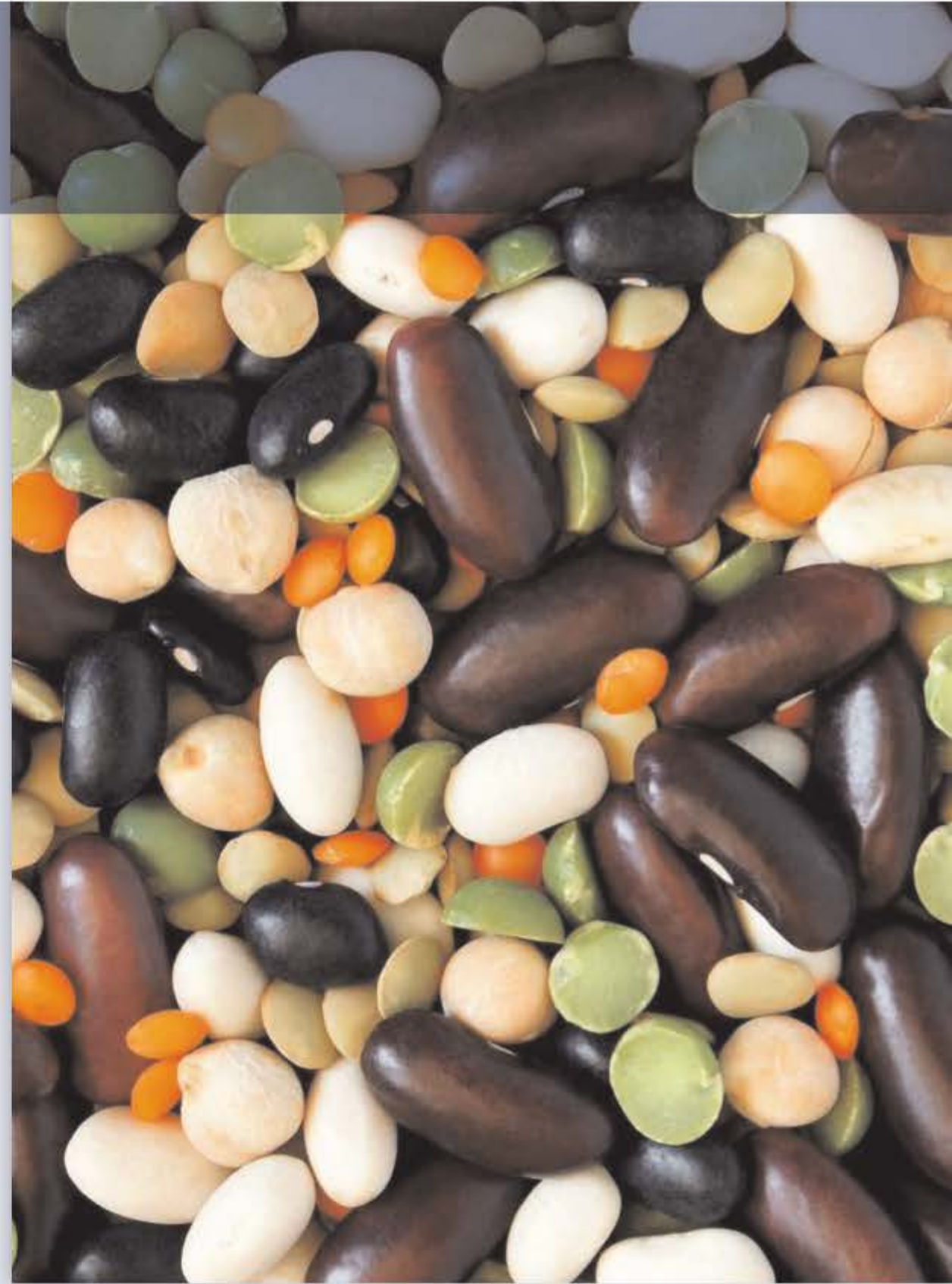


CHAPITRE 31

Les spermatophytes

Aperçu du chapitre

- 31.1 Évolution des spermatophytes
- 31.2 Les gymnospermes : « graines nues »
- 31.3 Les angiospermes : les plantes à fleurs
- 31.4 Les graines
- 31.5 Les fruits



Introduction

L'histoire des plantes terrestres est pleine d'innovations évolutives qui ont permis aux algues aquatiques ancestrales de coloniser des territoires terrestres rigoureux et variés. Les premières innovations ont rendu la survie possible sur la terre ferme et, ensuite, une explosion de vie végétale a continué à modifier le sol et l'atmosphère et supporté la vie animale terrestre. Les plantes produisant des graines sont arrivées à dominer le paysage terrestre au cours des quelques dernières centaines de millions d'années. On peut attribuer une grande partie du succès remarquable des spermatophytes, gymnospermes et angiospermes, à l'évolution de la graine, une innovation qui protège le fragile embryon et le nourrit. Les graines permettent aux embryons d'« arrêter la pendule » et de germer après la fin d'un hiver rude ou d'une saison extrêmement sèche. Une autre nouveauté, le fruit, a favorisé la dispersion des embryons dans un espace plus étendu. Parmi les spermatophytes, les angiospermes ont établi des relations de coévolution étroite avec les animaux au profit de la reproduction sexuée, ainsi que de la dissémination de la génération suivante.

31.1 Évolution des spermatophytes

Objectifs

1. Citer les avantages évolutifs des graines.
2. Montrer les différences entre pollen et gamète mâle des spermatophytes

L'évolution a trouvé de nombreuses solutions aux défis posés par la vie sur la terre ferme qui ont conduit à plus de 400 000 espèces de spermatophytes dominant toutes les communautés terrestres actuelles. Dans leur ensemble, ces plantes ont un impact sur pratiquement tous les aspects de notre vie : elles améliorent la qualité de notre environnement en nous fournissant médicaments, nourriture, combustible, matériaux de construction et vêtements. Elles semblent avoir évolué à partir de plantes sporifères, les progymnospermes. Les progymnospermes possédaient plusieurs caractères des gymnospermes modernes, comme des tissus conducteurs secondaires (permettant un épaissement au cours du développement). Certaines avaient des feuilles. Leur reproduction était très simple et l'on ne sait pas bien quel groupe de progymnospermes a donné naissance aux spermatophytes.

