

**QUELQUES SPECIMENS EXCEPTIONNELS DE PREMIERES
PLANTES TERRESTRES DECOUVERTES AU BRESIL
(BASSIN DU PARANA, DEVONIEN BASAL)**

**Some exceptional specimens of early land plants from Brazil (Paraná Basin,
earliest Devonian)**

GERRIENNE Ph.* , MILAGRES I.** , BERGAMASCHI S.*** ,
PEREIRA E.** & STEEMANS Ph.*

ABSTRACT

Three specimens of early land plants are described from an earliest Devonian locality, at Jackson de Figueiredo, from the Paraná Basin, Brazil. All three display a remarkably large size and several orders of axis branching. This suggest short transport prior to sedimentation. The three plants belong to taxa identical with or very close to taxa found in coeval localities from Great-Britain. During earliest Devonian, Great-Britain was located in tropical area of the southern hemisphere, whereas Brazil was close to the South Palaeopole. The similarities between both floras suggest a rapid migration of those early land plants, from Great-Britain, where those species first originated, towards South America.

RESUME

Trois spécimens de plantes fossiles ont été découverts dans une localité à Jackson de Figueiredo, dans des couches du Dévonien inférieur du Bassin du Paraná au Brésil. Ces trois plantes font partie des plus anciennes plantes terrestres. De plus, elles sont remarquables par leur grande taille et leur bon état de conservation, qui indiquent vraisemblablement un transport court avant leur sédimentation. Les trois spécimens appartiennent à des taxa très proches ou identiques à des taxa trouvés dans

*Paléobotanique, Paléopalynologie et Micropaléontologie, Université de Liège, B18, parking 40, Sart Tilman, B-4000 Liège 1, Belgique

**Departamento de Estratigrafia e Paleontologia, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil

***Departamento de Ciências, Faculdade de Formação de Professores, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brazil¹¹

les paléoflores d'âge équivalent de Grande-Bretagne. Au Dévonien inférieur, la Grande-Bretagne était située en zone tropicale dans l'hémisphère Sud, alors que le Brésil était placé non loin du paléopôle Sud. Les similitudes entre les flores brésiliennes et britanniques suggèrent que ces plantes terrestres primitives ont migré rapidement de la Grande-Bretagne, où ces espèces seraient d'abord apparues, jusqu'à l'Amérique du Sud.

INTRODUCTION

Les premières plantes terrestres (ou embryophytes) sont probablement apparues durant l'Ordovicien dans la partie orientale du Gondwana (supercontinent dans l'hémisphère Sud regroupant notamment l'Afrique, l'Amérique du Sud et l'Antarctique). Les plus anciennes traces que nous avons de ces premières plantes sont des spores du Lanvrin (entre 480 et 460 millions d'années; STROTHER *et al.*, 1996). Les plus anciens macrofossiles de plantes terrestres ont, quant à eux, été découverts dans des sédiments du Silurien moyen (approximativement 425 millions d'années): ce sont des spécimens fertiles de *Cooksonia* (EDWARDS & FEEHAN, 1980). *Cooksonia* est la figure emblématique des premières plantes terrestres: il s'agit d'une plante de très petite taille (quelques centimètres de hauteur à peine), constituée d'axes nus, sans feuilles, divisés par dichotomies égales. Les segments terminaux des axes portent chacun un sporange en forme de coupe ou de trompette. Cette plante était vraisemblablement commune à la fin du Silurien et au début du Dévonien (de 410 à 400 millions d'années). *Cooksonia* a été récolté sur presque tous les paléocontinents (EDWARDS, 1990). La variabilité des espèces indique que le genre est vraisemblablement paraphylétique (KENRICK & CRANE, 1997), c'est-à-dire qu'il regroupe des plantes d'affinités diverses.

