

CARBONIFÈRE

LES APERCUS

1. UN APERCU DE L'ATMOSPHÈRE ET DU CLIMAT AU CARBONIFÈRE

Le Carbonifère comme tout ce qui figure dans le conscient voire l'inconscient collectif est victime d'une réputation réductrice, voir erronée.

Ce système géologique est une subdivision de l'ère primaire, elle suit le Dévonien et précède le Permien, jusque-là tout va bien. Le Carbonifère a duré environ 60 Millions d'années entre – 360 et – 300 Ma, c'est une durée remarquable quand on pense qu'elle a eu une longévité, à elle seule, égale à toute la période du jurassique, là ça commence à interpeller. Ce que la plupart des gens pense du Carbonifère, c'est qu'il a donné le charbon, pas trop compliqué à comprendre puisque le mot Carbonifère signifie "qui contient du carbone" mais on associe aussi souvent ce système à un climat chaud tropical, ce qui n'est pas faux mais pas totalement vrai. La vision d'une planète couverte de forêts à la végétation luxuriante se développant sous un climat chaud et humide, ne fait recette que dans les vieux livres de géographie ou dans l'arsenal des idées reçues. Il faut donc y regarder de plus près.

Où en est-on avant le Carbonifère ?

Au dévonien, et paléogéographiquement parlant, la Terre se compose de trois blocs continentaux : Le **Gondwana** (Nommé ainsi par Eduard Suess d'après le nom d'une région de l'Inde, Gondwâna, où une partie de la géologie de cet ancien continent a pu être déterminée) qui se situait dans l'hémisphère sud, **Sibéria** (Nom adopté au 17ème siècle, du russe Сибирь, Sibír'. À l'origine le nom tatar d'une forteresse du XIVe siècle à Qashliq (Tobolsk) qui devint la capitale du *khanat de Sibir* du XVIe siècle, au XVIIe siècle. Rien que ça !) et la **Laurussia** (formée par la Laurentia et la Baltica) plus au Nord. L'ensemble forme donc un puzzle dont aucune des pièces ne se touchent. Au Dévonien, il fait chaud voir très chaud tout au moins au début du système (entre 25 et 30°), puis le climat va lentement se refroidir tout au long de ce système (La végétation, comblée par un climat propice, se développe et absorbe une grande quantité de CO₂, l'effet de serre diminue et un certain rafraîchissement s'installe) pour se mettre à se réchauffer de nouveau en fin de parcours et quand on dit fin de parcours ce n'est pas une image. En effet après 60 millions d'années de tranquillité, le Dévonien qui a mangé son pain blanc, connaît une fin tragique, celle d'une grande extinction dont les causes font encore débat, il semblerait cependant que "dans les entrailles de la Terre, sous la Sibérie actuelle, un océan de magma est en effervescence, prêt à exploser. Un panache géant se forme, il se détache de la matière magmatique, et perce la croûte terrestre.

Des gaz surchauffés sont expulsés des profondeurs de la Terre. L'eau se met à bouillir, les tremblements de terre sous-marins détruisent les récifs. Les éruptions sont démesurées, des milliers de tonnes de roches en fusion se déversent dans les océans.

Un manque d'oxygène (Anoxie) au niveau mondial appelé "événement Kellwasser", se produit à la fin du Frasnien. Il marque la limite entre les deux étages (Frasnien / Famennien)".

Le bilan est lourd : entre 50% et 70% des espèces disparaissent.

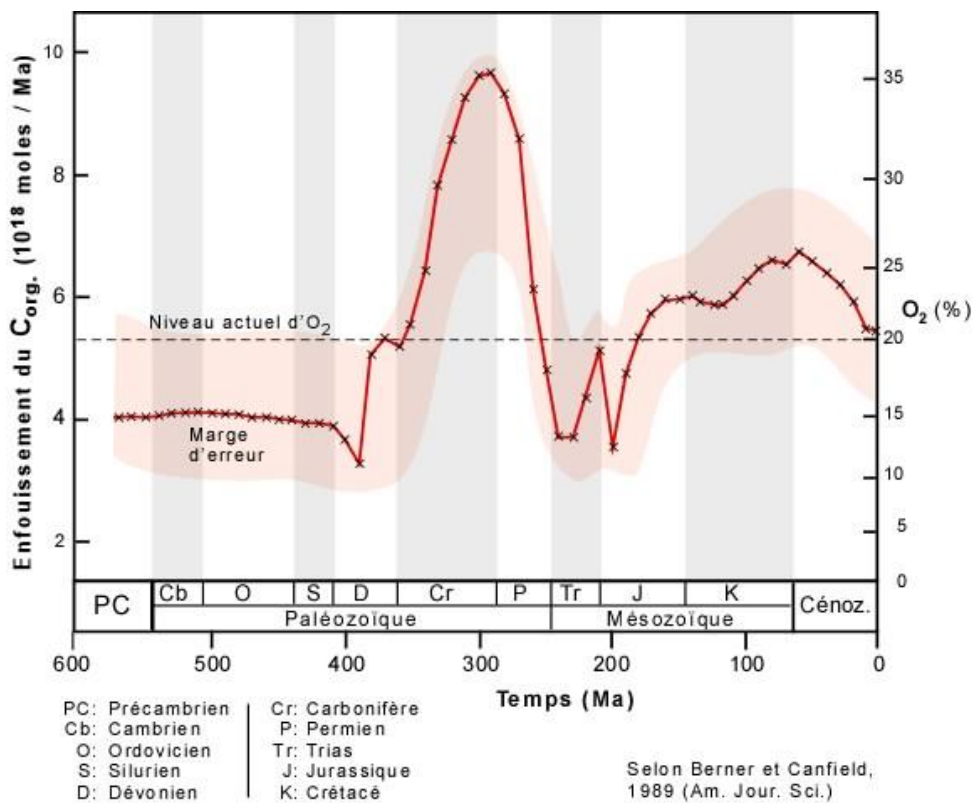
C'est cette vision d'enfer qui va servir de berceau au Carbonifère.

Que se passe-t-il au début du Carbonifère ?

Bon le Dévonien on oublie. Les plantes vont sauver la planète en produisant de l'oxygène et en avalant du CO₂, la température va se stabiliser (alors qu'elle a perdu globalement 10° à la fin de la période précédente), tout peut recommencer.

Or donc pour fermer la parenthèse nous sommes revenus au pied de notre idée reçue : "au Carbonifère, il fait chaud", bien pas tant que cela. Pour comprendre le pourquoi du comment, il va falloir parler de CO₂ et d'O₂. Les plantes n'ont pas seulement sauvé la planète, elles en ont profité pour proliférer (juste retour des choses) surtout les végétaux vasculaires ligneux (composés de lignine, molécule qui ne peut-être dégradée que par des organismes qui n'apparaîtront qu'au Trias) L'activité photosynthétique intense induite par cette flore a permis la formation d'une immense biomasse qui a piégé le CO₂, mais elle n'est pas la seule responsable car une toute aussi intense activité tectonique va se produire au début du Carbonifère, les trois masses continentales qui formaient le puzzle dont on a parlé au Dévonien vont entrer en collision pour ne plus former qu'un seul continent : la **Pangée**. Au niveau de la zone de contact va naître un cordon d'imposantes chaînes de montagne (l'orogénèse hercynienne et Apalachienne). Les équations bilan de l'altération chimique des minéraux silicatés montre que ce phénomène consomme du dioxyde de carbone. L'altération chimique des minéraux des roches silicatées des continents constitue **un puits de carbone**.

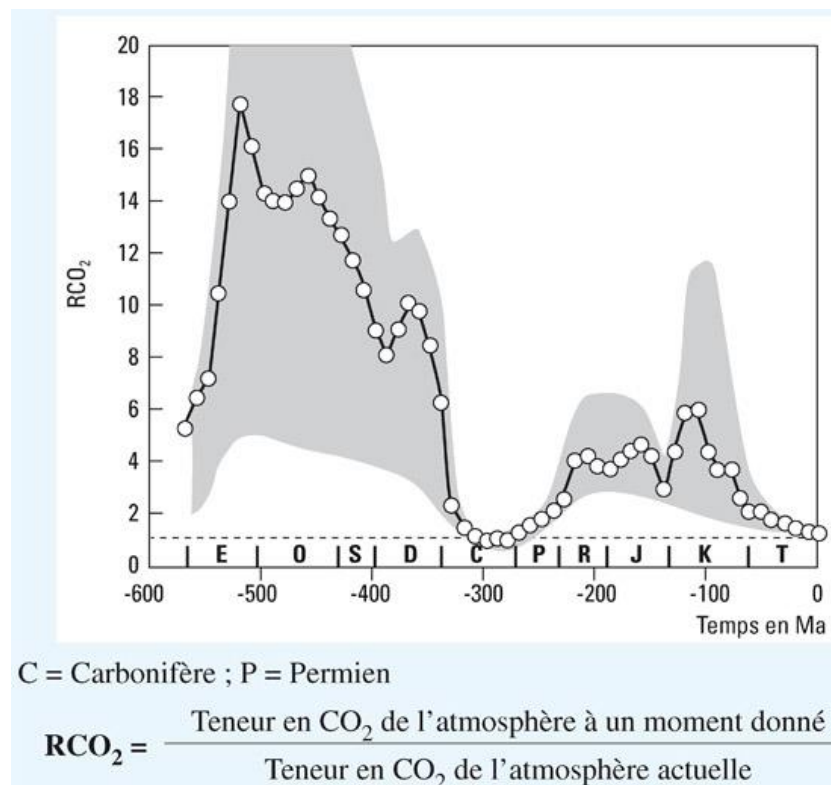
La présence d'une chaîne de montagne au Permo-Carbonifère s'accompagne, sous un climat chaud et humide (au regard de sa position) d'une forte altération chimique et donc d'une forte consommation de CO₂, expliquant en partie le faible taux atmosphérique de ce gaz à cette période. D'un autre côté la photosynthèse intensive libère de grande quantité d'O₂ dans l'atmosphère dont la concentration moyenne qui était de 20% passe à plus de 30%, la vie explose. Mais tout n'est pas si rose loin de là !



Courbe des variations de la teneur en O₂ de l'atmosphère de la planète du Précambrien au Crétacé. On notera la hausse considérable du taux d'oxygène pendant le Carbonifère (Cr).

Que devient le climat au cours du Carbonifère ?

Pendant que la faune et la flore du Carbonifère font la java, un ennemi sournois s'approche masqué. La baisse considérable du taux de CO₂ dans l'atmosphère réduit de manière drastique l'effet de serre.



Courbe des variations la teneur en CO₂ de l'atmosphère jusqu'au tertiaire. On constate l'effondrement de la concentration du CO₂ pendant le Carbonifère avec une marge d'erreur (partie grisée) quasi nulle

Une baisse de l'effet de serre entraîne un refroidissement, une calotte glaciaire se forme au pôle sud et des glaciers se forment dans la partie nord, l'albédo ("L'albédo du système Terre-atmosphère est la fraction de l'énergie solaire qui est réfléchi vers l'espace. Sa valeur est comprise entre 0 et 1. Plus une surface est réfléchissante, plus son albédo est élevé. Les éléments qui contribuent le plus à l'albédo de la Terre sont les nuages, les surfaces de neige et de glace et les aérosols. Par exemple, l'albédo de la neige fraîche est de 0,87, ce qui signifie que 87 % de l'énergie solaire est réfléchi par ce type de neige") augmente de manière alarmante, certaines zones de la planète ne sont plus réchauffées par les rayons solaires.

Alors c'est la cata ? Eh bien non car les chercheurs ont montré que la surrection de la chaîne hercynienne dans la zone équatoriale à partir de 330 millions d'années s'est accompagnée d'une érosion intense, facilitée par un ruissellement pouvant atteindre plusieurs mètres par an par endroit. Ce décapage intense évacue les sols tropicaux épais qui s'étaient mis en place avant la surrection, et permet l'exposition de roches fraîches. Attaquées par le CO₂ atmosphérique, dissous dans l'eau de pluie, ces roches s'altèrent rapidement, piègent le CO₂ et le forcent à passer sous le seuil de glaciation vers 330 millions d'années. A partir de 290 millions d'années, la chaîne hercynienne perd rapidement de son altitude à la fin de l'épisode orogénique. L'altération chimique des roches continue à produire des sols.

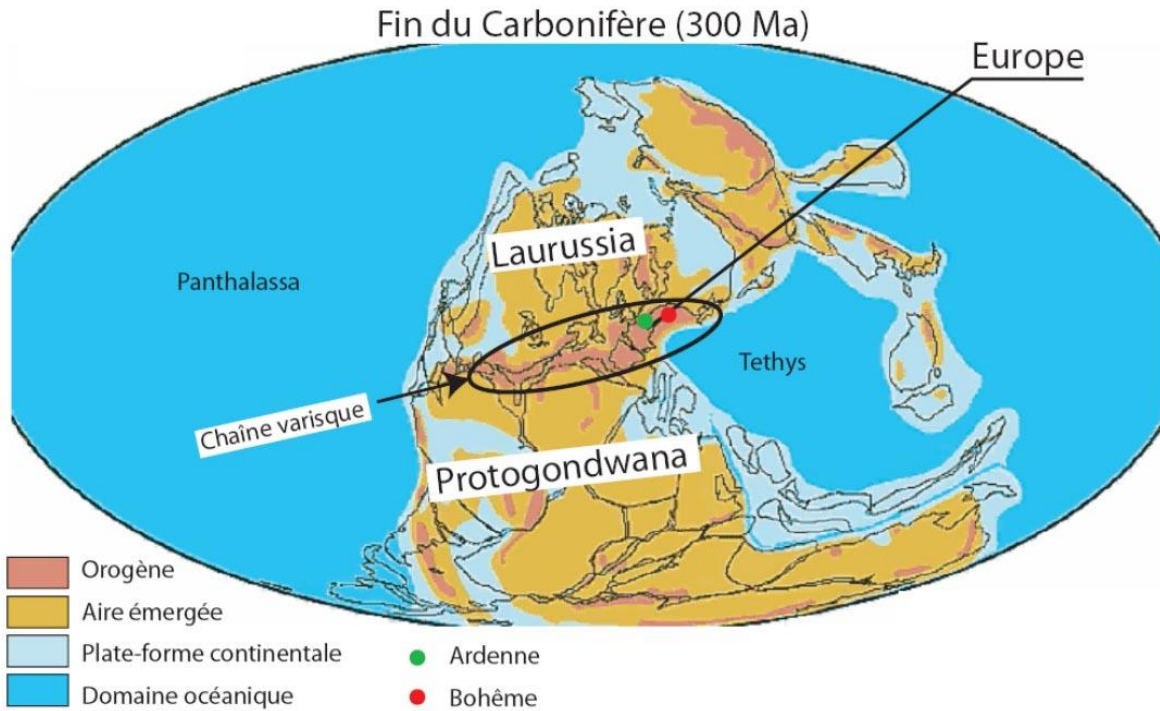
Mais l'érosion physique diminue, ce qui autorise à nouveau le développement de sols très épais qui finalement protègent la roche fraîche de l'altération. **La consommation de CO2 diminue.** En outre, l'assemblage final de la Pangée autorise le développement d'énormes surfaces arides dans les zones tropicales. Le manque d'eau limite la dissolution des roches dans ces zones. Ces deux effets se combinent, l'efficacité de l'altération chimique des roches diminue fortement, **le CO2 augmente et franchit le seuil de déglaciation.** Ce qui met un terme à la glaciation Permo-Carbonifère. Ouf ! Mais ce n'est pas passé loin de la Terre "Boule de neige", théorie qui dit qu'au moins deux fois dans son passé la planète a été entièrement recouverte de glace.

Finalement tout est bien qui finit bien, sauf qu'à la fin du Permien qui succède au Carbonifère Mais c'est une autre histoire.

Et en France, quel était le climat au Carbonifère ?

La découverte de nombreux végétaux fossiles dans les veines de charbon de différentes régions de France et surtout de fougères arborescentes gigantesques comme les Lépidodendrons dont la ressemblance avec certaines formes actuelles de Nouvelle Calédonie ou de la Réunion laisse à penser, selon le principe de l'actualisme (théorie admettant que les phénomènes géologiques passés ont les mêmes causes et les mêmes effets que les phénomènes géologiques actuels) appliqué aux êtres vivants que le climat régnant en France au Carbonifère était de type chaud et humide comme celui des zones tropicales.

PRÉSENTATION DU CARBONIFÈRE



Le Carbonifère correspond à la cinquième période du Paléozoïque. Il s'étend de -359 millions d'années à -299 millions d'années.

Subdivisions

① Pennsylvanien

Pennsylvanien supérieur :

Gzhélien (303,7 ± 0,1 - 298,9 ± 0,2 Ma)

Kasimovien (307,0 ± 0,1 - 303,7 ± 0,1 Ma)

Pennsylvanien moyen :

Moscovien (315,2 ± 0,2 - 307,0 ± 0,1 Ma)

Pennsylvanien inférieur :

Bashkirien (323,2 ± 0,4 - 315,2 ± 0,2 Ma)

② Mississippien

Mississippien supérieur :

Serpukhovien (330,9 ± 0,2 - 323,2 ± 0,4 Ma)

Mississippien moyen :

Viséen (346,7 ± 0,4 - 330,9 ± 0,2 Ma)

Mississippien inférieur :

Tournaisien (358,9 ± 0,4 - 346,7 ± 0,4 Ma)

✚ En France, le Pennsylvanien (carbonifère supérieur) est subdivisé en **Stéphanien** et **Westphalien**, le **Namurien** servant de jonction entre le Pennsylvanien et le Mississippien

Localisation du carbonifère dans l'échelle stratigraphique

ÈRE PALÉOZOÏQUE - *vie ancienne* en grec (jadis appelé Primaire : on pensait initialement que l'histoire de la Terre commençait par cette ère, il y a ~ 541 Ma)

Cambrien - de Cambrie (ancien nom du Pays de Galles).

Ordovicien - des Ordovices (ancienne tribu galloise).

Silurien - des Silures (ancienne tribu galloise).

Dévonien - du Devon (comté anglais des Cornouailles).

Carbonifère - porteur de charbon (présence de nombreux dépôts de charbon).

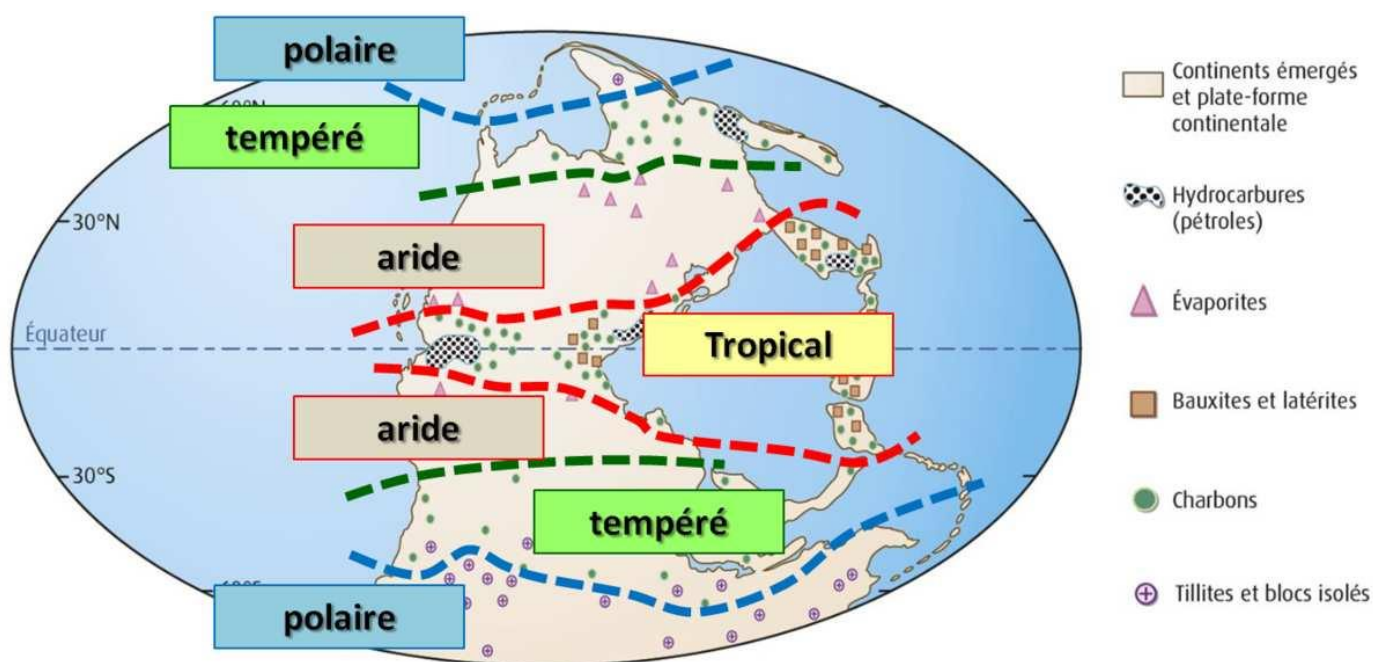
Permien - de Perm (ville russe).

Le climat au carbonifère

A] Climat global

Au début du Carbonifère le climat est relativement doux, comme le montre la large bande de climat chaud et humide autour de l'équateur que l'on peut reconstituer grâce aux bauxites présentes. La température aux pôles est fraîche mais pas froide. L'ensemble des continents est situé dans l'hémisphère sud.

À la fin du Carbonifère, le climat est beaucoup plus froid, proche du climat quaternaire. Une banquise occupe la partie sud des continents. On en retrouve des traces sous forme de tillites. C'est la Glaciation gondwanienne ou permo-carbonifère, le climat chaud et humide ne subsiste plus que sur une étroite bande péri-équatoriale.



Climat global permocarbonifère

B] Climat local

Il y a 300 Ma, il y avait des forêts de type "équatorial" en France, celle-ci était sous l'équateur.

De vastes zones de marais, régulièrement envahies par la mer occupent le nord du pays, se sont eux qui vont donner les grands bassins houillers du nord de la France

La tectonique des plaques au carbonifère

Pendant le carbonifère, le continent Laurussia entre en collision avec le continent Sibéria et donne naissance à un grand continent appelé **Laurasia ou Laurasia** et à la chaîne de montagne de l'Oural.

Gondwana continue sa progression vers le nord et achève sa collision avec le continent Laurasia qui regroupe les continents: Laurussia et Sibéria. Toutes les masses continentales du globe sont maintenant regroupées en un supercontinent: **La Pangée***. Ce mouvement tectonique, cette collision achève l'orogénèse hercynienne qui a

débuté au Dévonien. De hautes chaînes de montagnes, les montagnes hercyniennes de plus de 8000 mètres d'altitude, auquel appartient le socle de la France s'élèvent au cœur de la Pangée.

Cette collision a rassemblé définitivement les différents terrains du nord et du sud de la France: le rapprochement des terrains britanniques et scandinaves a fait disparaître l'océan Rhétique et a rassemblé les terres du nord de la France. L'océan du Massif Central s'est refermé.

La France hercynienne comprend le Massif armoricain, le Massif central, les Vosges, la Corse, la Montagne Noire et les Ardennes. En Provence, elle est à l'origine des sédiments métamorphisés du massif des Maures et du Tanneron. L'orogénèse hercynienne va ébranler pratiquement tout le sol de France et former son socle appelé socle ancien.

