskins and Cross, 1952), the Lydiennes of Montagne Noire (southern France) and the Rußchiefer of the Saalfeld area in Thuringia (Scott et al., 1984). Apart from *Archaeopteris* (Beck, 1962; Matten, 1972), few specimens with dense wood were recovered from such deposits and none have been reinvestigated since their early descriptions in the late 1800s and early 1900s. *Archaeopitys eastmanii* is the single species of this type reported from the New Albany Shale of Kentucky (Scott and Jeffrey, 1914). None have yet been formerly described from the Montagne Noire. In the Saalfeld area, two fragments of axes possessing pycnoxylic wood were referred to as *Aporoxylon primigenium*, a name emphasizing the supposedly non-pitted walls of the tracheids (Unger, 1856). Medullary rays in the secondary xylem were relatively high (up to 20 cells) and often biseriate. A second species, *Araucarites ungeri*, was later described based on better preserved specimens showing pitted tracheid walls but smaller rays than *Aporoxylon* (Goepfert and Stenzel, 1888). Conspecificity between the two taxa was suggested but remains uncertain (Goepfert and Stenzel, 1888). Recent attempts to find the historical locality of Mount Pfaffenberg that yielded most of the flora described by Unger (1856) were unsuccessful. However investigation of Rußchiefer beds cropping out in a quarry at Kahlleite about 25 km east of Saalfeld resulted in the discovery of a new assemblage of anatomically preserved plants (Meyer-Berthaud and Rowe, 1996). The objectives of this paper are the following. First is to provide a detailed description of the three axes of the assemblage possessing dense wood and preserved stele and to assess their affinities. Second is to discuss their significance concerning the diversity of arborescent lignophytes soon after the D/C boundary and in relation to the extinction of *Archaeopteris*.

2. Materials and methods

The three stems described in this paper (KLA17, KLC11, KLC25) were collected in the Kahlleite quarry, 1 km south-west of the village of Rödersdorf and a few hundred meters from the Buschteich quarry, on the eastern side of the Ziegenrück syncline (Weyer, 1990; Fig. 1). Plants occur in a marine formation, the Rußchiefer, which consists of alternating grey shales containing nodules and red to dark brown silicified beds. The Rußchiefer overlies a cephalopod limestone of early Tournaisian age (Tn1b), the Gattendorfia Kalk. It is overlain by turbiditic limestones containing calcareous foraminifers and algae from the photic zone indicating a Lower Viséan age (Arundien; V1b–V2a). Plants that are concentrated in the basal beds of the Rußchiefer are late Hastarian (Middle Tournaisian; Weyer, 1990 and personal communication; Fig. 1).

The stem fragments are anatomically preserved in a siliceous matrix. They show a relatively large ring of dense wood. All have lost their external tissues (outermost layers of wood and bark) but possess elements of the primary body (stele, traces to leaves/branches) that are important for taxonomic identification.

Anatomical study was carried out on ground thin-sections, wafers and peel-sections made in the transverse, radial, and tangential planes. Observations, drawings and photographs were made with an Olympus SZX9 stereomicroscope equipped with a camera lucida, and with an Olympus BX60 microscope. Measurements of cells and tissues were carried out using SigmaScan 3.02 software. When possible, a minimum of 100 measurements was taken for each parameter. When the number of measurements was less than 50, only the size range (minimum and maximum) is given.

The material is currently deposited in the collections at laboratoire AMAP (Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes, Montpellier).

3. Description

3.1. KLC 11 — *Protopitys* sp. (Plate I)

The specimen is more than 21 cm long and up to 2.4 cm in diameter in the best-preserved parts. In cross-section, the centre consists of a relatively small (1.9 × 1.7 mm) oval eustele traversed by cracks that interrupt the cellular structure (Fig. 2A; Plate I,1). The stele is surrounded by secondary xylem showing conspicuous signs of preservational compression in the distalmost centimetres of the specimen. Maximum

wood thickness is 12 mm. An incomplete growth ring can be traced around 1/3 to 1/2 of the circumference (Plate I,2). Vascular traces were analysed in the proximal half of the specimen but preservation was insufficient for a detailed assessment of their emission patterns.

3.1.1. *Stele*

The elliptical pith is parenchymatous and comprises thin-walled cells ranging 30–130 µm (average: 62 µm)

in diameter. In longitudinal section, pith cells are rectangular and higher than broad (average height: 85 µm) (Plate I,3). The primary xylem is mainly distributed in two opposite zones occurring at each end of the ellipse and measuring up to 800 µm tangentially (Plate I,4). Each zone contains a reduced number of xylem strands, two generally visible in the best preserved portions. Protoxylem is difficult to locate and is either mesarch or endarch (Plate I,7–8). Additional groups of metaxylem tracheids occur

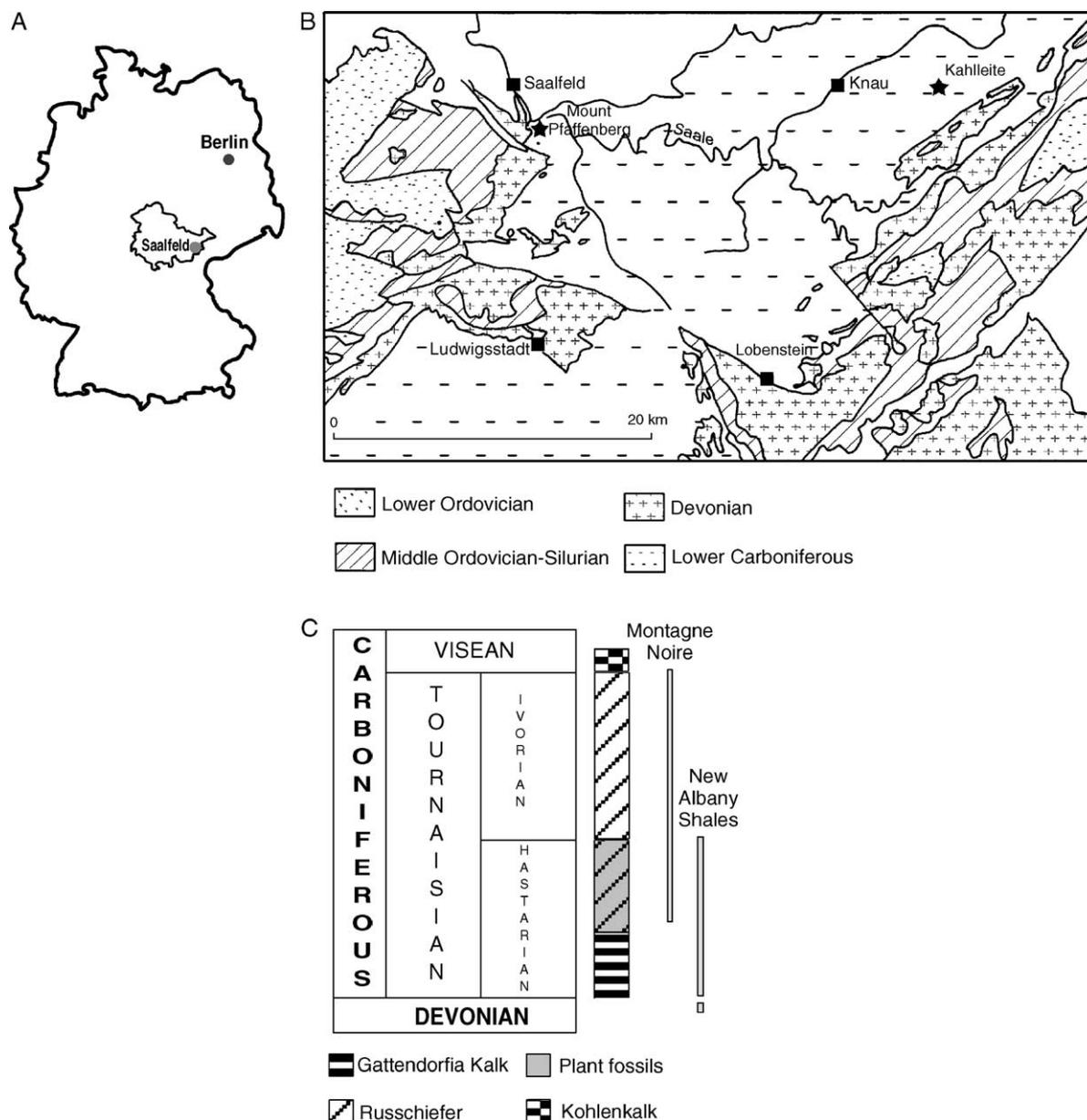


Fig. 1. Geographical and stratigraphical occurrences of the Kahlleite plant deposit. (A) location map of Thuringia in Germany; (B) geological map of the Saalfeld area; (C) stratigraphic position of the plant unit and other plant-bearing sequences.

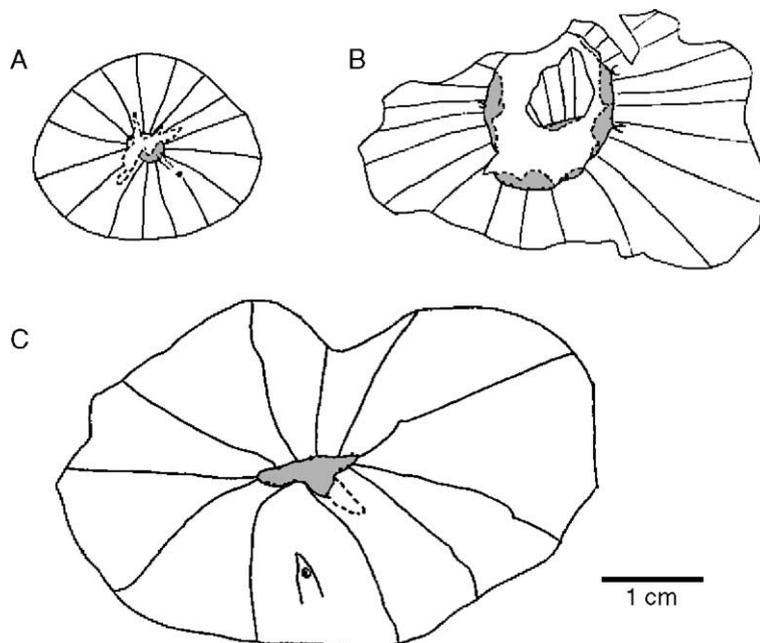


Fig. 2. Camera lucida drawings of the 3 specimens from Kahlleite in transverse section. Areas in grey represent the preserved portions of eusteles; dotted lines outline the main cracks. (A) KLC 11; (B) KLA17; (C) KLC 25.

around the pith, against the secondary xylem, but do not form a continuous layer (Plate I,5). Metaxylem tracheids are 17–98 μm (average: 36 μm) in diameter. Most display scalariform thickenings; some are reticulate (Plate I,11).

3.1.2. Secondary xylem

Secondary xylem tracheids are polygonal to rectangular in transverse section and a little smaller than metaxylem tracheids. At 0.5 mm from the stele, their average diameter is 24 μm radially and 25 μm tangentially (maximum 47 μm). They show no signifi-

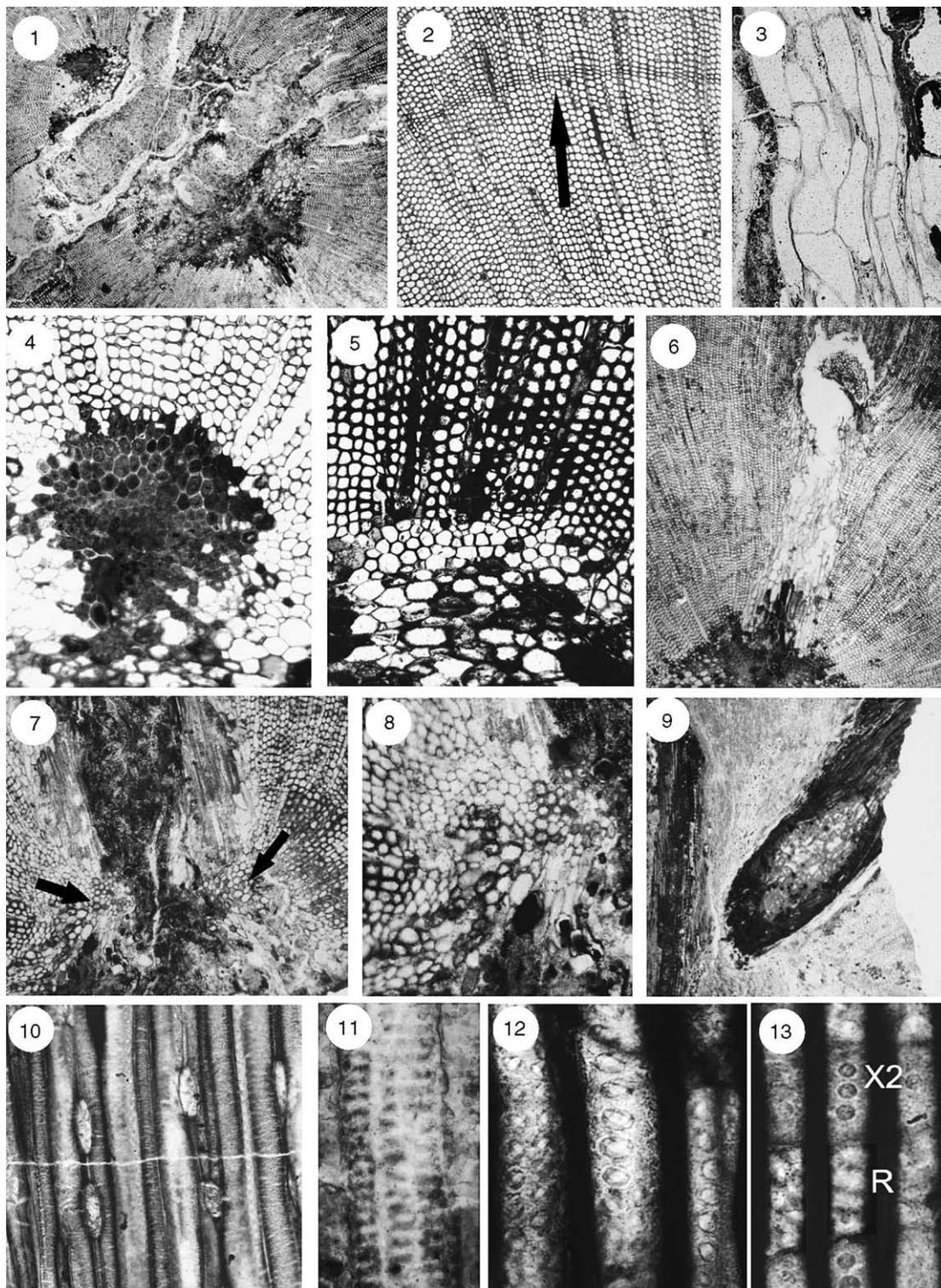
cant increase in size towards the periphery. In longitudinal section, groups of tracheids show curved end walls in contact with ray cells; some tracheids show long, narrow tapered end walls suggestive of apical intrusive growth. In most tracheids, bordered pits on the radial walls are uniseriate and circular, sometimes transversely elongated (Plate I,12–13). Such pits are spaced and narrow, occupying about one-third of the tracheid diameter. Some tracheids also display crowded biseriate pits arranged in alternating rows (Plate I,12). Apertures are oval to slit-like and oblique.