Les spécimens dont il est question ici proviennent d'une localité (Jackson de Figueiredo) située dans le bassin du Paraná au Brésil dans la partie occidentale du Gondwana. Le bassin du Paraná se trouve sur la plaque tectonique Sud Américaine. Il comprend des sédiments qui vont de l'Ordovicien au Tertiaire, et s'étend sur plus d'un million de km² sur des territoires appartenant au Brésil, au Paraguay, à l'Uruguay et à l'Argentine. L'âge de la localité, obtenu à partir de l'étude des miospores, est Lochkovien inférieur (Dévonien basal; de 408 à 404 millions d'années). A cette époque, le bassin du Paraná était situé non loin du paléopôle Sud, au-delà de 70° de paléolatitudo Sud (fig. 1).

L'association végétale que nous avons découverte à Jackson de Figueiredo est très riche: elle comprend plus d'une dizaine de taxa (GERRIENNE *et al.*, 2001). Cet article est consacré à la description de 3 spécimens exceptionnels de cette localité, ainsi qu'à la comparaison de cette paléoflore avec les flores européennes d'âge équivalent.

DESCRIPTION ET DETERMINATION DES SPECIMENS

COOKSONIA PARANENSIS GERRIENNE *ET AL.*, 2001 (PL. 1: 1, 2).

Les axes de ce spécimen sont nus, larges de 0,3 à 0,7 mm et divisés par dichotomies isotomiques d'un angle variant de 15 à 50°. La plante montre 3 ordres de divisions (Pl. 1: 1). Les segments d'axes de dernier ordre sont longs de 9 à 11 mm. Les sporanges sont portés à l'extrémité des axes (un sporange par segment terminal d'axe); ils sont en forme de trompette (Pl. 1: 2), atteignant 1,4 mm de largeur et 1,6 mm de hauteur. Les sporanges de ce spécimen sont vus de profil. La transition entre l'axe et le sporange est très progressive: le sporange est vraisemblablement enfoncé partiellement dans l'axe. La partie proximale du spécimen illustré comporte un segment d'axe sinueux, qui se termine par un angle à 90° (Pl. 1: 1). La portion de l'axe comprise entre cet angle et la première dichotomie est rectiligne. La portion proximale sinueuse de l'axe pourrait représenter un segment souterrain de la plante.

Ce spécimen présente toutes les caractéristiques de l'espèce *Cooksonia paranensis* GERRIENNE *et al.*, 2001, dont le spécimen type provient de la même localité. Cette espèce est très proche de l'espèce type du genre, *C. pertoni* Lang, 1937 (Silurien supérieur-Dévonien basal de Grande-Bretagne; FANNING *et al.*, 1988). Elle s'en distingue cependant par la longueur des segments d'axes de dernier ordre, et par une transition axe/sporange beaucoup plus progressive.

cf. PERTONELLA *SP.* (Pl. 1: 3)

Les axes de cette plante portent des trichomes ("épines"). Ces axes sont larges de 0,4 à 1,2 mm et divisés par dichotomies isotomiques d'un angle variant de 45 à 90°. Le spécimen montre 3 ordres de divisions. Les segments d'axes de dernier ordre sont longs de 11 à 13 mm. Les trichomes atteignent 0,3 mm de longueur et sont de forme triangulaire; leur extrémité apicale est arrondie. Les sporanges sont portés à l'extrémité des axes (un sporange par segment terminal d'axe); ils sont en forme de trompette, atteignant 2,0 mm de largeur et 1,5 mm de hauteur. Trois sporanges de ce spécimen sont vus de profil; le sommet du quatrième (Pl. 1: 3, flèche) est incliné vers l'observateur.

La détermination d'un tel spécimen est délicate. Cette plante est très proche de *Cooksonia paranensis*. Ses sporanges sont construits exactement de la même façon. Le spécimen décrit ici diffère principalement de cette espèce par la présence de trichomes portés sur les axes. Aucune des espèces de *Cooksonia* décrites à ce jour ne possède d'axes épineux: il nous faut donc l'attribuer à un autre genre. D'autres plantes de la même localité ont une allure très proche (GERRIENNE *et al.*, 2001, pl. III) et ont été décrites sous l'appellation générique *Pertonella* Fanning *et al.*, 1991 (Silurien terminal, Pays de Galles). Nous avons choisi d'adopter ici la même attitude. Il faut cependant signaler qu'à la différence des *Pertonella* illustrés précédemment (GERRIENNE *et al.*, 2001), le spécimen décrit ici ne porte pas de trichomes sur les sporanges. C'est pourquoi nous l'appelons cf. *Pertonella* sp.