LA VÉGÉTATION AU CARBONIFÈRE

Introduction

L'importante variation de température entre les pôles et l'équateur entraîne une zonation de la végétation. Les grandes forêts houillères (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Calamites*, *Cordaïtes*) se développent à l'équateur tandis que des forêts d'arbres à feuilles caduques (*Glossopteris*) prospèrent dans les zones tempérées. A côté des Fougères classiques dont les feuilles portent des sporanges, on trouve des Fougères dont les feuilles portent des "graines".

Les bassins houillers du Carbonifère se trouvent principalement sur la ceinture équatoriale, l'équateur passant au centre de l'Europe et de l'Amérique du Nord durant cette période.

Les plantes fossiles, trouvées dans les couches du **Carbonifère inférieur**, révèlent une grande homogénéité floristique à la surface du globe jusqu'au Namurien (fin Carbonifère inférieur). Les "Ptéridophytes" et "pré-Spermatophytes" (*Anisopteris*, *Sphenopteris*, etc.) sont très abondantes : des Lycophytes arborescentes et des Filicophytes à pinnules foliarisées témoignent d'un climat chaud et humide. Les *Archaeopteris* disparaissent progressivement.

Au **Carbonifère supérieur**, on distingue trois provinces floristiques : la province floristique angarienne (Sibérie actuelle), la province laurasienne (l'essentiel des continents de l'hémisphère nord) et gondwanienne (les continents du Sud). Les 3 provinces présentent des flores de même composition générale mais avec des espèces différentes : Dans la Province Angarienne, les Lépidodendrales (*Angarodendron* surtout) présentent du bois à zonation très marquée, ce qui implique l'existence d'un climat à saisons très contrastées. Les gisements comprennent également des fossiles de *Sphenophyllum* (Sphénophytes), *Pecopteris* (Lyginoptéridacées), *Neuropteris* (Médullosacées), *Cordaïtes*, *Rufloria* (Cordaïtes),...

Le même type de végétation, et pratiquement la même flore prospèrent dans toute la province laurasienne avec toutefois des variantes spécifiques qui ont conduit à la définition de deux sous provinces : la sous province euramérienne (Europe et Amérique du Nord) et la sous province cathaysienne (Chine).

Il s'agit de la "flore houillère" qui croît au voisinage des zones marécageuses : c'est une flore de milieux chauds et très humides comprenant des Bryophytes, différentes Ptéridophytes et où dominent les Lycophytes avec notamment les lépidodendrons et sigillaires, et de nombreuses Spermatophytes. En marge de ces zones, des indices de flores plus sèches mésophiles et mésoxérophiles sont rencontrés.

À la fin du Carbonifère, la végétation enregistre une baisse progressive de l'humidité. Du point de vue palynologique, on observe encore une prédominance des Lycophytes et autres Ptéridophytes (80-90 % des palynomorphes) par rapport aux Gymnospermes (10-20%). Dans la province gondwanienne, les bois rencontrés présentent aussi une zonation marquée qui révèle un climat à alternance de saison. Les nombreuses formes présentant un appareil foliaire bien développé constituent une biomasse photosynthétique importante qui est à l'origine du charbon. Cette végétation a contribué à la fixation du CO₂ atmosphérique, réduisant ainsi l'effet de serre, et un enrichissement de l'atmosphère en oxygène.

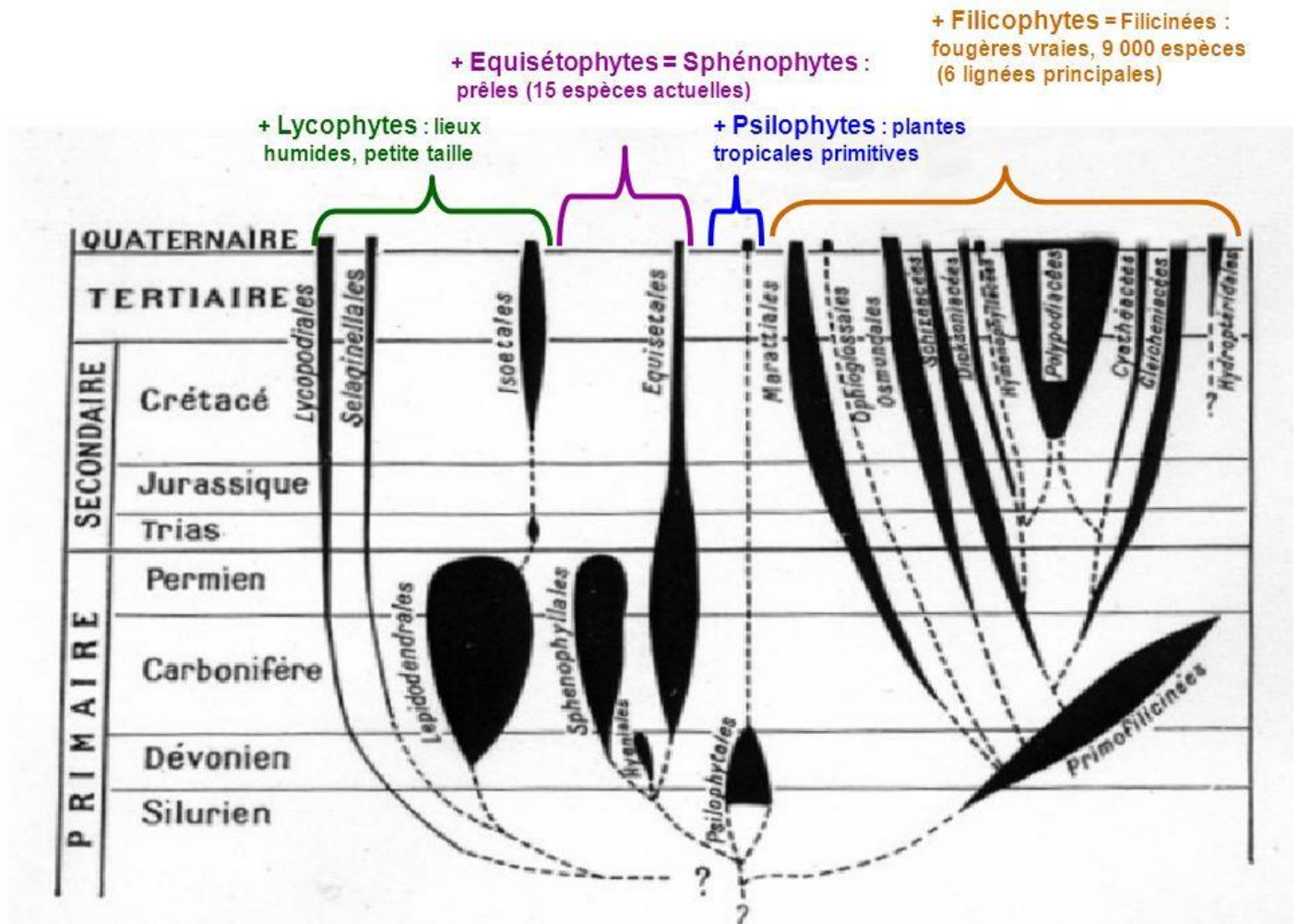
Un cycle glaciaire commence à la fin du Carbonifère inférieur et la province gondwanienne est alors en zone périglaciaire (Afrique du Sud et Australie). Les Filicophytes (*Anisopteris*), Ginkgophytes, Cordaïtes et Sphénophytes sont les principales composantes de cette flore gondwanienne. En zone périglaciaire, poussent les Glossoptéridacées, *Gangamopteris* et *Glossopteris* (pollen).

Classification générale

A] Les Cryptogames acrogènes

Linné a créé le nom de **Cryptogames**, du grec *kryptô*, je cache, et *gamos*, mariage, pour désigner les plantes dont les organes sexuels sont peu apparents ou tout à fait cachés.

Les **Acrogènes** comportent 2 classes : les Muscinées (ou Bryophytes), les Filicinées (Fougères et apparentées)
Dans les cryptogames acrogènes, il y a un axe et des organes appendiculaires. L'axe a une partie souterraine ou racine et une partie aérienne ou tige. Celle-ci, dans les fougères, peut même atteindre de très grandes dimensions et devenir ligneuse.



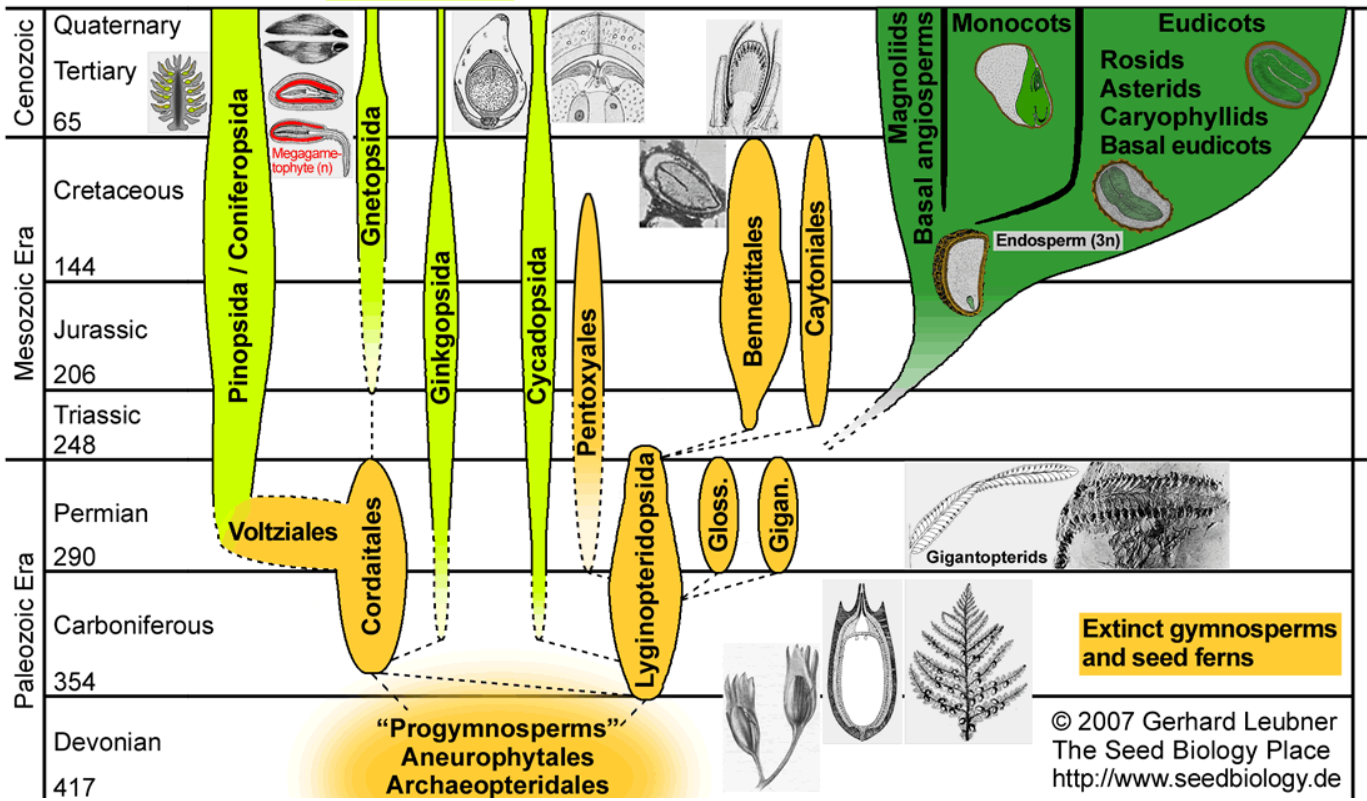
B] Les Gymnospermes

Le terme gymnosperme provient du grec *gymnospermos* signifiant « semence nue ». Il désigne des plantes faisant partie d'un sous-embanchement des spermaphytes, les anciennes phanérogames, des plantes à graines. La caractéristique des plantes gymnospermes est que leur ovule est à nu (non enclos dans un ovaire à la différence des angiospermes) et reçoit directement le pollen. Il est porté par une feuille fertile ou des écailles plus ou moins ouvertes.

Au carbonifère les gymnospermes sont Cycadales, Cordaïtéés, Conifères.

Gymnosperms

Angiosperms



© 2007 Gerhard Leubner
 The Seed Biology Place
<http://www.seedbiology.de>

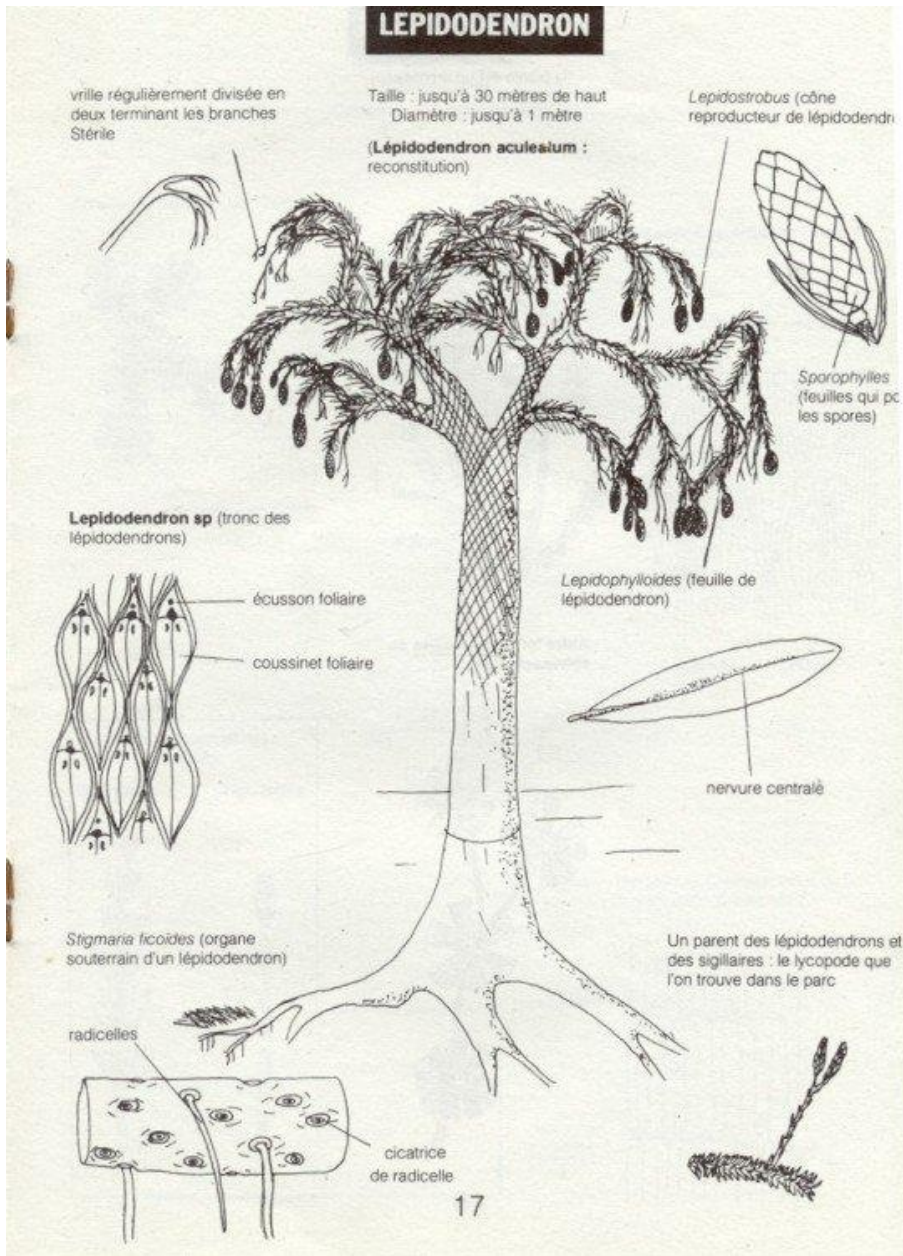
Classification simplifiée pour identification

A) Les Lycophytes

Les Lycophytes sont des végétaux à ramifications dichotomes (qui se divisent en 2 par bifurcation), avec notamment un rhizome basal dichotomiquement divisé. Leurs feuilles sont sessiles (attachés, fixés au substrat), c'est-à-dire sans pétiole.

Le lépidodendron





Sur leur tronc, tant dans les formes actuelles (Ile de la Réunion) que fossiles, on voit très bien les cicatrices des insertions foliaires dessinant des sortes d'écusson.
Sa taille pouvait atteindre **30 m** pour **2m** de diamètre

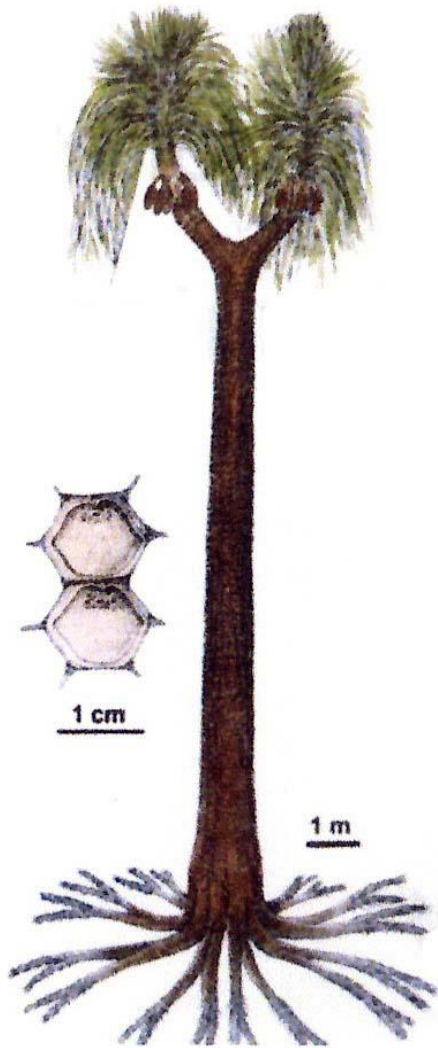


Écorce de Lépidodendron



Stigmaria ficoides (racine de lépidodendron)

Le sigillaire



Reconstitution d'une sigillaire et du mode d'attache des feuilles au tronc

Du haut de ses 10 à 20 m (certaines pouvaient atteindre 40 m), la Sigillaire faisait partie des arbres que comptait la forêt carbonifère. Elle fait partie de la même famille que le célèbre Lepidodendron. Les feuilles laissent après leur chute une trace sur le tronc. Ces empreintes ont été utilisées dans la classification pour différencier les différentes espèces de Sigillaires.



Sigillaria mamillaris



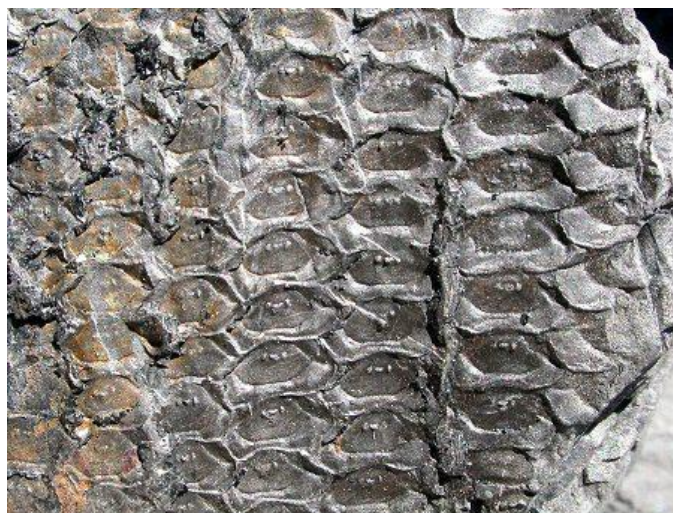
Sigillaria rugosa



Sigillaria brardii



Sigillaria rugosa



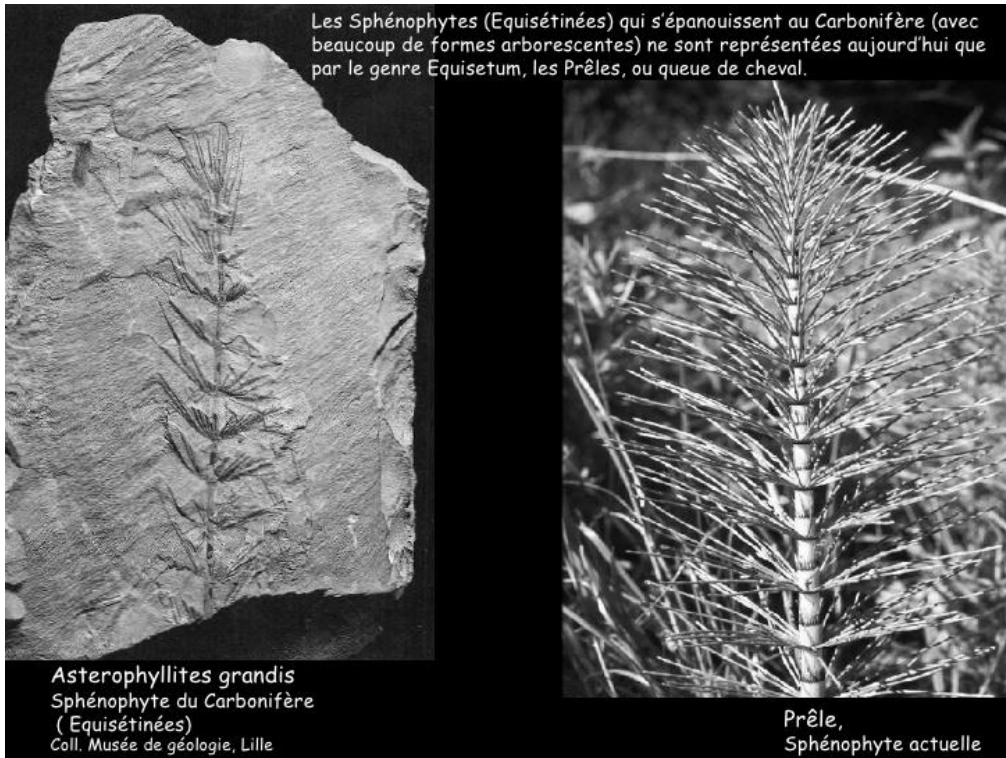
Sigillaria elegans



Morceau d'écorce de sigillaria rugosa trouvé sur le gisement Mazière

B) Les sphénophytes

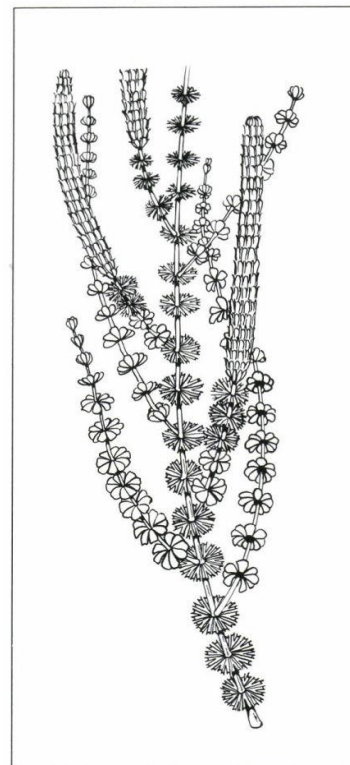
C'est, comme la précédente, une classe qui a eu une grande extension au carbonifère. Actuellement il ne subsiste qu'un seul genre *Equisetum* (cheval, seta= crin) ou Prêle.