Plate I. KLC 11 *Protopitys* sp.

- (1) Oval stele, transverse section, KLC11-4, $\times 20$.
- (2) Secondary xylem with growth-ring, transverse section, KLC11-4, $\times 50$.
- (3) Elongated parenchymatous pith cells, longitudinal section, KLC11-I, $\times 100$.
- (4) Primary xylem at one end of the oval stele, transverse section, KLC11-4, $\times 100$.
- (5) Tangentially elongated group of metaxylem tracheids at pith-wood junction, transverse section, KLC11-4, $\times 100$.
- (6) Arc-shaped vascular trace with an extended band of parenchyma on adaxial side, transverse section, KLC11-3, $\times 20$.
- (7) Two primary xylem strands at one extremity of the stele after trace departure, transverse section, KLC11-12, $\times 50$.
- (8) Detail of one, possibly endarch, strand of (7), transverse section, KLC11-12, $\times 100$.
- (9) Branch trace, transverse section, KLC11-33, $\times 20$.
- (10) Secondary xylem with short uniseriate rays, tangential section, KLC11-II, $\times 200$.
- (11) Metaxylem tracheid wall ornamentation, radial section, KLC11-I, $\times 400$.
- (12) Secondary xylem tracheids showing crowded biseriate pits (left), transversely elongated uniseriate pits (middle) and circular uniseriate pits (right), radial section, KLC11-V, $\times 400$.
- (13) Secondary xylem tracheid with uniseriate pitting of radial walls; cross-field pits numerous and crowded, radial section, KLC11-V. X2: secondary xylem, R: ray, $\times 400$.

Rays are entirely parenchymatous. In transverse section, they are short and most do not exceed 0.5 mm in length (Plate I,2). In tangential section they

are small and their density is low (20 rays/mm²) (Plate I,10). They are mostly uniseriate and 1–5 cells high. 83% are only 1 cell high (Fig. 3) Individual



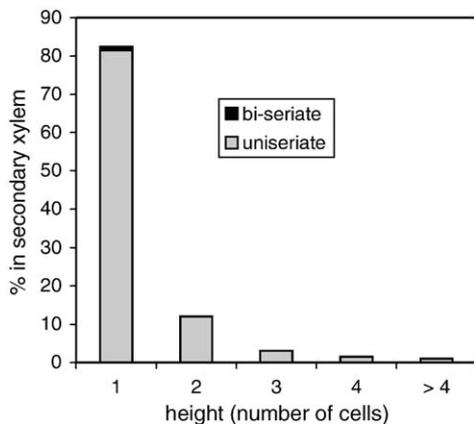


Fig. 3. Histogram of the size of rays in specimen KLC 11.

ray cells are relatively high and narrow [24–114 μm in height (average: 59 μm) and 7–35 μm tangentially (average: 19 μm)]. In radial section, their horizontal walls are often jagged. Groups of large, irregularly shaped, parenchymatous cells may connect successive rays. Rays with enlarged cells are more common in the inner part of the wood. Cross-fields comprise 4 to 8 closely appressed oval pits (Plate I,13).

In transverse section, the growth ring boundary extends into one half of the stem, at 3–4 mm from the stele. It is characterised by 1–3 rows of cells that have appreciably lower radial diameters (average: 13 μm) than elsewhere in the wood (Plate I,2). The ring boundary is sometimes double.

3.1.3. Vascular traces

Six successive vascular traces to lateral appendages are preserved in the lower half of the specimen. Traces

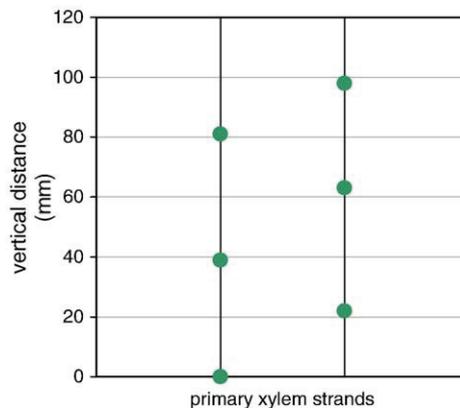


Fig. 4. Emission of vascular traces from the two opposite zones of primary xylem in KLC 11. Each point represents the most proximal observation of a departing trace.

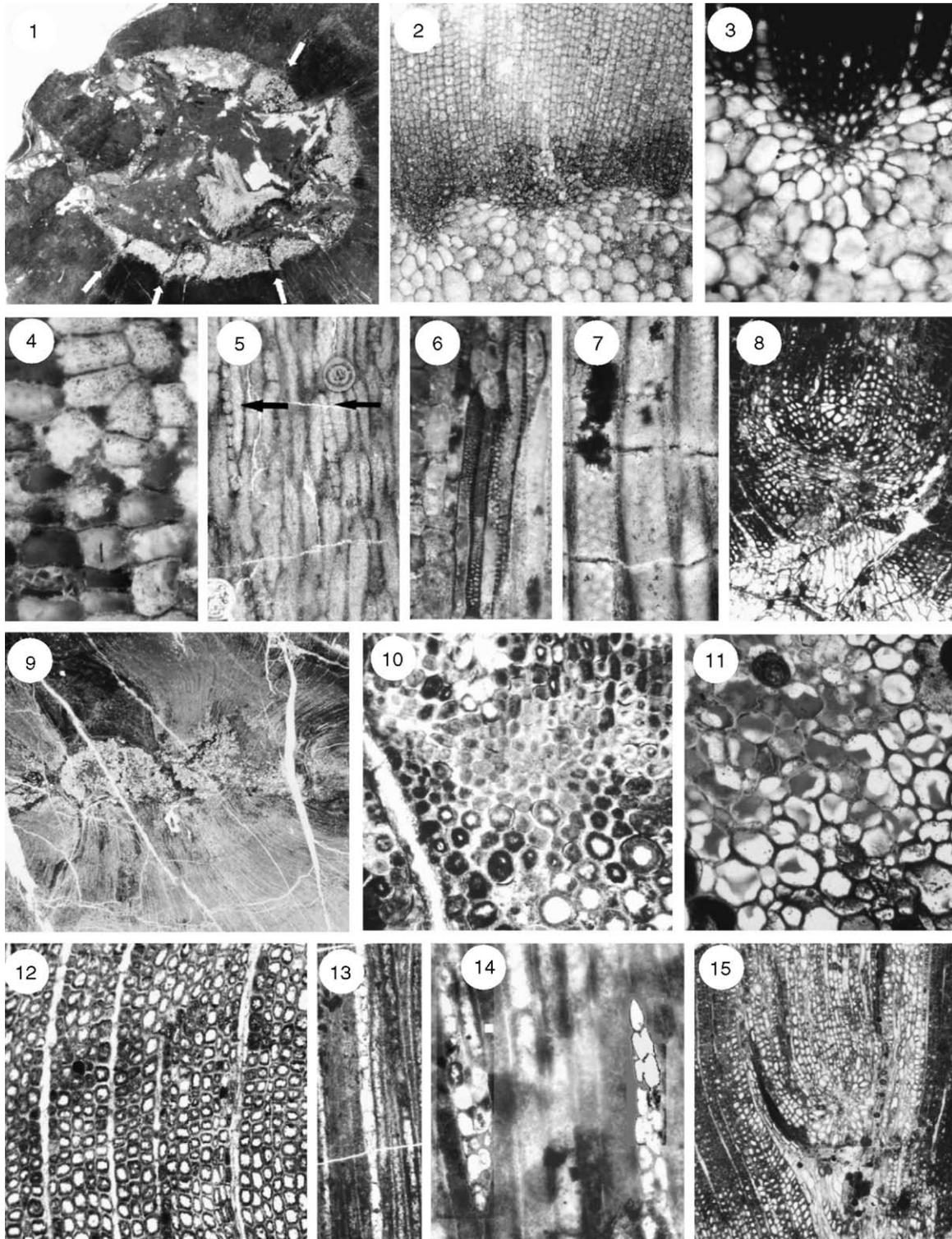
depart from each of the two main zones of primary xylem in the stele, emerging from between a pair of broadly triangular xylem strands (Plate I,7). In transverse section, the best preserved trace consists of a single, crescent-shaped strand of primary xylem measuring 300 μm radially and 500 μm tangentially at 3 mm from the stele (Plate I,6). A large band of parenchyma connects it to the stele on the adaxial side. The abaxial side is bordered by a narrow gap. All other traces consist of two strands of primary xylem. Because of the amount of cracks in these areas, the double structure may be artefactual. Maturation, whether mesarch or endarch, of xylem traces is not clear. Traces are emitted alternately in two opposite rows (distichous alternate arrangement), with an average internode length of 2 cm (Fig. 4). Their course ends within the secondary xylem, at 3–4 mm from the stele border and within the inner growth zone. This suggests that traces

Plate II. 18. KLA17 *Eristophyton* sp.

- (1) Circular stele, transverse section; arrows indicate position of leaf trace departure. KLA17-11, $\times 40$.
- (2) External part of stele and inner part of secondary xylem, transverse section, KLA17-17, $\times 50$.
- (3) Detail of small mesarch strand of primary xylem lying against the secondary xylem, transverse section, KLA17-6, $\times 100$.
- (4) Short parenchymatous pith cells, radial section, KLA17-II, $\times 200$.
- (5) Uniseriate rays of secondary xylem, tangential section, KLA17-V, $\times 100$.
- (6) Multiseriate wall ornamentation of metaxylem tracheids, radial section, KIA17-II, $\times 100$.
- (7) Multiseriate bordered pits on the radial walls of secondary xylem tracheids, radial section, KIA17-IV, $\times 200$.
- (8) Leaf trace departing from stele, transverse section, KLA17-6, $\times 50$. (9)(15) KLC 25 *Aporoxylon primigenium*.
- (9) Small compressed stele, transverse section, KLC25-2, $\times 40$.
- (10) Mesarch primary xylem strand lying against the secondary xylem, transverse section, KLC25-2, $\times 100$.
- (11) Pith comprised of parenchymatous cells with a wide range of diameters, transverse section, KLC25-2, $\times 100$.
- (12) Secondary xylem, transverse section, KLC25-2, $\times 100$.
- (13) Long ray uniseriate in lower part, biseriate above, tangential section, KLA17-a2, $\times 100$.
- (14) Biseriate, partly triseriate, rays consisting of cells with different sizes and shapes, tangential section, KLA17-a2, $\times 200$.
- (15) Leaf trace within the secondary xylem, transverse section, KLC25-2, $\times 40$.

were mechanically broken relatively early during axis growth and that the appendages they innervated were deciduous.

In the distal, highly deformed, part of the specimen a 1 mm broad branch trace is included in the wood (Plate I,9). The lighter part in the centre presumably



corresponds to the thin-walled cells of a pith. It is unknown how this trace connects to the vascular system of the stem.

3.2. *KLA17* — *Eristophyton* sp. (Plate II,1–8)

The specimen is 22.5 cm long and up to 4.5 cm in diameter. It comprises a broad (1.2 cm wide) parenchymatous eustele that has been moderately compressed and with a central part replaced by sediment (Plate II,1). The surrounding preserved portion of wood is 1–2.2 cm thick and devoid of growth rings (Fig. 2B). The specimen is heavily mineralised, with zones of large crystals, and some anatomical characters (i.e. ray cells) are hardly distinguishable.

