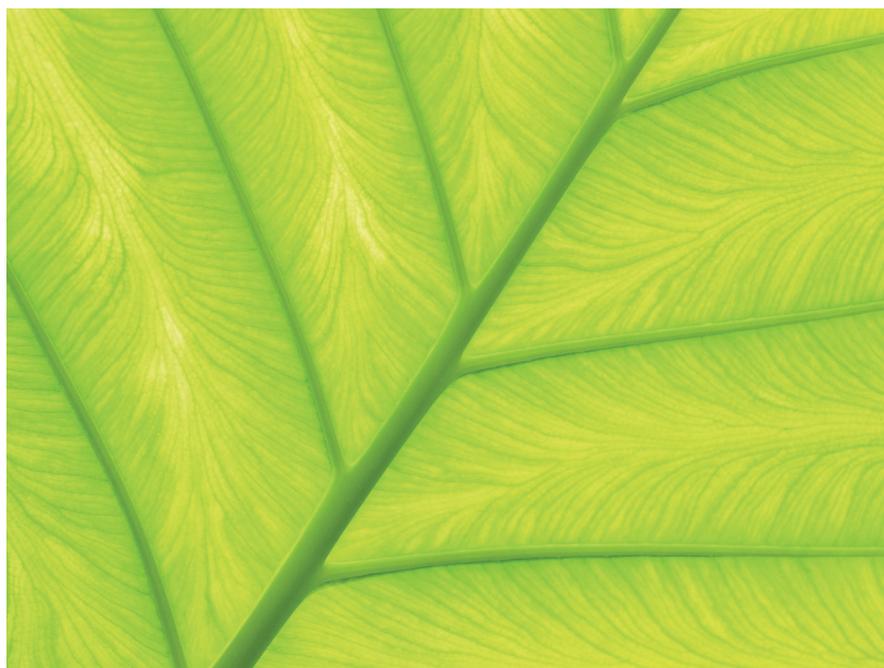


CONSOMMATION ET DIGESTION DES VÉGÉTAUX

Rôles des microbiotes et fonctions
essentielles à la biodiversité

Gérard Fonty, Annick Bernalier-Donadille,
Évelyne Forano, Pascale Mosoni



Consommation et digestion des végétaux

Rôles des microbiotes et fonctions
essentiels à la biodiversité

Consommation et digestion des végétaux

Rôles des microbiotes et fonctions
essentielles à la biodiversité

Gérard Fonty, Annick Bernalier-Donadille,
Évelyne Forano, Pascale Mosoni

Éditions Quæ
RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Gestion durable de la flore adventice des cultures

B. Chauvel, H. Darmency, N. Munier-Jolain et A. Rodriguez, coord.
2018, 352 p.

Histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes

A. Gallais
2018, 288 p.

Innovation et développement dans les systèmes agricoles et alimentaires

G. Faure, Y. Chiffolleau, F. Goulet, L. Temple, J.-M. Touzard
2018, 260 p.

Architecture des plantes et production végétale.

Les apports de la modélisation mathématique

P. De Reffye, M. Jaeger, D. Barthélémy, F. Houiller
2018, 360 p.

Pour citer l'ouvrage :

Fonty G., Bernalier-Donadille A., Forano E., Mosoni P., 2019. *Consommation et digestion des végétaux. Rôles des microbiotes et fonctions essentielles à la biodiversité*. Versailles, Éditions Quæ, 176 p.