Le succès rapide et la diversité des spermatophytes ont longtemps été une énigme pour les biologistes, particulièrement la diversification des angiospermes. On peut vraisemblablement attribuer cette diversité à une convergence de faits, parmi lesquels l'évolution de la graine a été importante. L'analyse phylogénétique des plantes aspermes et des spermatophytes basée sur les génomes séquencés a révélé de nombreuses duplications géniques aux environs de 319 millions d'années, au début de la diversification des premières plantes à graines (ancêtres des gymnospermes et des angiospermes) à partir de leur ancêtre asperme, et de nouveau il y a 192 millions d'années, lors de l'apparition des premières angiospermes. L'ampleur des duplications est telle que l'on peut penser que des duplications de l'ensemble des génomes se sont produites lors de l'origine des spermatophytes et des angiospermes. Comme on l'a vu au chapitre 24, les duplications de génomes peuvent accélérer l'évolution par mutation dans les gènes dupliqués.

La graine protège l'embryon

Des points de vue évolution et écologie, la graine représente un progrès important. L'embryon est protégé par une ou deux assises supplémentaires de tissu sporophytique, les **téguments**, présents dans l'**ovule** (figure 31.1). Au sein de l'ovule, la méiose se déroule dans le mégasporange et donne une mégaspore haploïde. À la suite de mitoses, celle-ci produit un gamétophyte femelle avec le gamète femelle, l'oosphère, qui s'unit au gamète mâle pour donner le zygote. Le zygote unicellulaire se divise par mitoses pour produire le jeune sporophyte, un embryon. Les graines contiennent aussi des réserves pour le développement de l'embryon.

Au cours du développement, les téguments durcissent et deviennent l'enveloppe de la graine, le spermoderme. Non seulement la graine protège l'embryon de la sécheresse, mais sa dissémination peut en outre être facilitée. Plus important peut-être, la présence des graines introduit, dans le cycle vital, un stade de dormance qui permet la survie de l'embryon jusqu'à ce que les conditions soient favorables à une reprise de la croissance.

Le transport du gamétophyte mâle jusqu'au gamétophyte femelle n'a pas besoin d'eau

Les spermatophytes produisent deux types de gamétophytes – mâle et femelle – tous deux composés seulement de quelques cellules. Une caractéristique importante de l'évolution des plantes est la réduction du gamétophyte et la prédominance croissante du sporophyte.

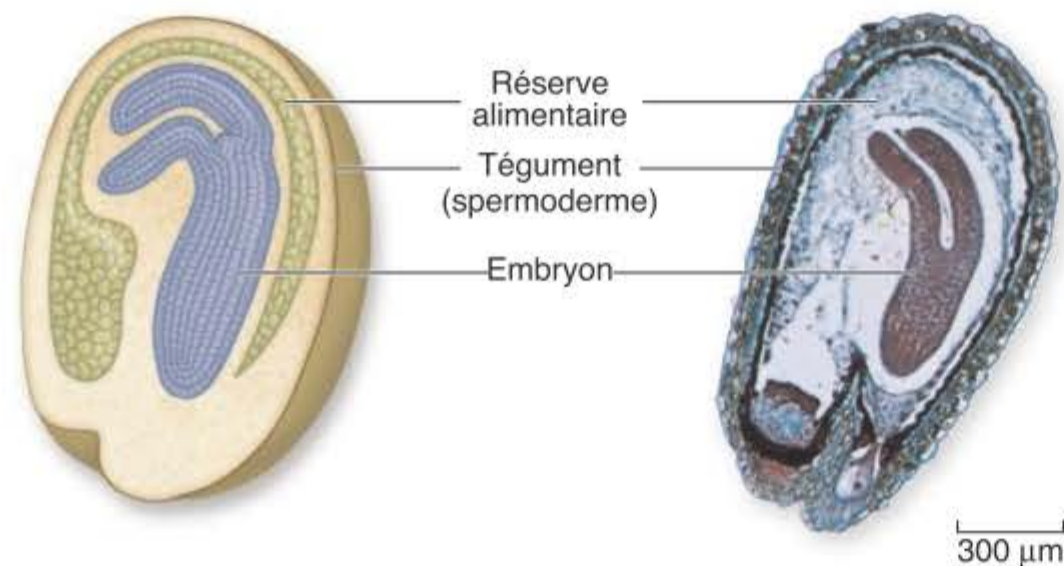


Figure 31.1 Coupe longitudinale dans une graine.

Le grain de pollen est un gamétophyte mâle pluricellulaire transportant le gamète mâle, ou cellule spermatique. Les grains de pollen sont transportés jusqu'au gamétophyte femelle par le vent ou par un pollinisateur. Chez certains spermatophytes, les gamètes mâles se déplacent vers l'oosphère en passant par l'allongement d'un **tube pollinique**. L'eau libre n'est dès lors plus nécessaire. Contrairement aux plantes aspermes, c'est tout le gamétophyte mâle qui va vers le gamétophyte femelle, et pas uniquement un spermatozoïde.

Le gamétophyte femelle se développe sous la protection des téguments, formant avec lui un ovule. Chez les angiospermes, les ovules sont complètement inclus dans le tissu sporophytique diploïde supplémentaire. L'ovule et le tissu protecteur qui l'entoure forment l'ovaire. L'ovaire se développe en fruit.