COOKSONIA CALEDONICA EDWARDS, 1970 (Pl. 2)

Les axes de ce spécimen sont nus, larges de 0,8 à 1,2 mm et divisés par dichotomies isotomiques d'un angle variant de 30 à 80°. Le spécimen montre 5 ordres de divisions (Pl. 2: 1). Les segments d'axes de dernier ordre atteignent à peine 2,0 mm de longueur. Chaque segment terminal se termine par un sporange. Les sporanges sont le plus souvent vus de face. Leur contour est arrondi. Leur largeur varie de 2,0 à 3,0 mm; leur hauteur atteint 2,0 à 2,5 mm. Ils sont probablement constitués de deux valves de taille égale; ils possèdent une ligne de déhiscence très nette, qui atteint 0,25 mm de largeur (Pl. 2: 2). La base du sporange, qui est la zone de transition entre l'axe et le sporange, est caractérisée par une surface généralement plus claire, dont la limite distale est concave.

Ce spécimen est quasi identique à la plante décrite par EDWARDS en 1970 (?Lochkovien; Ecosse) sous le nom *Cooksonia caledonica*. C'est donc ce binôme que nous choisissons de lui attribuer. Il est vraisemblable qu'à l'avenir l'attribution générique de ces spécimens appelés *Cooksonia caledonica* devra être corrigée. En effet, les sporanges de l'espèce type, *C. pertoni*, sont en forme de coupe ou de trompette, sans mécanisme de déhiscence particulier, alors que ceux de l'espèce *caledonica* possèdent deux valves et une ligne de déhiscence nettement organisée. Chez les premières plantes vasculaires, de telles différences devraient être des caractères diagnostiques de niveau générique au moins. L'existence, au sein du genre *Cooksonia*, de morphologies aussi différentes montre que ce taxon est très vraisemblablement paraphylétique, ainsi que le suggèrent KENRICK & CRANE (1997).

MOREL *et al.* (1995) ont décrit un *Cooksonia* cf. *caledonica* du Silurien subterminal de Bolivie. Cette plante est légèrement différente du *C. caledonica* brésilien: ses axes sont plus étroits, le segment d'axe situé immédiatement sous le sporange est plus long, et la ligne de déhiscence du sporange est plus mince.

DISCUSSION

La taille des trois spécimens décrits ici est remarquable: tous trois montrent plusieurs ordres de divisions des axes. La plupart des axes et des sporanges de ces plantes ont été conservés. Ceci permet de supposer que le transport depuis le lieu de vie jusqu'au site de dépôt s'est fait sur une distance très courte.

La flore fossile du Dévonien inférieur que nous avons découverte à Jackson de Figueiredo ainsi que dans d'autres localités du bassin du Paraná (GERRIENNE *et al.*, 2001) possède de nombreux éléments en commun avec les flores d'âge équivalent ou proche de Grande-Bretagne. Pourtant, les positions paléogéographiques respectives de ces deux flores éodévoniennes sont très différentes. Au début du Dévonien, la Grande-Bretagne était en effet située en zone tropicale dans l'hémisphère Sud alors que le Brésil était placé non loin du paléopôle Sud (SCOTESE, 1999). Dès lors, comment expliquer les ressemblances entre ces deux paléoflores?