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com

© Éditions Quæ, 2019

ISBN papier : 978-2-7592-2973-4

ISBN PDF : 978-2-7592-2974-1

ISBN ePub : 978-2-7592-2975-8

ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Table des matières

Genèse de l'ouvrage	7
Introduction	9
Chapitre 1. Végétaux et phytophages : une coévolution datant de millions d'années	13
Diversité au Précambrien. Au début du monde végétal : les algues.....	14
Diversité au Paléozoïque. Des écosystèmes sans herbivores.....	15
Diversité au Mésozoïque	22
Diversité au Cénozoïque. L'arrivée des ruminants.....	25
Chapitre 2. Diversité végétale : un menu à la carte pour les phytophages ...	29
Le monde végétal	29
La répartition de la diversité végétale	36
Quelle diversité végétale dans l'assiette des Français ?	41
Quelle diversité végétale dans les prairies ou les mangeoires des herbivores domestiques ?	41
Les plantes toxiques pour l'homme et les animaux.....	42
Chapitre 3. Les phytophages	45
Les phytophages stricts	45
Les phytophages occasionnels.....	57
Chapitre 4. Nature et diversité des structures et métabolites des végétaux	59
Les particularités de la cellule végétale.....	59
Les constituants de l'appareil végétatif des plantes	60
La composition de la paroi des algues.....	76
La composition de la paroi des lichens.....	76
Quels organes et quels tissus végétaux les phytophages ingèrent-ils ?	76
La diversité des tissus dans les organes végétaux	78
Les organes consommés par les herbivores stricts ou occasionnels	79
Les fibres alimentaires en alimentation humaine.....	81
Les composés énergétiques et les micronutriments des végétaux	82
Chapitre 5. Stratégies développées par les herbivores	83
Évolution du système digestif des herbivores depuis leur apparition	83
Anatomie du tractus gastro-intestinal : corrélations entre la morphologie du système digestif et le degré d'herbivorie	86
Rumination, coprophagie et cæcotrophie : des stratégies pour optimiser la digestion des végétaux chez les mammifères.....	98
Autres adaptations à la consommation et à la digestion des végétaux.....	101

Facteurs influençant l'herbivorie. Comportement des herbivores.....	102
Adaptations des mammifères herbivores aux environnements extrêmes.....	103
Mécanismes de défense des végétaux.....	104
Chapitre 6. Les acteurs de la digestion des végétaux.....	109
Organisation fonctionnelle des micro-organismes.....	110
Microbiotes des hexapodes.....	111
Microbiotes des oiseaux.....	113
Microbiotes des mammifères	113
Microbiote humain.....	117
Microbiote des autres primates.....	120
Facteurs écologiques déterminant la digestion des végétaux.....	120
Chapitre 7. Stratégies et mécanismes microbiens.....	127
Stratégies organisationnelle et fonctionnelle.....	127
Dégradation des polysides pariétaux : diversité et organisation des enzymes.....	129
Dégradation de la cellulose	133
Dégradation des hémicelluloses.....	134
Dégradation des pectines.....	136
Organisation des systèmes fibrolytiques.....	137
Dégradation de l'amidon et des amylases	139
Fermentation des monomères glucidiques	139
Digestion des protéines.....	141
Digestion des lipides	141
Dégradation des constituants récalcitrants aux attaques microbiennes	142
Chapitre 8. Effets de la consommation des végétaux sur la nutrition et la santé de l'hôte	143
Contribution de la digestion des végétaux à l'économie nutritionnelle et énergétique de l'hôte	143
Principaux « effets santé » des fibres alimentaires chez l'homme.....	147
Effets des flavonoïdes chez les animaux.....	151
Stratégies pour optimiser la digestion des végétaux.....	151
Chapitre 9. Effets de la consommation des végétaux sur l'environnement ..	153
La place des végétaux et des mammifères herbivores dans l'histoire de l'humanité.....	153
Les herbivores dans les agrosystèmes.....	154
Les impacts des herbivores sur les écosystèmes	156
La contribution des herbivores au bilan des émissions de méthane.....	160
Les déjections des herbivores : un apport de matière organique pour les cultures.....	162
La végétation comme puits de carbone.....	162

L'impact des modes alimentaires de l'homme sur l'environnement et sur la disponibilité alimentaire mondiale.....	164
Conclusion. Biodiversité végétale et biodiversité des phytophages : le futur de l'homme	165
Lexique	169
Pour en savoir plus	171

Genèse de l'ouvrage

L'idée de cet ouvrage est née de ma curiosité pour la dégradation de la matière organique d'origine végétale dans les écosystèmes microbiens anaérobies (systèmes digestifs, sédiments lacustres, sol, etc.), de ma passion pour l'écologie et la biodiversité sous toutes leurs formes et de mes préoccupations relatives au mode d'alimentation actuel des humains et des animaux.

J'ai, en effet, débuté ma carrière de chercheur par l'étude du microbiote intestinal d'un herbivore, le lapin, au Laboratoire de microbiologie du centre Inra de Clermont-Ferrand-Theix. Mes recherches ont ensuite concerné l'écosystème du rumen et se sont focalisées sur l'écologie des micro-organismes responsables de la dégradation des composés celluloseux. Ces travaux effectués, en lien avec les collègues nutritionnistes, m'ont ouvert à plusieurs collaborations avec des laboratoires français ou étrangers s'intéressant à d'autres écosystèmes digestifs d'herbivores. Ces recherches m'ont également conduit tout naturellement à m'intéresser à l'écosystème colique humain.