3.2.1. *Stele*

In the most complete transverse sections, 20–25 small discrete strands of primary xylem occur at the periphery of the broad pith (Fig. 2B; Plate II,2). A total of 30 strands is estimated for the complete stele. All strands lie directly in contact with the secondary xylem. Their size varies from 80 to 230 μm tangentially, the smallest ones protruding prominently within the pith (Plate II,3). Protoxylem maturation is mesarch (Plate II,3), possibly endarch in a few strands. Metaxylem tracheids range from 15 to 35 μm in diameter and the largest show multiseriate bordered pits (Pl II, 6).

The pith is homogeneous consisting of large, round to polygonal, parenchymatous cells 72–180 μm (average: 117 μm) in diameter. In longitudinal section, they appear broader than high (Plate II,4) with a height of only 17–56 μm (average: 37 μm). Parenchyma cells at the pith periphery are smaller in transverse section. They are radially stretched when close to the primary xylem strands and sometimes difficult to distinguish from the metaxylem tracheids. In radial section, these peripheral pith cells are 1 to 3 times higher than broad.

3.2.2. *Secondary xylem*

In transverse section, secondary xylem tracheids are rectangular to polygonal (Plate II,2). Their size is equal to that of the metaxylem tracheids, with average radial and tangential diameters of 29 and 30 μm , respectively (maximum diameter: 56 μm). These dimensions do not change significantly across the wood diameter. Ornamentation of the tracheid walls in radial section consists of 2–3, sometimes 4, rows of contiguous bordered pits with oval apertures (Plate II,7).

In transverse section, rays alternate with 2–16 rows of tracheids. Some are long and cross the entire wood width. They do not widen significantly close to the pith. In tangential section, ray outlines can be assessed with some confidence but the number and size of cells is uncertain. Best preserved rays are uniseriate, seldom partly biseriate (about 5%) with a maximum height of 15 to 20 cells (Plate II,5). Ray cells are square to rectangular in shape, 20–35 μm broad and 10–45 μm high. In radial section ray cells are longer than high. Cross-field pitting is unknown.

3.2.3. *Leaf traces*

Leaf traces are circular, small (approximately 200 μm in transverse section), with a single mesarch strand of protoxylem (Plate II,8). They diverge tangentially from cauline primary xylem strands and cross the innermost part of the wood at a very acute angle, without any division or change in diameter. The most distant trace from the stele occurs at a distance of only 4 mm within the wood indicating that leaf traces were mechanically broken during axis growth, and leaves probably deciduous. Arrangement of the departing traces in cross-section indicates a spiral phyllotaxy. Up to 4 traces per transverse section are visible in the wood. Due to their steep course, several seem sectioned at the same level but careful observation shows that they enter into the wood successively.

3.3. *KLC 25* — *Aporoxylon primigenium* (Plate II,9–15)

The specimen is segmented in 7 pieces not interconnected. The most informative one is 7 cm long, up to 5 cm in diameter, and comprises a small eustele (10 \times 2 mm wide) (Plate II,9). The surrounding preserved portion of wood is 1–2 cm thick and devoid of growth rings (Fig. 2C). Both stele and secondary xylem show evidence of compression. The remaining fragments consist of wood with occasional remains of pith cells attached.

3.3.1. *Stele*

The primary xylem is comprised of at least 18 primary xylem strands either separated or tangentially connected to each other at the periphery of the pith. In transverse section, individual strands measure 100 to 250 μm wide tangentially (Plate II,10). All are in contact with the secondary xylem and have a mesarch maturation. Metaxylem tracheids measure 10–55 μm in diameter.

Pith cells are all parenchymatous but their diameter is highly variable in transverse section, ranging from 22 to 145 μm (Plate II,11). In longitudinal section, these cells are square to rectangular, the narrowest being usually much higher than wide.

3.3.2. Secondary xylem

In transverse section, secondary xylem tracheids are mostly rectangular (Plate II,12). Their size is similar to that of the metaxylem tracheids, with radial and tangential diameters about 25 μm (maximum: 49 μm). There is no significant increase in size towards the periphery. Radial walls of tracheids show 2–3 rows of bordered pits. Rays are separated by 2–11 rows of tracheids. Some are a little wider close to the pith. In tangential section, most rays are 1–2 cells wide (Plate II,13–14), some are partially triseriate. Their maximum height observed is 28 cells but the majority (79%) are 1–10 cells high (Fig. 5). Ray cells show a wide range of shapes and sizes, tending to be large and rectangular in uniseriate portions of rays (Plate II,13), small and square to polygonal in multiseriate zones (Plate II,14). They measure 17 to 60 μm (average: 30 μm) in height and 12 to 43 μm (average: 25 μm) in width. In radial section ray cell outlines are hardly distinctive and the cross-field pitting and shape of ray cells are unknown.

3.3.3. Leaf traces

Leaf traces are circular in transverse section and measure about $200 \times 300 \mu\text{m}$ throughout their course (Plate II,15). They have a mesarch pole of protoxylem and may show parenchyma on the adaxial side when they are close to the stele. Their course makes an angle of 50–60° with the vertical axis of the stele and stops within the wood. The most distant trace observed is 1.8 cm from the stele border, close to the outer limit of the specimen.

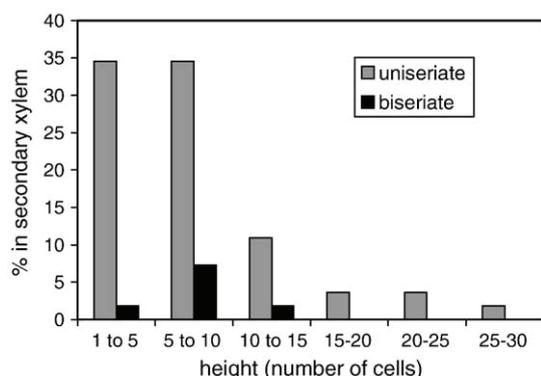


Fig. 5. Histogram of the size of rays in specimen KLC 25.

4. Affinities

4.1. KLC 11

Primary vascular organization and wood structure indicate affinities with the Mississippian species *Prototitys buchiana* Goepfert, *Prototitys scotica* Walton and *Endoxylon zonatum* Scott. The first two are included in the Prototityales (Progymnosperms). The third is only known from two fragments of axis described by Scott (1924) and Lacey (1953), respectively. *E. zonatum* is currently included in the pteridosperms but its affinities are dubious and its wood structure shows numerous similarities with the genus *Prototitys* (Galtier, 1992). Traits shared by these three species and the Kahlleite specimen include: (1) a eustele comprising a small number of primary xylem strands (less than 10) at the periphery of a parenchymatous pith; (2) endarch to mesarch maturation of the primary xylem; (3) very low rays, which are mostly uniseriate. Traits shared more specifically with *Prototitys* include (1) an oval stele comprising two main zones of primary xylem at opposite ends and arc-shaped vascular traces. This is more similar to *Prototitys* than to *Endoxylon*, which shows 7–8 strands of primary xylem evenly distributed around a circular pith, and circular traces to lateral appendages (Lacey, 1953; Scott, 1924) (Table 1); (2) emission of traces, which is consistent with the distichous alternate phyllotaxy found in both *Prototitys* species; (3) internode length, which is of the same range as in *P. scotica*. (4) There is also resemblance with *P. buchiana* in the compact arc-shaped traces but KLC 11 differs from that species by the discontinuity of the metaxylem layer bordering the pith and the lack of scalariform pits on the radial walls of the wood tracheids (Galtier et al., 1998; Goepfert, 1850; Scott, 1923). (5) Radial ornamentation of these tracheids is mostly uniseriate in the Kahlleite specimen and resembles more that of the innermost elements of the wood of *P. scotica*. But uniseriate bordered pits in the latter species are wider transversely and closer to each other, occupying most of the tracheid diameter (Smith, 1962; Walton, 1957) and multiseriate pitting characterizing most of the secondary xylem in *P. scotica* is only occasional in specimen KLC 11. Other differences between the secondary xylem of the Kahlleite specimen and that of the two formerly described species of *Prototitys* are quantitative. Tracheids are smaller, ray cells larger and ray density lower in specimen KLC 11. Because of such differences, this specimen is referred to as *Prototitys sp.*

Table 1

Comparison of some significant parameters in KLC 11 and comparable size specimens of *Protopitys scotica* (Walton, 1957; Galtier and Scott, 1990), *Protopitys buchiana* (Goeppert, 1850; Galtier et al., 1998) and *Endoxylon zonatum* (Scott, 1924; Lacey, 1953)

	KLC11	<i>Protopitys scotica</i>	<i>Protopitys buchiana</i>	<i>Endoxylon zonatum</i>
Age and locality	Middle Tournaisian Thuringia	Late Tournaisian–Early Visean, Scotland	Late Visean–Namurian? Silesia and Vosges	Visean Scotland
Diameter (mm)	24	11 (Galtier and Scott's specimen)	35	20 (Lacey's specimen)
Stele: shape and diameter (mm)	elliptical 1.7 × 1.9	elliptical 5 × 7	elliptical 4 × 10	circular 5
Number of X1 strands	2	2	2	7 to 8
X2 tracheid diameter (µm)	25 (tang); 24 (rad)	40	54.4 (tang); 68.5 (rad.)	?
X2 tracheid radial pitting	<u>1–2</u> rows	1 (inner wood)– <u>3</u> rows	<u>1–2</u> rows	<u>1–2</u> to 4 rows
Radial pit shape	<u>circular</u> and transversely elongated, spaced	transversely elongated (inner wood) to <u>oval-circular</u>	scalariform	transversely elongated (inner wood) to <u>oval-circular</u>
Ray height	<u>1–5</u>	<u>1–3</u>	<u>1–16</u> (exceptional)	<u>1–3</u> (Lacey's specimen)
Ray width	<u>1–2</u>	1	<u>1–2</u> , exceptionally 3	<u>1–2</u>
Traces	arc-shaped, 'compact'	arc-shaped, 'broad'	arc-shaped, 'compact'	circular
Phyllotaxy	distichous alternate, internode 2 cm	distichous alternate, internode 3 cm	distichous alternate	unknown

Underlined data correspond to the most common traits. Terms 'broad' and 'compact' for characterizing leaf traces as used by Walton, 1957.

4.2. KLA 17 and KLC 25

Specimens KLA 17 and KLC 25 share a eustelic primary vascular system comprising numerous xylem strands in a peripheral position and a significant amount of secondary xylem. Their pith is entirely parenchymatous and lacks the intramedullary xylem strands that characterize the genera *Pitus* (Gordon, 1935; Scott, 1902) and *Archaeopitys* (Scott and Jeffrey, 1914), the sclerotic nests of *Cauloxylon* (Cribbs, 1939), and the pitted cells of *Bilignea* (Galtier et al., 1993; Galtier and Scott, 1994; Scott, 1924). Besides, rays in the secondary xylem of the Kahlleite specimens appear smaller in tangential section than those recorded in *Pitus* and *Cauloxylon*. The genera presenting most similarities with KLA17 and KLC 25 are *Eristophyton* (Zalessky) Lacey and *Aporoxylon* Unger.

Regarding *Eristophyton*, specimens KLA17 and KLC 25 are consistent with the wide concept proposed by Lacey (1953) on the basis of the following characters (1) lack of medullary xylem strands or tracheids, (2) numerous endarch to mesarch primary xylem strands that may be in contact with the wood, (3) numerous small leaf traces undivided proximally, produced spirally, and separated by short internodes, (4) dense wood comprising small to medium-sized parenchymatous rays and narrow tracheids with multiseriate bordered pitting.

Eristophyton includes 3 species and the Kahlleite specimens differ from all three (Table 2) (Galtier et al., 1993; Galtier and Scott, 1990, 1994; Lacey, 1953; Long, 1987; Scott, 1902). Similarities with *E. fasciculare* Scott include an entirely parenchymatous pith, mainly mesarch primary xylem strands, and ray size. Similarities with *E. waltonii* include small primary xylem strands and small leaf traces. But in contrast with these two species, the proximal portion of their primary xylem strands is never detached from the wood. Another difference with *E. fasciculare* is the smaller size of the leaf traces in the Kahlleite specimens; with *E. waltonii*, it is the smaller size of the rays in the Kahlleite specimens. Conspicuous sclerotic nests occur in the pith of both *E. waltonii* and *E. beinertianum*. They are absent in KLA 17 and KLC 25, which rules out a close affinity with *E. beinertianum*, though the location of primary xylem strands and ray size are similar.