Sphénophyllum



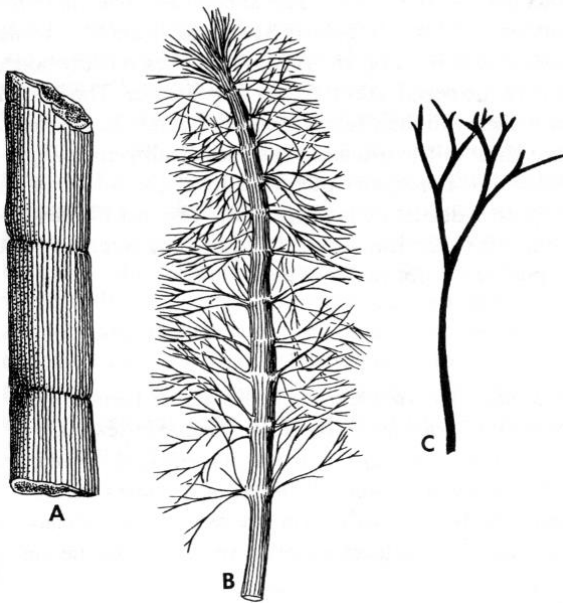
SPHENOPHYLLUM



Sphenophyllum cuneifolium.
Reconstitution montrant
le polymorphisme foliaire.
(D'après Wettstein.)

Achaeocalamites radiatus

Figure 16.1. A. Pith cast of *Archaeocalamites*. B. *A. radiatus*. Reconstruction of shoot with sterile appendages. C. *A. radiatus* foliar appendage enlarged. All Lower Carboniferous. (B,C redrawn from Scott, 1920.)

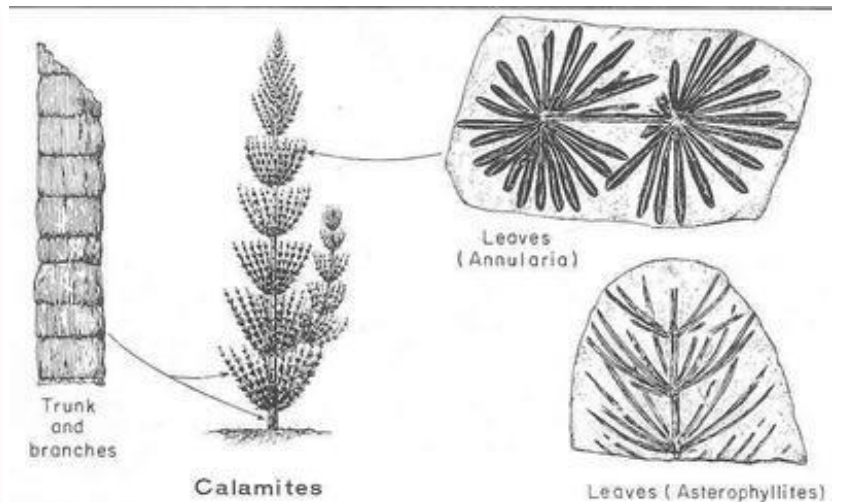


Calamites

Les Calamites sont un genre de plantes fossiles, proches des prêles. Comme ces dernières, les Calamites ont des tiges articulées et des feuilles parfois réduites, verticillées.

Arborescents, les Calamites formaient des arbres de taille moyenne, plus ou moins ramifiés, de 10 mètres de hauteur, avec un tronc d'un mètre de diamètre (certains pouvaient atteindre 30m)

Les ptéridophytes (fougères, prêles ...) arborescentes étaient les arbres dominants pendant toute la fin de l'ère primaire et le début de l'ère secondaire. Les fougères arborescentes existent encore de nos jours.





Calamites : tronc et feuille

Asterophyllites : Feuilles de calamites

Feuilles lancéolées de 0,6 à 2cm de long groupées par verticilles (Groupe de plus de deux feuilles qui naissent au même niveau sur la tige, en anneau) de 12 à 20



Asterophyllites



Asterophyllites equisetiformis

Annularia sphenophylloides : Feuilles de calamite

Feuilles spatulées et longues de 0,3 à 1,2cm, 10 à 20 feuilles par verticilles.



Annularia sphenophylloides* et *Annularia stella

C] Les Filicophytes

Les Filicophytes correspondent aux végétaux désignés communément sous le nom de fougères. Ce sont des plantes sans graines qui possèdent généralement de grandes feuilles ou frondes appelées encore mégaphylles et qui, en cela, s'opposent aux autres Ptéridophytes dépourvues de vraies feuilles (Psilophytes) ou pourvues de petits organes foliaires ou microphylles (Lycophytes et Arthrophtes).

Pecopteris

Il s'agissait de fougères arborescentes, avec un tronc qui pouvaient atteindre plusieurs mètres de haut.





Pecopteris polymorpha et plumosa



Pecopteris aspera et cyathea



Pecopteris feminaeformis

D] Pteridospermaphytes

On désigne par Ptéridospermaphytes, ou Ptéridospermées, ou Ptéridospermales, un vaste embranchement de plantes vasculaires éteintes qui vécurent du Dévonien supérieur au Trias et même au Jurassique, et connurent leur apogée du Carbonifère supérieur au Permien. Elles sont caractérisées par l'association de frondes filicéennes et d'un appareil reproducteur sous forme d'ovules, comme chez les plantes supérieures. Il s'agit donc de Spermaphytes, par opposition aux plantes vasculaires primitives désignées sous le nom de Ptéridophytes.

Alethopteris



Alethopteris reconstitution et Alethopteris bohémica



Alethopteris serlii et Alethopteris lonchitica

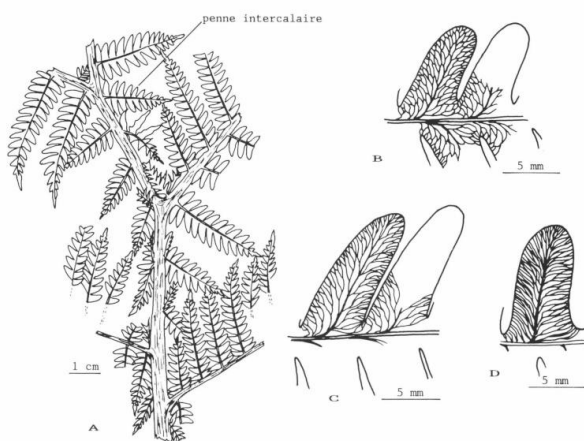
Lonchopteris

Le genre *Lonchopteris* est connu dans le westphalien A supérieur et B, c'est un excellent fossile de zone, ses pinnules sont plus ou moins arrondies et nettement anastomosées (nervures réunies en réseau). Les vraies *Lonchopteris* doivent avoir les pinnules adhérentes au rachis, comme les *pecopteris*, et les nervures régulièrement réticulées.



Lonchopteris rugosa

Palaeoweichselia



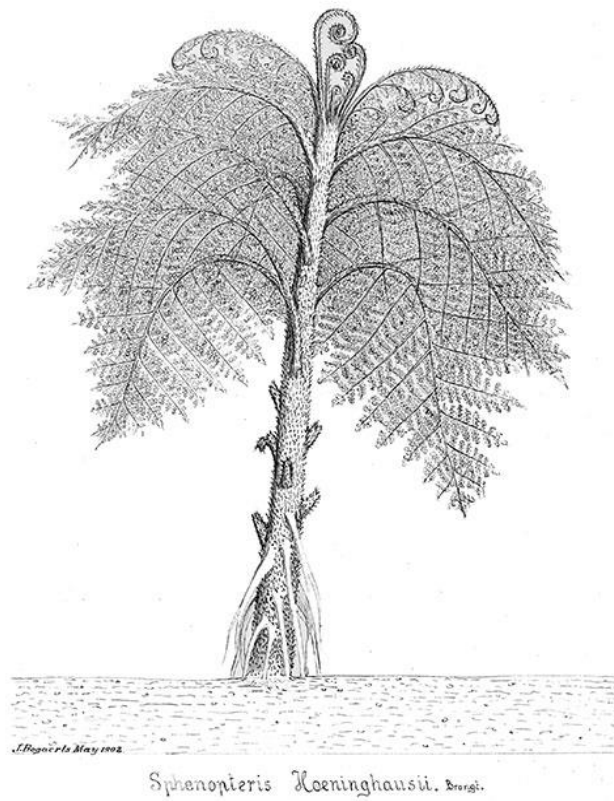
- *Palaeoweichselia defrancei* (Brongniart)

- A : Fragment de fronde montrant la construction pseudopennée.
- B : Pinnules avec nervures bien anastomosées.
- C, D : Pinnules à nervures montrant des anastomoses plus rares.



Palaeoweichselia defrancei

Sphenopteris



Reconstitution

Fronde bi- ou tripinnée, pinnules rétrécies à la base, non adhérentes au rachis, plus ou moins profondément lobées. Lobes divergents presque palmés, nervures paraissant presque rayonner de la base de la pinnule.



Sphenopteris obtusiloba et sphenopteris hoeninghausii

Sphenopteridium



Sphenopteridium dissectum

Neuropteris



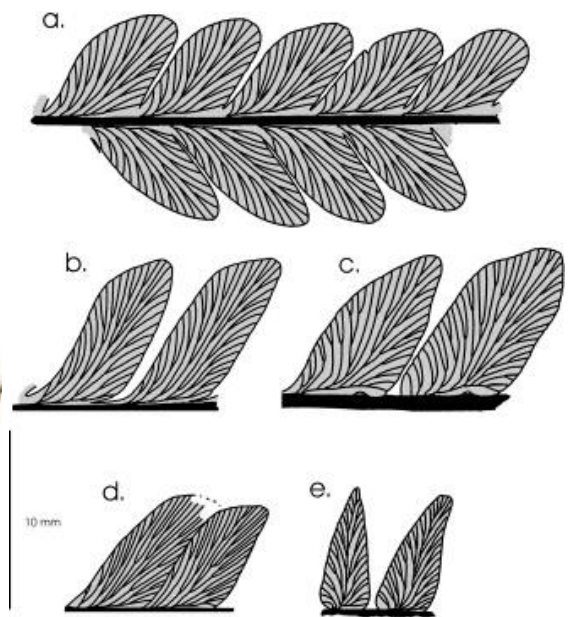
Reconstitution

Fougère arborescente de plusieurs mètres de hauteur. Se sont des fougères à graines dont les grandes frondes sont subdivisées par voie dichotomique (Mode de division par deux des rameaux et des pédoncules sur la tige), folioles relativement grandes, arrondies ou en languettes, attachées à une base très étroite ou à un court pétiole. Nervures pennées (dans laquelle une nervure principale, prolongeant le pétiole, partage le limbe en deux parties sensiblement identiques selon l'axe de symétrie et à partir de laquelle les nervures secondaires se détachent selon une disposition alterne ou opposée).



Neuropteris heterophylla et neuropteris tenuifolia

Odonpteris



Odonpteris reichiana

Mariopteris

Grandes feuilles disposées en hélices, pourvues d'un long pétiole divisé par voie dichotomique. Bras externes plus courts que les bras internes, tous imparipennés. Les pennes et les pinnules étaient ovales ou largement lancéolées, grossièrement dentées sur le bord.



Mariopteris muricata* et *mariopteris nervosa

Ces Gymnospermes proches des conifères actuels peuvent atteindre 30m, leur tronc est ramifié à sa partie supérieure et possèdent de longues feuilles rubanées pouvant atteindre 1m. Elles avaient un tronc droit terminé par une cime étalée. Elles étaient fixées dans le sol mou par un système racinaire très développé surtout latéralement. Les feuilles étaient simples, en aiguille ou en ruban, longuement lancéolées ou ovales, avec des nervures parallèles, sans nervure médiane. Des cônes unisexués se développaient à l'aisselle des feuilles.

Cordaïtes



Reconstitution

Cordaïtes poussait dans la zone tropicale et présentait plusieurs types d'écologie. On peut distinguer des formes de taille moyenne qui poussaient dans des zones humides (d'eau douce ou saumâtre) et des formes plus grandes qui peuplaient les zones plus élevées et bien drainées.

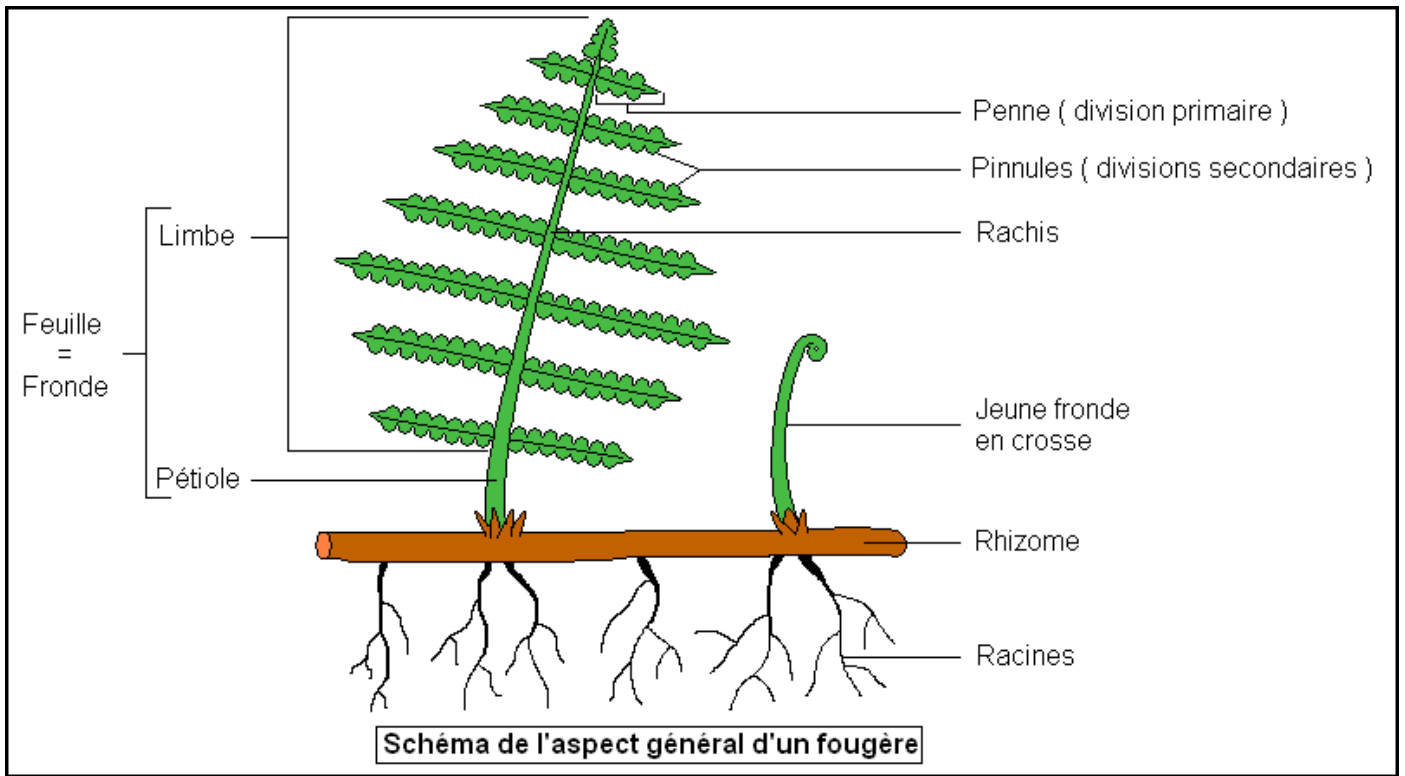


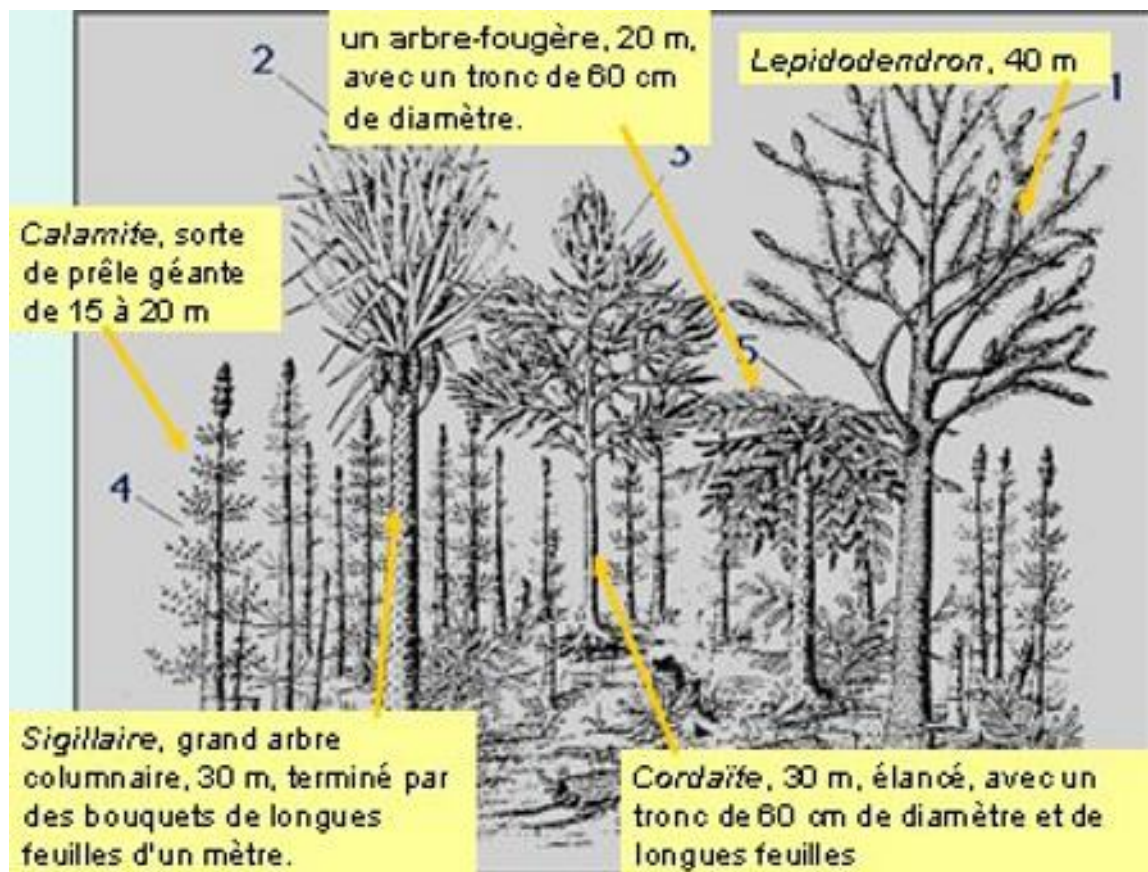
Cordaïtes borassifolius

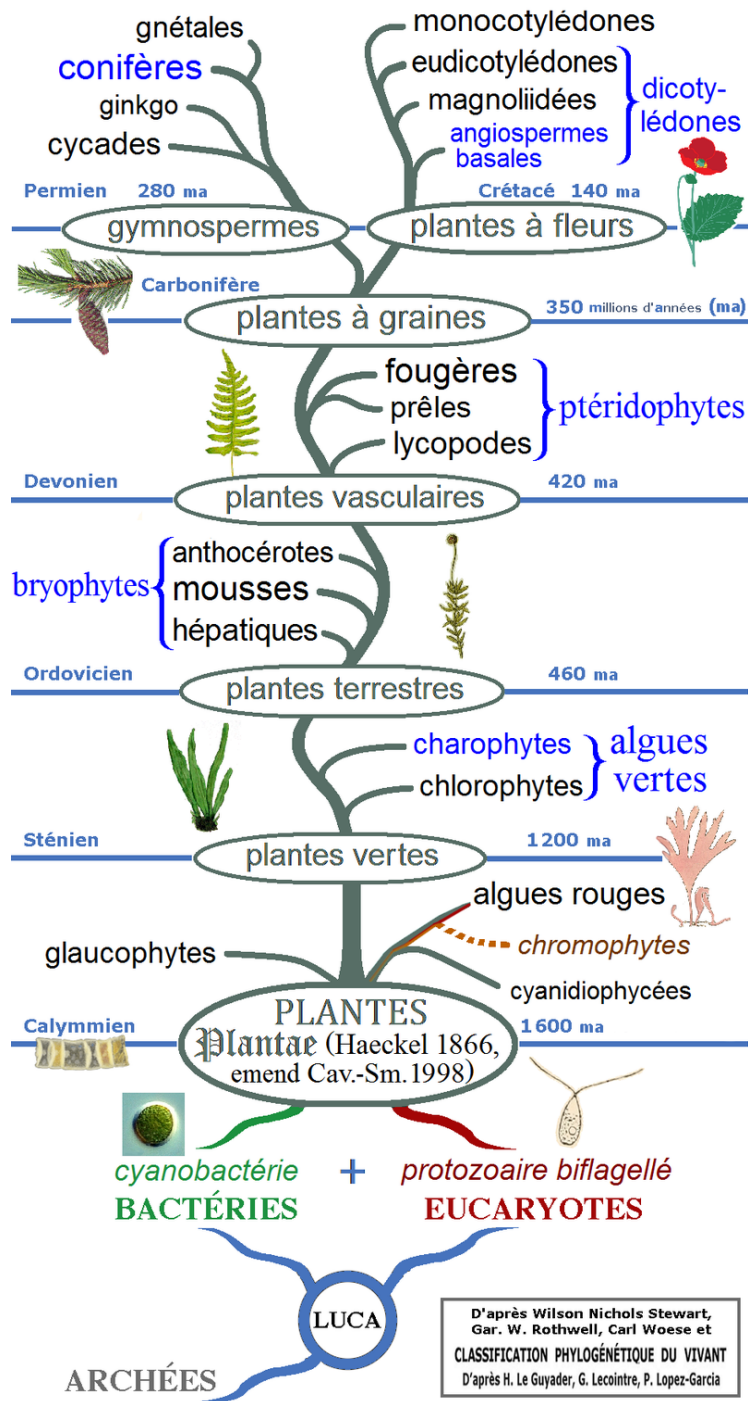
[Documentation complémentaire](#)



et cordaïtes angulosostriatus







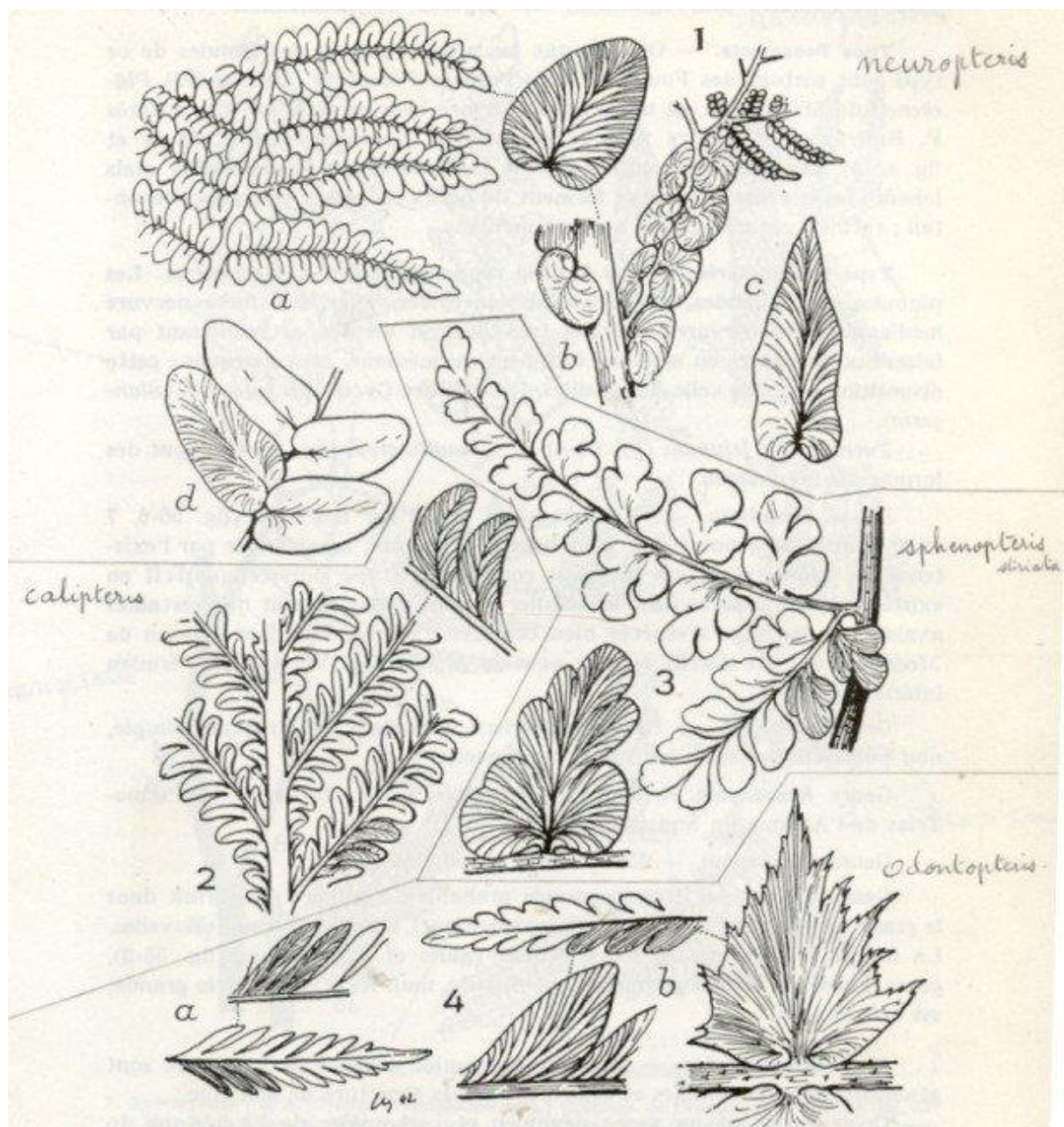


FIG. 60. — Pteridospermées. Feuillages.