Plus récemment, au Laboratoire Microorganismes : Génome-Environnement (CNRS-université Clermont-Ferrand), j'ai étudié la communauté microbienne responsable de la dégradation de la matière organique dans les sédiments lacustres, ce qui m'a permis d'appréhender encore davantage la complexité de ces métabolismes et leurs rôles essentiels dans le fonctionnement de la biosphère.

Mes anciennes collègues, Annick Bernalier-Donadille, Évelyne Forano et Pascale Mosoni, du Laboratoire de microbiologie (Inra), m'ont fait l'immense plaisir et l'honneur de s'associer à la rédaction de cet ouvrage. Toujours au fait de l'actualité scientifique, elles ont été très précieuses par leurs savoirs, leurs compétences respectives et leur convivialité. Je les remercie chaleureusement.

Mon intérêt pour la qualité des aliments et le mode d'alimentation des animaux et des humains relève de mes préoccupations de citoyen soucieux du futur de la planète. En effet, mes lectures, mes observations, mes discussions, mon constat du fonctionnement de notre société, me conduisent à penser que ce mode n'est pas en adéquation avec la préservation indispensable de la biodiversité, du respect de la nature et de la santé humaine et animale.

Je n'obéis pas aux dogmes des végétariens, mais je pense qu'une alimentation humaine saine doit inclure une part importante de végétaux. Je suis également de ceux qui militent pour que les herbivores soient nourris avec des fourrages, et non avec des produits nobles, transformés et coûteux en énergie, qui les mettent en concurrence avec les humains.

Pour terminer, je remercie toutes celles et tous ceux qui, au cours ma carrière de chercheur, ont contribué à l'enrichissement de mes connaissances dans les domaines de l'écologie, de la microbiologie, de la botanique, de la physiologie végétale et de la nutrition.

Comme aux yeux de mes co-auteurs, il m'a semblé nécessaire de faire partager à un large public l'intérêt que nous devons tous porter à la diversité des végétaux, à leur histoire passée et actuelle, afin de comprendre les enjeux et les défis du futur.

Gérard Fonty

Introduction

Les végétaux tiennent une place à part dans l'organisation du monde vivant. Après les bactéries, ce sont en effet les premiers éléments de la vie apparus sur la planète et les premiers êtres vivants à avoir gagné le milieu terrestre, permettant, par la suite, à la vie animale de conquérir ce biotope. Avec les cyanobactéries, les végétaux sont à l'origine de l'atmosphère oxygénée qui entoure la planète et qui a permis l'apparition d'organismes dépendant de la respiration. C'est grâce à l'augmentation de la teneur en oxygène de l'atmosphère que la couche d'ozone s'est créée, assurant la protection des organismes contre le rayonnement ultraviolet du Soleil et par conséquent autorisant leur survie. Sans le couvert végétal de notre planète, la vie telle que nous la connaissons n'aurait jamais pu exister.

S'adaptant continuellement à la dynamique de leur environnement, les végétaux ont rapidement envahi la quasi-totalité des terres émergées, et leur capacité à coloniser des substrats durs ou meubles leur a permis de gagner tous les milieux, y compris les plus hostiles. En raison de leur caractère autotrophe, ils sont, avec les bactéries autotrophes, les seuls à pouvoir créer de la matière organique, et on les retrouve, de ce fait, sauf dans certains milieux extrêmes comme les fosses hydrothermales, à la base de la quasi-totalité des réseaux trophiques (chaînes alimentaires). Ils constituent la nutrition de millions d'espèces vivantes. Les végétaux produisent des composés importants (cellulose, amidon, vitamines, médicaments, etc.) et interagissent entre eux et avec les animaux. Bref, sans végétaux, nous ne serions pas là. On comprend donc tout l'intérêt que nous devons leur porter, ainsi qu'à leurs consommateurs, si l'on désire comprendre les mécanismes de la vie terrestre.