The genus *Aporoxylon* comprises one species, *Aporoxylon primigenium*, represented by several decorticated axes from the Tournaisian of the Saalfeld area. Hörich (1915) showed that the unpitted aspect of the tracheid walls stressed by Unger (1856) in his diagnosis was artefactual (Plate III,2). In a new specimen claimed to be anatomically similar to Unger's original material, a faint pattern suggestive of several rows of densely packed bordered pits was present on the radial walls of the secondary xylem tracheids. Interestingly, Hörich

Table 2

Comparison of some significant parameters in KLA 17, KLC 25, *Eristophyton waltonii* (*Lacey, 1953, leaf trace size including secondary xylem; **Galtier and Scott, 1990), *Eristophyton fasciculare* (Scott, 1902), *Eristophyton beinertianum* (Scott, 1902) and *Aporoxylon primigenium* (Unger, 1856; Goeppert and Stenzel, 1888 and new observations)

	KLA17	KLC25	<i>Eristophyton waltonii</i>	<i>Eristophyton fasciculare</i>	<i>Eristophyton beinertianum</i>	<i>Aporoxylon primigenium</i>
Pith	parenchymatous	parenchymatous	parenchymatous + sclerotic nests	parenchymatous	parenchymatous + sclerotic nests	parenchymatous
Primary xylem strands	about 30 endarch/mesarch 80–230 µm	> 18 mesarch 100–250 µm	7–40 endarch/mesarch 160 µm	8–9 mesarch up to 1 mm	17 endarch/mesarch < 750 µm	about 15 on a half transverse section
In contact with the wood?	yes	yes	no	no	yes	yes
Secondary xylem pitting	2–4 rows	2–3 rows	1–5 rows	Multiseriate	Mostly biseriate	2–3 rows
Ray height	1–20	1–28	1–50	1–16	1–26	1–23
Ray width	1–2	1–3	1–7	1–2	1–(2)	1–3
Leaf trace diameter	0.2 mm	0.2 × 0.3 mm	1 mm* 0.15–0.25 mm**	0.8–1 mm		

noted that this new specimen was found in a locality on the north-eastern side of the Grossen Buschteich quarry. This location fits with that of the Kahlleite quarry. Based on the few published works presenting illustrations of *A. primigenium* and our own observation of slides from the original material currently housed in the Museum d'Histoire Naturelle de Paris (specimen 19, slides 430, 432, 433), the characters shared by KLA 17, KLC 25 and *Aporoxylon* include (1) a large parenchymatous pith devoid of medullary tracheids and sclerotic nests, (2) primary xylem consisting of numerous small strands, (3) comparable size of leaf traces, (4) dense wood (Plate II,12; Plate III,1) with narrow tracheids and parenchymatous rays about 20 cells high (Plate II,5, 13, 14; Plate III,3–6; Fig. 5). Rays in *A. primigenium*, however, are distinctive. Like those in KLC 25, they consist of parenchymatous cells showing a wide range of sizes and shapes indicative of multiple patterns of divisions in the ray initials (Plate II,14; Plate III,3–6).

In the present state of knowledge, *Aporoxylon* and *Eristophyton* are two broadly defined genera that show some overlap. KLC 25 which shows the heterogenous type of rays of *Aporoxylon primigenium* is assigned to this taxon. Based on ray structure, KLA 17 is assignable to *Eristophyton* but differs from the three species already described in the genus. It is referred to as *Eristophyton sp.*

5. Discussion

There is no direct evidence that the taxa described in this paper and based on decorticated specimens

were arborescent, i.e. that they were self-supporting and showed the growth potentials resulting in organisms that are high and possess broad axes. However, from the four types of mechanical growth forms recently identified among early lignophytes (Rowe et al., 1993; Speck and Rowe, 1994, 2003), the Kahlleite specimens resemble a self-supporting organization possibly like that observed in *Pitus dayi*. Although the primary cortical features of the Kahlleite specimens are unknown, features of the wood cylinders differ from those of the probably semi-self-supporting *Calamopitys* and *Lyginopteris*. They include relatively thick-walled, small diameter tracheids, and relatively dense wood with narrow rays, which probably conferred stiff mechanical properties during later stages of ontogeny when the wood cylinder was the main contributing tissue to the stem. In addition, two of the Kahlleite axes are assigned to the genera *Protopytis* and *Eristophyton* that include bona fide arborescent species. The Viséan species *P. buchiana* includes stems exceeding 40 cm in diameter (Solms-Laubach, 1893; Beck and Wight, 1988), and a 24 cm wide decorticated portion of trunk of *Eristophyton waltonii* was reported in the late Tournaisian deposits of Castleton Bay (Galtier and Scott, 1990). These data suggest that the Kahlleite specimens share certain features of development with other species of genera known to produce large-bodied and arborescent, probably self-supporting trees.

The three specimens from Kahlleite are not well preserved but show features demonstrating a not insign-

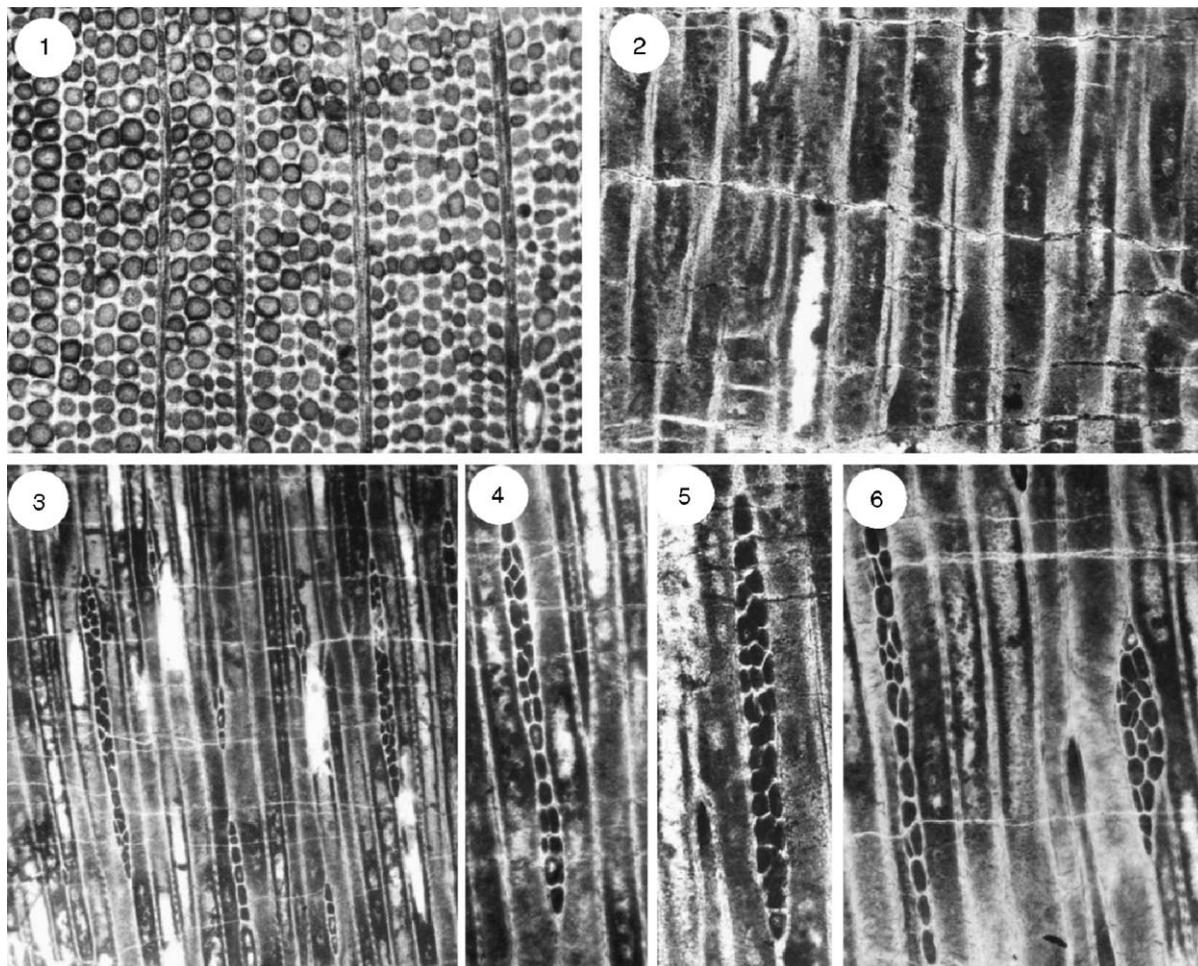


Plate III. *Aporoxylon primigenium* Unger (specimen 19, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris).

- (1) Secondary xylem, transverse section, slide 430, $\times 100$.
 (2) Pits on radial wall of a secondary xylem tracheid, slide 433, $\times 100$.
 (3) Tangential section showing rays size, slide 432, $\times 100$.
 (4)–(6) Detail of rays, slide 432, $\times 200$.

nificant diversity of lignophyte organization present in this middle Tournaisian locality. KLC 11 displays the distinctive oval stele, distichous phyllotaxis and very small rays of *Prototypis* axes. KLA 17 (*Eristophyton* sp.) has a wide circular pith, small discrete strands of primary xylem that are widely separated from each other, and a majority of uniseriate rays consisting of cells that are uniform in size and shape. In KL C25 (*Aporoxylon primigenium*), the pith is heterogeneous in terms of cell size, and primary xylem strands may be confluent; the secondary xylem shows more and larger rays than in the two other specimens and these rays comprise cells of variable sizes and shapes; the course of leaf traces across the wood is longer and more inclined than in KLA 17.

KLA 17 and KLC 25 share a number of features that deserve some comments from an evolutionary point of view. The araucarian type of pitting of the tracheid walls and the relatively small rays that characterize the secondary xylem are two plesiomorphic traits shared with a large range of progymnosperms, including the Aneurophytales. Their primary body comprises a pith that is entirely parenchymatous with xylem strands that lie in contact with the secondary xylem, two characters shared with the eustelic progymnosperm taxa *Archaeopteris* and *Prototypis*. A large number of traits remain unknown for specimens KLA 17 and KLC 25 and an assessment of their systematic position is highly doubtful. But the characters cited above suggest that they may represent a more basal grade of ligno-

phytic trees than *Pitus*, *Cauloxylon*, *Bilignea* or even any of the 3 species included in the genus *Eristophyton*.

The three specimens from Kahlleite have distinctively small tracheids compared to those of all taxa recorded thus far in the Mississippian for which this information has been provided. Whether this character is artefactual and linked to taphonomic conditions in this area of Thuringia, was environmentally induced, or have a systematic significance will be tested in forthcoming studies of lignophytes from similarly aged sediments in the Montagne Noire region of France. Vascular traces in at least two specimens terminate within the secondary xylem, indicating that these woody plants shed their leaves while the absence of growth rings suggests that it was not linked to seasonal conditions.

Most records of *Prototitys* come from Viséan, possibly, Namurian deposits of Western Europe (Galtier et al., 1998; Goeppert, 1852; Smith, 1962; Walton, 1969) but two specimens also have been reported from the late Tournaisian of Scotland (Galtier and Scott, 1990). The great longevity of the genus is confirmed by its new occurrence at Kahlleite, which extends its stratigraphical range to the middle Tournaisian. The same conclusion is drawn for *Eristophyton*-type axes, which, until the present work, were also reported from localities ranging from late Tournaisian to late Viséan, and possibly Namurian. *Eristophyton* however, has a wider geographical distribution than *Prototitys*, which includes the northern edge of Gondwana (Chalot-Prat and Galtier, 1989).

Up to now, three genera of arborescent lignophytes have been reported from earliest deposits of Mississippian age and include *Archaeopitys*, *Aporoxylon*, and *Archaeopteris*. The new findings from Kahlleite demonstrate the occurrence of two additional types of putative trees during this period, represented by *Prototitys* and *Eristophyton*. These are now the earliest known occurrences of these Early Carboniferous lignophytic genera together with an indication of their diversity. We have shown that several taxa of large woody plants existed at the same time as the latest known archaeopterids, but unlike them and possibly at their expense, survived well above the D/C boundary. The idea of a landscape devoid of lignophytic trees but consisting of r-selected shrubby pteridosperms succeeding the *Archaeopteris* dominated forests of the Late Devonian is probably erroneous (DiMichele and Hook, 1992). The systematic turn-over documented around the D/C boundary may not have resulted in drastic changes within the plant community structure established at the end of the Devonian.

Acknowledgements

We are grateful to Dieter Weyer for informative discussions concerning the geology and stratigraphy of the Kahlleite locality and to Konrad Bartzsch for his assistance in the field. We thank Jean Dejax and Dario De Franceschi (Museum National d'Histoire Naturelle de Paris) for the loan of *Aporoxylon*.