Synthèse 31.1

Les gymnospermes et les angiospermes ont évolué à partir d'un ancêtre commun produisant des graines. Une duplication du génome a vraisemblablement contribué à l'émergence et à la domination des spermatophytes. La graine protège l'embryon, intervient dans sa dissémination et permet une pause dans le cycle de développement. Les spermatophytes produisent des gamétophytes mâles et femelles ; le gamétophyte mâle est le grain de pollen, qui est transporté jusqu'au gamétophyte femelle par le vent ou par d'autres moyens. Le gamétophyte mâle transporte la cellule spermatique, tandis que l'oosphère se trouve dans le gamétophyte femelle.

- Pourquoi l'eau n'est-elle pas indispensable à la fécondation des spermatophytes ?

31.2 Les gymnospermes : « graines nues »

Objectifs

1. Décrire les caractéristiques d'une gymnosperme.
2. Citer les quatre groupes de gymnospermes actuelles.

Les gymnospermes se distinguent des ptérophytes (fougères et apparentés) par les graines. Les **gymnospermes** comprennent quatre des cinq lignées de spermatophytes ; ce sont les coniférophytes, les cycadophytes, les gnétophytes et les ginkgophytes. Le cinquième groupe est celui des angiospermes. Gymnospermes et angiospermes produisent des graines, mais seuls les angiospermes portent des fleurs et des fruits (tableau 31.1). Chez les gymnospermes, l'ovule, qui devient la graine, reste exposé sur une écaille (une tige ou une feuille modifiée) et n'est pas complètement enfermé dans les tissus du sporophyte au moment de la pollinisation. Le terme *gymnosperme* signifie « graine nue », parce que la graine se développe à la surface de l'écaille.

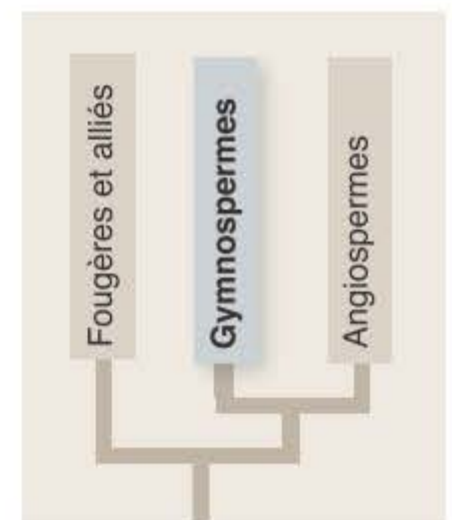







TABLEAU 31.1 Les cinq embranchements de spermatophytes actuels

Embranchement	Exemples	Caractères principaux	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Coniférophytes	Conifères (y compris les pins, les épicéas, les sapins, les ifs, les séquoias, etc.) 	Spermatophytes hétérosporés. Gamète mâle non mobile, transporté par un tube pollinique. Feuilles généralement en forme d'aiguille ou d'écaille. Arbres, arbustes. Environ 50 genres. Beaucoup produisent leurs graines dans des cônes.	630
Cycadophytes	Cycadales 	Hétérosporés. Gamète mâle flagellé et mobile, mais produit et libéré par un grain de pollen. Plantes en forme de palmiers à feuilles pennées. Croissance secondaire lente comparée à celle des conifères. Dix genres. Graines dans des « cônes » (non homologues de ceux des conifères).	306
Gnétophytes	Gnétophytes 	Hétérosporés. Gamète mâle non mobile; conduit jusqu'à l'oosphère par un tube pollinique. Seuls gymnospermes possédant des vaisseaux. Arbres, arbustes, lianes. Trois genres très différents (<i>Ephedra</i> , <i>Gnetum</i> , <i>Welwitschia</i>).	65
Ginkgophytes	Ginkgo 	Hétérosporé. Gamète mâle flagellé et mobile. Arbre à feuilles caduques en éventail et nervures dichotomiques égales. Les graines ressemblent à de petites prunes avec une enveloppe externe charnue malodorante. Un genre.	1
Anthophytes	Angiospermes 	Hétérosporés. Gamète mâle non mobile, transporté à l'oosphère par un tube pollinique. Graines enfermées dans un fruit. Feuilles de taille et forme très diverses. Herbes, lianes, arbustes, arbres. Environ 14 000 genres.	>300,000

Les gymnospermes se reproduisent et se développent de façons diverses. Par exemple, les cycadales et *Ginkgo* ont des spermatozoïdes mobiles, tandis que les gamètes mâles des conifères et des gnétophytes ne possèdent pas de flagelles. Quand le grain de pollen germe, tous les gamètes mâles sont transportés dans un tube pollinique. La plupart des gymnospermes sont terrestres, mais il existe quelques espèces aquatiques.

Les conifères sont l'embranchement le plus important parmi les gymnospermes

Les gymnospermes les plus familières sont les **conifères** (embranchement des coniférophytes), avec les pins (figure 31.2), les sapins, les épicéas, les cèdres, les *Tsuga*, les ifs, les mélèzes, les cyprès et d'autres. Dans le monde, près de 40 % des forêts sont composées de conifères. Le séquoia côtier (*Sequoia sempervirens*), conifère originaire du nord-ouest de la Californie et du sud-ouest de l'Oregon, est la plus grande plante vasculaire actuelle ; il peut dépasser 100 mètres de haut. Un autre conifère, le pin à cônes épineux (*Pinus longaeva*) des Montagnes Blanches de Californie, est l'arbre vivant le plus vieux ; un exemplaire est âgé de 4900 ans.

On trouve les conifères dans les régions tempérées froides et temporairement sèches du globe. Ce sont des sources de bois, de papier, de résine, de taxol (utilisé dans le traitement du cancer) et d'autres produits

économiquement importants. En raison de leur importance économique, on séquence actuellement le génome de trois conifères – *Pinus taeda*, *P. lambertiana* et le douglas. Avec des génomes dix fois plus longs que le génome humain, il s'agit d'un sérieux défi.

Figure 31.2 Conifères.