1, *Neuropteris* : a, *N. heterophylla* (Westphalien) ; b, *id.*, gros rachis avec pinnules du type *Cyclopteris* ; c, *N. cordata* (Stéphanien) ; d, *N. flexuosa* (Westphalien moy.). — 2, *Calipteris conferta* (Permien). — 3, *Sphenopteris striata* (Westphalien moy. sup.), fronde montrant la structure fibreuse du limbe et pinnule isolée et grossie avec nervation. — 4, *Odontopteris* : a, *O. minor* (Stéphanien sup.) ; b, *O. Reichi* (Stéphanien inf. moy.), extrémité de penne, pinnule isolée, pinnule cycloptéroïdienne (à droite).

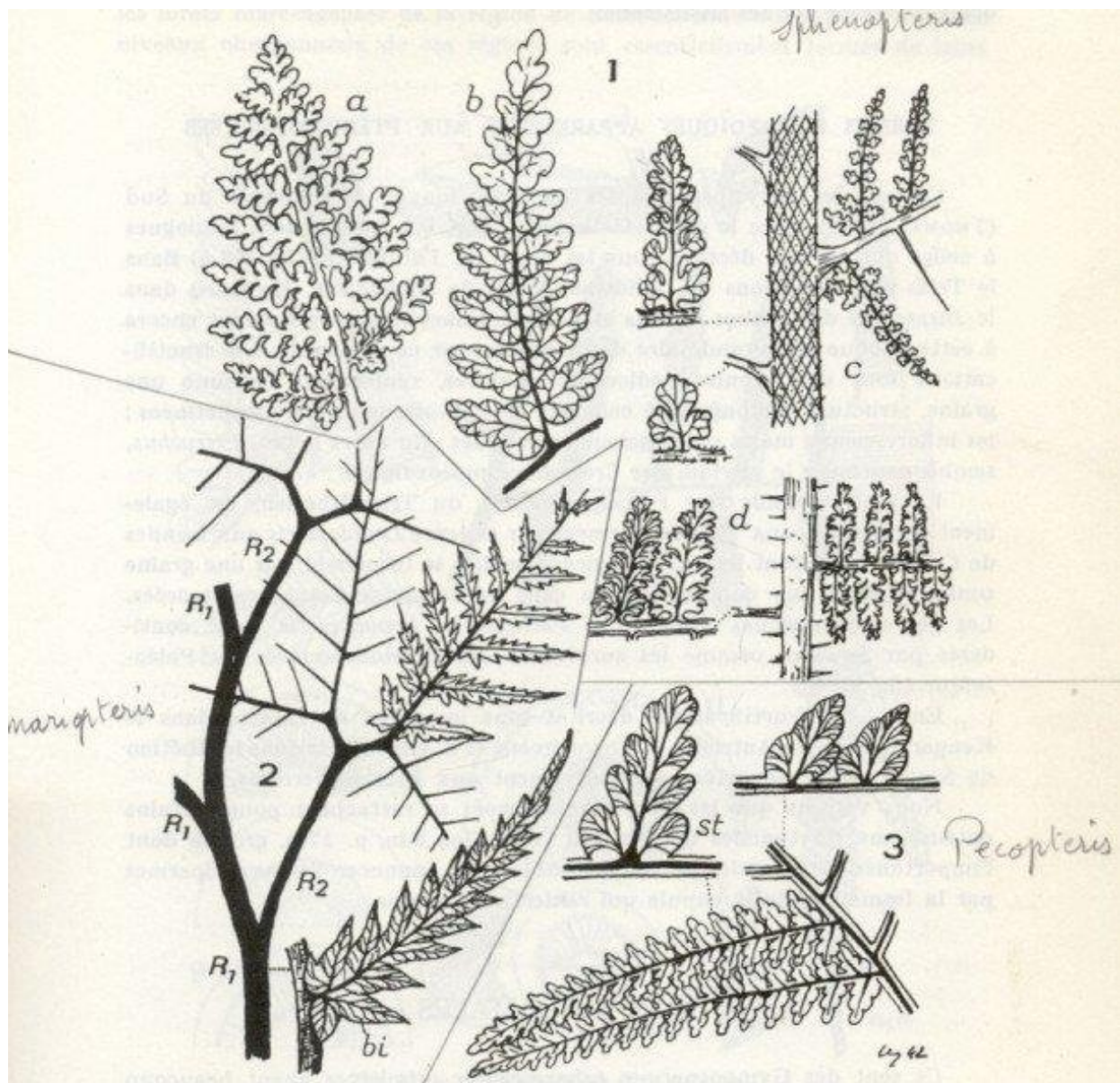


FIG. 61. — Pteridospermées. Feuillages.

1. *Sphenopteris* : a, *S. Crepini* (Westphalien sup.) (feuillage de *Crossotheca Crepini*, v. fig. 53-15); b, *S. Laurenti* (Westphalien inf.); c, *S. Hoeninghausi* (Westphalien inf.); d, *S. coraloides* (Westphalien) (vraie Fougère, v. fig. 49). — 2. *Mariopteris* : a, *M. muricata* (Westphalien), rachis primaire (R_1 , en noir) portant des rachis secondaires (R_2), avec penne quadripartite (liane); une penne secondaire isolée montre les pinnules basales bilobées (b1). — 3. *Pecopteris Pluckenetii* (Stéphanien), en st, pinnule de la forme *P. Sterzeli*.

(1) D. H. SCOTT : *Notes on Calamopitys Unger* (The Linnean Society's Journ. Botany t. 44, 1918).

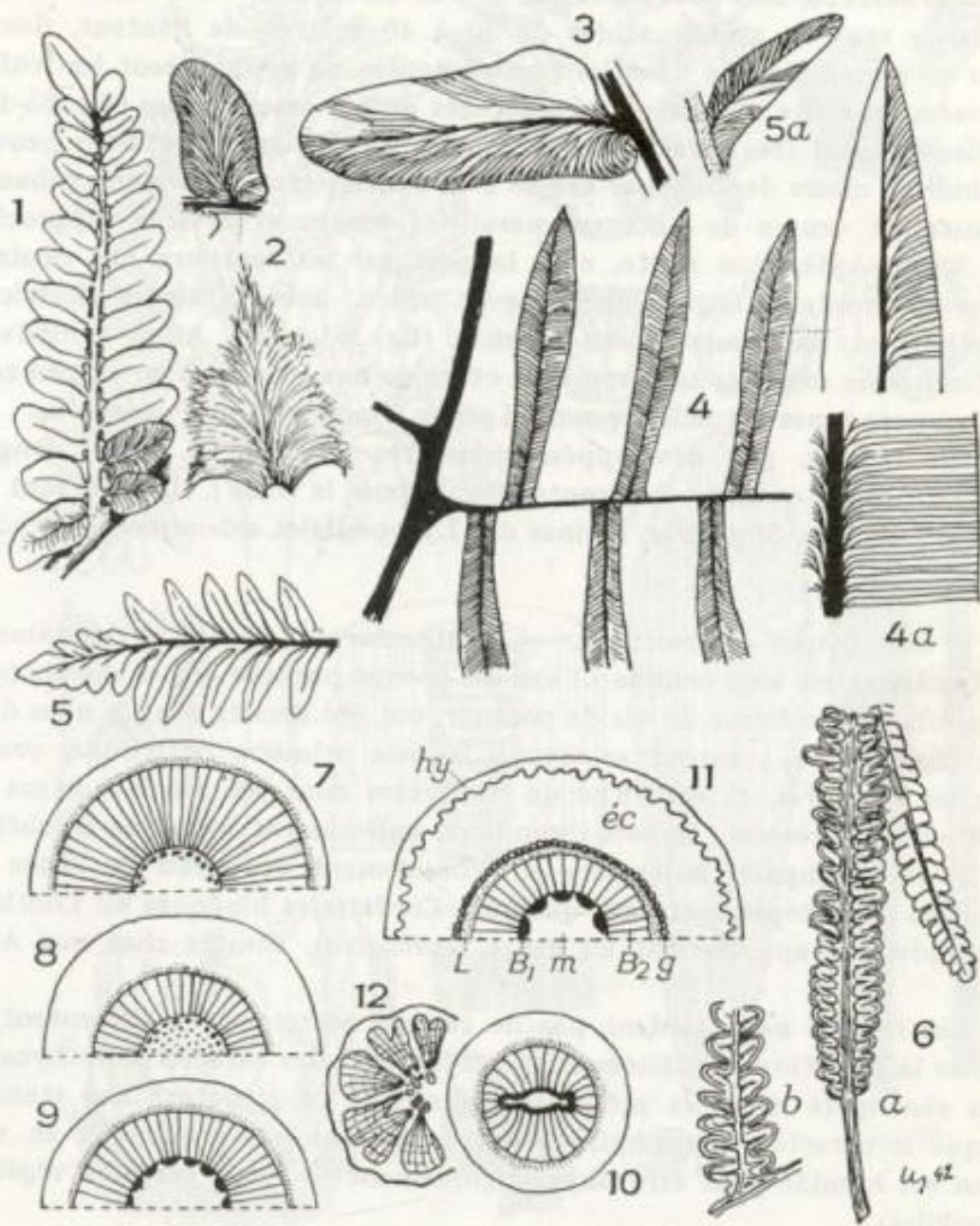


FIG. 62. — *Ptéridospermées et Cordaitales.*

1, *Neuropteris flexuosa* (Westphalien moy.). — 2, *Mixoneura ovata* (Westphalien inf. moy.), pinnule ordinaire et, en bas, pinnule cycloptéroïde. — 3, *Neuropteridium grandifolium* (formation de Gondwana). — 4, *Taeniopteris fejunata* (Stéphanien); en a, nervation de la pinnule de *T. multinervis* (Stéphanien de la Sarre). — 5, *Thinnfeldia rhomboidalis* (Rhétien). — En 5a, une pinnule isolée. — 6, *Lomatopteris*: a, *L. Balduini* (Jurassique moy.); b, *L. Moretiana* (Jurassique moyen) (de SAPORTA). — 7, Coupe schématique d'une tige de *Pityx* (Carbonifère). — 8, *Pityx Dayi* (Carbonifère). — 9, *Callixylon* (Dévonien). — 10, *Protopytis* (Carbonifère) (les coupes de tiges des fig. 7, 8 et 9, d'après SEWARD). — 11, Section schématique de tige de *Poroxyylon*. — 12, *Rhexoxyylon* (Permo-Trias). Dans les coupes fig. 7 à 12, le bois primaire est en noir, le bois secondaire (B_2), en rayures, le liber (L) en pointillé, l'écorce (éc), la moelle (m), l'hypoderme scléreux (hy) et la zone des canaux gommifères péricycliques (g) en blanc

FICHE N°1

LÉPIDODENDRON (Sternberg 1820)

① ÉTYMOLOGIE

lépido-, du grec ancien *λεπίς, λεπίδος* (lepis, lepidos) "écaille" et -dendron, du grec ancien *δένδρον* (dendron) "arbre".
Littéralement : "Arbre à écailles"

② TAXONOMIE

Règne : Végétal

Embranchement : Ptéridophytes

Classe : Lycopodiophytes

Ordre : Lycopodiales

Famille : Lepidodendracées

Genre : Lépidodendron

③ REPÈRE CHRONOLOGIQUE

Système: Carbonifère

Série : Pennsylvanien $\Rightarrow 323,2 \pm 0,4$ à $298,9 \pm 0,15$ millions d'années

Étage : Stéphanien $\Rightarrow 303,4 \pm 0,9$ à $299 \pm 0,8$ millions d'années (A, B, C)

④ PALÉOENVIRONNEMENT ET PALÉOCLIMAT

Les lépidodendrons peuplaient les lagunes et les régions marécageuses à fond vaseux et tourbeux sur lesquels ils étaient fixés. Apparu au Dévonien inférieur le groupe atteint son apogée au Carbonifère supérieur avant de disparaître au Permien.

Au Carbonifère, les flores des marécages houillers occupaient toutes les zones intertropicales. Le suivi des modifications du couvert végétal a montré que les derniers refuges de ce type de végétation de climat chaud et humide, dans un contexte d'aridification planétaire, sont un chapelet d'îles qui bordait l'est de l'océan Téthys (correspondant à l'actuelle Chine du Sud). Les dernières études montrent que ces refuges isolés ont été le point de départ de la reconquête végétale, des « berceaux » de spéciation à l'origine de lignées nouvelles qui se sont répandues au cours de l'ère secondaire après une crise d'extinction massive. Les fougères arborescentes de type *Lepidodendron*, et les traces fossiles associées retrouvées dans des veines de charbon précisent la présence d'une forêt de type tropical responsable de la formation de charbons. Ces forêts sont des marqueurs de climat tropical, chaud et humide



Paysage des Cévennes au Stéphanien (d'après Galtier)

⑤ PRÉSENTATION ET CARACTÉRISTIQUES



Reconstitution de Lépidodendrons

Le tronc : régulièrement cylindrique, est très développé en diamètre jusqu'à plus de 2m et en hauteur jusqu'à atteindre 40m. Il se divise plusieurs fois suivant le mode dichotomique (par bifurcation) de façon à donner un bouquet de branche en forme de parasol.

Les troncs ont produit peu de bois, étant principalement constitué de tissus mous. La majeure partie du soutien structurel provient d'une couche épaisse, semblable à l'écorce. Cette structure restait autour du tronc comme une couche rigide qui devenait plus épaisse, mais qui ne s'écaillait pas comme celle de la plupart des arbres modernes. Le lépidodendron a passé la majeure partie de son cycle de vie de 10-15 ans comme un tronc non ramifié. Quand il a été complètement développé, il a ramifié de façon binaire et a été couronné avec une série de branches bifurcantes portant de longues feuilles minces dans un arrangement en spirale.

On estime leur nombre à 1000 ou 2000 plantes par hectare.



Écorces fossiles de Lépidodendron

La racine : elle porte le nom de Stigmaria ou Stigmariopsis selon les auteurs. Le système racinaire est très étalé, puissant, à rayon pouvant atteindre 12m. C'est un ensemble de **rhizomes** (☞Tige souterraine, qui porte des racines et des tiges aériennes) rigoureusement dichotomes, portant, en ordre spiralé, les racines appelées "appendices". La division de la première et deuxième paire de ramification ayant lieu à courte distance du tronc et l'on observe autour de celui-ci, une couronne de 4 à 8 rhizomes.

Les racines étaient presque toujours simples, très rarement dichotomes ; elles atteignaient 40cm de longueur. Les Stigmarias comportent un cylindre vasculaire entourant une moelle avec du bois primaire très peu développé. À noter que les Stigmarias et leurs appendices forment un ensemble homologue de la partie aérienne, autrement dit la couronne aérienne est morphologiquement équivalente de l'appareil stigmarien (Cf Louis Emberger).



Reconstitution à partir d'éléments fossiles du système racinaire de Lépidodendron (Université de Leyden)



Racine de Lépidodendron (image de gauche) et branches de Lépidodendron (image de droite).

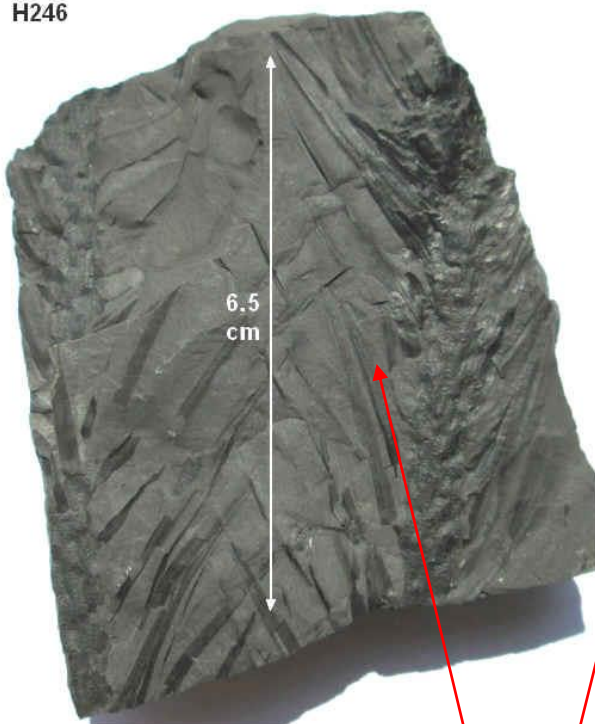
On notera la similitude de structure en losange

Les feuilles : Elles sont rigides, uninervées, étroites et disposées en spirale. Elles peuvent être **verticillées** (☞Groupe de plus de deux feuilles qui naissent au même niveau sur la tige, en anneau) mais prennent toujours insertion à l'extrémité supérieur d'un **coussinet foliaire** [☞appelé aussi **bourrelet de pétiole** ou **pulvinus**, est un bourrelet saillant aux articulations de la tige à la base du pétiole (pulvinus primaire), du pétiole avec les pétiolules de la penne (pulvinus secondaire) ou de la pinnule (pulvinus tertiaire)]. Ce coussinet est de forme losangique où les feuilles laissent, après leur chute, une cicatrice régulière et caractéristique. Il est en forme de troncs de pyramides très plats dont les bases sont des losanges. La forme des coussinets est variable et permet de distinguer les espèces de Lépidodendron.



Les feuilles sont de petites baguettes allongées et pointues de 6 à 15cm de longueur dont la section est également losangique.

H246



Feuilles aciculaires
(Qualifie des feuilles linéaires, raides et aiguës comme des aiguilles)

La fructification : Elle porte le nom de Lepidostrobus, se sont des cônes ou épis fructifères formés par un ensemble de feuilles fertiles imbriquées, à la base desquelles sont fixés de gros sporanges au nombre de un par feuille. Ces sporanges sont des macro ou des microsporangies. Chaque cône terminait un rameau à l'extrémité duquel il était suspendu un peu comme les épicéas d'aujourd'hui. Les Lepidostrobus étaient de taille variable, de quelques centimètres à un mètre (Cf Emberger).

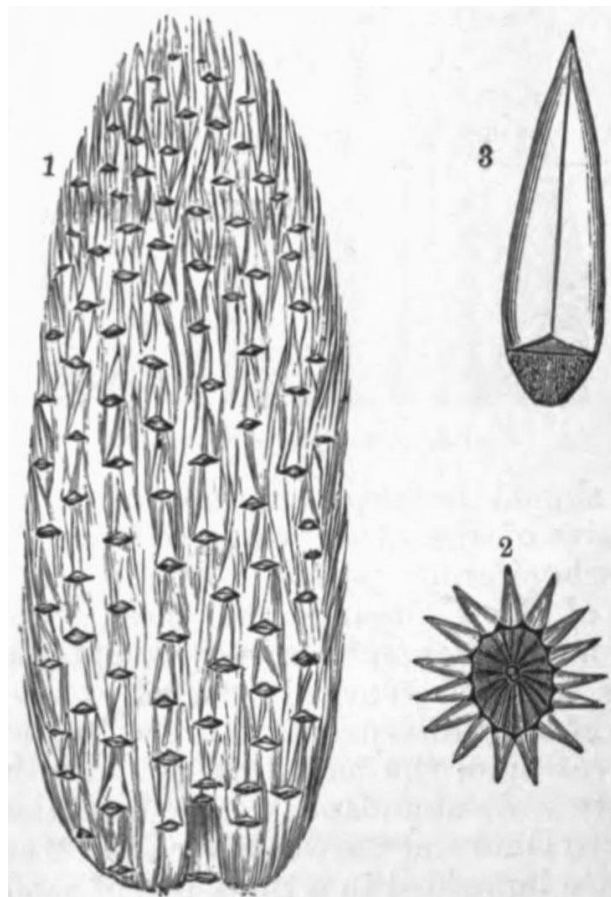
Les **sporophylles** (☞ feuilles spécialisées pour porter les sporanges et parfois regroupées en une structure compacte, le strobile comme chez *Lycopodium clavatum*) portent sur la face inférieure, un appendice recourbé qui recouvre le sporange du sporophylle sous-jacent (structure rappelant l'écusson des sporophylles des prêles).