References

- Beck, C.B., 1962. Plants of the New Albany Shale: II. *Callixylon arnoldii* sp. nov. *Brittonia* 14, 322–327.
- Beck, C.B., Wight, D.C., 1988. *Progymnosperms in Origin and Evolution of Gymnosperms*. Beck, C.B. Columbia University Press. New York.
- Chalot-Prat, F., Galtier, J., 1989. Découverte d'un tronc de gymnosperme dans une coulée du complexe volcanique carbonifère du Tazekka (Maroc oriental) et sa signification paléocécologique. *C. R. Acad. Sci., Paris* 309 (II), 1735–1741.
- Crane, P., 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of Angiosperms. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72, 716–796.
- Cribbs, J.E., 1939. *Cauloxylon ambiguum*, gen. et sp. nov., a new fossil plant from the Reed Springs Formation of southwestern Missouri. *Am. J. Bot.* 26, 440–449.
- DiMichele, W.A., Hook, R.W., 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems. In: Behrensmeyer, A.K., et al. (Eds.), *Terrestrial Ecosystems Through Time*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Doyle, J.A., Donoghue, M.J., 1986. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach. *Bot. Rev.* 52 (4), 321–431.
- Fairon-Demaret, M., 1986. Some uppermost Devonian megaflores: a stratigraphical review. *Ann. Soc. Géol. Belg.* 109, 43–48.
- Galtier, J., 1992. On the earliest arborescent gymnosperms. *Cour. Forsch. Inst. Senckenb.* 147, 119–125.
- Galtier, J., Scott, A.C., 1990. On *Eristophyton* and other gymnosperms from the Lower Carboniferous of Castelton Bay, East Lothian, Scotland. *Geobios* 23, 5–19.
- Galtier, J., Scott, A.C., 1994. Arborescent gymnosperms from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 84, 261–266.
- Galtier, J., Meyer-Berthaud, B., in press. The diversification of early arborescent seed ferns. *J. Torrey Bot. Soc.*
- Galtier, J., Brown, R.E., Scott, A.C., Rex, G.M., Rowe, N.P., 1993. A late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland. *Spec. Pap. - Palaeontol. Soc. Jpn.* 49, 57–74.
- Galtier, J., Schneider, J.-L., Grauvogel-Stamm, L., 1998. Arborescent gymnosperms and the occurrence of *Prototitys* from the Lower Carboniferous of the Vosges, France. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99, 203–215.
- Goeppert, H.R., 1850. Monographie der Fossilen Coniferen. *Nat. Verh. Holl. Maatsch. Wet. Haarlem*, vol. 2, pp. 229–230.
- Goeppert, H.R., 1852. Fossile Flora des Uebergangsgebirges. *Nova Acta - Kais. Leopold.-Carol. Dtsch. Akad. Nat.forsch.* 22, 252–253.
- Goeppert, H.R., Stenzel, G., 1888. Nachträge zur kenntniss der Coniferenholzer der palaeozoischen Formationen. *Abh. K. Akad. Wiss. Berl.* 2, 25–27.

- Gordon, W.T., 1935. The genus *Pitys*, Witham, emend. Trans. R. Soc. Edinb. LVIII, 279–311.
- Hammond, S.E., 2004. Progymnosperms and the Origin of the Seed. Ph.D. thesis. Cardiff University.
- Hörich, O., 1915. Einige strukturbietende Pflanzenreste aus deutschen Kulm und Devon. Jahrbuch der Königl. Preuß. Geologischen Landesanstalt, vol. XXXVI (I 3), pp. 520–521.
- Hoskins, J.H., Cross, A.T., 1951. The structure and classification of four plants from the New Albany Shale. Am. Midl. Nat. 6, 684–716.
- Hoskins, J.H., Cross, A.T., 1952. The petrification flora of the Devonian–Mississippian black shales. Paleobotanist 1, 215–238 (Birbal Sahni Memorial Volume).
- Lacey, W.S., 1953. Scottish lower carboniferous plants: *Eristophyton waltonii* sp. nov. and *Endoxylon zonatum* (Kidston) Scott from Dumbartonshire. Ann. Bot. 68, 579–596.
- Long, A.G., 1987. Observations on *Eristophyton zalesski*, *Lyginorachis waltonii* Calder, and *Cladoxylon edromense* sp. nov. from the Lower Carboniferous cementstone group of Scotland. Trans. R. Soc. Edinb. 78, 73–84.
- Matten, L.C., 1972. *Callixylon* from the Maury formation (Lower Mississippian) of Tennessee, vol. 46, pp. 711–713.
- Meyer-Berthaud, B., Rowe, N.P., 1996. New mid-Tournaisian plant assemblages from Germany. 5th International Organization of Palaeobotany Conference, Santa Barbara (California), Abstract, vol. 70.
- Rowe, N.P., Speck, T., Galtier, J., 1993. Biomechanical analysis of a Palaeozoic gymnosperm stem. Proc. R. Soc. Lond., B 252, 19–28.
- Scott, D.H., 1902. Primary structure of certain paleozoic stems with *Dadoxylon* type of wood. Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci. 40 (part II, 17), 346–357.
- Scott, D.H., 1923. Studies in Fossil Botany: 2. A. and C. Black, Ltd., London.
- Scott, D.H., 1924. Fossil plants of the *Calamopitys* type, from the Carboniferous rocks of Scotland. Trans. R. Soc. Edinb. 53 (part III), 574–579.
- Scott, D.H., Jeffrey, E.C., 1914. On fossil plants, showing structure, from the base of the Waverley Shale of Kentucky. Philos. Trans. R. Soc., B 205, 345–354.
- Scott, A.C., Galtier, J., Clayton, G., 1984. Distribution of anatomically preserved floras in the Lower Carboniferous of Western Europe. Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci. 75, 311–340.
- Smith, D.L., 1962. Three fructifications from the Scottish Lower Carboniferous. Palaeontology 5, 225–237.
- Solms-Laubach, H., 1893. Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glatzsich-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structur bieten den pflanzenreste. Bot. Zei. Jahrg. 51, 197.
- Speck, T., Rowe, N.P., 1994. Biomechanical analysis of *Pitus dayi*: early seed plant vegetative morphology and its implications on growth habit. J. Plant Res. 107, 443–460.
- Speck, T., Rowe, N.P., 2003. Modelling primary and secondary growth processes in plants: a summary of the methodology and new data from an early lignophyte. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B 358, 1473–1485.
- Unger, F., 1856. Beitrag zur Paläontologie des Thüringer Waldes II. Schiefer und Sandsteinflora. K. Akad. Wiss. Wien Denkschr. 11, 181–182.
- Walton, J., 1957. On *Protopytis* with a description of a fertile specimen “*Protopytis scotica*” sp. nov. from the Calciferous sandstone series of Dunbartonshire. Trans. R. Soc. Edinb. 63, 333–340.
- Walton, J., 1969. On the structure of a silicified stem of *Protopytis* and roots associated with it from the Carboniferous Limestone, Lower Carboniferous (Mississippian) of Yorkshire, England. Am. J. Bot. 56 (7), 808–813.
- Weyer, D., 1990. Field excursions to Thuringia (Germany). Guidebook. IUGS Working Group of the Devonian–Carboniferous Boundary, pp. 14–17.

ANNEXE 6

Note : ceci est la version acceptée et mise en page mais non corrigée, elle contient des erreurs, en particulier

Pp 2 : lire *Calamopitys fascicularis* au lieu de *fasciculare*

Pp 4, légende fig.1 : échelle = 250 µm pour **toutes** les figures B à F.

Pp 6, ligne 227 : [11] au lieu de [11, 21]

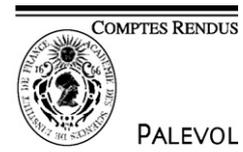
Pp 7, ligne 365 : [37] au lieu de [36]

Pp 9; ligne 587 : Scott 1923: “Studies in Fossil Botany: Volume II - Spermophyta. A. & C. Black, Ltd., London, UK, 446 pp.” au lieu de “in press”

La version corrigée sera incluse dans la version définitive du manuscrit.



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol xxx (2007) xxx–xxx

<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Systematic palaeontology (Palaeobotany)

A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species

Anne-Laure Decombeix^{a,*}, Brigitte Meyer-Berthaud^b, Jean Galtier^{b,*}

^a UMR2, UMR AMAP « Botanique et bio-inforMatique de l'Architecture des Plantes », c/o CIRAD, TA-A51/PS2, boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France

^b CNRS, UMR AMAP, boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France

Received 25 May 2007; accepted 20 September 2007

Written on invitation of the Editorial Board.

Abstract

The genus *Eristophyton* is founded on woody axes of Mississippian age, showing a dense wood with an araucarioid type of pitting on the radial walls of tracheids and small numerous pits in cross-fields. Distinctive characters of *Eristophyton* are related to its primary vascular body, especially the structure and arrangement of primary xylem strands, and structure and size of leaf traces. Species described from Permian deposits are not considered in this review, which focuses on the three Mississippian species, *E. beinertianum*, *E. fasciculare*, and *E. waltonii*. *Eristophyton* consisted of plants of arborescent stature that produced a large amount of vascular and cortical secondary tissues, and had their leaves borne on the youngest axes. Anatomical and morphological similarities with *Biliginea* and *Pitus* are emphasized. Compared to all other arborescent genera of lignophytic affinities known for the Mississippian, *Eristophyton* has the widest geographical and stratigraphical extent. **To cite this article: A.-L. Decombeix et al., C. R. Palevol xxx (2007).**

© 2007 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Résumé

Une synthèse sur le genre *Eristophyton* focalisée sur les espèces du Mississippien. Le genre *Eristophyton* est basé sur des axes ligneux d'âge Mississippien possédant un bois dense, avec des ponctuations araucarioïdes sur la paroi radiale des trachéides et de nombreuses petites ponctuations dans les champs de croisement. Les caractères distinctifs d'*Eristophyton* sont liés à son système vasculaire primaire, en particulier la structure et la disposition des faisceaux de xylème primaire, ainsi que la structure et la taille des traces foliaires. Les espèces décrites dans des horizons permien ne sont pas traitées dans cet article, qui se focalise sur les trois espèces du Mississippien *E. beinertianum*, *E. fasciculare* et *E. waltonii*. *Eristophyton* comprend des plantes arborescentes qui produisaient une grande quantité de tissus secondaires vasculaires et corticaux et portaient des feuilles seulement sur les axes jeunes. Les ressemblances anatomiques et morphologiques avec *Biliginea* et *Pitus* sont soulignées. Comparé aux autres genres arborescents du Mississippien affiliés aux lignophytes, *Eristophyton* est celui qui présente la plus large distribution géographique et stratigraphique. **Pour citer cet article : A.-L. Decombeix et al., C. R. Palevol xxx (2007).**

© 2007 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Lignophytes; Trees; Mississippian; Europe; Anatomy

Mots clés : Lignophytes ; Arbres ; Mississippien ; Europe ; Anatomie

* Corresponding authors.

E-mail addresses: anne-laure.decombeix@cirad.fr (A.-L. Decombeix), brigitte.meyer-berthaud@cirad.fr (J. Galtier).

1631-0683/\$ – see front matter © 2007 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011

Please cite this article in press as: A.-L. Decombeix, et al., A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, C. R. Palevol (2007), doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011

1. Introduction

One of the most important events in the evolution of the lignophytes, the monophyletic group of plants that includes the free-sporing progymnosperms of the Palaeozoic and the spermatophytes (seed plants), is the apparition of the seed-habit during the Devonian [4]. This reproductive innovation enabled the dispersion and establishment of plants away from wet habitats and allowed the evolution of new ecosystems. A significant diversification of ovules is now well established for the Late Devonian (upper and uppermost Famennian, ca 375–360 Myr) [8,17,28], but until now, there is no evidence that a similar diversification of the vegetative morphology and architecture of early spermatophytes occurred in parallel. Famennian spermatophytes are reconstructed as small, pioneer plants growing in new and disturbed habitats [5,6,35]. At that time most forests were dominated by their closest known relative [29], the heterosporous progymnosperm *Archaeopteris/Callixylon* that achieved a modern gymnosperm type of vegetative body [25,26] but got extinct close to the Devonian/Carboniferous boundary.

For the Early Carboniferous (Mississippian, ca 360–318 Myr), there is a significant fossil record of small, semi-self supporting [30] spermatophytes with a maximum diameter of a few centimetres. These plants, assigned to the Calamopityaceae, Buteoxylonaceae and Lyginopteridaceae [9], are believed to be close to the Famennian spermatophytes in terms of growth forms. On the other hand, a growing record of arborescent taxa provides evidence that large lignophyte trees were also present in early Carboniferous landscapes. These taxa – about 15 genera – are represented by anatomically preserved trunks and branches showing a dense type of wood, from North American and European localities [12]. Except for *Bilignea*, more specifically *B. cf. solida*, reconstructed as a probable hydrasperman seed plant [18], uncertainties about their reproductive structures have so far prevented their inclusion in phylogenetic analyses, leaving their affinities with the non-arborescent taxa unsolved. However, these taxa document an increase in the diversity and morphological disparity of the Mississippian lignophytes, indicating that terrestrial landscapes became probably more complex at that time.

Among these arborescent genera, *Eristophyton*, which shares several traits of its vegetative body with *Bilignea*, is widely distributed both geographically and stratigraphically. Yet, it is often ignored or insufficiently understood by authors describing woody remains of

lignophytes from Palaeozoic deposits. The purpose of this paper is to provide a comprehensive and updated review of this genus.