Seuls capables, avec les bactéries photosynthétiques, d'utiliser l'énergie lumineuse pour transformer la matière minérale en matière organique par le processus de photosynthèse, les végétaux chlorophylliens sont les producteurs primaires de la biosphère. Les êtres vivants hétérotrophes, qui se nourrissent de matière organique, dépendent entièrement d'eux, soit directement dans le cas des phytophages stricts (consommateurs primaires), soit indirectement dans le cas des zoophages stricts (consommateurs secondaires ou d'ordre supérieur). Le régime phytophage est encore appelé herbivore ou végétarien. Le régime zoophage est aussi appelé carnivore. Certains êtres vivants qualifiés d'omnivores, dont l'homme, ont un régime mixte et sont à la fois phytophages et zoophages. Les consommateurs sont hétérotrophes, certains le sont partiellement mais la plupart le sont totalement. En fin de chaîne trophique, les décomposeurs se nourrissent des végétaux morts et restituent la matière inorganique. C'est le cycle de la vie. Les végétaux sont le lien entre les molécules minérales et les êtres vivants incapables de synthétiser la matière organique mais qui la consomment.

Du fait de la photosynthèse, qui constitue le point d'entrée de l'énergie et de la matière dans les réseaux trophiques, les producteurs primaires jouent un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes. Appréhender ce rôle exige la connaissance de la diversité du monde végétal, mais également la détermination des mécanismes mis en jeu, au cours de l'évolution, par les phytophages pour sélectionner, consommer et digérer leurs aliments. L'apparition des herbivores a en effet été une révolution de la vie sur la Terre, car cela a signifié que les animaux ont pu avoir directement accès aux ressources alimentaires offertes par les végétaux. Pour se nourrir, se vêtir, se chauffer, s'abriter ou encore se soigner, l'homme a aussi puisé dans la diversité végétale et l'a mise à profit. Il a d'abord utilisé des plantes sauvages, puis, il y a environ 12 000 ans, en a domestiqué certaines afin de les cultiver et d'en faire une source de nutrition. Pendant le processus de domestication, l'homme a identifié, dans les populations sauvages de végétaux, les individus qui présentaient des caractéristiques intéressantes pour la culture et des propriétés utiles pour son usage. De fait, il a modifié et modifie encore les caractéristiques des espèces cultivées. Pour une même espèce cultivée, on peut ainsi avoir de nombreuses variétés qui présentent des caractéristiques culturelles et nutritionnelles différentes, ce qui accroît encore la diversité végétale.

L'intérêt des végétaux ne se limite pas aux espèces terrestres. Les algues, qui colonisent les milieux océaniques, marins et d'eau douce, jouent de même un rôle important dans la vie des humains. Depuis des temps reculés, les hommes tirent profit des algues et, actuellement, plus de trois milliards d'humains dépendent des ressources marines pour leur subsistance. Les algues sont à la base des réseaux trophiques aquatiques qui conduisent aux ressources halieutiques indispensables à l'alimentation humaine.

Au centre de tous les écosystèmes, les végétaux ont toujours été intimement liés à l'évolution humaine. Au-delà de leur intérêt nutritionnel, ils sont en effet indispensables aux humains pour leur assurer une bonne qualité de vie. C'est pourquoi la connaissance et la reconnaissance de leurs bienfaits sont une nécessité absolue. Ces bénéfices sont d'ordre écologique, esthétique, social et économique. Ainsi par exemple, la cueillette a été et est encore une activité primordiale pour l'homme. Elle est profondément enracinée dans notre bagage culturel, psychique et émotionnel. Sur les 2,8 millions d'années supposées de « l'aventure du genre *Homo* », on estime à seulement 12 000 années la pratique de l'agriculture (environ 6 500 ans en France, et quelques siècles pour certaines régions du monde). Avec la chasse, la cueillette est la seule activité qui ait jamais cessé d'être pratiquée au fil des millénaires.

L'utilisation des plantes a beaucoup varié au cours du temps, des époques, des modes ou des croyances. Actuellement, plus personne ne doute que les aliments d'origine végétale soient bons pour la santé. L'une après l'autre, les études scientifiques démontrent les bienfaits d'une grande consommation de fruits et de légumes pour la prévention de nombreuses pathologies, et il est préconisé de mettre les produits végétaux au centre de nos repas. Que l'on soit simple consommateur, spécialisé en nutrition humaine ou animale, éleveur, agronome, écologue, passionné de faune et de flore sauvage, médecin, vétérinaire, physiologiste de la nutrition, diététicien, engagé dans la lutte contre la faim dans le monde ou simplement curieux de science et soucieux de l'environnement, il est indispensable de comprendre comment les

animaux et les humains consomment et digèrent les végétaux, et de s'interroger sur les effets bénéfiques de cette alimentation sur la biosphère, mais aussi d'en saisir les limites et parfois les conséquences négatives.