Le pin taeda (*Pinus taeda*) couvre environ 30 millions d'hectares dans le sud-est des États-Unis. Chaque année, ce conifère intervient pour 16 % dans la production mondiale de bois.



Les pins sont un genre typique de conifères

Il existe actuellement plus de 100 espèces de pins, tous natifs de l'hémisphère nord. Les pins et les épicéas appartiennent à la même famille ; ils composent les vastes forêts de conifères qui s'étendent entre la toundra arctique et les forêts décidues tempérées et les prairies au sud. Au cours du siècle dernier, les pins ont été plantés de façon extensive dans l'hémisphère sud.

Morphologie des pins

Les pins ont des feuilles raides en forme d'aiguilles, le plus souvent en fascicules de deux à cinq. Ce sont les seuls conifères à feuilles groupées. Avec leur épaisse cuticule et leurs stomates enfoncés, ces feuilles représentent une adaptation évolutive réduisant les pertes d'eau. Cette stratégie est importante, parce que beaucoup de ces arbres vivent dans des régions où le sol est gelé en surface pendant une partie de l'année et où les racines trouvent difficilement l'eau.

Les feuilles et d'autres parties du sporophyte possèdent des canaux entourés de cellules sécrétant de la résine. La résine repousse les insectes et les attaques de champignons. On récolte industriellement la résine de certains pins pour sa partie liquide volatile, la *térébenthine*, et pour la partie solide, la *colophane*, utilisée pour les instruments de musique à corde. Le bois de pin est dépourvu de certains types de cellules plus rigides présents dans d'autres arbres. On parle de bois « tendre », par opposition au bois « dur ». L'écorce épaisse des pins est une autre adaptation permettant de survivre aux incendies et aux températures négatives. En fait, l'ouverture de cer-

tains cônes est conditionnée par la présence du feu, qui libère les graines pour la recolonisation des zones incendiées.

Structures de reproduction

Tous les spermatophytes produisent deux types de spores qui donnent deux types de gamétophytes (figure 31.3). Les gamétophytes mâles (grains de pollen) des pins se développent à partir des microspores produites dans les cônes mâles qui se forment par groupes de 30 à 70, normalement à l'extrémité des branches inférieures ; un seul arbre peut porter des centaines de ces groupes.

Les cônes mâles mesurent généralement de 1 à 4 cm de long et sont constitués de petites écailles papyracées disposées en spirales ou en verticilles. Dans chaque écaille se différencient deux microsporangies en forme de sacs. Les nombreux microsporocytes des microsporangies subissent la méiose et produisent chacun quatre microspores. Les microspores se divisent par mitoses pour donner des grains de pollen à quatre cellules avec une paire de sacs aérières qui augmentent leur légèreté après leur libération dans l'air. Un seul groupe de cônes mâles de pin peut produire plus d'un million de grains de pollen.

Les cônes femelles apparaissent normalement sur les branches supérieures du même arbre qui produit les cônes mâles. Ils sont plus volumineux et leurs écailles deviennent ligneuses.

Deux ovules se développent à la base de chaque écaille. L'ovule contient un mégasporange appelé **nucelle**. Le nucelle lui-même est complètement entouré par une épaisse couche de cellules, le tégument, qui possède une petite ouverture (le **micropyle**) à une extrémité. Une des assises du