Lepidostrobus



Épis fructifères chez l'épicéa



1 Lepidostrobus. 2. Section du cône. 3. Sporange et lame support chez Lepidostrobus.

© PRINCIPALES ESPÈCES DE LÉPIDODENDRON DU STÉPHANIEN



Lépidodendron sternbergii



Lépidodendron veltheimii

⚠ Nous n'avons aucune preuve que les espèces *Lépidodendron veltheimii* et *Lépidodendron rhodaneum* (pas de photo) aient dépassé le Culm (Carbonifère inférieur), ni P.H. Frittel, ni L. Emberger, ni A. Brongniart pas plus que L. Moret ne laisse entrevoir cette possibilité. Seule certitude pour l'espèce *Lépidodendron sternbergii* formellement identifiée dans le Stéphanien.

SIGILLARIA (Brongniart 1828)

① **ÉTYMOLOGIE**

Du latin sigillum (sceau), diminutif de signum (signe) avec le suffixe -arius ou aris "Qui se rapporte à".
Littéralement : "Qui porte des sceaux"

② **TAXONOMIE**

Règne : Végétal

Embranchement : Ptéridophytes

Classe : Licopodiophytes

Ordre : Licopodiales

Famille : Sigillariacées

Genre : Sigillaria

③ **REPÈRE CHRONOLOGIQUE**

Système:

Carbonifère

Série :

Pennsylvanien $\Rightarrow 323,2 \pm 0,4$ à $298,9 \pm 0,15$ millions d'années

Étage :

Stéphanien $\Rightarrow 303,4 \pm 0,9$ à $299 \pm 0,8$ millions d'années (A, B, C)

④ **PALÉOENVIRONNEMENT ET PALÉOCLIMAT**

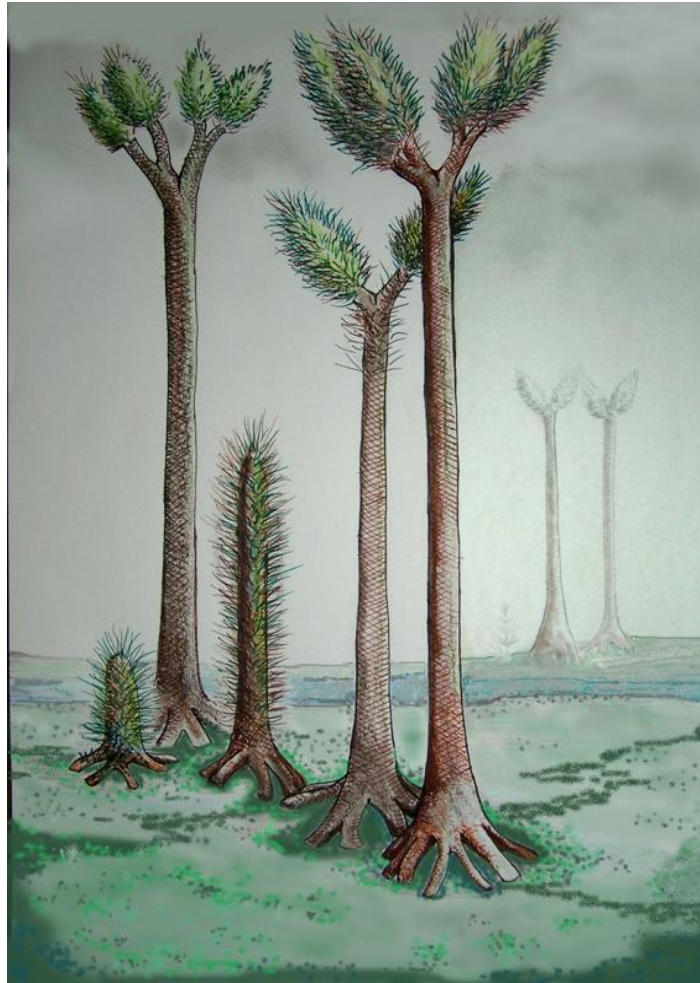
On considère que les Sigillaires occupaient le même environnement que les lépidodendrons, c'est à dire qu'ils peuplaient les lagunes et les régions marécageuses à fond vaseux et tourbeux sur lesquels ils étaient fixés. Apparue au Culm (carbonifère inférieur) le groupe atteint son apogée au Carbonifère supérieur et son déclin au Permien, survivant en cela aux Lépidodendrons.

Au Carbonifère, les flores des marécages houillers occupaient toutes les zones intertropicales. Le suivi des modifications du couvert végétal a montré que les derniers refuges de ce type de végétation de climat chaud et humide, dans un contexte d'aridification planétaire, sont un chapelet d'îles qui bordait l'est de l'océan Téthys (correspondant à l'actuelle Chine du Sud). Les dernières études montrent que ces refuges isolés ont été le point de départ de la reconquête végétale, des « berceaux » de spéciation à l'origine de lignées nouvelles qui se sont répandues au cours de l'ère secondaire après une crise d'extinction massive. Les fougères arborescentes de type Sigillaria, et les traces fossiles associées retrouvées dans des veines de charbon précisent la présence d'une forêt de type tropical responsable de la formation de charbons. Ces forêts sont des marqueurs de climat tropical, chaud et humide



Paysage des Cévennes au Stéphanien (d'après Galtier)

⑤ PRÉSENTATION ET CARACTÉRISTIQUES



Reconstitution de Sigillaria

Le tronc : en forme de colonne peu ramifiée, avait un diamètre d'environ 1m pour une hauteur pouvant dépasser 30m. Il se terminait par un énorme plumet.

La surface du tronc, généralement cannelée, se montre couverte de nombreuses cicatrices foliaires verticillées disposées en alternance d'un verticille au suivant, elles apparaissent donc comme disposées en files verticales sur les cannelures, ce qui distingue les Sigillaires des Lépidodendrons où au contraire, elles alternent.

On désigne sous le nom de syrengodendron les gros troncs âgés ayant perdu leur écorce et sur lesquels on ne voit plus que les files formées par les couples étagés des grosses glandes en forme de rein des cicatrices foliaires



Écorce fossile de Sigillaria



Syrengodendron (tronc sans écorce)

La racine : elle porte le nom de Stigmariopsis, certains auteurs ayant préféré ce terme à celui de Stigmaria attribué généralement à Lépido dendron. Stigmariopsis et Stigmaria ont plus de points communs que de différences. Chez Stigmariopsis les ramifications sont plongeantes au lieu de rester horizontales et très ramifiées (Cf Grand'Eury). Se sont de grosses racines disposées en croix dans un plan horizontal perpendiculaire au tronc qu'elles supportaient, elles se divisaient par **dichotomie** (☞ Mode de division par deux des rameaux et des pédoncules sur la tige mais aussi des racines) Leur surface est couverte de cicatrices circulaires de position hélicoïdale et destinées chacune à l'insertion d'une grosse radicelle fixée normalement à la racine dont elle émane, Stigmariopsis et Stigmaria sont donc de gros rhizomes souterrains à radicelles.



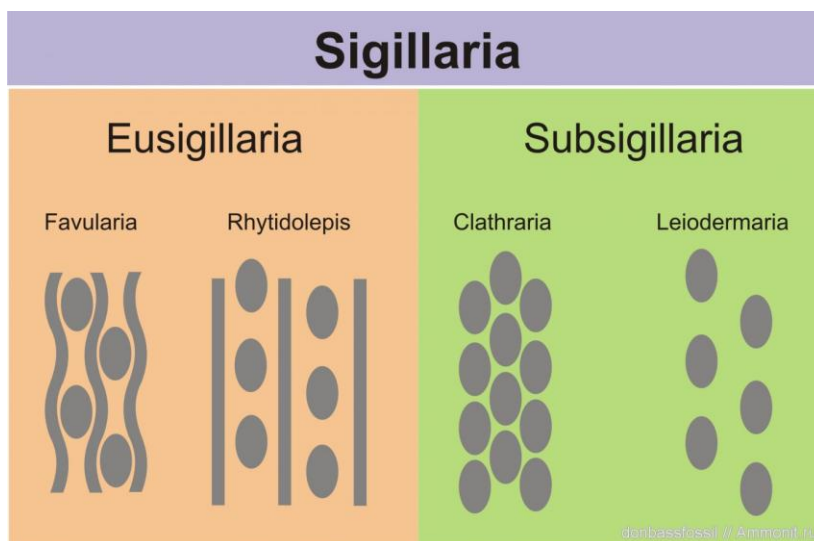
Système racinaire en place de Sigillaria (Stanhope – Grande-Bretagne)



Stigmariopsis de Sigillaria (image de gauche) et Stigmaria de Lépido dendron (image de droite)

Les feuilles : Elles sont linéaires-lancéolées et beaucoup plus longues que chez Lépido dendron, elles laissent après leur chute un coussinet foliaire hexagonal arrondi. Ces coussinets sont très serrés, les spires sont très surbaissées ce qui détermine un ordre **verticillé** (☞ Groupe de plus de deux feuilles qui naissent au même niveau

sur la tige, en anneau), la **ligule** (☞ Petite lame membraneuse à la face supérieure des feuilles des graminées) est moins visible que chez *Lépidodendron* (Cf. Emberger). La forme des coussinets foliaires permet de distinguer plusieurs groupes et sous groupes du genre *Sigillaria*, c'est ainsi que l'on a déterminé 4 formes principales : *Favularia*, *Clatharia*, *Rhytidolepis* et *Leiodermaria* (Cf Emberger)



Les feuilles sont aussi bi-carénées parfois assez longues (0,5m à 1m) et assez épaisses (jusqu'à 1 cm), elles étaient vraisemblablement **persistantes** (☞ En effet, les feuilles des arbres sclérophylles, c'est-à-dire les feuilles persistantes, ont une durée de vie qui dépasse l'année. Lorsqu'ils perdent leurs feuilles, ils le font par étapes, ou bien d'un seul coup mais seulement une fois que les nouvelles feuilles ont poussé. Nous avons ainsi l'impression que les feuilles de ces arbres ne tombent jamais) comme chez *Lépidodendron*.

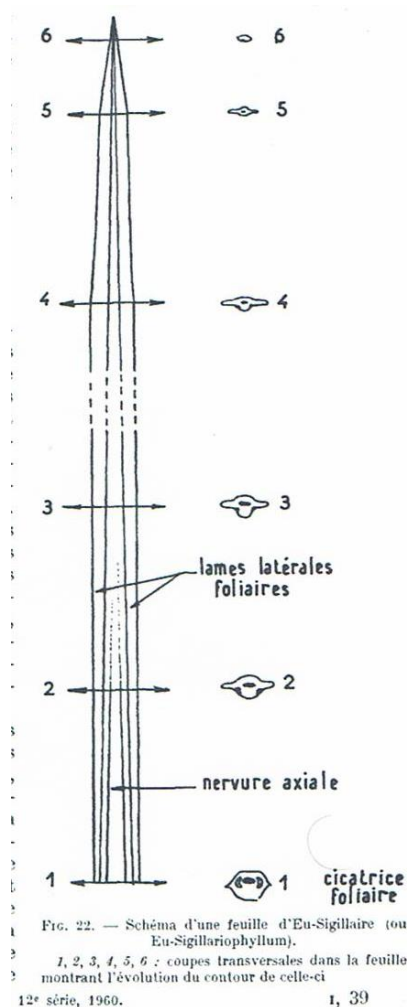


FIG. 22. — Schéma d'une feuille d'Eu-Sigillaire (ou Eu-Sigillariophyllum).
1, 2, 3, 4, 5, 6 : coupes transversales dans la feuille montrant l'évolution du contour de celle-ci
12^e série, 1960. I, 39

La fructification : Elle est désignée sous le nom de Sigillariostrobus et les semences sous celui de Triletes. Les appareils sporifères sont plus ou moins longuement pédonculés et plus petits (6,5cm à 30cm) que ceux des Lépidodendrons (Cf Emberger).

Les cônes étaient composés de macro et de **microsporophylles** (☞ Désigne une feuille fertile mâle.) uninervés, verticillés, de forme rhomboïdale-lancéolée avec sporanges **axillaires** (☞ Désigne des sporanges qui se situent à l'aisselle d'autres)

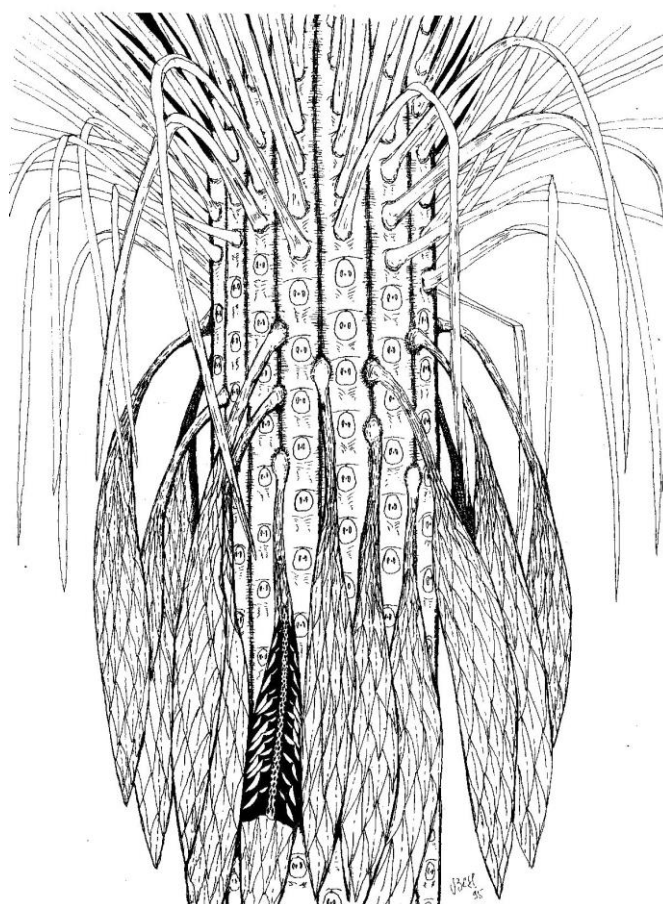


Sigillariostrobus isolés



Sigillariostrobus avec zone de

connection



Système d'attache des cônes au tronc de Sigillaria (JP. Laveine – Guide paléobotanique dans le terrain houiller - 1989)



Megaspore (Triletes) de *Sigillaria*

© PRINCIPALE ESPÈCE DE SIGILLARIA DU STÉPHANIEN

La principale espèce authentifiée comme présente au Stéphanien (B ?) est *Sigillaria brardi*



Sigillaria brardi, coussinets foliaires du groupe *Clathraria*

STÉPHANIEN : FICHE DES GENRES

FICHE N°3

CALAMITES (Suckow 1784)

① ÉTYMOLOGIE

Du latin "*Calamus*" qui signifie : roseau

② TAXONOMIE

Règne : Végétal

Embranchement : Ptéridophytes

Classe : Équisétophytes

Ordre : Équisétales

Famille : Calamariacées

Genre : Calamites

③ REPÈRE CHRONOLOGIQUE

Système:

Carbonifère

Série :

Pennsylvanien $\Rightarrow 323,2 \pm 0,4$ à $298,9 \pm 0,15$ millions d'années

Étage :

Stéphanien $\Rightarrow 303,4 \pm 0,9$ à $299 \pm 0,8$ millions d'années (A, B, C)

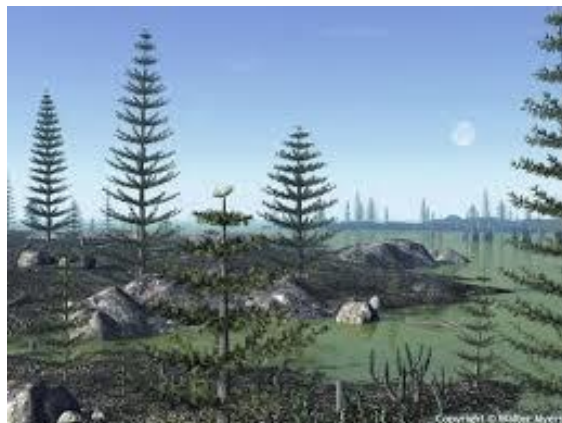
④ PALÉOENVIRONNEMENT ET PALÉOCLIMAT

Comme les Lépidodendrons et les Sigillaires, les Calamites peuplaient les lagunes et les régions marécageuses à fond vaseux et tourbeux sur lesquels ils étaient fixés. Apparus au Carbonifère inférieur (Culm = 359Ma – 318Ma), ils disparaissent à la fin du Permien inférieur (Koungourien = 279Ma – 272Ma). Ces plantes ont connu le climat tropical, chaud et humide de la majeure partie du carbonifère mais également la période de refroidissement du Carbonifère supérieur dont elles furent protégées car leur zone principale d'implantation se trouvait dans la **Laurussia** (continent des vieux grès rouges ou Euramérique, était un supercontinent qui s'est formé au Silurien à la suite de la collision de Laurentia, de Baltica et d'Avalonia. Il comprenait les actuelles Amérique du Nord et Europe du Nord et de l'Est) épargnée par la glaciation. Enfin, au permien inférieur commence un réchauffement qui donne un climat chaud mais de plus en plus sec ce qui entraîne une réduction drastique des mangrove et la disparition de calamites.

⑤ PRÉSENTATION ET CARACTÉRISTIQUES



Reconstitution de Calamites



Calamites dans son environnement

Le tronc : Grand et massif (jusqu'à 30m de haut et plus d'1m de diamètre), il est composé d'une tige creuse, cannelée et articulée, les nœuds sont marqués par un plancher, sorte de **diaphragme** (☒ En Botanique, cloison transversale qui sépare certains éléments, espaces ou organes, silique, capsule, des végétaux. Chez les végétaux aquatiques, le diaphragme désigne plus particulièrement la membrane cellulaire délimitant une cavité aérifère au niveau des tiges). Ce diaphragme est comparable à celui qui existe dans les tiges de bambous, nous sommes donc bien en présence d'un type prêle arborescente. L'écorce du tronc a souvent disparu à cause des transports, parfois violents que l'arbre a supporté post-mortem, aussi ne trouve-t-on la plupart du temps que le moulage des parties creuses, notamment de la **cavité médullaire** (☒ cavité cylindrique qui occupe le centre de la tige des plantes). Ces moulages présentent des cannelures alternes comme la surface du tronc qui prennent le nom de Calamodendron, Arthropitys ou encore d'Arthrodendron. Plus les tiges de Calamites sont âgées, plus elles sont volumineuses, massives et renforcées par une épaisse couche de bois secondaire (Cf. L. Moret). À chaque nœud, au sommet de chaque côte, on voit un gros manchon correspondant au canal **infranodal** (☒ situé sous un nœud) et une cicatrice punctiforme à la base. On constate également la présence d'un **verticille** (☒ Ensemble d'organes rangés en cercle autour d'un axe) de cicatrices foliaires.



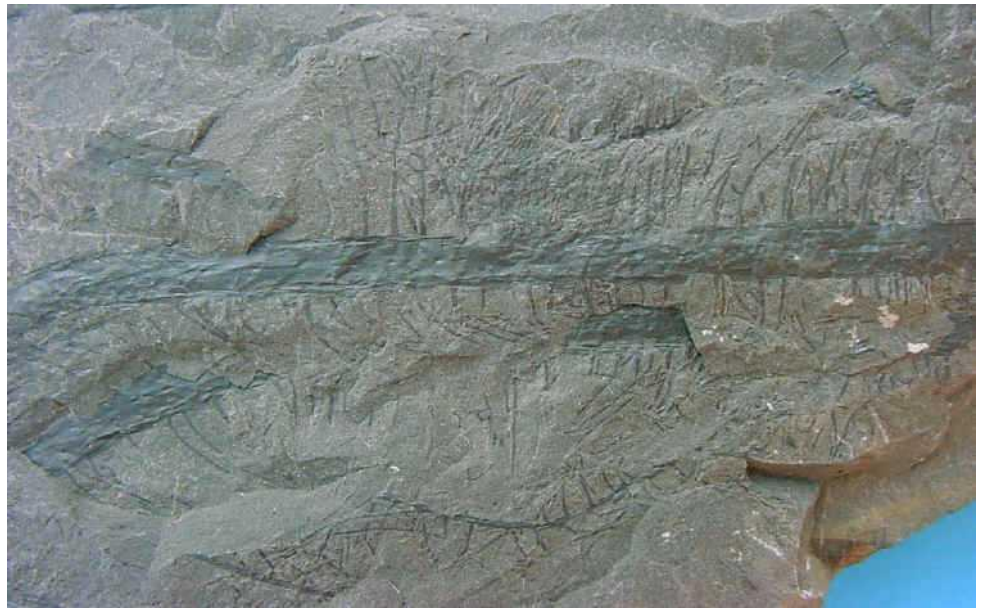
Morceaux de tronc de Calamite, in situ (à gauche), isolé (à droite)

La racine : Les racines de Calamites ne sont pas articulées, elles ont une moelle plus ou moins déchirée et une vascularisation alterne banale avec des formations secondaires parfois importantes. Le **péricycle** (☒ Tissu caractéristique des racines, limité vers l'extérieur par l'endoderme et vers l'intérieur, par le phloème. Son rôle dans la racine formée est de créer les racines secondaires Le péricycle est également impliqué dans la circulation de l'eau et des nutriments jusqu'au cylindre central) manque et l'endoderme est double comme chez les prêles actuelles. L'écorce primaire a de grandes lacunes **aérifères** (☒ qui font passer l'air).

Les racines portent de fines racines latérales qui étaient attachées aux nœuds des rhizomes. Deux types sont distingués: *Pinnularia* : les radicelles sont disposées en deux rangées plutôt régulières. *Myriophyllites*: les radicelles sont fixées de manière irrégulière sur toute la surface de la racine principale. Généralement les radicelles ou *Pinnularia* sont plus longues que celles de *Myriophyllites* . Dans le dernier ils apparaissent plus chaotiquement (Photos page) suivante



Pinnularia capillacea



Myriophyllites



Rhizome avec des radicelles du type *Pinnularia capillacea*

Les feuilles : Celles des gros rameaux et des tiges sont encore inconnues, par contre le feuillage des éléments plus petits, généralement isolés de l'arbre a prêté à confusion, certains auteurs pensant qu'il s'agissait de plantes flottantes à part entière. Il a fallu trouver ces éléments en connexion pour se rendre compte qu'ils appartenaient à Calamites.

Ces petits éléments de feuillage sont appelés Annularia et Asterophyllites.

Annularia est constitué de rameaux porteurs de verticilles de feuille (deux à chaque nœud et diamétralement opposés). Ces feuilles sont verticillées, lancéolées ou en forme de spatules, plus ou moins soudées à la base et étalées. Elles peuvent aussi être plus allongées, il existe de douze à dix huit feuilles par verticille formant des rosettes caractéristiques. On a pu, parfois avec une certaine incertitude, relier Annularia à son arbre porteur de la manière suivante (Cf. forum des Sciences de la vie, de l'espace et de la Terre) :

Annularia radiata = *Calamites carinatus*

Annularia stellata = *Calamites cruciatus* (Cf. L. Moret) ou *Calamites multiramis* (Cf. L. Emberger)

Annularia sphenophylloïdes et *Annularia microphylla* restent à ce jour, orphelins de leurs arbres

Asterophyllites est constitué de feuilles étroites, uninervées, très pointues et les verticilles sont ne général relevés vers la haut au lieu d'être à plat. Les rameaux des grosses tiges présentent une disposition **distique** (☞Qualifie des organes disposés sur deux rangées opposées, le long d'un axe commun et sur un même plan).