La digestion des végétaux est un phénomène complexe qui implique la participation obligatoire des micro-organismes qui peuplent le tube digestif. Sans les activités et les métabolismes de ces communautés microbiennes qui constituent le microbiote intestinal, il n'y a pas de digestion des constituants majeurs des végétaux, à l'exception de l'amidon. L'action des micro-organismes responsables de la dégradation des polymères végétaux est elle-même sous la dépendance de la diversité des autres communautés microbiennes du microbiote non impliquées directement dans la dégradation des composés végétaux. La digestion des végétaux est avant tout une affaire de microbes. C'est la diversité et la complexité des structures anatomiques et biochimiques des végétaux, associées à leurs facteurs de variation (origine botanique, âge, organes, tissus, traitements technologiques après récolte, etc.), qui expliquent pourquoi cette digestion exige, de la part de l'hôte comme des microbes de son intestin, une grande diversité de stratégies et de mécanismes parfaitement adaptés. Quelle que soit l'espèce animale considérée, ces mécanismes sont pluriels, complexes et complémentaires. Leur description nécessite des études « pointues » relevant de champs disciplinaires variés : botanique, physiologies végétale et animale, écologie générale, écologie et physiologie microbiennes, biochimie, nutrition, ethnologie, etc. Cette symbiose entre animal et micro-organismes permet ainsi aux herbivores, quelle que soit la zone de végétation et de climat, d'utiliser l'énergie fixée par les écosystèmes herbacés, forestiers et aquatiques. La consommation des végétaux, leur digestion et les processus qui la sous-tendent répondent également parfaitement à la définition de la biodiversité. Le concept de biodiversité, qui est plus que jamais au cœur des préoccupations environnementales actuelles des scientifiques, des décideurs politiques et économiques, des citoyens, prend donc tout son sens dans cet ouvrage. Qu'elle soit végétale, animale ou microbienne, la diversité constitue le fil rouge des différents chapitres.

Les relations végétaux-herbivores ont façonné l'histoire des hommes. Les végétaux et les mammifères herbivores jouent encore, de nos jours, un rôle fondamental dans les agrosystèmes. Outre le fait que la digestion des végétaux contribue à l'économie nutritionnelle et énergétique de l'hôte qui les ingère, les interactions entre les végétaux et leurs consommateurs modifient l'environnement et assurent une fonction majeure de la biosphère. Certains effets impactent la vie terrestre de manière positive, d'autres, au contraire, l'affectent de manière négative.

L'herbivorie modifie, positivement, la structure et la dynamique des communautés et des écosystèmes. Son impact est tel que l'on peut attribuer aux herbivores le titre d'« ingénieurs écologiques ». Les déjections des phytophages constituent un apport de matière organique non négligeable pour les cultures. Toutefois, certains phytophages, notamment certains insectes, sont en compétition directe avec les humains ou les animaux pour les ressources alimentaires. C'est le cas des ravageurs en agriculture et en sylviculture. Les productions de méthane d'origine entérique préoccupent les nutritionnistes, les climatologues et les décideurs chargés de proposer des mesures pour atténuer le changement climatique. Les écosystèmes végétaux sont, en tant que puits de carbone, d'un intérêt fondamental qu'il convient

de protéger et d'optimiser. Enfin, les modes alimentaires de l'homme ont un impact considérable sur la disponibilité alimentaire mondiale, conséquence qui doit retenir notre attention.