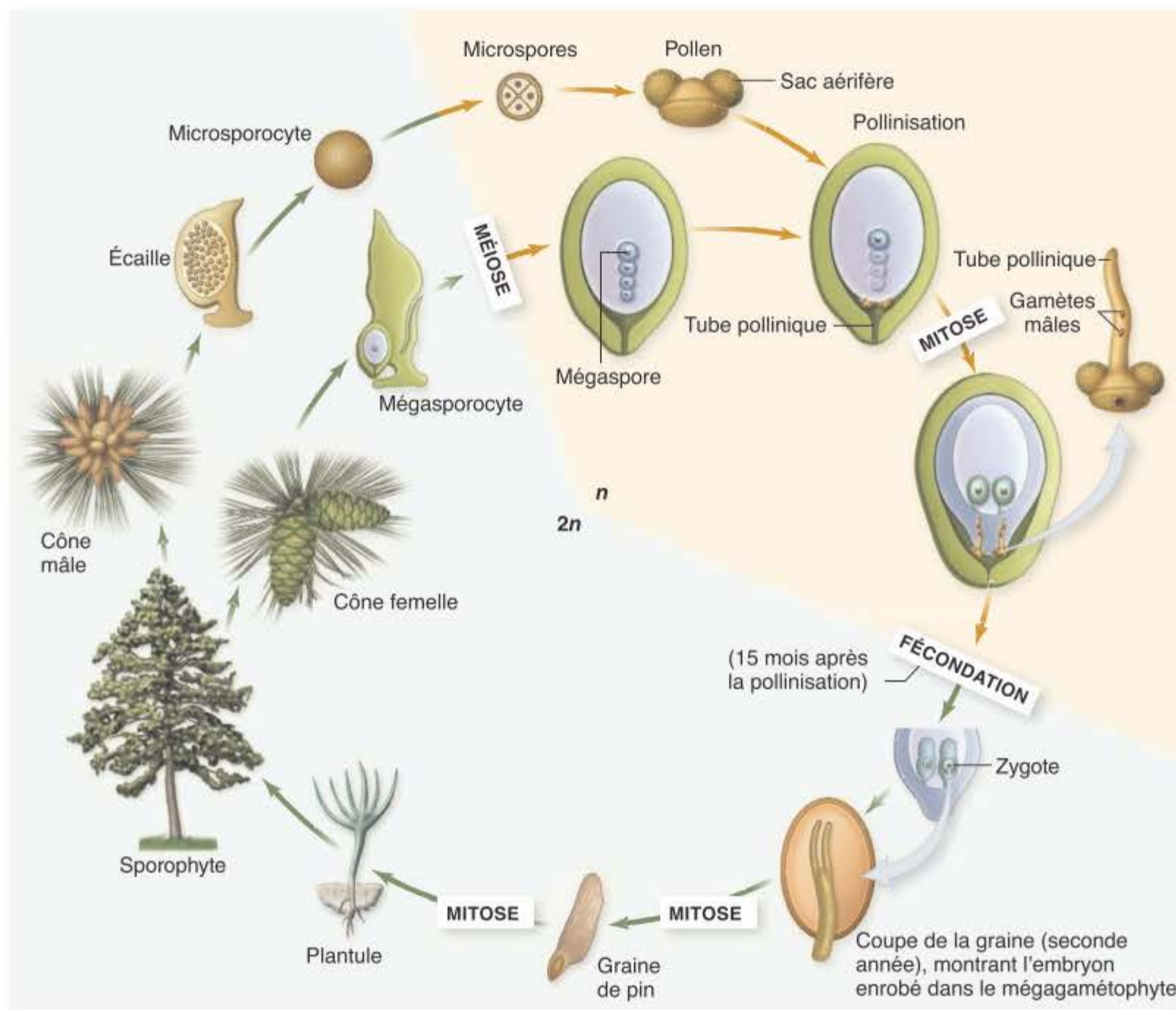


Figure 31.3 Cycle de vie d'un pin typique. Les gamétophytes mâle et femelle de ces plantes ont une taille extrêmement réduite. Le vent disperse généralement le gamétophyte mâle (pollen) qui produit les gamètes mâles. Le tube pollinique apporte le gamète mâle à l'oosphère sur le cône femelle. Le tégument assure une protection supplémentaire à l'embryon en se développant en spermodermis.

tégument deviendra plus tard l'enveloppe de la graine (le spermoderme). Dans chaque mégasporange, un seul mégasporocyte subit la méiose et donne une file de quatre mégaspores. De ces mégaspores, trois dégèrent, mais la dernière se développe lentement en gamétophyte femelle pendant une bonne partie de l'année. À maturité, le gamétophyte femelle peut comporter des milliers de cellules et de deux à six archégonies se forment à l'extrémité micropylaire. Chaque archégonie contient une oosphère tellement volumineuse qu'elle est visible sans l'aide d'un microscope.

Fécondation et différenciation de la graine

Les cônes femelles demandent en général au moins deux saisons pour arriver à maturité. Ils peuvent être d'abord rougeâtres ou pourpres, mais ils deviennent ensuite verts et, pendant le premier printemps, les écailles s'écartent. Pendant l'ouverture des écailles, les grains de pollen transportés par le vent y tombent, certains sont pris dans le liquide visqueux émis par le micropyle. Dans ce liquide, les grains de pollen sont lentement entraînés dans le micropyle jusqu'au sommet du nucelle, et les écailles se referment peu après.

Les archégonies et le reste du gamétophyte femelle n'arrivent à maturité que l'année suivante. Pendant le développement du gamétophyte femelle, un tube pollinique sort du grain de pollen au fond du micropyle et digère lentement une voie de passage à travers le nucelle jusqu'aux archégonies. Pendant la croissance du tube pollinique, une des quatre cellules du grain de pollen, la *cellule générative*, se divise par mitose, et l'une des deux cellules produites se divise encore une fois. Ces deux dernières cellules fonctionnent comme gamètes mâles. Le grain de pollen germé et ses deux cellules mâles constituent le gamétophyte mâle, structure haploïde minuscule et simple en comparaison du gamétophyte des fougères.

Environ 15 mois après la pollinisation, le tube pollinique pénètre dans l'ovule par le micropyle et déverse son contenu. Un gamète mâle s'unit à l'oosphère et forme un zygote. C'est l'origine du sporophyte. L'autre gamète mâle et le grain de pollen dégèrent. Le zygote se développe en un embryon entouré par les cellules du gamétophyte femelle. Après la dissémination et la germination de la graine, le jeune sporophyte de la nouvelle génération se développe en un arbre.

Les cycades ressemblent à des palmiers, mais ce ne sont pas des angiospermes

Les **cycades** (embranchement des cycadophytes) sont des gymnospermes à croissance lente des régions tropicales et subtropicales. Les sporophytes de la plupart des 250 espèces connues rappellent les palmiers (figure 31.4a) avec des troncs pouvant dépasser 15 m. Contraire-

ment aux palmiers, qui sont des angiospermes, les cycades produisent des cônes et leur cycle de vie est le même que celui des pins.

Les cônes femelles, qui se développent verticalement entre les bases des feuilles, sont énormes dans certaines espèces et peuvent peser 45 kg. Les gamètes mâles libérés dans l'ovule nagent vers un archégonie. Ces spermatozoïdes sont les plus volumineux de tous les organismes vivants. Plusieurs espèces de cycades risquent de disparaître en nature et n'existeront bientôt plus que dans les jardins botaniques.

Les gnétophytes possèdent un xylème avec des vaisseaux

Il existe actuellement trois genres et quelque 65 espèces dans l'embranchement des gnétophytes. Ce sont les seules gymnospermes dont le xylème contient des vaisseaux. Les **vaisseaux** sont un type de cellules conductrices particulièrement efficaces, typique des angiospermes.

Les espèces de ces trois genres sont morphologiquement très différentes. Une des plus bizarres de toutes les plantes est *Welwitschia*, qui vit dans les déserts du Namib et de Mossamedes en Afrique du sud (figure 31.4b). La tige a la forme d'une grande coupe peu profonde qui se rétrécit en racine pivotante sous le niveau du sol. Elle porte deux feuilles coriaces rubanées qui s'allongent constamment à leur base, se fissurant sous l'action du vent. Les structures reproductrices de *Welwitschia* sont en forme de cônes, elles apparaissent vers la base des feuilles au bord de la tige, et sont produites sur des plantes mâles et femelles distinctes.