Comme pour Annularia, on a essayé de relier Asterophyllites à son arbre porteur avec le résultat suivant :

Asterophyllites paleacus = *Calamites paleacus*

Asterophyllites equisetiformis = *Calamites alternans* ou plus probable *Calamites göpperti* et *Calamites cisti*

Quatre espèces restent orphelines : *Asterophyllites longifolius*, *grandis*, *charaeformis*, *lycopodioides*



Annularia radiata



Annularia stellata



Annularia sphenophylloides



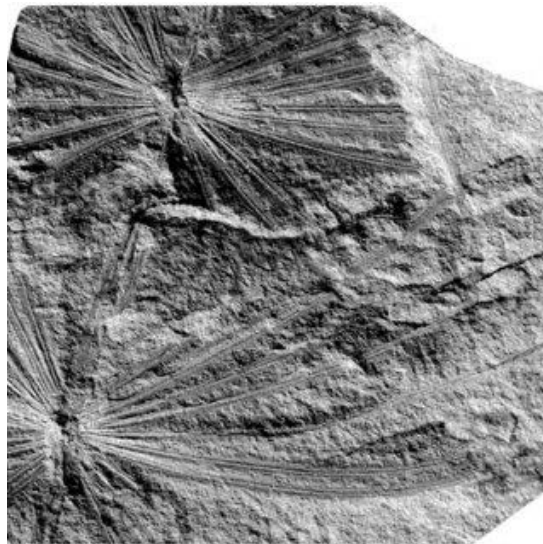
Annularia microphylla



Asterophyllites equisetiformis



Asterophyllites longifolius



Asterophyllites charaeformis

La fructification : L'appareil sporifère de Calamites forme des sortes d'épis terminaux, solitaires ou en verticilles. On lui a donné les noms de Calamostachys, Paleostachya et Macrostachya. Les considérations plus récentes de L. Moret (1964) l'emportent sur celles d'Emberger (1944) qui donne le nom de Macrostachya à une simple empreinte.

Calamostachys correspond à l'épi fructifère d'*Annularia stellata* donc de *Calamites cruciatus* ou *Calamites multiramis*, il peut aussi dans certaines formes être rapproché de *calamites alternans*. Il est composé de verticilles fertiles alternant avec des verticilles stériles composés de seize écailles protectrices. Les verticilles fertiles sont formés de huit **sporangiophores** (↗Petits axes verticillés de l'épi sporangifère, sous lequel sont situés les sporanges, ils jouent le rôle de lentilles, focalisant la lumière sur le côté opposé) portant chacune quatre sporanges à leur extrémité.

Paleostachya correspond à un épi fructifère attribuable à *Calamites sachsei*. Les sporanges sont insérés à l'aisselle des écailles protectrice ou entre ces écailles (Cf. L. Moret).

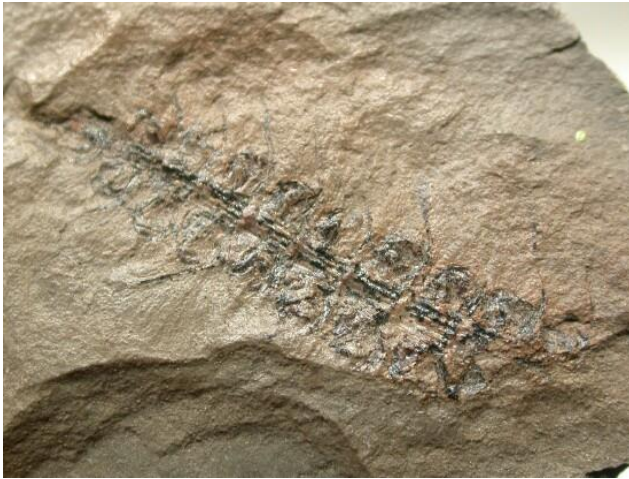
Macrostachya présente un épi fructifère très gros et dense, formé de nombreux verticilles alternes, emboîtés et serrés. Il pourrait appartenir à *Calamites crassicaulis*.

Pour nous résumer :

Calamostachys = *Anularia stellata* ou *Annularia radiata* ou *Asterophyllites equisetiformis* ou *Asterophyllites longifolius* ou *Asterophyllites grandis* ou *Asterophyllites charaeformis* = *Calamites cruciatus*, *multiramis* ou *alternans*

Paleostachya = ? = *Calamites sachsei*

Macrostachya = ? = *Calamites crassicaulis*



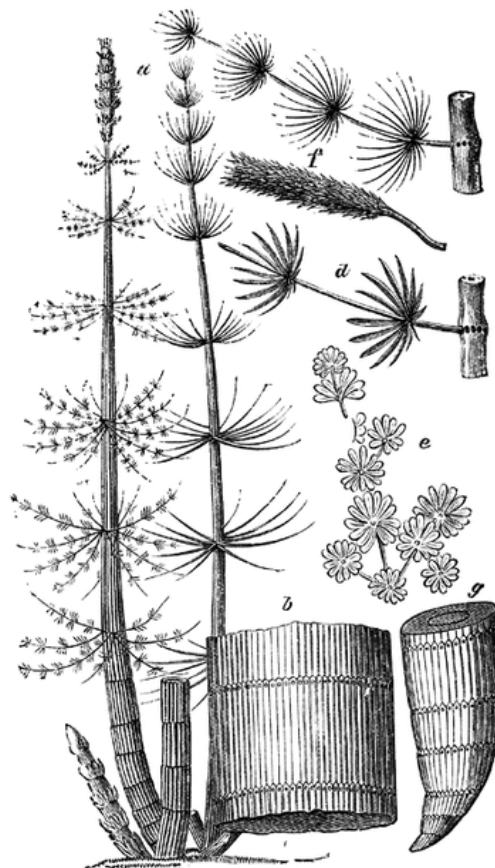
Calamostachys



Paleostachya



Macrostachya

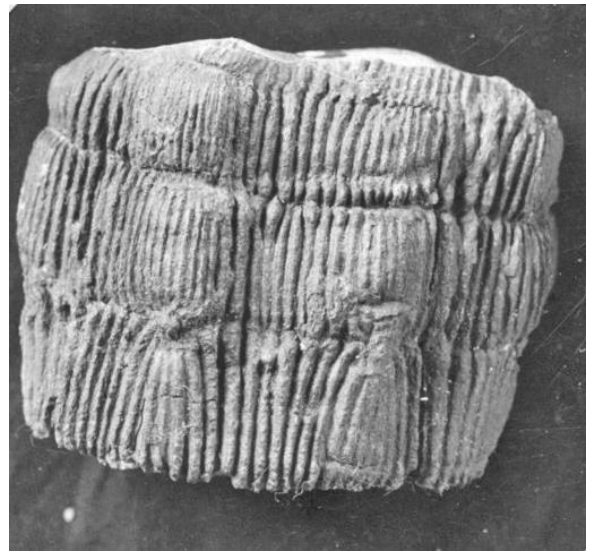


Les différents composants de Calamites : **a** : Reconstitution de Calamites, **b** : Grossissement de la tige principale,
d : Feuillage d'Asteropyllites, **e** : Feuillage, Annularia, **f** : Epis, **g** : Vue en tranche

© PRINCIPALES ESPÈCES DE CALAMITES DU STÉPHANIEN



Calamites cisti



Calamites cruciatus

Calamites göpperti (pas d'image)

PSARONIUS (Cotta 1832)

① ÉTYMOLOGIE

Le mot Psaronius vient du grec ψαρονίος qui a donné en latin *psaronius*, "pierre précieuse", le rapport avec l'arbre fossile n'est pas vraiment évident car il semblerait que les auteurs aient fait une erreur de traduction car Psaronius en latin ne signifie pas pierre précieuse mais qualifie une variété de marbre.

Cette étymologie a été revue en 2009 par A. Braun lors d'un colloque de la société botanique d'Alsace. Les mineurs alsaciens donnaient le nom de "Stâr" à certaines pierres pour leur similitude de forme avec celle d'un étourneau or en grec ancien étourneau se dit ψαρ, ψαροξ (psar, psaros), ce qui a donné le nom scientifique de Psaronius.

② TAXONOMIE

Règne : Végétal

Embranchement : Ptéridophytes

Classe : Filicophytes

Ordre : Marattiales

Famille : Marattiacées

Genre : Psaronius

③ REPÈRE CHRONOLOGIQUE

Système: Carbonifère

Série : Pennsylvanien $\Rightarrow 323,2 \pm 0,4$ à $298,9 \pm 0,15$ millions d'années

Étage : Stéphanien $\Rightarrow 303,4 \pm 0,9$ à $299 \pm 0,8$ millions d'années (A, B, C)

④ PALÉOENVIRONNEMENT ET PALÉOCLIMAT

Il a été démontré que les Psaronius peuplaient les lagunes et les régions marécageuses à fond vaseux et tourbeux sur lesquels ils étaient fixés. Apparus au Carbonifère inférieur (Culm = 359Ma – 318Ma), ils prolifèrent tout au long du Carbonifère, connaissent leur apogée au permien ($298,9 \pm 0,2$ à $252,2 \pm 0,5$ Ma) pour décliner au Trias inférieur au cours duquel ils disparaissent. Ils ont réussi à traverser le climat chaud et humide de la majeure partie du carbonifère mais également la période de refroidissement du Carbonifère supérieur et celle du réchauffement du Permien, rescapé du désastre écologique de la crise **anoxique** (\sphericalangle Un milieu anoxique est dépourvu d'oxygène, ou a perdu tout l'oxygène) du Permien/Trias, le climat sec du trias inférieur leur fait céder la place aux Cycades et ginkgophyta.

⑤ PRÉSENTATION ET CARACTÉRISTIQUES



Reconstitution de Psaronius



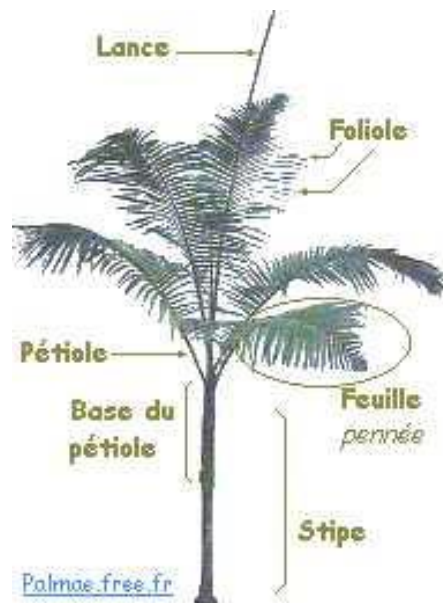
Psaronius dans son environnement

Le tronc :

Grande fougère arborescente, la "tige" de *Psaronius* pouvait atteindre 10m de hauteur. Elle présentait deux parties distinctes : un axe ou cylindre central, et une zone externe ou **corticale** (↗ Le cylindre cortical, ou cortex, est un tissu cylindrique creux situé au centre d'une tige ou d'une racine végétale. Formé à partir du méristème fondamental [Tissu jeune, à cellules serrées, qui engendre les autres tissus végétaux], il est constitué par les trois types de tissus fondamentaux : sclérenchyme, parenchyme et collenchyme) formée par des racines plongées dans le tissu cortical lui-même ou enveloppant extérieurement la tige.

Ces cylindres sont remplis d'un tissu cellulaire offrant des lacunes plus ou moins étendues et présentant, en leur centre, un faisceau de vaisseaux rayés ayant la forme d'une étoile à plusieurs branches d'où le nom d'Asterolythes parfois donné à la tige (Cf. Ad. Brongniart in "notice sur *Psaronius Brasiliensis*" – 1872).

Le **stipe** (↗ Le stipe ou faux-tronc est, en botanique, la tige robuste de plantes terrestres comme les palmiers, les yuccas, les dragonniers, les fougères arborescentes ou encore les bananiers) est entouré d'un manchon de **pétioles** (↗ Le pétiole désigne la pièce foliaire, reliant le limbe à la tige. Il a la même structure interne qu'une tige, et est composé d'un faisceau de vaisseaux conducteurs) comme le sont les troncs de palmiers (Dessin ci-dessous)



dfcccccLe pied était renforcé par une épaisse couche de racines interpétiolaires (Cf. L. Emberger). La partie supérieure de la "tige" montrait à sa surface des cicatrices foliaires très nettes.



Morceaux de "tronc" de *Psaronius* (à gauche), section du même "tronc" (à droite)

La racine : Le système racinaire de *Psaronius* comprenait trois régions principales (Cf. F. Pelourde) :

1. Une région basale située à l'intérieur même de la tige
2. Une région médiane caractérisée par la présence de touffes de cellules
3. Une région terminale dans laquelle la gaine scléreuse est séparée de l'épiderme par plusieurs assises de **parenchyme** (↗ Le **parenchyme** est un tissu végétal non spécialisé dont les cellules possèdent de minces parois, il est parfois qualifié de tissu de remplissage).

Les racines de *Psaronius* formaient donc un épais manchon entourant la tige assurant un rôle de soutien pour l'ensemble de la plante. Certaines pouvaient atteindre 40cm d'épaisseur.

Il existe dans la racine de *Psaronius* des caractères anatomiques permettant la distinction des espèces (Cf. F. Pelourde).



Restes du manchon des racines adventives de *Psaronius* (à droite on voit bien le faisceau des racines)

Les feuilles : *Psaronius* portait, à son sommet de vastes **frondes** (☞ La fronde désigne l'organe végétal qui joue le rôle de feuille chez certaines plantes telles que palmiers et fougères) en disposition alterne.

La feuille de *Psaronius* porte le nom de *Pecopteris*.

Chez *Pecopteris*, les pinnules sont généralement petites, arrondies à leur sommet, rarement dentées ou lobées et largement insérées sur le rachis. On constate la présence d'une nervure médiane nette et des nervures latérales simples ou groupées par deux ou trois et plus fines.

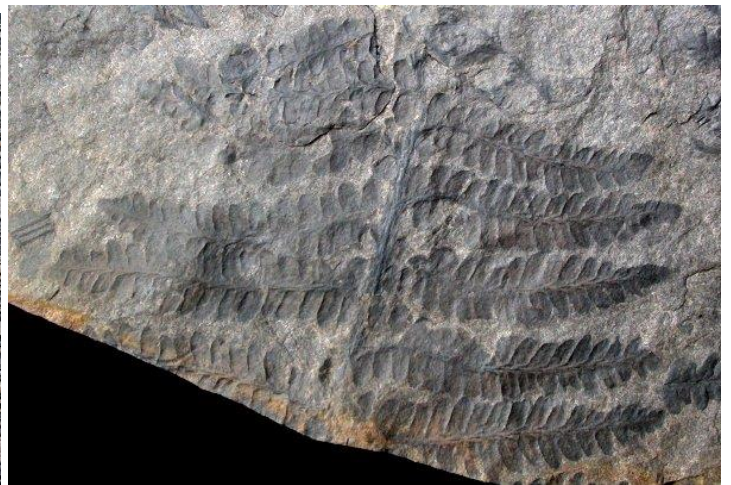
Les *Pecopteris* sont répartis en trois groupes :

1. *Pecopteris cyathoides*, dont les pinnules nettement distinctes les unes des autres, sont non contractées à leur base et possèdent des nervures latérales peu divisées.
2. *Pecopteris unitae*, dont les pinnules sont soudées les unes aux autres, dans leur partie inférieure.
3. *Pecopteris névroptéroïdes*, dont les pinnules sont légèrement étranglées à leur base.

Dans le premier groupe on trouve *Pecopteris cyathea* (Stéphanien B et C) et *Pecopteris arborescens* (Stéphanien A)

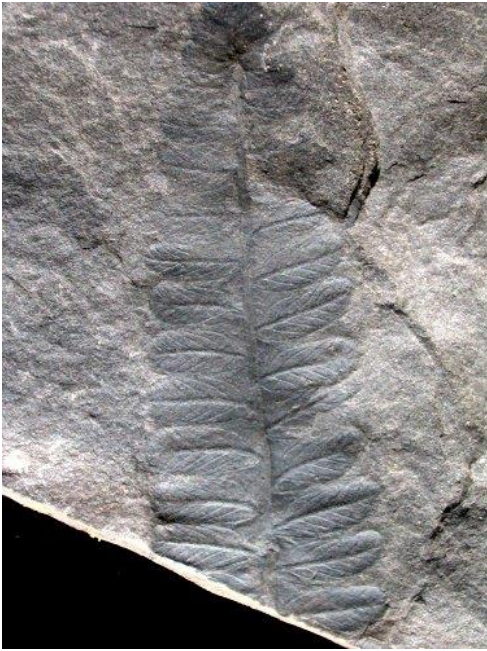


Pecopteris cyathea

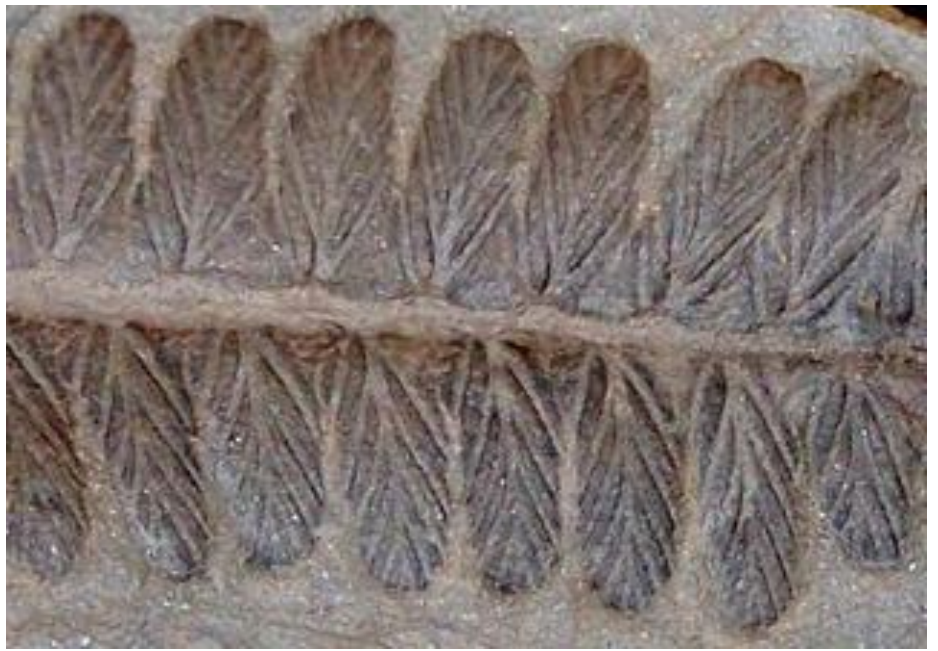


Pecopteris arborescens

Dans le deuxième groupe on trouve *Pecopteris unita* (Stéphanien A, B et C) et *Pecopteris feminaeformis* (Stéphanien B et C).



Pecopteris unita



Pecopteris feminaeformis

Dans le troisième groupe on trouve *Pecopteris polymorpha* (Stéphanien A, B et C)



Pecopteris polymorpha

Certaines espèces ne figurent pas dans la répartition proposée par F. Pelourde, se sont : *Pecopteris hemitelioides*, *Pecopteris lepidorachis*, *Pecopteris candollei*, *Pecopteris densifolia*, *Pecopteris plücknelli*, *Pecopteris lamurensis*, ces espèces appartenant toutes au Stéphanien avec une mention spéciale pour *Pecopteris lamurensis* trouvé dans le Stéphanien A du Gard.



Pecopteris lepidorachis



Pecopteris candollei



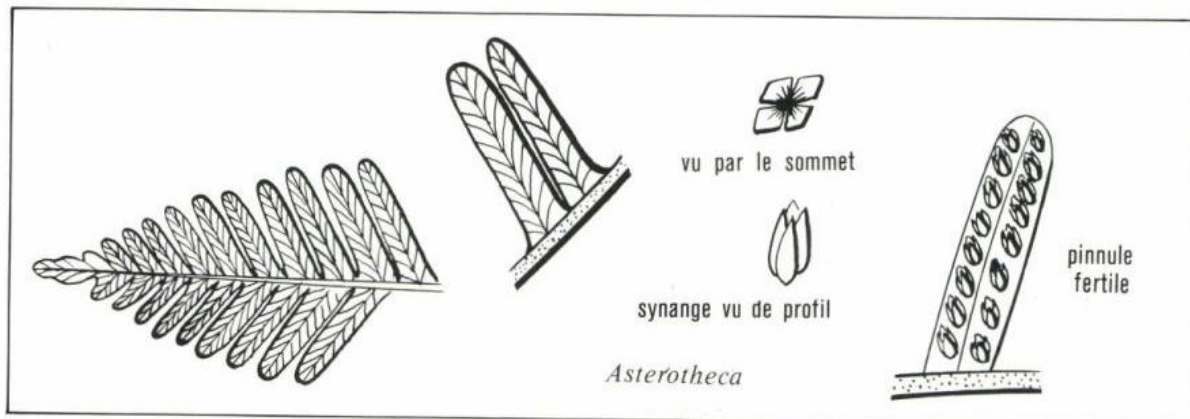
Pecopteris densifolia



Pecopteris lamurensis

Le pétiole de la feuille a été nommé Stipitopteris (Cf. Grand'Eury)

La fructification : La fructification de Psaronius est appelée *Asterotheca*, il représente la feuille fertile. Les **synanges** (☞ Groupes de sporanges soudés entre eux chez certaines espèces de ptéridophytes comme les Ophioglossacées) formés de 4-5 sporanges lâchement unis de part et d'autre de la nervure médiane de la penna ultime sont protégés par le débordement du limbe. Les sporanges sont allongés, aigus, sans anneau à **déhiscence** (☞ Ouverture spontanée d'organes végétaux clos [anthères, fruits] suivant des zones définies, pour libérer leur contenu tels que graines, pollen, spores) du côté interne



Asterotheca

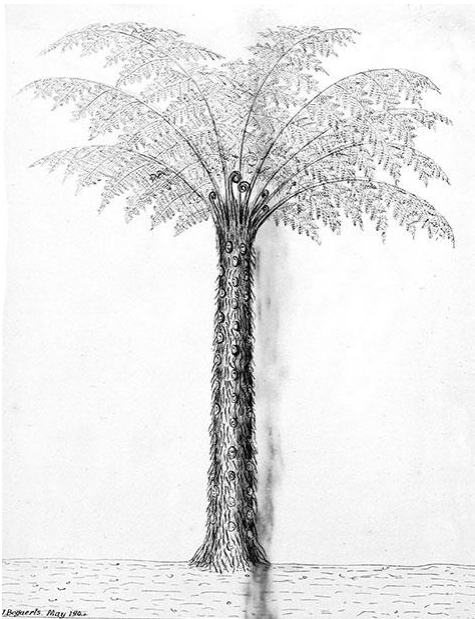
⑥ PRINCIPALES ESPÈCES DE PSARONIUS DU STÉPHANIEN

Les Psaronius peuvent être classés d'après le nombre des séries longitudinales de feuilles qu'ils ont portées, lequel est en rapport direct avec le mode de disposition de leurs faisceaux (Cf. Zeller cité par F. Pelourde)

1. *Psaronius polyptichi*, possédant plusieurs séries de feuilles et pourvus d'une gaine scléreuse en dedans de leur manchon de racines.
2. *Psaronius tetrastichi*, pourvus de quatre séries de feuilles
3. *Psaronius distichi*, connu seulement par des empreintes auxquelles on a donné le nom de Megaphyton

Toute la difficulté tient à l'absence de certitude concernant la réelle identité de Psaronius, en effet les espèces *P. infarctus* et *bibractensis* du groupe 1 de la classification de Zeiller n'ont été avérés comme d'authentiques Psaronius mais comme des *Ptychopteris* ou des *Caulopteris*. Dans le même ordre d'idée *P. brassiliensis* et *P. asterolithus* ont été rapprochés de l'empreinte de *Caulopteris aliena*. Enfin *P. brongniarti* et *P. levyi* du troisième groupe ont pris le nom de Megaphyton.