Les premières plantes terrestres sont très vraisemblablement nées durant la première moitié de l'Ordovicien (STROTHER *et al.*, 1996), dans la partie orientale du Gondwana. A cette époque, la plaque qui constitue l'actuelle Grande-Bretagne n'existait pas encore. Cette région s'est en effet formée lors de la réunion de deux microplaques continentales: la plaque Ecosse, qui comporte l'Ecosse et l'Irlande du Nord, et la plaque Avalonia Est, avec les Pays-Bas, l'Allemagne, la Belgique, l'Angleterre, le Pays de Galles et l'Irlande du Sud. Durant l'Ordovicien, ces deux microplaques étaient très éloignées l'une de l'autre. L'Ecosse était située en région subtropicale dans l'hémisphère Sud, près de Laurentia. Avalonia Est était pour sa part accolée au Gondwana et très proche du paléopôle Sud (SCOTESE, 1999). Durant l'Ordovicien, Avalonia Est s'est séparée du Gondwana et est progressivement remontée vers le Nord. L'Ecosse et Avalonia Est se sont rejointes dans la seconde moitié du Silurien (SCOTESE, 1999). Ce n'est qu'à ce moment que l'Ecosse, l'Angleterre et Pays de Galles ont formé la Grande-Bretagne. Au début du Dévonien, cette dernière se trouvait en région tropicale dans l'hémisphère Sud (fig. 2).

Au début de l'Ordovicien, le Brésil, porté par la plaque Sud américaine, se trouvait aux environs de 50° de latitude Sud. Durant l'Ordovicien et le Silurien, l'Amérique du Sud est lentement descendue vers le Sud. La plupart des reconstitutions paléogéographiques (SCOTESE, 1999; BOUCOT, 1999) s'accordent à placer l'Amérique du Sud non loin du Pôle Sud (fig. 1 et 2) au début du Dévonien.

Les similitudes entre les flores éodévoniennes du Brésil et de Grande-Bretagne pourraient être expliquées par le scénario suivant.

(1) Dès la première moitié de l'Ordovicien, les premières plantes terrestres ont vraisemblablement colonisé Avalonia Est, qui, à cette époque, jouxtait le Gondwana.

(2) Lors de sa migration vers le Nord, Avalonia Est a emporté ces plantes primitives.

(3) Durant la seconde partie du Silurien, après la réunion des plaques Ecosse/Avalonia Est, les plantes ont pu coloniser l'Ecosse.

(4) Au Dévonien inférieur, l'Amérique du Sud et les continents situés plus au nord, entre autres Laurentia (Amérique du Nord), Baltica (Europe du Nord), Ecosse et Avalonia Est (fig. 2) étaient proches les uns des autres (SCOTESE, 1999). Il existait donc probablement une zone littorale ininterrompue entre la Grande-Bretagne et l'Amérique du Sud. Ceci a pu permettre aux plantes de type *Cooksonia*, peu après leur apparition en Grande-Bretagne, de migrer vers le Sud en suivant les zones côtières. Si l'on considère que les spores des plantes de ce type pouvaient être dispersées à quelques mètres de la plante-mère, la durée qui leur a été nécessaire pour étendre leur aire de répartition depuis la Grande-Bretagne jusque l'Amérique du Sud, c'est-à-dire franchir environ 6 à 8000 km, n'excède pas quelques millions d'années. Il est donc tout à fait possible que les flores nées durant la deuxième partie du Silurien en Grande-Bretagne aient atteint l'Amérique du Sud avant la fin de cette période.

En migrant vers le Sud, ces plantes ont dû rencontrer des conditions climatiques de plus en plus rigoureuses. Certaines caractéristiques des plantes récoltées dans le bassin du Paraná ont d'ailleurs été interprétées comme indiquant une résistance au froid (sporange enfoncé dans l'axe, plantes très ramifiées, souvent épineuses - GERRIENNE *et al.*, 2001). Cette pression sélective est vraisemblablement responsable d'une spéciation rapide. Par ailleurs, la rapidité de la migration (quelques millions d'années

seulement!) pourrait expliquer pourquoi les nouvelles espèces sud-américaines sont morphologiquement proches des espèces originelles britanniques.

Ce scénario implique que les plantes du Brésil (partie occidentale du Gondwana) que nous décrivons dans cet article ne sont pas les descendantes directes des premières plantes terrestres très probablement nées sur le flanc Est du Gondwana.