2. History of the genus *Eristophyton* Zalesky

The first specimens of *Eristophyton* described in the literature were wood fragments from the Mississippian (Visean) of Glätzisch-Falkenberg, Silesia (actual Poland), referred to as *Araucarites beinertianus* by Goepfert (1850) [15]. Wood was dense, with short narrow rays and tracheids with crowded multiseriate pits on their radial walls. In 1902, Scott [32] compared these specimens to a more complete fragment of axis collected by Kidston in the Tournaisian deposits of Norham Bridge, Scotland. The Scottish axis measured about 4 cm in diameter and had its pith and primary xylem preserved. Scott [32] proposed to name all these specimens *Calamopitys beinertiana*. In the same paper, Scott transferred two other decorticated axes named *Araucarioxylon fasciculare* [31] to a new species of *Calamopitys*, *C. fasciculare*. One was collected from the Visean of Loch Humphrey Burn, the other from the Namurian of Haltwhistle, Scotland. These axes were 3 and 2 cm wide respectively, and both had their pith preserved. In addition to a dense wood, both *C. beinertiana* and *C. fasciculare* showed primary xylem strands strictly distributed at the periphery of the pith, whether against the secondary xylem or separated from it, but, in the later case, only by a few layers of parenchyma cells. Primary xylem strands were described as small with few, if any, metaxylem tracheids on the centripetal side. Based on a series of transverse sections through the Loch Humphrey Burn specimen of *C. fasciculare*, Scott hypothesized that leaf traces were produced by the tangential division (i.e. resulting in two strands aligned tangentially relatively to the pith surface) of the peripheral primary xylem strands. Compared to these small cauline strands, leaf traces about to enter into the wood were conspicuously enlarged and mesarch in both *C. beinertiana* and *C. fasciculare*. Finally, a fragment of bark attached to *C. beinertiana* suggested the occurrence of several layers of periderm.

In 1911, Zalesky [39] compared *C. beinertiana* and *C. fascicularis* to the type species of *Calamopitys*, *C. saturni*, and transferred the two former species to a new genus, *Eristophyton*. He justified this separation by the small rays of *Eristophyton* compared to those in the wood of *C. saturni*, and by the smaller size and tendency to endarchy observed in the primary xylem strands of *Eristophyton*. However, he did not provide any diagnosis for this genus.

102 A comprehensive diagnosis of *Eristophyton* was pro-
103 vided by Lacey [19] when he described a third species, *E.*
104 *waltonii*, based on a 3.5-cm-wide decorticated specimen
105 collected by Walton from the Visean of Loch Humphrey
106 Burn. In the generic diagnosis, Lacey emphasized five
107 traits, four related to the primary body:

- 108 • pith parenchymatous, possibly including sclerotic
109 nests;
- 110 • absence of scattered tracheids or primary xylem
111 strands deep in the pith;
- 112 • primary xylem strands small, peripheral, and endarch
113 “or nearly so” in the proximal part of their course;
- 114 • leaf traces separated by short internodes, represented
115 by a single enlarged bundle proximally; and one trait
116 related to the wood;
- 117 • secondary xylem dense, with rays commonly 1 to 2
118 cells wide and less than 30 cells high.

119 His concept of the primary vascular architecture
120 of *Eristophyton* differed somewhat from that defended
121 by Scott. Lacey did not recognize any strictly cauline
122 strands of primary xylem from which leaf traces derived.
123 Based on his observations of *E. waltonii*, he interpreted
124 all the primary xylem strands viewed in cross-section as
125 portions of decurrent leaf bases, the small endarch ones
126 representing proximal portions and the large mesarch
127 strands, distal parts. Lacey also noted that leaf traces in
128 *E. waltonii* were occluded within the wood, indicating
129 leaf abscission.

130 In 1972, Lepekhina [21] defined *Eristophyton* as a
131 genus characterized by an *Araucarioxylon* type of sec-
132 ondary xylem (tracheids with an araucarioid type of
133 radial pits, cross-field pits numerous, cupressoid), a view
134 that fitted with previous studies on the taxon. Lepekhina
135 doubted about the generic affinities of *Eristophyton wal-*
136 *tonii*. Her new concept of the genus excluded the possible
137 occurrence of sclerotic nests in the pith and included
138 the possibility that leaf traces consist of two bundles
139 proximally, just before entering into the wood. Her
140 generic diagnosis therefore excluded *E. beinertianum*,
141 the first species to be described and currently consid-
142 ered as the type species. This diagnosis was not based
143 on re-examination of the type material but on the obser-
144 vation of much younger (Permian) decorticated stems
145 from the Kuznetsk Basin, western Siberia, which she
146 assigned to three new species, *E. zaleskyi*, *E. lenin-*
147 *skianum*, and *E. bajkainicum*. One additional Permian
148 species was described later from southern Spain under
149 the name *Dadoxylon (Eristophyton) ibericum* [38]. It
150 was founded on one fragment of silicified wood that,
151 according to Vozenin-Serra et al., resembled the sec-

152 ondary xylem of *E. waltonii* but differed by the absence
153 of growth rings and tangential pitting, and by smaller
154 rays. These authors justified their double generic nomen-
155 clature by the fact that, despite a close resemblance to
156 *Eristophyton* in wood features, the lack of information
157 concerning the primary body of the specimen prevented
158 its certain assignation to this particular genus.

159 Further reports on the genus concentrated on Mis-
160 sissippian species and implicitly recognized Lacey’s
161 diagnosis as the most relevant [2,3,7,10,13,14,23]. They
162 provided information on the stature and maximum size
163 of the trunks, branching patterns, phyllotaxis, and struc-
164 ture of the leaf vascular supplies, leading to potential
165 reconstructions of the Mississippian species that are pre-
166 sented in the following section. They also accounted for
167 the extended geographical occurrence of *Eristophyton*
168 which is presently known from several European coun-
169 tries (Poland, Scotland, Germany, France) and probably
170 North Africa [3]. Table 1 summarizes the occurrences of
171 the genus and provides corresponding references.

172 3. Systematic diversity of *Eristophyton* in the 173 Mississippian

174 3.1. *Eristophyton beinertianum* (GOEPPERT) 175 *Zalesky, 1911 (type species)*

- 176 1850. *Araucarites beinertianum* GOEPPERT p. 233
- 177 1902. *Calamopitys beinertiana* SCOTT pp. 341–345
- 178 1911. *Eristophyton beinertianum* (GOEPPERT)
179 ZALESSKY pp. 10–14

180 This species was first reported by Goeppert (1850)
181 [15] from the Mississippian of Glätzisch-Falkenberg
182 (Poland) under the generic name *Araucarites* (see section
183 2). It was subsequently redescribed by Solms-Laubach
184 [36]. The first description including features of the stele
185 was provided by Scott in 1902 and is based on a specimen
186 from the late Tournaisian of southern Scotland [32]. Fur-
187 ther specimens of similar age were later reported from a
188 wider range of Scottish localities by Barnard [1], Long
189 [23], Bateman and Rothwell [2], and Scott and Galtier
190 [10].

191 Specimens of *E. beinertianum* range from 7 × 11 mm
192 to 10 cm in diameter and most are decorticated [23].
193 Evidence for branching is rare [23]. Pith is wide, up to
194 1.5 cm in the Polish specimen [32]. It contains conspicu-
195 ous sclerotic nests (Fig. 1A). Primary xylem strands are
196 about 150 μm wide, numerous (at least 17 in the spec-
197 imen from Norham Bridge) and partly confluent. They
198 are located in contact with the secondary xylem [32].
199 Leaf traces are large, up to 800 μm in transverse sec-
200 tion. During their course through the wood they remain

Please cite this article in press as: A.-L. Decombeix, et al., A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, C. R. Palevol (2007), doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011

Table 1
Occurrences of *Eristophyton*
Tableau 1
Occurrences d'*Eristophyton*

Species	Reference	Locality	Age	Type of fossil
<i>E. beinertianum</i>	[15]	Glätzisch-Falkenberg, Poland	V3 ?	Decorticated axis
<i>E. beinertianum</i>	[32]	Norham Bridge, Scotland	Tn3	1 decorticated axis
<i>E. beinertianum</i>	[1,23] [2]	Oxroad Bay, Scotland	Tn3	Several decorticated axis
<i>E. beinertianum</i>	[23]	Burnmouth, Gin Head, Oxroad Bay and West Blanterne, Scotland		axis – some associated with <i>Lyginorachis waltonii</i>
<i>E. cf. beinertianum</i>	[10]	Castleton Bay, Scotland	Tn3	1 decorticated axis
<i>E. fasciculare</i>	[32]	Loch Humphrey Burn, Scotland	V1-V2	1 decorticated axis
<i>E. fasciculare</i>	[32]	Haltwhistle, Scotland	Namurian A	1 decorticated axis
<i>E. fasciculare</i>	[10]	Weaklaw, Scotland	V3	Several axis – some with preserved secondary phloem and periderm
<i>E. fasciculare</i>	[11]	East Kirkton, Scotland	V3	Several axis – 2 with secondary phloem
<i>E. waltonii</i>	[19]	Loch Humphrey Burn, Scotland	V1-V2	1 decorticated axis
<i>E. waltonii</i>	[23]	Cove and Oxroad Bay, Scotland	Tn3	3 axis – one with petiole base cf. <i>Lyginorachis waltonii</i>
<i>E. waltonii</i>	[10]	Castleton Bay, Scotland	Tn3	Several decorticated axis
<i>E. cf. waltonii</i>	[10] [13]	Castleton Bay, Scotland Near Ilerthal, France	Tn3 V	1 decorticated axis 1 trunk 30 cm wide
<i>Eristophyton</i> sp.	[7]	Kahlleite, Germany	Tn2	1 decorticated axis
<i>Eristophyton</i> sp.	[13]	Bourbach-le-Bas, France	V	1 wood fragment
<i>Dadoxylon</i> (cf. <i>Eristophyton</i>)	[3]	Tazekka, Morocco	Namurian	1 trunk
<i>E. bajkaimicum</i>	[20]	Kuznetsk Basin, Russia	Upper Permian	decorticated axis
<i>E. zaleskyi</i>	[21]	Kuznetsk Basin, Russia	Lower – upper Permian	decorticated axis
<i>E. leninskianum</i>	[21]	Kuznetsk Basin, Russia	Upper Permian	decorticated axis
<i>Dadoxylon</i> (<i>Eristophyton</i>) <i>ibericum</i>	[38]	Sevilla region, Spain	Permian	1 wood fragment

201 undivided and show one mesarch strand of protoxylem
202 [32]. Their pattern of emission is unknown. Rays in the
203 wood are generally uniseriate, rarely locally biseriate.
204 They are short, often 1 to 2 cells high, up to 26 cells
205 [32]. A fragment of bark still attached to the Norham

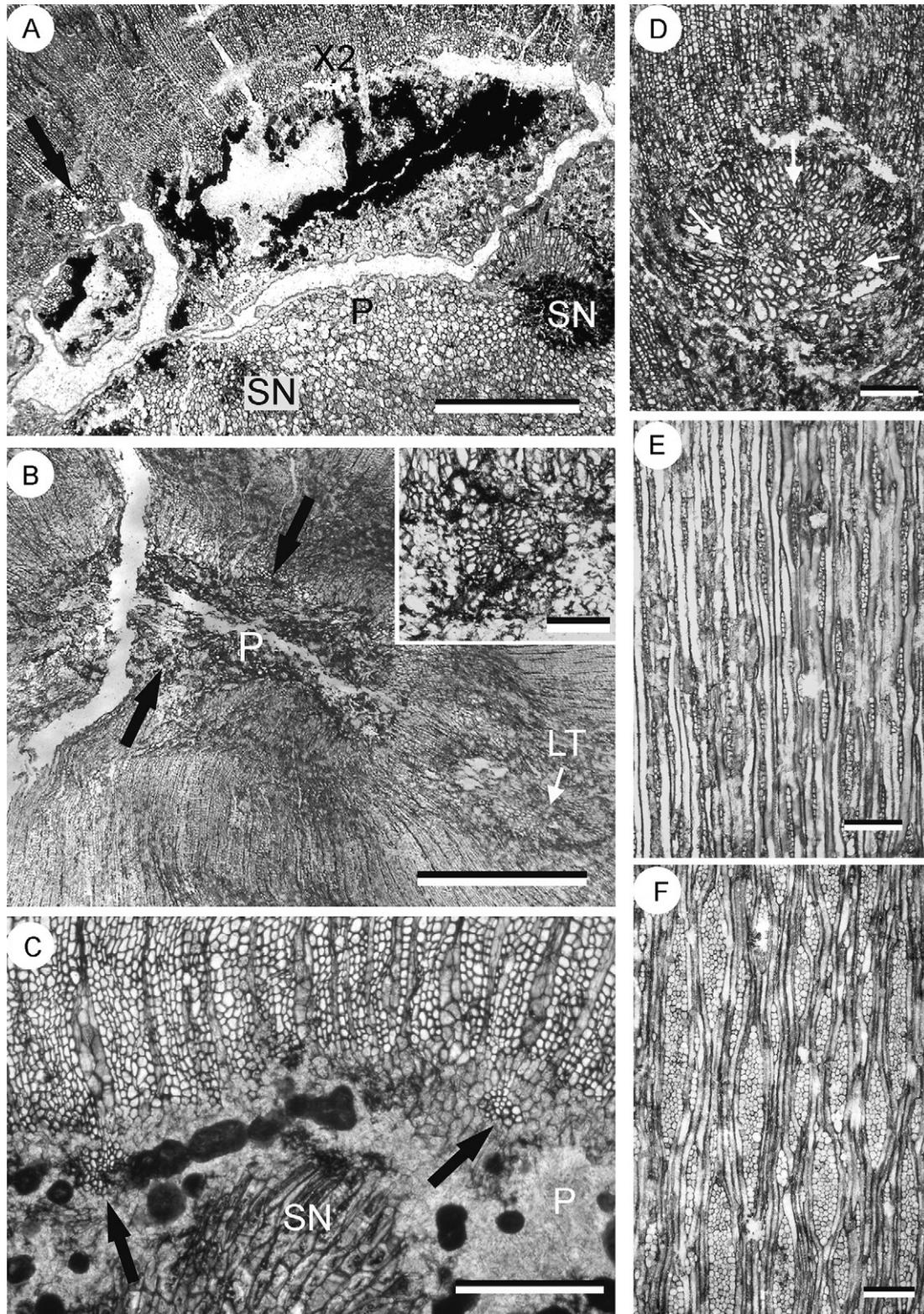
206 Bridge specimen shows alternating bands of light and
207 dark cells [32].