Il n'en reste pas moins que pour Brongniart *P. brassiliensis* est un Psaronius à part entière comme celui décrit par Albert Braun ou Grand'Eury *P. alesiensis*. En fait cela reste un problème de terminologie, chacun au cours du temps et de ses études ayant donné des noms différents aux structures de la fougère arborescente Psaronius ce qui parfois donne l'impression de ne pas avoir affaire à la même plante. Ainsi, les surfaces couvertes de racines de Psaronius sont connues sous le nom générique de Tubicaulites, les troncs lorsqu'ils sont complets sont décrits sous le nom de Caulopteris dont la **phyllotaxie** (↻ordre dans lequel sont implantés les feuilles ou les rameaux sur la tige d'une plante) est en spirale. Comme on peut le voir ci-dessous Caulopteris n'est en fait qu'un Psaronius "habillé" et Megaphyton dont la différence avec Psaronius semble tenir uniquement à la forme et au nombre des frondes.



Caulopteris

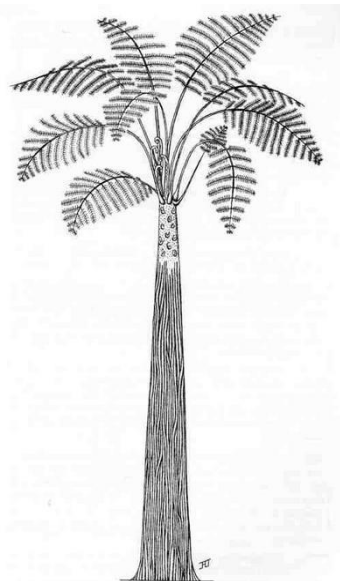
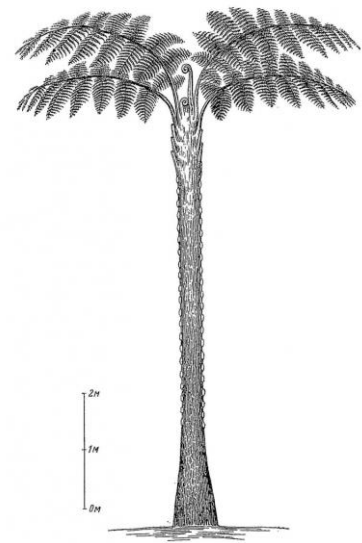


Figure 11. Reconstruction of *Psaronius*, a tree fern
(Drawn by Jerry Jenkins after various sources)

Psaronius



Мегафитон sp. Реконструкция древовидного папоротника с древесной тканью *Psaronius* sp. По Гиршману.

Megaphyton

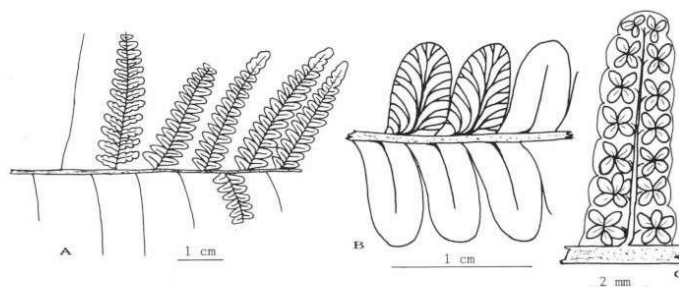
⑦ RATTACHEMENT DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE PECOPTERIS À LEURS SUPPORTS

Comme nous l'avons vu précédemment, la tige des Pecoptéridées a pris différentes appellations :

Psaronius, *Tubicaulites*, *Caulopteris*, *Ptychopteris* ou *Megaphyton*. Cela ne facilite pas le rattachement des différents types de frondes à leurs tiges support.

Essayons d'y voir plus clair et de ne proposer que des rapprochements avérés par des découvertes de la fronde en connexion.

Pecopteris miltoni = Fronde de Psaronius



Pecopteris miltoni (Artis)

- A : Fragment de fronde bipinné.
- B : Pinnules avec nervation.
- C : Pinnule fertile avec sores de type *Asterotheca*.



La plupart des auteurs soit passent sous silence d'éventuel rapprochement (faute de certitude quant au matériel disponible) soit considèrent que la majeure partie des Pecopteridées est à associer à Psaronius (faute de preuves du contraire).

Les candidats les plus sérieux seraient *Pecopteris arborescens*, *cyathea*, *feminaeformis*, *densifolia* et *lamurensis*. Il semble avéré que *Pecopteris asterotheca* ait pour tige *Caulopteris* et *Pecopteris senftenbergia* Megaphyton.



Pecopteris asterotheca



Pecopteris

MEDULLOSA (Cotta 1832)
ET AUTRES MÉDULLOSÉES

① ÉTYMOLOGIE

Le mot Medullosa vient du latin classique medullus qui signifie "empli de moelle", évoquant ainsi une des caractéristiques des tiges de la famille des Médullosées.

② TAXONOMIE

Règne : Végétal

Embranchement : Spermatophytes

Classe : Préridospermaphytes

Ordre : Ptéridospermales

Famille : Médullosées

Genre : Medullosa

③ REPÈRE CHRONOLOGIQUE

Systeme:

Carbonifère

Série :

Pennsylvanien $\Rightarrow 323,2 \pm 0,4$ à $298,9 \pm 0,15$ millions d'années

Étage :

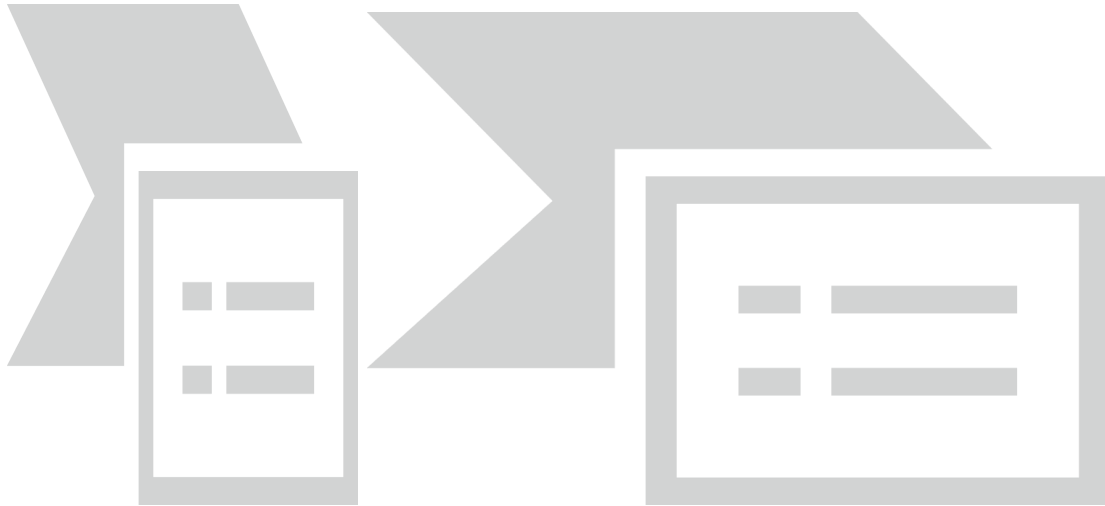
Stéphanien $\Rightarrow 303,4 \pm 0,9$ à $299 \pm 0,8$ millions d'années (A, B, C)

④ PALÉOENVIRONNEMENT ET PALÉOCLIMAT

Il a été démontré que les Medullosa peuplaient les marais à fond vaseux et tourbeux sur lesquels ils étaient fixés. Apparus au Carbonifère inférieur (Culm = 359Ma – 318Ma), ils connaissent leur apogée au Wesphalien/Stéphanien pour s'éteindre au début du permien à l'Autunien (299 - 282 Ma).

Au Carbonifère, les flores des marécages houillers occupaient toutes les zones intertropicales. Le suivi des modifications du couvert végétal a montré que les derniers refuges de ce type de végétation de climat chaud et humide, dans un contexte d'aridification planétaire, sont un chapelet d'îles qui bordait l'est de l'océan Téthys (correspondant à l'actuelle Chine du Sud). Les dernières études montrent que ces refuges isolés ont été le point de départ de la reconquête végétale, des "berceaux" de spéciation à l'origine de lignées nouvelles qui se sont répandues au cours de l'ère secondaire après une crise d'extinction massive. Les fougères arborescentes de type Sigillaria, et les traces fossiles associées retrouvées dans des veines de charbon précisent la présence d'une forêt de type tropical responsable de la formation de charbons. Ces forêts sont des marqueurs de climat tropical, chaud et humide.

⑤ PRÉSENTATION ET CARACTÉRISTIQUES



Reconstitution de Medullosa (à gauche) et Medullosa dans son paléoenvironnement (à droite)

Le tronc : La tige est ici polystélisque (à plusieurs stèles) avec moelle centrale, cette tige est décrite pour ses ramifications sous le nom de Myeloxylon. Cette tige atteint 2,3 cm de diamètre et porte des frondes fourchues avec des branches ou des bourgeons axillaires. . Les bases de Rachis sont **décurrentes** (↗ Qui se prolonge au-delà du point d'insertion habituel) et sont séparées les unes des autres par une rangée discontinue de faisceaux sclérotiques et de la tige par un **périderme** (↗ Couche superficielle des parties aériennes d'une plante) proéminent. Sa hauteur de 4m jusqu'à 8m pour une stèle trop fine laisse supposer qu'elle ne conservait son équilibre que grâce à ses congénères, chacune épaulant l'autre (Cf. J. Broutin & M. Berthelin – 2006).



Identification de Myeloxylon (à gauche) et section de la tige de Medullosa (à droite)

La racine : Comme la plupart des Ptéridospermées, Medullosa émettait des racines secondaires orientées par rapport à l'axe de la racine principale. Dans le cas des racines secondaires **diarches** (↗ En botanique, la diarchie est en rapport avec la stèle botanique, la partie centrale des tiges et des racines des plantes vasculaires entourée de l'endoderme et comprenant la moelle, le bois, le liber et les formations libéroligneuses) le plan des **faisceaux ligneux** (↗ parties du système vasculaire d'une plante vasculaire) est donc longitudinal, c'est-à-dire passe par l'axe du faisceau ligneux d'insertion.

Le passage de la tige à la racine se fait par un tissu de raccord et la racine se montre comme un organe indépendant inséré sur la base de la tige. La **zone cambiale** (↯ Zone du cambium, du latin médiéval *cambium*, du latin classique *cambiare* signifiant *changer*, est une couche cellulaire cylindrique contenue dans les tiges et les racines des plantes supérieures vivaces, à l'exception des monocotylédones, et qui assure la croissance des axes en épaisseur. Le ***cambium interne*** engendre du bois et du liber et des tissus conducteurs, le ***cambium externe*** engendre du liège et tissu protecteur) peut également présenter des plissements, vers l'extérieur et fournir des tissus libéro-ligneux à orientation inverse, ce qui explique la structure si particulière des Médullosées.



Reconstitution de Medullosa avec son système racinaire

Les feuilles : Elles posent problème dans la mesure où une grande variété peut être attribuée aux Médullosées en générale, mais plus difficilement au genre Médullosa. Il faudra donc ici présenter l'ensemble des frondes des Médullosées, à l'exception toute fois d'Alethopteris, de Neuropteris et d'Odontopteris qu'il est possible de rattacher directement à Médullosa (Cf. Emberger)

Alethopteris (Sternberg – 1825)

est une forme buissonnante, aux frondes de grandes tailles, possédant des pinnules adhérentes entre elles à la base, donnant lieu à un bord supérieur contracté et un bord inférieur décurrent (Cf. Emberger)

Les nervures des pinnules comportent une nervure médiane bien marquée de laquelle partent des nervures latérales serrées et recourbées perpendiculairement sur le bord de la pinnule.

Les pinnules sont insérées obliquement sur les rachis (Cf. Pelourde)



***Alethopteris bohemica* (à gauche) et *Alethopteris serli* (à droite)**

Lonchopteris (Brongniart – 1828)

présente à peu près les mêmes caractéristiques qu' *Alethopteris*, buissonnante avec de grandes frondes. La différence porte sur les pinnules qui sont ornées de nervures latérales dessinant un réseau à mailles polygonales (Cf. L. Moret)



***Lonchopteris rugosa* détail des pinnules (à gauche) et penne complète (à droite)**

Callipteridium (Weiss – 1870)

Frondes dont les rachis sont pourvus d'une ou deux pinnules dans chacun des intervalles compris entre deux pennes simplement pinnées (Cf. Pelourde).

Les pinnules sont fixées au rachis par toute leur base mais ne sont pas soudées latéralement. Les nervures latérales sont fines et très inclinées sur la nervure principale.

Les pinnules diminuent de taille dans la zone d'insertion des pennes sur le rachis principal. L'espèce dominante du Stéphanien moyen et supérieur est *Callipteridium gigas*



Callipteridium gigas (penné)

comparée à

Pinnule de callipteridium (à gauche)

celle d'alethopteris (à droite)

Callipteris présente de grandes feuilles bipinnées et les pinnules arrondies au sommet possèdent un bord décurrent et un bord contracté très marqué (Cf. L. Moret). En outre, entre les diverses pennes, les rachis étaient garnis de pinnules isolées dont la taille diminuait graduellement de haut en bas (Cf.F. Pelourde). Présent à la fin du Carbonifère, cette fronde connaît son apogée au début du Permien.



Callipteris conferta (à gauche) et callipteris sinuata (à droite)

Neuropteris

Les frondes sont de grande taille avec un rachis strié longitudinalement et fourchu à son extrémité. Le gros rachis porte de grandes pinnules orbiculaires d'un type "anormal" que l'on a nommé Cyclopteris.



Cyclopteris orbicularis

Reconstitution de l'insertion de Cyclopteris sur le rachis

Au contraire les branches de la fourche se ramifient pour donner des pennes porteuses de pinnules normales, caractérisées par leur nervure médiane qui n'atteint pas le sommet de la feuille et les nervures latérales qui, au lieu d'être simples, sont plusieurs fois bifurquées. Les pinnules sont échancrées en forme de cœur à la base et ne sont fixées au rachis qu'en un seul point.

Les Médullosées à feuillage de Neuropteris ont été attribuées à Neuropteromedullosa (Lotsy 1909) reprise de l'identification de Cotta en 1832 qui l'avait attribué à Médullosa *stellata*. La tige porteuse est bien une tige de Médullosa.



Neuropteris plicata (à gauche) et *Neuropteris eveni* (à droite)



Neuropteris *capitata* (à gauche) et Neuropteris *rarinervis* (à droite)



Neuropteris *flexuosa* (à gauche) et Neuropteris *gigantea* (à droite)



Neuropteris ovata (à gauche) et Neuropteris heterophylla (à droite)



Neuropteris acutifolia (à gauche) et Neuropteris inflata (à droite)



Neuropteris obliqua* (à gauche) et *Neuropteris scheuchzeri

Les illustrations ci-dessus sont tirées des travaux de George Langford (1876-1964) "*Fossil Flora and Fauna of the Pennsylvanian Period, Will County, Illinois*"



***Neuropteris cordata* (à gauche) et *Neuropteris auriculata* (ou *osmondae* selon les auteurs)**

Linopteris : Il présente de fortes similitudes avec Neuropteris si ce n'est que la nervure est de type réticulée et à mailles allongées et serrées à la périphérie. Le long des gros rachis s'échelonnent des pinnules anormales cycloïdes qui, comme les pinnules normales présentent une nervation réticulée. Les nervures secondaires, au lieu d'être libres, s'**anastomosent** (☞ décrit la fusion physique et fonctionnelle des organes de deux végétaux, en général appartenant à la même espèce) entre elles de manière à constituer un réseau régulier (Cf. F. Pelourde)



Détail de nervation anastomosée de Linopteris (Stéphanien A)



Linopteris muensteri (à gauche) et Linopteris subbrongniarti (à droite)

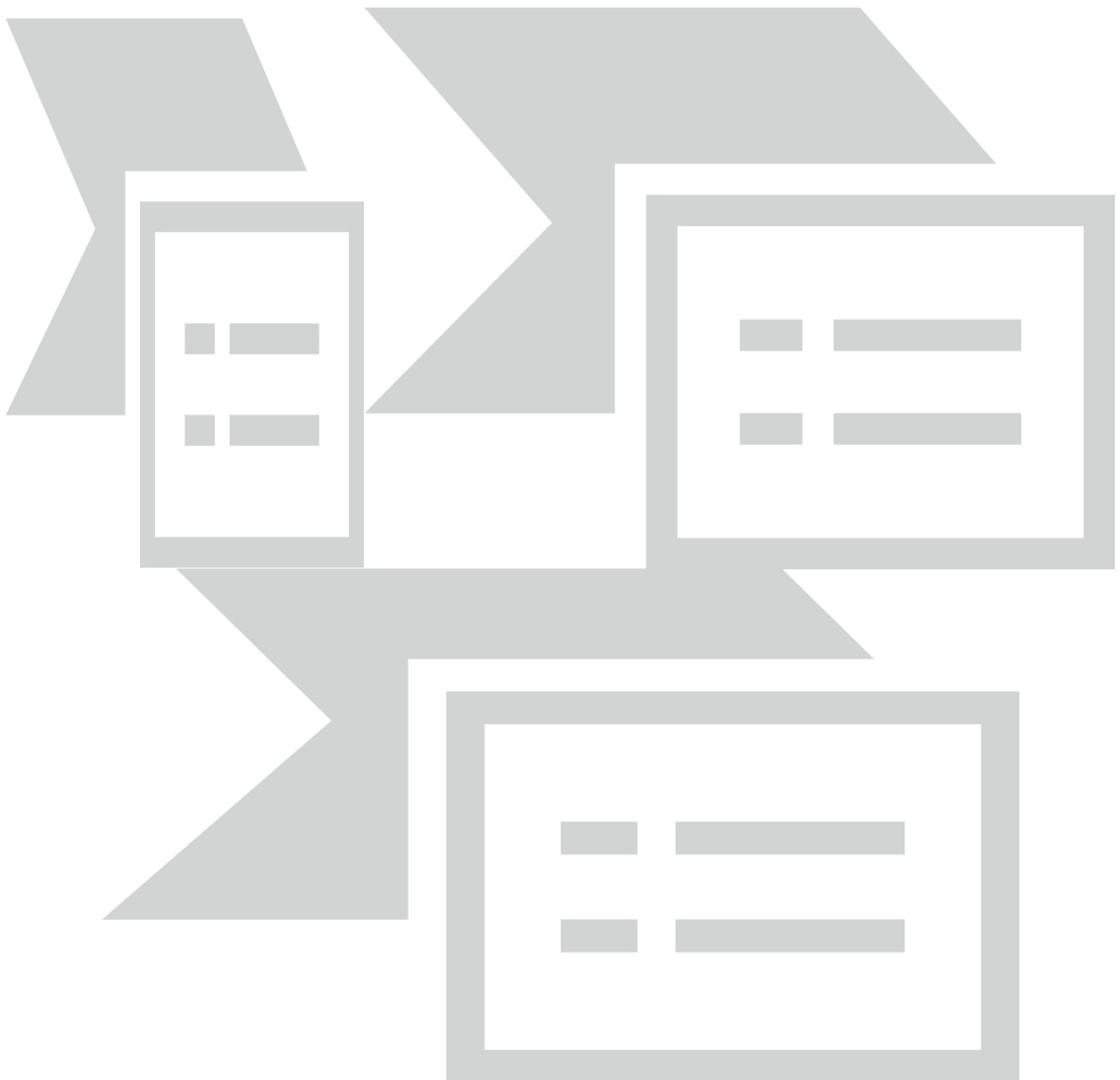


Linopteris (hexagonocarpus) (à gauche) et Linopteris obliqua (à droite)



Reconstitution de Linopteris

Odontopteris : Comme pour Alethopteris, les pinnules sont soudées à leur base et présentent un bord décurent et un bord contracté mais il n'existe pas de nervure médiane nettement individualisée et les nervures secondaires issues pour la plupart du rachis principal sont légèrement obliques et bifurquées. *Odontopteris minor* à petites pinnules étroites caractérise le Stéphanien C tandis qu'*Odontopteris reichi* aux pinnules plus larges et où il existe des pinnules anormales cycloptéroïdes caractérise le Stéphanien A et B (Cf. L. Moret). Les pinnules peuvent être plus ou moins aiguës ou bien arrondies au sommet et dans chaque penne, la pinnule basilaire est le plus souvent bilobée. Le rachis des fronde était bifurqué un certain nombre de fois et pennés seulement sur leurs dernières subdivisions lesquelles portaient dans chaque bifurcation, du côté externe des penne simplement pinnées et du côté interne des penne bipinnées. Vers leur sommet, les branches de chaque dichotomie possédaient uniquement des penne simplement pinnées. Généralement au dessous de leur dernière bifurcation, les rachis possédaient aussi de grandes pinnules simples, ovales ou réniformes, à nervures rayonnantes auxquelles on a donné le nom de Cyclopteris (Cf. Brongniart cité par Pelourde).