CONCLUSIONS

Les trois spécimens exceptionnels décrits ici appartiennent à une flore riche et diversifiée découverte dans le Dévonien basal de l'Ouest du Gondwana (Bassin du Paraná, Brésil). Ces trois spécimens sont des plantes quasi complètes: ceci suggère qu'elles ont été enfouies non loin de leur lieu de vie. Ces spécimens représentent par ailleurs des espèces identiques ou très proches d'espèces trouvées en Grande-Bretagne dans des sédiments d'âge équivalents. Ces similitudes entre les flores brésiliennes et britanniques suggèrent une migration rapide de ces plantes terrestres primitives depuis la Grande-Bretagne et la zone tropicale, vers l'Amérique du Sud et des latitudes plus élevées.

Remerciements

Christopher M. Berry (Cardiff) nous a apporté une aide efficace et des conseils précieux dans la détermination du *Cooksonia caledonica*. Nous l'en remercions chaleureusement.

BIBLIOGRAPHIE

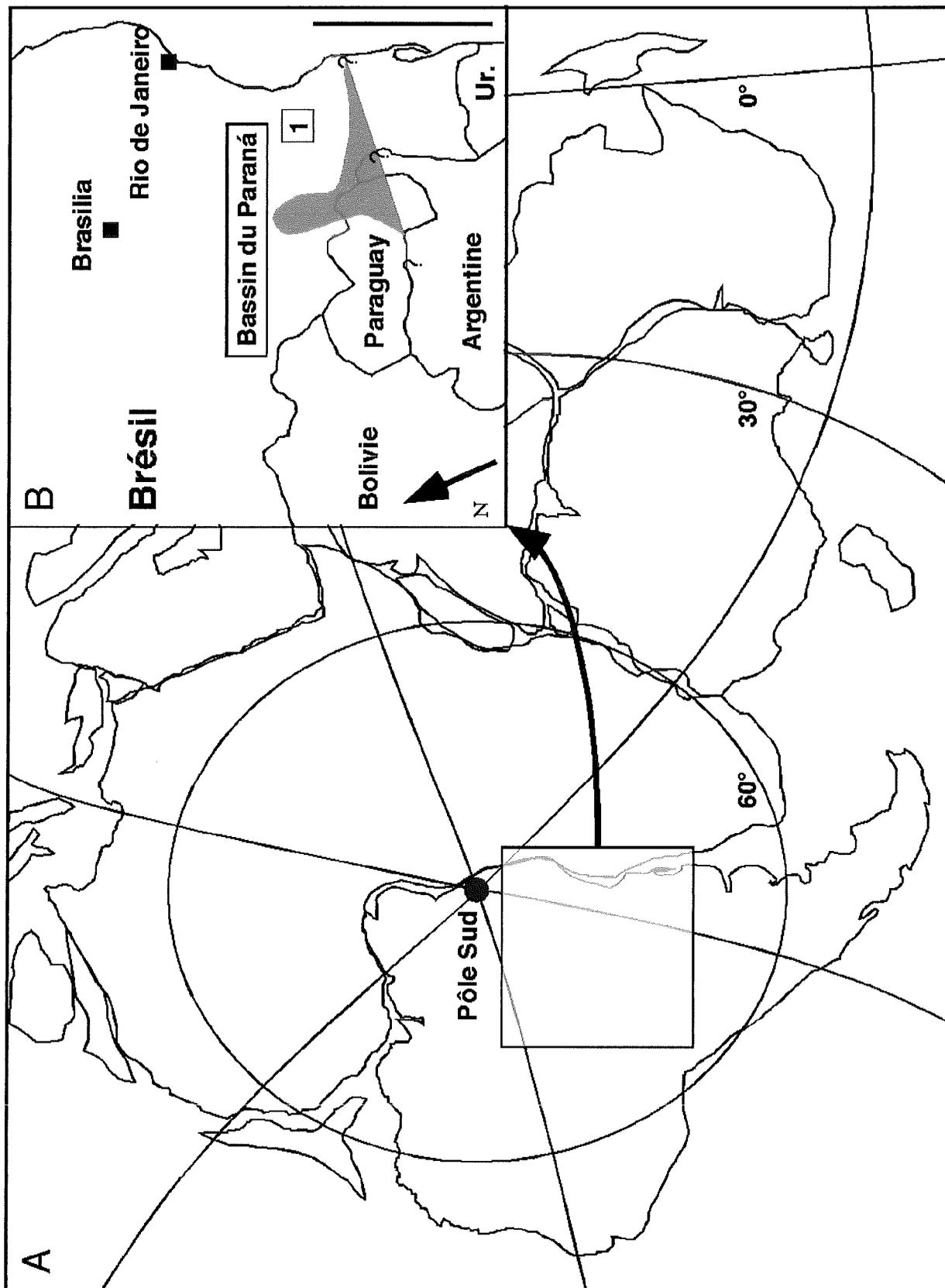
- BOUCOT, A.J., 1999. Southern African Phanerozoic marine invertebrates: biogeography, palaeoecology, climatology and comments on adjacent regions. *Journal of African Earth Sciences* 28: 129-143.
- EDWARDS, D., 1970. Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain. *Palaeontology*, 13: 451-461.
- EDWARDS, D., 1990. Constraints on Silurian and Early Devonian phytogeographic analysis based on megafossils. In: W.S. McKerrow, C.R. Scotese (Editors), Palaeozoic, palaeogeography and biogeography. *Geological Society Memoir* 12: 233-242.
- EDWARDS, D. & FEEHAN, J., 1980. Records of *Cooksonia*-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland. *Nature*, 287: 41-42.