Végétaux et phytophages ont des destins liés depuis des millions d'années et leurs relations ont été un des moteurs de la diversité et de l'évolution biologiques. L'histoire des végétaux, des phytophages et de leurs relations depuis l'origine de la colonisation des espaces terrestres continentaux, qui sort de l'objectif de cet ouvrage, permet en effet d'appréhender la justesse de cette réalité. Les végétaux ont été, avec les champignons, les premiers organismes pluricellulaires à s'installer sur les continents, mais le processus de verdissement de la Terre a été long et complexe. Il est le résultat de plusieurs centaines de millions d'années d'évolution. Pendant les trois premiers milliards d'années qui ont suivi la formation de la planète, les terres émergées sont restées des déserts de roches. C'est dans cet environnement peu propice à la vie que les premières plantes terrestres ont évolué. En modifiant les conditions de vie, leur développement a permis la sortie des eaux de nombreuses espèces animales. Depuis les premières algues, en passant par les bryophytes, les lycopodes et les fougères, jusqu'aux gymnospermes et angiospermes actuels, les végétaux ont évolué en atteignant des niveaux croissants de complexité. Chaque nouveau degré d'organisation a développé de nouvelles capacités qui leur ont permis de s'adapter à de nouveaux milieux. C'est de l'évolution de cette diversité de capacités adaptatives sous-tendue par la diversité et la plasticité génétique qu'est issue la diversité biologique. La relation trophique qui associe végétaux et animaux dans l'herbivorie (ou phytophagie), et qui oppose et relie producteurs chlorophylliens et consommateurs, est fondamentale. Il s'agit d'une interaction majeure entre flux de matière et d'énergie. Elle a façonné l'évolution de la vie sur la planète, elle détermine encore son présent et déterminera son futur.

Les termes suivis d'un astérisque sont définis en fin d'ouvrage.

Chapitre 1

Végétaux et phytophages : une coévolution datant de millions d'années

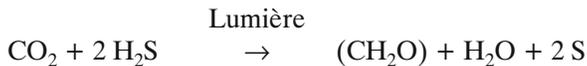
Les végétaux ont été, avec les champignons, les premiers organismes pluricellulaires vivants à s'installer sur les continents et à profondément transformer le sol. Le processus de verdissement de la terre a été long et complexe, c'est le résultat de plusieurs centaines de millions d'années d'évolution. En effet, si le vert est prédominant lorsqu'on contemple la nature et si la végétation est présente sous presque toutes les latitudes et dans la quasi-totalité des environnements, la situation n'a pas toujours été celle-ci. Pendant les trois premiers milliards d'années qui ont suivi la formation de la planète, les terres émergées sont restées des déserts de roches. C'est dans cet environnement peu propice à la vie que les premières plantes terrestres évoluèrent. En modifiant les conditions de vie terrestre, leur développement a permis la sortie des eaux de nombreuses espèces animales. Depuis les premières algues, en passant par les bryophytes, les lycopodes et les fougères, jusqu'aux gymnospermes et angiospermes actuels, les végétaux ont évolué en atteignant des niveaux croissants de complexité. Chaque nouveau degré d'organisation a développé de nouvelles capacités qui leur ont permis de s'adapter à de nouveaux milieux. C'est de l'évolution de cette diversité de capacités adaptatives sous-tendue par la diversité et la plasticité génétique qu'est issue la diversité biologique terrestre.

Les relations entre les végétaux et les phytophages, qui ont grandement façonné l'évolution de la vie sur la planète, aquatique et terrestre, déterminent encore son présent et conditionneront son futur. L'histoire de ces relations, même décrite de façon non exhaustive, est indispensable pour saisir leur importance et la nécessité de les préserver.

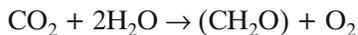
► Diversité au Précambrien. Au début du monde végétal : les algues

C'est dans les océans que la vie a débuté, il y a environ 3,8 milliards d'années (Mds), au cours de l'Archéen. Les premiers êtres vivants étaient des procaryotes* unicellulaires anaérobies. Dans une atmosphère exempte d'oxygène, ils tiraient leur énergie de réactions chimiolithotrophes*. Les organismes chimiolithoautotrophes et chimioorganoautotrophes utilisent le dioxyde de carbone (CO₂) comme source de carbone, mais retirent leurs électrons respiratoires et leur énergie de la transformation exergonique de molécules organiques ou inorganiques. Les bactéries anaérobies chimiolithoautotrophes et chimioorganoautotrophes — bactéries dénitrifiantes, bactéries ferriréductrices, bactéries sulforéductrices, bactéries sulfatoréductrices et archées méthanogènes — utilisent comme source d'électrons respiratoires des substrats organiques (chimioorganoautotrophes) ou de l'hydrogène (chimiolithoautotrophes) et des composés inorganiques oxydés comme accepteurs d'électrons (respectivement NO₃⁻ et NO₂⁻, Fe³⁺, SO, SO₄²⁻, CO₂). Ces types de métabolismes jouaient un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques.