208 In 1990, Galtier and Scott described a spiral arrange-
209 ment (3/8 phyllotaxis) of leaf traces in a 4 cm wide
210 specimen from East Lothian that had its pith destroyed

Fig. 1. Anatomy of the three Mississippian species of *Eristophyton*. **A–C**: Stele and leaf traces – transverse section. **A**: *Eristophyton beinertianum*: portion of the stele showing two sclerotic nests (SN) in the pith (P), a departing leaf trace (arrow) and secondary xylem (X2). Scale bar = 2 mm. Specimen 677, Glasgow. **B**: *Eristophyton fasciculare*: stele with small pith (P), primary xylem strands (black arrows) and leaf trace in the wood (LT). Scale bar = 2 mm. Frame: detail of a primary xylem strand. Scale bar = 250 µm. Specimen NMS G 1993.14.41. **C**: *Eristophyton waltonii*: portion of the stele with a sclerotic nest (SN) in the pith (P), two primary xylem strands (arrows) separated from the secondary xylem (X2) by parenchyma. Scale bar = 250 µm. Specimen CB25. **D**: *E. fasciculare*: leaf trace in the wood with three protoxylem poles. Scale bar = 205 µm. Specimen NMS G 1993.14.41. **E–F**: Secondary xylem in tangential section. **E**: *E. fasciculare*: uni- to biseriate rays, scale bar = 250 µm. Specimen NMS G 1993.14.41. **F**: *E. waltonii*: uni- to quadriseriate rays, scale bar = 250 µm. Specimen CB01.

Fig. 1. Anatomie des trois espèces d'*Eristophyton* du Mississippien. **A–C**: Stèle et traces foliaires – coupe transversale. **A**: *Eristophyton beinertianum*: portion de la stèle montrant deux nids scléreux (SN) dans la moelle (P), un départ de trace foliaire (flèche) et le xylème secondaire (X2). Échelle = 2 mm. Spécimen 677, Glasgow. **B**: *Eristophyton fasciculare*: stèle avec une petite moelle (P), des faisceaux de xylème primaire (flèches noires) et une trace foliaire dans le bois (LT). Échelle = 2 mm. Encadré: détail d'un faisceau de xylème primaire. Échelle = 250 µm. Spécimen NMS G 1993.14.41. **C**: *Eristophyton waltonii*: portion de la stèle montrant un nid scléreux (NS) dans la moelle (P), deux faisceaux de xylème primaire (flèches) séparés du xylème secondaire (X2) par du parenchyme. Échelle = 250 µm. Spécimen CB25. **D**: *E. fasciculare*: trace foliaire dans le bois avec trois pôles de protoxylème. Échelle = 250 µm. Spécimen NMS G 1993.14.41. **E–F**: Xylème secondaire en coupe tangentielle. **E**: *E. fasciculare*: rayons uni- à bisériés. Échelle = 250 µm. Spécimen NMS G 1993.14.41. **F**: *E. waltonii*: rayons uni- à quadrisériés. Échelle = 205 µm. Spécimen CB01.

Please cite this article in press as: A.-L. Decombeix, et al., A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, C. R. Palevol (2007), doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011



Please cite this article in press as: A.-L. Decombeix, et al., A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, C. R. Palevol (2007), doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011

[10]. In this axis, referred to as *Eristophyton* cf. *beinertianum*, the protoxylem strand in the traces divides into two, then three strands outwardly. Internode length is about 8 mm.

3.2. *Eristophyton fasciculare* (Scott) Zalessky, 1911

1899. *Araucarioxylon fasciculare* SCOTT p. 615.

1902. *Calamopitys fascicularis* SCOTT pp. 332–341

1911. *Eristophyton fasciculare* (SCOTT) ZALESSKY pp. 10–14

This species was first described by Scott [32] from two Scottish localities: Loch Humphrey Burn (early to middle-Visean) and Haltwhistle (Namurian A). The two specimens were decorticated. Other Scottish specimens were then reported from the upper Visean localities of Weaklaw and East Kirkton by Galtier et al. [14] and Galtier and Scott [11,21].

The maximum diameter reported for *E. fasciculare* is 6 cm and all known specimens are interpreted as branches [11]. Pith in these specimens contrasts with that in *E. beinertianum* and *E. waltonii* by its small size (Fig. 1B), 2–3 mm in diameter only, and by the absence of sclerotic nests. The pith contains large cells with dark contents. Primary xylem strands are relatively few, 14 being the maximum number recorded [11]. These strands do not exceed 200 μm in width [14]. They are discrete and separated from the secondary xylem by a few layers of parenchyma cells. Leaf traces are large, 1 mm in maximum diameter, circular in transverse section and contain one mesarch protoxylem strand when entering into the wood [32]. They remain undivided until they get occluded. At this point they may show up to 3 protoxylem strands [11] (Fig. 1D). Leaf traces are emitted in close spiral from the tangential division of small peripheral primary xylem strands, a pattern described by Scott (1902) [32] and later supported by Galtier and Scott [11]. Internode length is short, estimated at about 2.5 mm [11]. Rays in wood are commonly uni- to partly biseriate, up to three cells wide and 35 cells high [14,32] (Fig. 1E). Ontogenic variations in the secondary xylem have been studied by Galtier and Scott [14] on 8 specimens. From the pith to the external part of the wood, tracheid diameter increases and ray density decreases. Average ray size does not change significantly. The secondary phloem contains fibres arranged in tangential bands of 3–4 cells alternating with bands of thin-walled cells, some with dark contents. Phloem rays enlarge tangentially towards the periphery [11]. Periderm was reported but not described [14].

3.3. *Eristophyton waltonii* (Lacey) Galtier and Scott, 1990

This species, initially described by Lacey (1953), was based on a 3.5 cm wide decorticated specimen from the Visean of Loch Humphrey Burn [19]. It was subsequently reported from several other Scottish localities, some older in age [23]. Galtier and Scott (1990) emended the diagnosis to include additional information on the structure of the leaf traces and that obtained from large specimens [10].

Specimens of *Eristophyton waltonii* range from 1.2 to 24 cm in diameter [23]. Pith size varies accordingly from 3.5 \times 5 mm in the smaller specimen to more than 3 cm in the larger ones. The wide pith of *Eristophyton waltonii* is characterized by conspicuous sclerotic nests like in *E. beinertianum* (Fig. 1C). Primary xylem strands are very small compared to those in *E. beinertianum* and *E. fasciculare* (Fig. 1C) and are numerous (10 to more than 40) [10]. Their number increases with the size of the pith. They are discrete, either lying in contact with the secondary xylem or separated from it by some layers of parenchyma cells (Fig. 1C). According to Lacey [19], all the primary xylem strands correspond to individual leaf traces (see Section 2 above). Such strands may be as small as 70 μm wide proximally and are less than 250 μm when about to enter the secondary xylem [10]. Leaf traces crossing the wood are surrounded by some secondary xylem proximally. In the type specimen, leaf traces remain undivided until they get occluded at a small distance from the pith (less than 3 mm) [19]. In a small specimen later described from the Tournaisian of East Lothian, however, one of the leaf traces was followed outside the secondary xylem where it divides in 6 vascular strands arranged in an arc [23]). Another small specimen from Oxroad Bay tentatively assigned to *E. waltonii* also showed leaf traces subdivided in 6 vascular strands, together with a possibly attached petiole base of *Lyginorachis* type [23]. Monopodial branching has been demonstrated in *E. waltonii* but there is no direct evidence of an axillant leaf [10].

The secondary xylem in *E. waltonii* is characterized by rays that are both wider and higher than those in the two other Mississippian species. Rays are 1–7 cells wide and up to 50 cells high (commonly 30) [10] (Fig. 1F). Other characters that, up to now, appear specific to the wood of *E. waltonii* are the occurrence of vertical parenchyma, of growth rings, and pitting that may occur on the tangential walls of tracheids located near the pith and in the late wood.

310 3.4. Possible new species

311 Distinction between the three Mississippian species
312 is based on four easily observable characters:

- 313 ● presence/absence of sclerotic nests in the pith;
- 314 ● position of primary xylem strands relatively to the
315 secondary xylem;
- 316 ● maximum size of the primary xylem strands and leaf
317 traces;
- 318 ● ray size.

319 Other characters that are more variable such as the
320 presence/absence of vertical parenchyma in the wood,
321 or of tangential pits on the walls of secondary xylem
322 tracheids, are more rarely used. Despite the clear-cut
323 differences mentioned above, there are at least two cases
324 of Mississippian specimens showing an original combination
325 of characters that are suspected to represent
326 new species. The first one is a specimen from the Upper
327 Tournaisian of Oxroad Bay referred to as *Eristophyton*
328 cf. *waltonii* by Galtier and Scott [10]. This decorticated
329 specimen has a wood with very small rays, consistent
330 with that of *E. beinertianum* and *E. fasciculare*. How-
331 ever, its primary vascular anatomy, considered as more
332 significant systematically by the authors, is similar to that
333 of *E. waltonii*. The pith contains sclerotic nests. Primary
334 xylem strands are numerous, some not in contact with the
335 secondary xylem. Leaf traces are small and surrounded
336 by some secondary xylem.

337 The second case corresponds to a specimen named
338 *Eristophyton* sp. from the middle Tournaisian of
339 Kahlleite, Germany [7]. This specimen, again, has a
340 wood with small rays comparable to *E. beinertianum* and
341 *E. fasciculare*. Primary xylem strands and leaf traces are
342 small like in *E. waltonii* [14]. These strands are always
343 in contact with the wood like in *E. beinertianum*, and
344 the pith is devoid of sclerotic nests like in *E. fasciculare*.
345 Other decorticated specimens showing the same combination
346 of characters are found in coeval deposits of the
347 Montagne Noire (southern France).

348 4. Reconstruction of *Eristophyton*

349 Whatever their specific affinities, the Mississippian
350 axes of *Eristophyton* show a conspicuous amount of
351 dense wood surrounding a central pith. The occurrence
352 of an external periderm was demonstrated in *E. beinertianum*
353 and *E. fasciculare*. A similar organization in *Pitus*
354 *dayi* produced a biomechanical signal consistent with
355 a self-supporting habit [36]. We therefore hypothesize
356 that *Eristophyton* consisted of self-supporting plants.

357 At present, there is no direct evidence that *E. fascicu-*
358 *lare*, represented by specimens of moderate diameter,
359 comprised any trees. The maximum diameter of 10 cm
360 reported for an axis of *E. beinertianum* indicates that
361 this species comprised at least small trees. However, the
362 best evidence for a tree habit in the genus was provided
363 by axes exceeding 20 cm in diameter in *E. waltonii*.
364 Application of the allometric relationships established
365 by Niklas [27] for woody stems suggests that the largest
366 specimens of *E. waltonii* reached 20 meters in height.

367 Leaves in the three Mississippian species of *Eristo-*
368 *phyton* are produced helically and are separated by short
369 internodes [10,11,19]. Leaf traces in *E. fasciculare* and
370 *E. waltonii* are occluded in the wood after a course of
371 variable length indicating that leaves were abscised as
372 the axes enlarged in diameter and produced more sec-
373 ondary tissues [13]. The occurrence of a periderm in *E.*
374 *beinertianum* suggests that, in this species too, leaves
375 were borne distally, on young shoots only.

376 The best evidence for the type of leaves borne on
377 *Eristophyton* was brought by Long [23] from the study
378 of 2 young axes of *E. waltonii* in which leaf traces were
379 followed beyond the secondary xylem. Leaf traces in
380 this species subdivided distally into six separate strands
381 resembling the vascular organization at the base of
382 *Lyginorachis waltonii* Calder, a petiole found in the
383 same deposits. Evidence was not as clear in *E. beinertianum*
384 and *E. fasciculare*, but division of the protoxylem
385 strand in the distalmost-preserved parts of leaf traces
386 suggests a comparable pattern for these species. Long
387 then suggested that *Eristophyton*, *Lyginorachis waltonii*
388 and *Diplomema* (foliage preserved in compression),
389 which all possess sclerotic nests, were closely related.
390 Galtier and Scott (1990) [10] supported the hypothesized
391 relationship between *Eristophyton* and *Lyginorachis*
392 *waltonii*. Based on the relative size of leaf traces, how-
393 ever, these authors suggested that *L. waltonii* was more
394 closely related to the axis they called *Eristophyton* cf.
395 *beinertianum* than to *E. waltonii*. In a later paper describ-
396 ing plant remains from the Visean locality of Weaklaw,
397 Galtier et al. [13] showed that the anatomy of *Spathu-*
398 *lopteris obovata* (foliage in compression) corresponded
399 to that described for *Lyginorachis kingswoodense* [24]
400 and suggested that such remains represented the foliage
401 of one of the arborescent lignophytes of the locality, i.e.
402 either *Pitus withami* or *Eristophyton fasciculare*.