- FANNING, U., RICHARDSON, J.B. & EDWARDS, D., 1988. Cryptic evolution in an early land plant. *Evolutionary Trends in Plants*, 2: 13-24.
- FANNING, U., EDWARDS, D. & RICHARDSON, J.B., 1991. A new rhyniophytoid from the late Silurian of the Welsh Borderland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 183(1-3): 37-47.
- GERRIENNE, P., BERGAMASCHI, S., PEREIRA, E. RODRIGUES, M.A.C. & STEEMANS, P., 2001. An Early Devonian flora, including Cooksonia, from the Paraná Basin (Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 116: 19-38.
- KENRICK, P. & CRANE, P.R., 1997. *The Origin and Early Diversification of Land Plants. A Cladistic Study*. Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 441 pp.
- LANG, W.H., 1937. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B227*: 245-291.
- MOREL, E., EDWARDS, D. & RODRIGUEZ, M. I., 1995. The first record of Cooksonia from South America in Silurian rocks from Bolivia. *Geological Magazine* 132: 449-452.
- SCOTESE, C.R., 1999. Paleomap Project 1999. Voir page Web: <http://www.scotese.com/pzanim.htm>
- STROTHER, P.K., AL-HAJRI, S. & TRAVERSE, A., 1996. New evidence for land plants from the lower Middle Ordovician of Saudi Arabia. *Geology*, 24: 55-59.