Les premières bactéries photosynthétiques utilisaient l'hydrogène sulfuré (H₂S) pour réduire le CO₂. Il s'agissait d'une photosynthèse anoxygénique dont l'équation générale s'écrit :



Le tournant décisif de l'évolution biologique est apparu il y a 2,5 Mds chez des organismes procaryotes unicellulaires, les cyanobactéries, qualifiées autrefois d'algues bleues. Il s'agit du phénomène de photosynthèse oxygénique, ou aérobie, caractéristique du monde végétal. C'est ce mécanisme qui est à l'origine du dégagement d'oxygène dans l'atmosphère. Dans ce mécanisme, ces bactéries ont remplacé le sulfure d'hydrogène par de l'eau selon l'équation :



Une autre innovation évolutive majeure s'est produite avec l'apparition de la cellule eucaryote*. Pour cela, il y a environ 2,7 Mds à la fin de l'Archéen, une cellule procaryote a différencié un noyau, puis, grâce à l'inclusion par endosymbiose de bactéries pourpres apparentées aux alphaprotéobactéries et d'une cellule de cyanobactéries, a donné naissance à la première cellule eucaryote photosynthétique. Les bactéries pourpres ont évolué en mitochondries et les cyanobactéries en chloroplastes. Ces premiers eucaryotes photosynthétiques étaient des protistes (protophytes) aquatiques, la vie étant à cette époque uniquement inféodée à l'eau dans les mers et les océans. Les premières algues pluricellulaires seraient apparues il y a 1,2 Md d'années.

Au Précambrien supérieur (de - 1,0 Md à - 544 Ma), la vie se diversifie dans les océans. On assiste à l'apparition des premiers groupes d'algues. Ce sont des organismes unicellulaires ou pluricellulaires eucaryotes, avec un appareil végétatif, le thalle, qui ne possède pas de tissus conducteurs. C'est le développement des algues

dans les océans du Protérozoïque qui a permis l'apparition d'organismes qui préfigurent les grands groupes d'animaux actuels (arthropodes et vertébrés) ainsi que le développement de réseaux trophiques structurés et complexes.

► Diversité au Paléozoïque. Des écosystèmes sans herbivores

Les destins des végétaux et des animaux initiés au Précambrien dans les océans se poursuivent sur les continents, leurs interactions s'y accentuent pour former progressivement la biosphère terrestre. Nous n'évoquons ici que les très grandes étapes de cette évolution, celles relatives au système « plantes-herbivores ».

Cambrien, Ordovicien, Silurien (– 544 Ma à – 419 Ma)

Le déploiement des végétaux sur la terre ferme au cours de cette ère conduit progressivement à l'explosion de la diversité animale et va ainsi être à l'origine de la diversité terrestre. Au Cambrien (– 544 à – 485 Ma), la biodiversité est à son maximum dans les océans. C'est l'explosion cambrienne. Cet événement évolutif marque un tournant décisif dans l'évolution de la vie sur la planète. La colonisation des terres émergées débute à l'Ordovicien (– 485 à – 443 Ma), lorsque la couche d'ozone formée en haute atmosphère suite aux émissions d'oxygène par les algues est devenue suffisante pour que la vie sorte de l'eau. Le rôle joué par les algues dans la conquête du milieu terrestre n'est pas clairement élucidé. Les archives fossiles associées aux données biochimiques et aux découvertes en phylogénie moléculaire suggèrent que les plantes terrestres dérivent toutes d'un ancêtre commun, une algue verte pluricellulaire (charophyte) qui produisait de la chlorophylle a et de la chlorophylle b. Les plus anciens microfossiles de plantes terrestres retrouvés sont des spores datées de – 470 Ma, vraisemblablement issues de mousses (bryophytes). Ces plantes chlorophylliennes étaient dépendantes du milieu aquatique, car elles ne possédaient pas de racines capables d'aller puiser l'eau dans le sol.