Plus de la moitié des espèces de gnétophytes appartiennent au genre *Ephedra*, commun dans les régions arides de l'ouest des États-unis et du Mexique. On trouve des espèces sur tous les continents à l'exception de l'Australie. Les plantes sont buissonnantes, avec des tiges ressemblant superficiellement à celles des prèles ; elles sont en effet articulées et possèdent de minuscules feuilles scalariformes à chaque nœud. Les structures reproductrices mâles et femelles sont sur la même plante ou sur des plantes différentes.

L'éphédrine est un médicament largement utilisé dans le traitement des problèmes respiratoires ; elle était jadis extraite d'espèces chinoises d'*Ephedra*, mais on la remplace actuellement en grande partie par des produits de synthèse. L'éphédrine que l'on trouve dans des remèdes amaigrissants d'origine végétale a été mise en rapport avec des crises cardiaques ; elle a été retirée du marché en avril 2004. Le commerce des produits contenant la pseudoéphédrine a été soumis à des restrictions en 2006 parce qu'elle peut être utilisée pour fabriquer une substance illégale, la méthamphétamine.

Figure 31.4 Trois embranchements de gymnospermes. *a.* Une cycade, *Cycas circinalis*. *b.* *Welwitschia mirabilis* représente un des trois genres de gnétophytes. *c.* L'arbre aux quarante écus, *Ginkgo biloba*, seul représentant actuel de l'embranchement des ginkgophytes.



a.



b.



c.

L'espèce la mieux connue du troisième genre, *Gnetum* est un arbre tropical, mais la majorité des espèces sont des lianes. Toutes les espèces ont de larges feuilles semblables à celles des angiospermes. Une espèce de *Gnetum* est cultivée à Java pour ses tiges tendres, qui sont cuites comme légumes.

Il n'existe plus qu'une seule espèce de ginkgophytes

Les données fossiles montrent que les ginkgophytes ont été jadis très répandues, particulièrement dans l'hémisphère nord ; il ne reste aujourd'hui qu'une espèce, *Ginkgo biloba* (figure 31.4c). Les Européens ont rencontré cet arbre, qui perd ses feuilles en automne, en culture, au Japon et en Chine ; il n'existe apparemment plus à l'état sauvage.

Comme ceux des cycadales, les spermatozoïdes de *Ginkgo* possèdent des flagelles. Le ginkgo est **dioïque** – les structures reproductrices mâles et femelles sont portées par des arbres distincts. Les enveloppes externes charnues des graines des plantes femelles émettent une odeur fétide de beurre rance due à la présence d'acides butyrique et isobutyrique, que l'on trouve également dans le beurre et la vomissure. C'est pourquoi on préfère cultiver des plantes mâles propagées végétativement à partir de tiges. *Ginkgo* est souvent planté le long des rues en ville en raison de sa beauté et de sa résistance à la pollution atmosphérique.

Synthèse 31.2

La plupart des gymnospermes sont des spermatophytes portant des cônes. Leurs ovules ne sont pas complètement entourés de tissu sporophytique pendant la pollinisation, leurs graines sont donc « nues ». Les quatre groupes de gymnospermes sont les conifères, les cycades, les gnétophytes et les ginkgophytes.

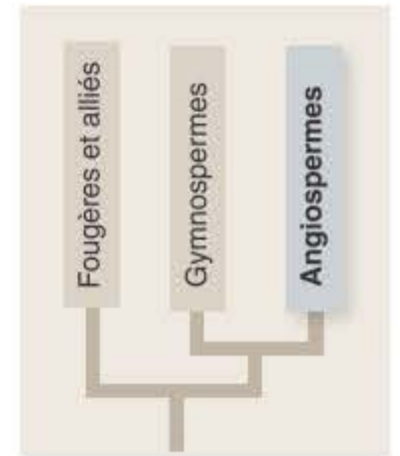
- Comment les conifères sont-ils adaptés à la capture du pollen transporté par le vent ?

31.3 Les angiospermes : les plantes à fleurs

Objectifs

1. Citer les caractéristiques des angiospermes.
2. Décrire le rôle de certains animaux dans le cycle de vie des angiospermes.
3. Expliquer la double fécondation et ses conséquences.

Les quelque 300 000 espèces de plantes à fleurs sont appelées **angiospermes** parce que, contrairement à ceux des gymnospermes, leurs ovules sont inclus dans des tissus diploïdes au moment de la pollinisation. Le **carpelle**, une feuille modifiée entourant les graines, se développe en fruit, qui est un caractère particulier aux angiospermes (figure 31.5). Bien que certaines gymnospermes, comme l'if (*Taxus* spp.), possèdent un tissu charnu autour de leurs graines, son origine est différente et ce n'est pas un véritable fruit.



Il est difficile de trouver l'origine des angiospermes

L'origine des angiospermes était une énigme pour Darwin lui-même : il en parlait comme d'un « abominable mystère ». Ce qui intriguait particulièrement Darwin était la diversification très rapide et le succès des angiospermes. Vous voyez, dans le tableau 31.1 qu'il y a environ 300 000 espèces d'angiospermes, mais seulement un millier d'espèces pour l'ensemble des autres spermatophytes. L'explosion rapide de la diversité des angiospermes a modifié d'aspect de la Terre, passant d'un écosystème dominé par les fougères, les cycades et les conifères aux écosystèmes plus