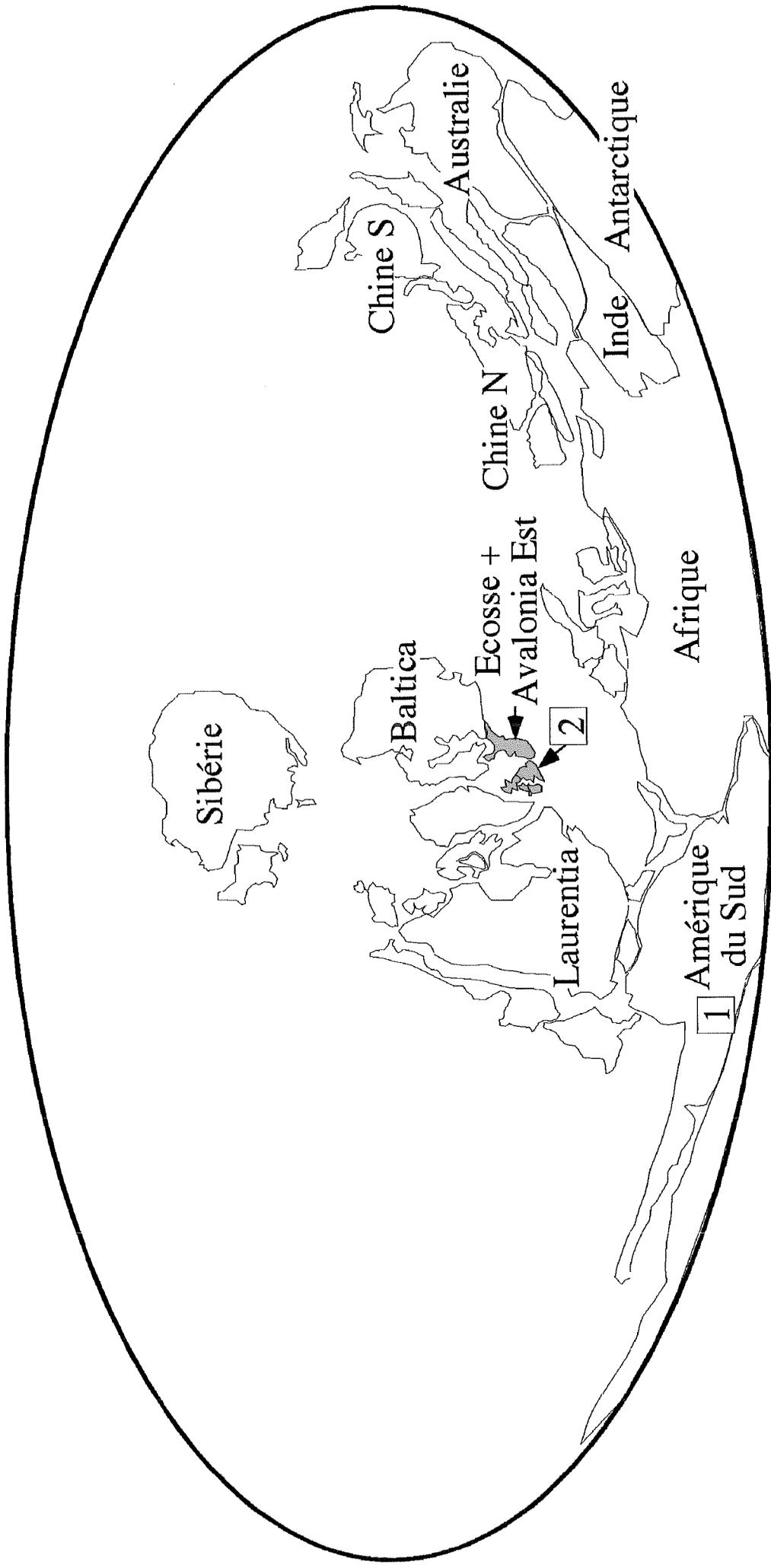
Explication des figures

Fig. 1. (Redessinée d'après BOUCOT, 1999). A. Reconstitution paléogéographique de la base du Dévonien, en vue polaire. B. Position de la localité, Jackson de Figueiredo (1), dans le Bassin du Paraná. Ur = Uruguay. Les zones grisées schématisent la profondeur des eaux océaniques (gris clair: eau peu profonde; gris foncé: eau profonde). Echelle = 1000 km.

Fig. 2. (Redessinée et simplifiée d'après SCOTRESE, 1999). Reconstitution paléogéographique de la base du Dévonien, en vue équatoriale. 1 = Bassin du Paraná; 2 = Grande-Bretagne. En gris foncé, les plaques Ecosse (au Nord) et Avalonia Est (au Sud).



Gerienne et al. - Brésil - Figure 1



Cerrienne et al. - Brésil - Figure 2

Explication des planches

Planche 1

Cooksonia paranensis GERRIENNE *et al.*, 2001

1. Vue générale du spécimen. Noter la partie sinueuse proximale de l'axe (axe souterrain?). Echelle = 1 cm.
2. Détail des sporanges, en vue latérale. Echelle = 5 mm.

cf. *Pertonella* sp.

3. Vue générale de la plante. Les axes sont épineux et terminés par des sporanges en vue latérale ou apicale (flèche). Echelle = 5 mm.

Planche 2

Cooksonia caledonica Edwards, 1970

1. Vue générale du spécimen. Noter les 5 ordres de divisions de l'axe. Echelle = 1 cm.
2. Détail de quelques sporanges. La ligne de déhiscence est bien visible. Echelle = 5 mm.