La conquête de la terre a, en effet, nécessité des adaptations anatomiques et physiologiques aux contraintes de la vie aérienne. C'est le duo cellulose et turgescence qui, dans un premier temps, a permis aux plantes de tenir dressées. La vie sur les continents est aussi conditionnée par une atmosphère desséchante soumise au bombardement de rayons ultraviolets mutagènes du soleil. La colonisation de la niche continentale n'a donc commencé que plus tard, au cours du Silurien (– 443 à – 419 Ma), lorsque les plantes ont été capables de se fabriquer une tige dressée faisant circuler de l'eau et des nutriments depuis le sol jusque dans le reste de l'organisme. Les plus anciennes traces de plantes vasculaires (trachéophytes) adaptées au milieu aérien remontent à la fin du Silurien (environ – 420 Ma). L'une des premières plantes répertoriées s'appelle *Cooksonia* (figure 1.1). La plante était protégée de la dessiccation et des rayons ultraviolets par une couche imperméable appelée « cuticule ». Malgré sa petite taille (quelques centimètres) et sa simplicité apparente, *Cooksonia* marque l'aboutissement d'une série impressionnante d'adaptations

évolutives, car ce végétal est très différent des organismes marins qui l'ont précédé. L'apparition des plantes vasculaires est une étape majeure de l'histoire du vivant. L'influence de ces végétaux est primordiale. Leur présence permet l'accumulation de sédiments et la formation d'ébauches de sols. En quelques millions d'années, les déserts se couvrent d'un sol rudimentaire où s'épanouissent de minuscules animaux comme les acariens et les arachnides. Les premiers assemblages de plantes terrestres dominés par *Cooksonia* entraînent un processus de profonde modification des environnements continentaux.

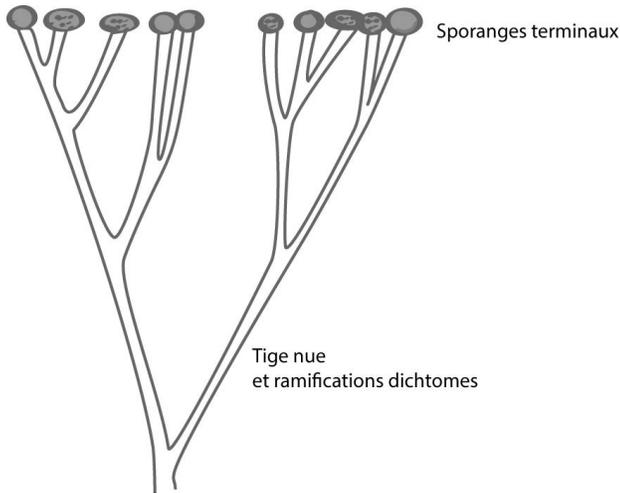


Figure 1.1. Schéma de *Cooksonia* datant du Silurien (taille réelle : environ 6 cm).

À la fin du Silurien, la diversification végétale est déjà forte. Les résultats de cette diversification sont visibles dans un fossile du Dévonien précoce (environ – 410 Ma) connu sous le nom de « flore de Rhynie ». Sur le même site, on trouve une flore présentant des niveaux évolutifs différents (trachéophytes et non trachéophytes) organisés en une communauté végétale dynamique dans l'espace (colonisation du milieu en îlots monospécifiques) et dans le temps (succession d'organismes en interaction avec les modifications du milieu). On y dénombre sept genres d'embryophytes, essentiellement des trachéophytes, déjà bien adaptés au milieu terrestre, mais aussi des formes plus primitives présentant encore des caractères de bryophytes, des algues d'eau douce (charophytes), des champignons (dont les premiers ascomycètes identifiés) et même le premier « lichen » connu. Le début de la colonisation du milieu terrestre se serait ainsi déroulé sous l'effet d'une importante compétition entre des espèces végétales peu nombreuses, la diversification ne s'étant réalisée qu'ensuite, dans des milieux déjà modifiés. Ainsi, le genre *Rhynia* semble être un colonisateur précoce de sols drainés à litière végétale pauvre, alors que les genres *Asteroxylon* et *Aglaophyton* seraient plutôt associés à des sols assez secs, riches en matières organiques. Cette succession écologique probable montre l'impact des végétaux sur l'évolution des sols, qu'ils stabilisent et enrichissent avec la formation d'une litière, en dépit d'une production de biomasse végétale faible. Les végétaux ont également modifié la configuration du réseau hydrographique, créant