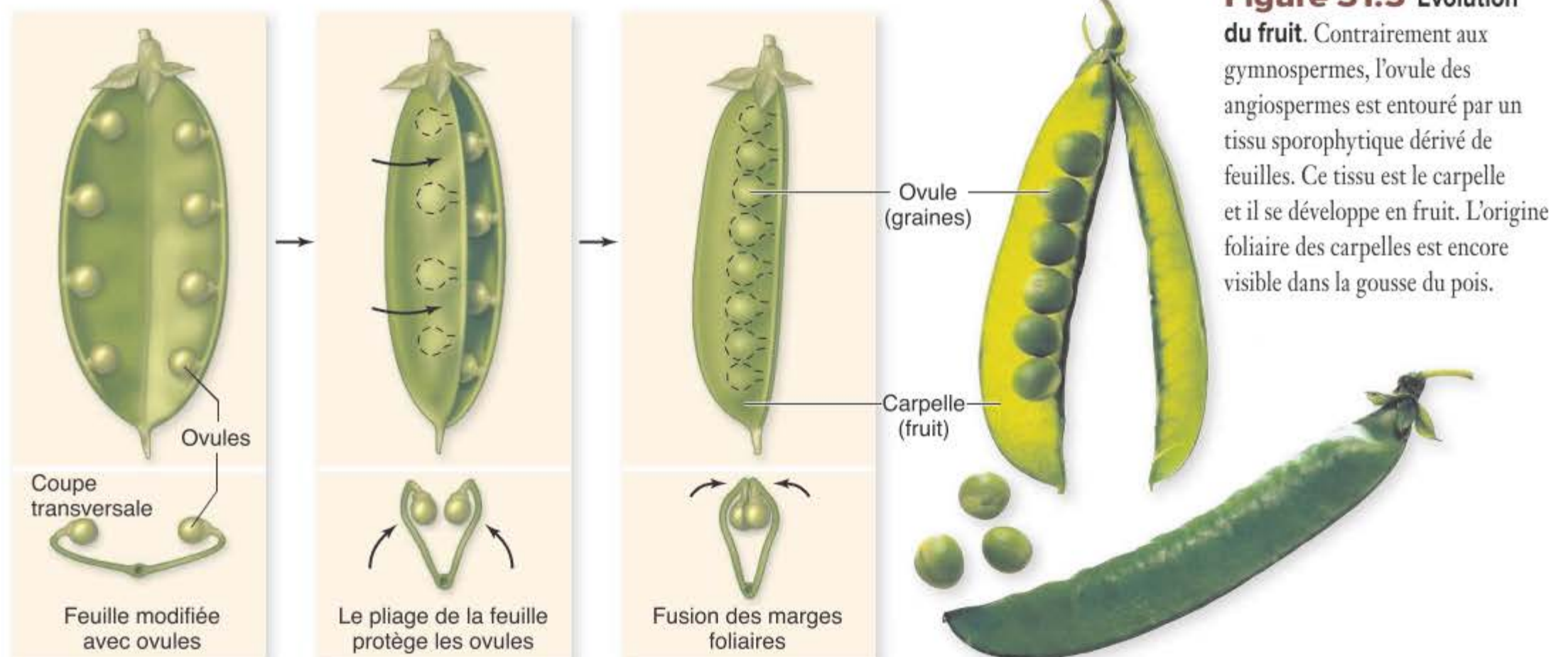


Figure 31.5 Évolution du fruit. Contrairement aux gymnospermes, l'ovule des angiospermes est entouré par un tissu sporophytique dérivé de feuilles. Ce tissu est le carpelle et il se développe en fruit. L'origine foliaire des carpelles est encore visible dans la gousse du pois.

variés et familiers que nous voyons aujourd'hui. On explique de bien des façons comment les angiospermes ont pris le contrôle des biomes du globe. Une nouvelle hypothèse intéressante considère que la rupture de la Pangée a entraîné une modification du climat et facilité l'expansion des angiospermes. Les latitudes moyennes sont devenues plus humides et tempérées, et les déserts séparant les zones tropicales et tempérées se sont rétrécis. Les angiospermes ont pu envahir ces nouveaux espaces grâce à leurs caractéristiques particulières : production des fleurs, faculté d'attirer les insectes pollinisateurs et développement de larges feuilles avec un réseau dense de nervures.

Dans la province chinoise reculée du Liaoning, on a découvert un fossile complet d'angiosperme vieux d'au moins 125 millions d'années (figure 31.6). Les fossiles d'*Archaeofructus* portent des structures reproductrices mâles et femelles ; il n'y a cependant ni sépales ni pétales, qui sont apparus chez les angiospermes ultérieures et attirent les pollinisateurs. Les fossiles sont si bien conservés que l'on a pu examiner le pollen fossile au microscope électronique. En dépit de l'ancienneté d'*Archaeofructus*, il est peu probable que ce soit la première angiosperme. Cependant, ces fossiles incroyablement bien conservés donnent des détails de grande valeur sur les angiospermes du jurassique supérieur au crétacé inférieur, lorsque les dinosaures parcouraient la terre.

On s'est progressivement mis d'accord à propos de l'angiosperme actuelle la plus primitive – *Amborella trichopoda* (figure 31.7). *Amborella*, avec ses petites fleurs crème, est encore plus « primitive » que les magnolias et les nénuphars. Ce petit arbuste, qui n'existe qu'en Nouvelle-Calédonie, dans le Pacifique Sud, est la dernière espèce survivante de la plus ancienne lignée actuelle d'angiospermes, apparue il y a environ 135 millions d'années.