403 5. Affinities of *Eristophyton*

404 Within the informal group of Mississippian ligno-
405 phytes producing a large amount of dense wood, all the
406 specimens assigned to *Eristophyton* are united by a dis-

Please cite this article in press as: A.-L. Decombeix, et al., A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, C. R. Palevol (2007), doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011

407 tinctive set of characters related to the primary vascular
408 system. These are:

- 409 (i) the absence of tracheids and xylem strands deep in
410 the pith;
411 (ii) primary xylem strands tending to be endarch in the
412 lower part of their course;
413 (iii) leaf traces mesarch and enlarged compared to other
414 primary xylem strands;
415 (iv) leaf traces undivided proximally and arranged in a
416 close spiral;
417 (v) leaf trace emission not involving the radial division
418 of a xylem strand.

419 The later character is ambiguous and refers to the
420 contrasting patterns described in *E. fasciculare* (leaf
421 traces emitted from the tangential division of a cauline
422 strand) and *E. waltonii* (all primary xylem strands sus-
423 pected to be of foliar origin). In any case, each of
424 these patterns corresponds to a derived condition com-
425 pared to that observed in the progymnosperms and
426 earliest seed plants like *Elkinsia* [9]. However, this
427 double possibility raises doubts about the systematic
428 consistency of *Eristophyton* as representing a single
429 genus.

430 *Bilignea* and *Pitus* often co-occur with *Eristophyton*
431 in Late Tournaisian and Viséan localities of Scotland
432 [2,10,11,13,14,16,22,34]. Their resemblance, whether
433 anatomical or morphological, has been emphasized in
434 many reports. In terms of habit, the three genera are
435 considered as arborescent, producing closely arranged
436 leaves on the younger axes or twigs. Leaves were shed
437 as the axes increased in diameter and produced sec-
438 ondary cortical tissues. Their proximal part, or petiole,
439 was of the *Lyginopteris*-type, the later trait more specifi-
440 cally observed in *E. waltonii*, *Bilignea* cf. *solida*, and
441 *Pitus dayi* [9,18,22]. Anatomically, features (ii)–(v) cited
442 above for *Eristophyton* are also encountered in *Bilignea*
443 *solida* [34]. However, in this species, the pith is replaced
444 by a column of short pitted cells that may have a role
445 in water storage. *Pitus* differs from *Eristophyton* in sev-
446 eral characters of the primary vascular system such as
447 the occurrence of primary xylem strands in the pith or
448 strictly mesarch primary xylem strands. The wood of
449 *Pitus* generally contains larger rays but there can be an
450 overlap in ray size with *E. waltonii*. Galtier and Scott
451 [10] hypothesized that the three genera *Eristophyton*,
452 *Bilignea* and *Pitus*, formed a small natural group of
453 gymnosperms.

454 In the absence of any known reproductive structures,
455 the affinities of *Eristophyton* and other contemporane-
456 ous putative arborescent spermatophytes are uncertain.

A possible relationship with the cordaites has been
457 suggested by most authors [19,22,33,34,39], based on
458 the occurrence of endarch maturation and dense wood,
459 especially considering that of *E. beinertianum* and *E.*
460 *fasciculare*.
461

6. Conclusion 462

Eristophyton is one of the most widely distributed
463 arborescent lignophytes of Mississippian age and may
464 have contributed significantly to the forested landscapes
465 of the Carboniferous prior to the development of coal
466 floras. The best-known species of the genus are *E. wal-*
467 *tonii* and to a lesser extent *E. fasciculare*. A number of
468 characters have been accumulated concerning the mor-
469 phology and anatomy of these taxa that allow their partial
470 reconstruction and should help progressing in the study
471 of their relationships. Concerning the vegetative body of
472 such plants, more work remains to be done on the patterns
473 of emission of leaf traces that are not fully understood
474 in *Eristophyton* but also in most of the other contem-
475 poraneous lignophytic trees. Future projects involving
476 *Eristophyton* will use a phylogenetic approach to test its
477 affinities with the seed plants and its relationships with
478 *Bilignea* and *Pitus*.
479

Uncited reference 480

[37]. 481

Acknowledgements 482

We are very much indebted to the organizers (Profs.
483 Armand de Ricqlès and Jean Broutin) and spon-
484 sors (Collège de France, Organisation Francophone de
485 Paléobotanique, Linnean Society Paleobotany Specialist
486 Group) of the congress *Paleobotany and the evolution of*
487 *plants: current issues*, for which this review paper was
488 specially prepared.
489

AMAP ('BotAnique et bio-inforMatique de
490 l'Architecture des Plantes') is a 'Unité mixte de
491 recherche' that associates CIRAD (UMR51) with
492 CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD (R123), and
493 University Montpellier-2 (UM27); <http://amap.cirad.fr/>.
494

References 495

- [1] P.D.W. Barnard, Studies on some Lower Carboniferous plants
496 from East Lothian, London University Press, London, 1960. Q2 497
[2] R.M. Bateman, G.W. Rothwell, A reappraisal of the *Dinantian*
498 *floras* at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland. 1. Floristics and
499 the development of whole-plant concepts, Trans. R. Soc. Edinb.:
500 Earth Sci. 81 (1990) 127–159. 501

- 502 [3] F. Chalot-Prat, J. Galtier, Découverte d'un tronc de gymnosperme
503 dans une coulée du complexe volcanique carbonifère du Tazekka
504 (Maroc oriental) et sa signification paléocéologique, C. R. Acad.
505 Q3 Sci. Paris 309 (Ser. II) (1989) 1735–1741.
- 506 [4] P. Crane, P. Herendeen, M. Friis, Fossils and plant phylogeny,
507 Am. J. Bot. 91 (2004) 1683–1699.
- 508 [5] W.L. Cressler, Evidence of earliest known wildfires, Palaios 16
509 (2001) 171–174.
- 510 [6] W.L. Cressler, Plant paleo-ecology of the Late Devonian Red Hill
511 locality, north-central Pennsylvania, an *Archaeopteris*-dominated
512 wetland plant community and early tetrapod site, Geol. Soc. Am.
513 399 (2006) 79–102 (special paper).
- 514 [7] A.-L. Decombeix, B. Meyer-Berthaud, N.P. Rowe, J. Galtier,
515 Diversity of large woody lignophytes preceding the extinction
516 of *Archaeopteris*: new data from the Middle Tournaisian of
517 Thuringia (Germany), Rev. Paleobot. Palynol. 137 (2005) 69–82.
- 518 [8] M. Fairon-Demaret, *Dorinnotheca streeii* Fairon-Demaret, gen.
519 et sp. nov., a new early seed plant from the upper Famennian of
520 Belgium, Rev. Paleobot. Palynol. 93 (1996) 217–233, Maurice
521 Q4 Streel.
- 522 [9] J. Galtier, Morphology and phylogenetic relationships of early
523 pteridosperms, in: C.B. Beck (Ed.), Origin and Evolution of
524 Gymnosperms, Columbia University Press, New York, 1988, pp.
525 135–176.
- 526 [10] J. Galtier, A.C. Scott, On *Eristophyton* and other gymnosperms
527 from the Lower Carboniferous of Castelton Bay, East Lothian,
528 Scotland, Geobios 23 (1990) 5–19.
- 529 [11] J. Galtier, A.C. Scott, Arborescent gymnosperms from the Visean
530 of East Kirkton, West Lothian, Scotland, Trans. R. Soc. Edinb.:
531 Earth Sci. 84 (1994) 261–266.
- 532 [12] J. Galtier, B. Meyer-Berthaud, The diversification of early
533 arborescent seed ferns, J. Torrey Bot. Soc. 133 (2006) 7–19.
- 534 [13] J. Galtier, J.-L. Schneider, L. Grauvogel-Stamm, Arborescent
535 gymnosperms and the occurrence of *Protopitys* from the Lower
536 Carboniferous of the Vosges, France, Rev. Paleobot. Palynol. 99
537 (1998) 203–215.
- 538 [14] J. Galtier, R.E. Brown, A.C. Scott, G.M. Rex, N.P. Rowe, A
539 Late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland, J.
540 Paleontol. 49 (1993) 57–74 (special paper).
- 541 [15] H.R. Goepfert, Monographie der fossilen Coniferen, Arnz.
542 Q5 Comp. (1850) 229–230.
- 543 [16] W.T. Gordon, The genus *Pitys*, Witham, emend., Trans. R. Soc.
544 Edinb. L8 (1935) 279–311.
- 545 [17] J. Hilton, Review of the fossil evidence for the origin and earliest
546 Q6 evolution of the seed-plants, Acta Bot. Sin. (1998).
- 547 [18] J. Hilton, R.M. Bateman, Pteridosperms are the backbone of seed
548 Q7 plant phylogeny, J. Torrey Bot. Soc. 133 (2006).
- 549 [19] W.S. Lacey, Scottish Lower Carboniferous Plants: *Eristophyton*
550 *waltonii* sp. nov. and *Endoxylon zonatum* (Kidston) Scott from
551 Dumbartonshire, Ann. Bot. 68 (1953) 579–596.
- 552 [20] V.G. Lepekhina, Paleoxylologicheskaya kharakteritika verknepa-
553 leozoiskikh uglenosnykh otlozheniy Kuznetskogo basseyna, Tr.
554 Vsegei 130 (1969) 126–154 (special issue).
- [21] V.G. Lepekhina, Woods of Paleozoic pycnoxylic gymnosperms
with special reference to North Eurasia representatives, Palaeon-
tographica Abt. B 138 (1972) 44–106.
- [22] A.G. Long, Observations on the Lower Carboniferous genus *Pitus*
Witham, Trans. R. Soc. Edinb. 70 (1979) 111–127.
- [23] A.G. Long, Observations on *Eristophyton* Zalesski, *Lyginorachis*
waltonii Calder, and *Cladoxylon edromense* sp. nov. from the
Lower Carboniferous Cementstone group of Scotland, Trans. R.
Soc. Edinb. 78 (1987) 73–84.
- [24] B. Meyer-Berthaud, Studies on a Lower Carboniferous flora from
Kingswood near Pettycur, Scotland. III. *Lyginorachis*, Rev. Pale-
obot. Palynol. 63 (1990) 77–90.
- [25] B. Meyer-Berthaud, A.-L. Decombeix, A tree without leaves,
Nature 446 (2007) 861–862.
- [26] B. Meyer-Berthaud, S.E. Scheckler, J. Wendt, *Archaeopteris* is
the earliest known modern tree, Nature 398 (1999) 700–701.
- [27] K.J. Niklas, The allometry of safety-factors for plant height, Am.
J. Bot. 81 (1994) 345–351.
- [28] C. Prestianni, Early diversification of seeds and seed-like struc-
tures, Carnets de Geologie/Notebooks on geology Memoir 02
(2005), Abstract 06, 2005.
- [29] G.W. Rothwell, R. Serbet, Lygnophyte phylogeny and the evolu-
tion of Spermatophytes: a numerical cladistic analysis, Syst.
Botany 19 (1994) 443–482.
- [30] N.P. Rowe, T. Speck, J. Galtier, Biomechanical analysis of a
Palaeozoic gymnosperm stem, Proc. R. Soc. Lond. B 252 (1993)
19–28.
- [31] D.H. Scott, On the primary wood of certain *Araucarioxylons*,
Ann. Bot. 13 (1899) 615.
- [32] D.H. Scott, Primary structure of certain Paleozoic stems with
Dadoxylon type of wood, Trans. R. Soc. Edinb.: Earth Sci. 40
(1902) 346–357.
- [33] D.H. Scott, Studies in fossil botany. in press.. Q8 587
- [34] D.H. Scott, Fossil plants of the Calamopitys type, from the Car-
boniferous rocks of Scotland, Trans. R. Soc. Edinb 53 (part III)
(1924). Q9 588
- [35] R. Serbet, G.W. Rothwell, Characterizing the most primitive seed
ferns. I. A reconstruction of *Elkinsia polymorpha*, Int. J. Plant.
Sci. 153 (1992) 602–621. 589
- [36] H. Solms-Laubach, Über die in den Kalksteinen des Kulm von
Glatz sich-Falkenberg in Schlesien erhaltenen Strukturbilder der
Pflanzenreste, Bot. Ztg Jahrg. 51 (1893) 197. 590
- [37] T. Speck, N.P. Rowe, Biomechanical analysis of *Pitus dayi*: early
seed plant vegetative morphology and its implications on growth
habit, J. Plant Res. 107 (1994) 443–460. 591
- [38] C. Vozenin-Serra, J. Broutin, N. Toutin-Morin, Bois permien
du Sud-Ouest de l'Espagne et du Sud-Est de la France. Impli-
cations pour la taxonomie des gymnospermes paléozoïques et
la phylogénie des gingkophytes, Paleontographica B 221 (1994)
1–26. 592
- [39] M.D. Zalesski, Étude sur l'anatomie du *Dadoxylon tchihatcheffi*
Geoppert, Mem. Com. Geol. Russ. 68 (1911) 1–29. 593

Please cite this article in press as: A.-L. Decombeix, et al., A review of the genus *Eristophyton*, with special focus on the Mississippian species, C. R. Palevol (2007), doi:10.1016/j.crpv.2007.09.011