Odontopteris brardii photo et dessin des pinnules



***Odontopteris schlotheimi* (à gauche) et *Odontopteris obtusa* (à droite)**



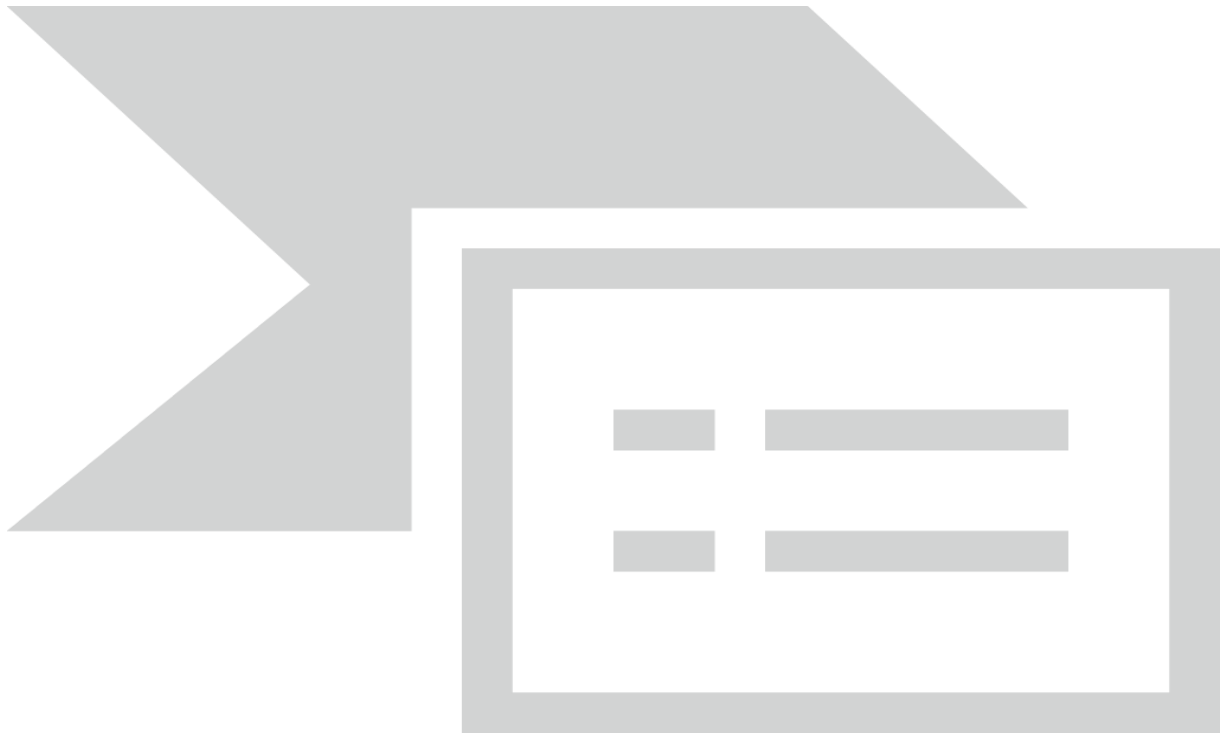
***Odontopteris subcuneata* photo et dessin des pinnules**



***Odontopteris reichana* photo et dessin des pennes et pinnules**



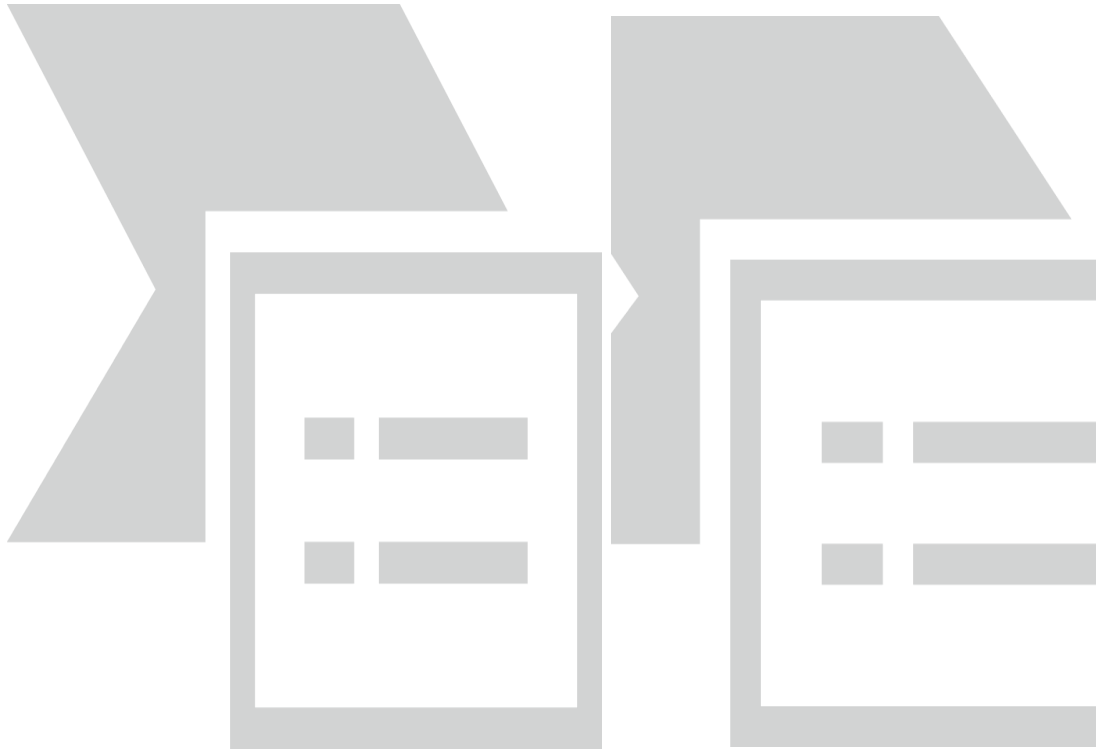
***Odontopteris aequalis* photo et dessin d'une penne**



Odontopteris zeilleri, détail d'une fronde



Odontopteris neuropteroid (à gauche) et Odontopteris genuina (à droite)



Reconstitution d'Odontopteris (à gauche) qui ne serait en fait que *Medullosa thompsoni* (à droite)

Mixoneura :

Fronde principalement du Wesphalien, elle présente des caractères d'Odontopteris (pinnules des extrémités des penes) et de Neuropteris (pinnules de la base des penes). Certains auteurs dont George Langford en font synonyme de Neuropteris ovata, d'autres d'Odontopteris voir d'Alethopteris tant sa position intermédiaire entre les genres Odontopteris et Neuropteris n'est pas formellement démontrée.



***Mixoneura wagnerii* (à gauche) en comparaison avec *Neuropteris ovata* (à droite)**

Neuropteridium :

Présente des pinnules larges et cordiformes, les frondes une seule fois pinnées possèdent des pinnules à base dissymétriques. La nervure principale de chacune de ces pinnules est décurrente vers le bas sur le rachis correspondant (Cf ; L. Pelourde). C'est à Schimper que l'on doit en 1891 l'élévation au rang de genre de Neuropteridium considéré jusque là comme un sous genre de Neuropteris dont la fronde, elle, est bi-pennée. Léa Grauvogel-Stamm de l'institut de géologie de Strasbourg reprenant la description de Schimper parle de pinnules linguiformes, oblongues-linéaires ou ovales rétrécies à la base et plus ou moins **auriculées** (Se dit d'un organe présentant latéralement à sa base des éléments en forme de petites oreilles). Leurs bords sont entiers mais à cause de leur consistance délicate, ils se présentent plus ou moins dilacérés.

Ce genre typiquement du Permo-Carbonifère et du Trias du **Gondwana** (Ancien méga-continent disparu qui réunissait, à la fin de l'ère primaire, l'Amérique du sud, l'Antarctique, l'Afrique, l'Inde et l'Australie. Il était issu de la fracture de la Pangée, ancien continent qui rassemblait l'ensemble des terres émergées) a été rapproché de Cardiopteris du Culm de l'hémisphère nord.



Neuropteridium nervosum (à gauche) et dessin de **Neuropteridium validum** (à droite)



Reconstitution de Neuropteridium elegans

Mariopteris : La tige très longue est caractérisée par ses bifurcations dichotomiques et sa croissance indéfinie qui en fait une véritable liane. Elle porte des pennes primaires se divisant en quatre pennes par double division dichotomique. En générale les feuilles sont grandes. Pelourde présente Mariopteris comme un genre dont les pinnules peuvent parfois prendre caractérisant de ce fait chacun de ses rachis secondaires qui se bifurquent en deux autres assez courts et absolument nus comme lui et terminés l'un et l'autre par deux pennes feuillées. Dans chacune de ces dernières, la pinnule basilaire située du côté inférieur est bilobée et plus développée que les autres.

Les rachis des pennes des feuilles se prolongeaient au-delà du limbe ce qui peut laisser supposer que ses frondes pouvaient s'appuyer sur les végétaux environnants.



Mariopteris nervosa photo (à gauche) et dessin de l'architecture d'une fronde de Mariopteris



Mariopteris muricata (à gauche) et Mariopteris sauveurii (à droite)



Mariopteris lobatifolia (à gauche) et Mariopteris wilmingtonense (à droite)

Sphenopteris :

En général les frondes sont très découpées et portent des pinnules lobées et rétrécies en coin à leur base. Cependant la forme des pinnules reste variable ce qui ne facilite pas l'identification d'autant plus que ce genre possède un feuillage identique à certaines espèces d'*Heterangium* et de *Lyginopteris*.

Les pinnules étaient pourvues d'une nervure principale bien distincte. À la base des rachis de deuxième ordre, on remarque des pinnules particulières que L. Pelourde appelle **Aphlebia** et qui sont très différentes des pinnules normales et comparables à celles que l'on peut voir chez certaines fougères (comme *Hemitelia capensis*). Les pinnules sont insérées sur le côté des rachis orienté vers le sommet des frondes.



Aphlebia



Sphenopteris rutaefolia



Dessin de *Sphenopteris tridactylis*



Sphenopteris gracilis



Sphenopteris membranacea



Sphenopteris laurenti



Hemitelia *multiflora* actuel du Bélize



Reconstitution de Sphenopteris

Taeniopteris : Les feuilles rappellent Alethopteris. Les pinnules sont grandes, oblongues ou lancéolées avec une forte nervure médiane et des nervures latérales très fines et serrées se réunissant par faisceaux de quatre en arrivant à la nervure médiane. Cette disposition rappelle celle de certaines cycadales actuelles comme Stangeria. Ce genre est très présent au Stéphanien.



Deux variantes de pinnules de Taeniopteris

La fructification

La fructification de Medullosa et des Médullosées en générale est particulièrement complexe et cette complexité tient au nombre de noms différents attribués soit aux pinnules mâles soit aux graines.

Il faut donc procéder à un premier tri éliminatoire :

- Pour le genre de fronde *Mariopteris* la fructification est encore inconnue
- Pour les genres *Callipteris* et *Callipteridium*, Emberger s'appuyant sur Grand'Eury désigne l'appareil femelle sous le nom de *Sphaerospermum* absent du reste de la littérature sur le sujet.

Pour les autres genres dont la fructification a été identifiée, il s'agit :

Alethopteris : Les organes mâles ont reçu le nom de **Whittleseya**, petits **synanges** (☞ Organes de certaines fougères provenant de la soudure de plusieurs sporanges) en clochettes denticulées et côtelées formés par la **concrecence** (☞ Croissance en commun de deux parties florales qui restent ensuite soudées). d'un grand nombre de microsporangés allongés. Les spores sont elliptiques, grosses et ornées de 2-3 lignes longitudinales. *Whittleseya elegans* est sans doute l'organe mâle d'*Alethopteris grandifolia* (Cf. Emberger)

Les graines, elles, portent soit le nom de **Trigonocarpus** soit celui de **Pachytesta**.

Trigonocarpus est la graine du plus grand nombre des espèces d'Alethopteris et de Lonchopteris. Il s'agit d'une amande ligneuse très grosse renfermant le sac embryonnaire et pourvue de crêtes longitudinales. Cette amande est entourée d'une enveloppe fibreuse, mince, se prolongeant à la partie supérieure par un long bec

micropylaire (☞ Le micropyle est l'orifice de l'ovule des plantes par lequel pénètre le tube pollinique lors de la fécondation) destiné à retenir les grains de pollen.

Lorsque la graine est très grosse avec une coque ligneuse épaisse à peine ornée de crêtes, on parle de type Pachytesta.



Photo de Trigonocarpus et dessin de l'insertion de Trigonocarpus sur une penne d'Alethopteris



Photo de Pachytesta *hexagonocarpus* et dessin de sa structure

Lonchopteris : Caractéristiques des organes mâles et des graines identiques à celle d'Alethopteris.

Neuropteris : Les pinnules mâles sont soit des disques fibreux de l'ordre de 4 à 5mm soit des cloches plus ou moins aplaties fermées à l'état jeune et que l'on nomme **Potonia** et parfois **Codonothea**. Se sont des appareils à cupule remplis de microsporangés allongés marqués par un sillon longitudinal indiquant la présence éventuelle de deux loges et mélangés avec des **paraphyses** (⚡cellules ou filaments stériles présents parmi des organes reproducteurs). Les spores sont très petites, rondes et en **tétrades** (⚡Ensemble formé par les quatre grains de pollen, par la paire de chromosomes dédoublés, lors de la méiose).



Photo de potonia (à gauche), dessins d'une cupule en coupe et de la structure de Potonia (au centre et à droite)

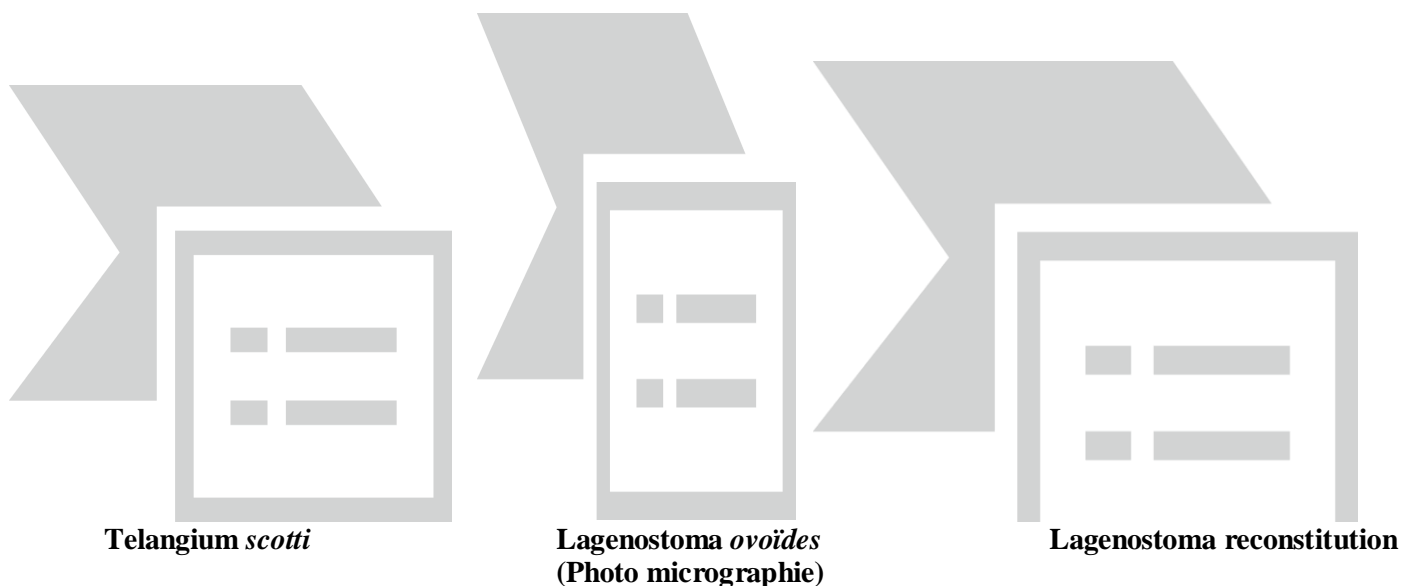


Codonothea photo et dessin

Les graines correspondent à des petits **Trigonocarpus** très effilés.

Linopteris : Pour l'appareil mâle et les graines les caractéristiques sont identiques à celles de Neuropteris.

Sphenopteris : Les appareils mâles sont en groupes en étoile ou clochette de 5 à 6 microsporangies uniloculaires très petits portés par des pédoncules très longs. Les synanges de sacs polliniques étaient groupés sur un réceptacle suspendu par un long et mince pédicelle. Ces sacs polliniques sont nommés **Telangium**. Les graines sont petites ($\approx 5\text{mm}$), ovoïdes et encloses dans des cupules s'ouvrant à maturité par 6 valves laissant tomber les graines au sol (très présentes dans les schistes houillers). On les appelle **Lagenostoma**.



Pour le reste des autres genres (*Odontopteris*, *Mixoneura*, *Neuropteridium*, *Taeniopteris* etc.) les certitudes de rattachement à une fronde déterminée des appareils mâles et des graines sont toujours au stade de la spéculation.

Emberger en droite ligne de Brongniart évoque les microsporangies **Diplothea** (M. Kidston a distingué sous le nom de *Diplothea* des fructifications en forme d'étoile qu'il considère comme formées par la réunion de microsporangies, et qui, rappelle certain type rangé par Stur parmi les *Calymmatothea*) et **Crossothea** (On a trouvé, en 1903 et en 1905, des continuités organiques, d'une part, entre ces tiges et des ovules que l'on désignait depuis 1876 sous le nom de *Lagenostoma* et, d'autre part, entre ces tiges et des organes polliniques connus depuis 1883 sous le nom de *Crossothea*).

Emberger décrit également un certain nombre de graines des Médullosées sous toutes sortes de noms :

- **Rhabdocarpus** (ovule en empreinte) pour laquelle Seward désigne sous le nom de **Rhabdospermum** les structures anatomiques conservées.
- **Carpolithes** aurait été attribuée au genre *Glossopteris* du Permien



Rhabdocarpus (à gauche) et Carpolithes (à droite)

➤ Rotodontiospernum, Odontopterocarpus, Aetheotesta, Polylophospernum, Tripterosperrum, Codonospernum sont des genres de graines à l'existence incertaine pour la plupart. Emberger à repris ces noms chez Brogniart, Grand'Eury ou Renault.

⑥ Principales espèces de *Medullosa*

Medullosa pusilla : "Un très petit *Medullosa* (nommé provisoirement *Medullosa pusilla*), la tige avec les feuilles ne dépassant pas 2 cm. de diamètre, a depuis été trouvé par MP Whalley, de Colne, Lancashire. La tige a trois stèles, et ressemble à *Medullosa anglica*, sauf en taille. ". Afin de dégager le terrain pour d'autres observateurs, il semble maintenant souhaitable de donner plus de détails sur ce fossile, avec les illustrations nécessaires. Bien que la plante ne diffère en aucun point important du désormais bien connu *Medullosa anglica*, il est d'un certain intérêt, comme étant probablement le plus petit *Medullosa* enregistré" (Cf. Scott – 1913, traduit de l'anglais). *Alethopteris decurrens* serait le feuillage de *Medullosa pusilla*.

Medullosa anglica : La tige de *Medullosa anglica* est de section transversale 10x4cm. La base de trois pétioles donne la forme anguleuse. Deux d'entre eux sont encore en continuité avec la tige, la troisième est déjà séparée par une bande de **stéréome** (↘Tissu donnant au végétal sa rigidité) sous-épidermique marquée. Présence de trois stèles, la partie centrale de chacune d'elle est formée de **trachéïdes** (↘cellules allongées unicellulaires dans le xylème des plantes vasculaires) anastomosées dans un réticulum parenchymateux. Présence d'un périoderme sinueux et de faisceaux vasculaires (Cf. Scott). *Alethopteris lonchitica* serait le feuillage de *Medullosa anglica*.

Medullosa centrofilis : On ne possède que peu d'information sur cette espèce, Emberger page 287 de son ouvrage "Les plantes fossiles dans leur rapport avec les végétaux vivants" n'y fait allusion que sous la forme d'un dessin sans explication.

Medullosa leuckarti : Le cylindre central a une structure complexe rappelant d'avantage celle de *Pteris aquilina*. Il y a de petits cordons, à peu près circulaires appelés "accessoires", puis des cordons de forme allongée et sinueuse. Les formations secondaires sont étroites et les faisceaux foliaires se forment dans le bois primaire comme chez les autres espèces.



***Medullosa leuckarti*, section de la tige silicifiée**

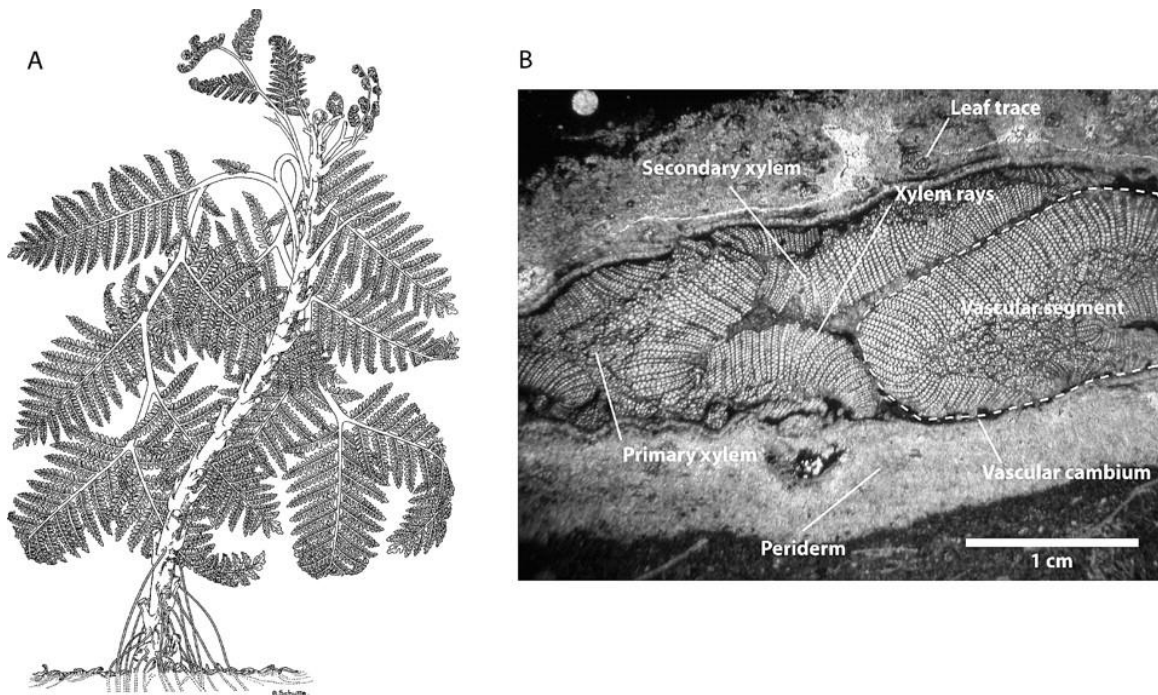
Medullosa stellata : Chez *Medullosa stellata* se fait la soudure des grands cordons du type de *Medullosa leuckarti*. Au centre subsistent les petits cordons accessoires. La soudure des grands cordons donne un anneau au centre duquel se trouve le bois primaire, autour le bois secondaire et enfin le **liber** (↘C'est la zone où circule la sève élaborée. Le **liber** est constitué de tubes criblés, de leur cellule compagne, de parenchyme et de fibre) des deux côtés. La structure se résume en une moelle contenant de petits cordons accessoires entourée d'un double cylindre de bois secondaire.



Medullosa stellata coupe de la tige silicifiée (à gauche) et dessin explicatif de la coupe (à droite)

Medullosa porosa : *Medullosa porosa* est semblable à *Medullosa stellata* mais diffère en ce qu'il contient deux zones de petits brins centraux (Cotta, 1832). Les segments vasculaires de la zone externe sont tangentiellament aplatis et le xylème secondaire se produit principalement sur la surface interne. Depuis Cotta aucun autre élément de *Medullosa porosa* n'a été retrouvé.

Medullosa thomsonii : C'est une tige plus petite (4 cm de diamètre) qui contient trois segments vasculaires entourés d'une bande étroite de périderme (Cf. Andrews 1945)



Reconstitution de Medullosa thomsonii et dessin de sa structure interne

Medullosa geriensis : Il est très rare de trouver en France ce genre de *Medullosa* sous la forme de sa tige, véritable paradoxe lorsque l'on sait que les feuilles et les structures fertiles femelles abondent dans les gisements stéphanais.