Bien qu'elle ne soit pas la première angiosperme, *Amborella* en est suffisamment proche pour que l'étude de sa biologie de la repro-

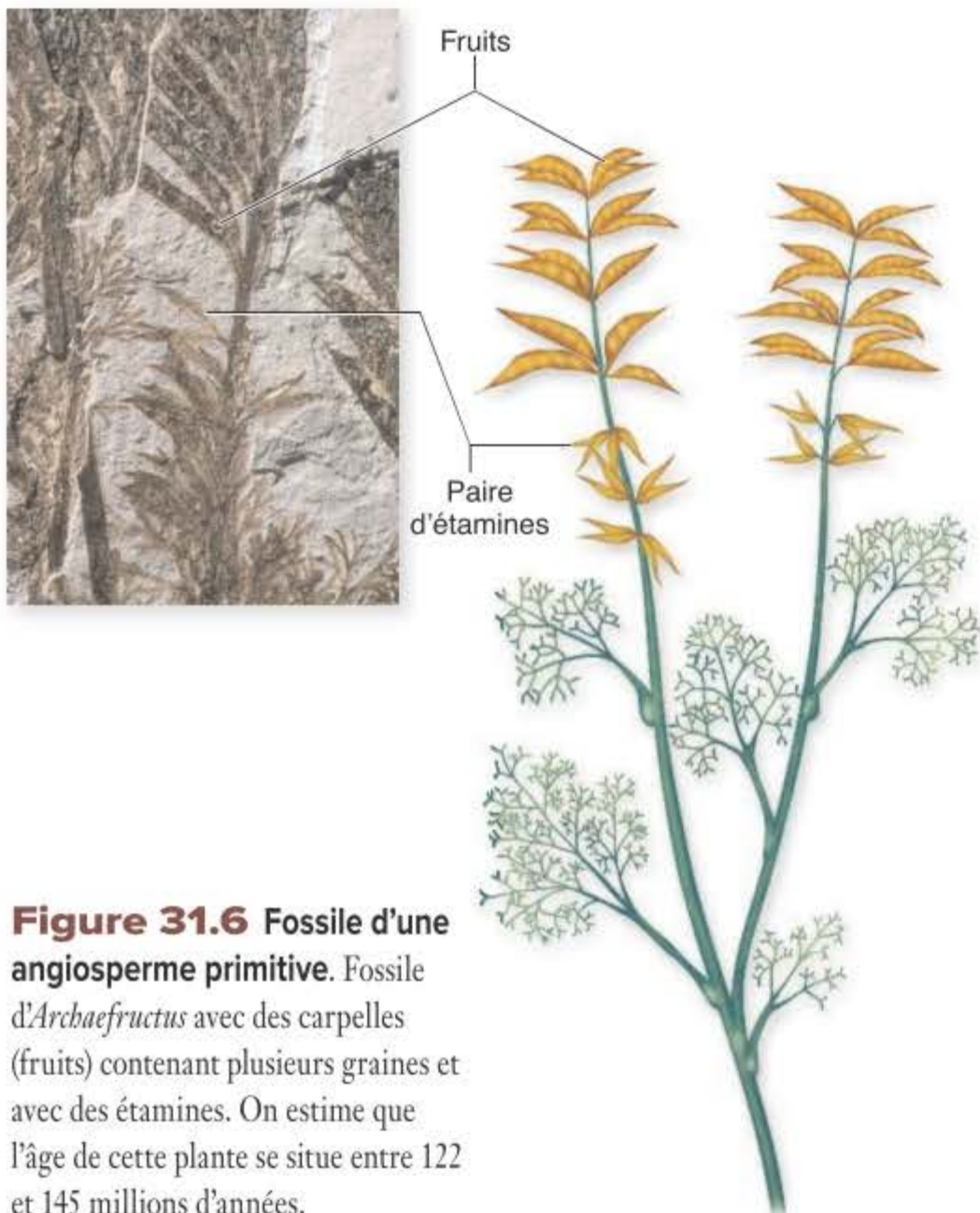


Figure 31.6 Fossile d'une angiosperme primitive. Fossile d'*Archaeofructus* avec des carpelles (fruits) contenant plusieurs graines et avec des étamines. On estime que l'âge de cette plante se situe entre 122 et 145 millions d'années.



Figure 31.7 Une angiosperme primitive vivante, *Amborella trichopoda*. On suppose que cette plante est le plus proche parent vivant de l'angiosperme d'origine.

duction aide à comprendre le rayonnement initial des angiospermes. La phylogénie des angiospermes est la traduction d'une hypothèse évolutive qui oriente de nouvelles recherches sur l'origine des angiospermes (figure 31.8).

Des transferts horizontaux de gènes se sont produits chez les plantes terrestres

Amborella trichopoda est le parent vivant le plus proche des premières angiospermes, mais au moins un exemplaire des gènes de 20 des 31 protéines mitochondriales connues est passé dans le génome mitochondrial à partir d'autres plantes terrestres par transfert horizontal de gènes (THG). En outre, trois espèces de mousses ont contribué à ce mélange (figure 31.9).

? **Question** Expliquez pourquoi un arbre généalogique basé sur un seul gène pourrait aboutir à une hypothèse évolutive erronée.

Amborella n'est pas représentative de la majorité des angiospermes actuelles. C'est un genre monospécifique n'existant en nature que dans les forêts ombrophiles de Nouvelle-Calédonie, groupe d'îles à l'Est de l'Australie isolé depuis 70 millions d'années et riche en espèces végétales primitives. Les plantes épiphytes sont fréquentes. Un contact étroit avec des plantes parasites pourrait accroître la probabilité de THG (figure 31.10).*

* Note du traducteur. Cet exemple de transfert horizontal de gènes est discutable. Les exemples décrits dans la littérature concernent la transmission de gènes d'un parasite à l'organisme parasité (plante ou animal). Les mousses ne sont jamais des parasites : ce sont éventuellement des épiphytes en contact avec les tissus morts du tronc ou des branches de la plante. Il est difficile d'imaginer le transfert de leurs gènes jusqu'aux mitochondries des cellules vivantes de la plante, et plus précisément à ses cellules méristématiques à l'origine des organes reproducteurs. Des données plus récentes font état de la présence, dans le génome mitochondrial d'*Amborella*, d'ADN mitochondrial d'une espèce de mousse, de trois espèces d'algues vertes, d'au moins une autre algue et d'une angiosperme parasite ; ces séquences étrangères s'ajoutent au génome mitochondrial normal de la plante et ne seraient pas fonctionnelles. Il semble risqué de proposer des hypothèses générales sur l'évolution des plantes en se basant sur ces publications quelque peu hétéroclites.

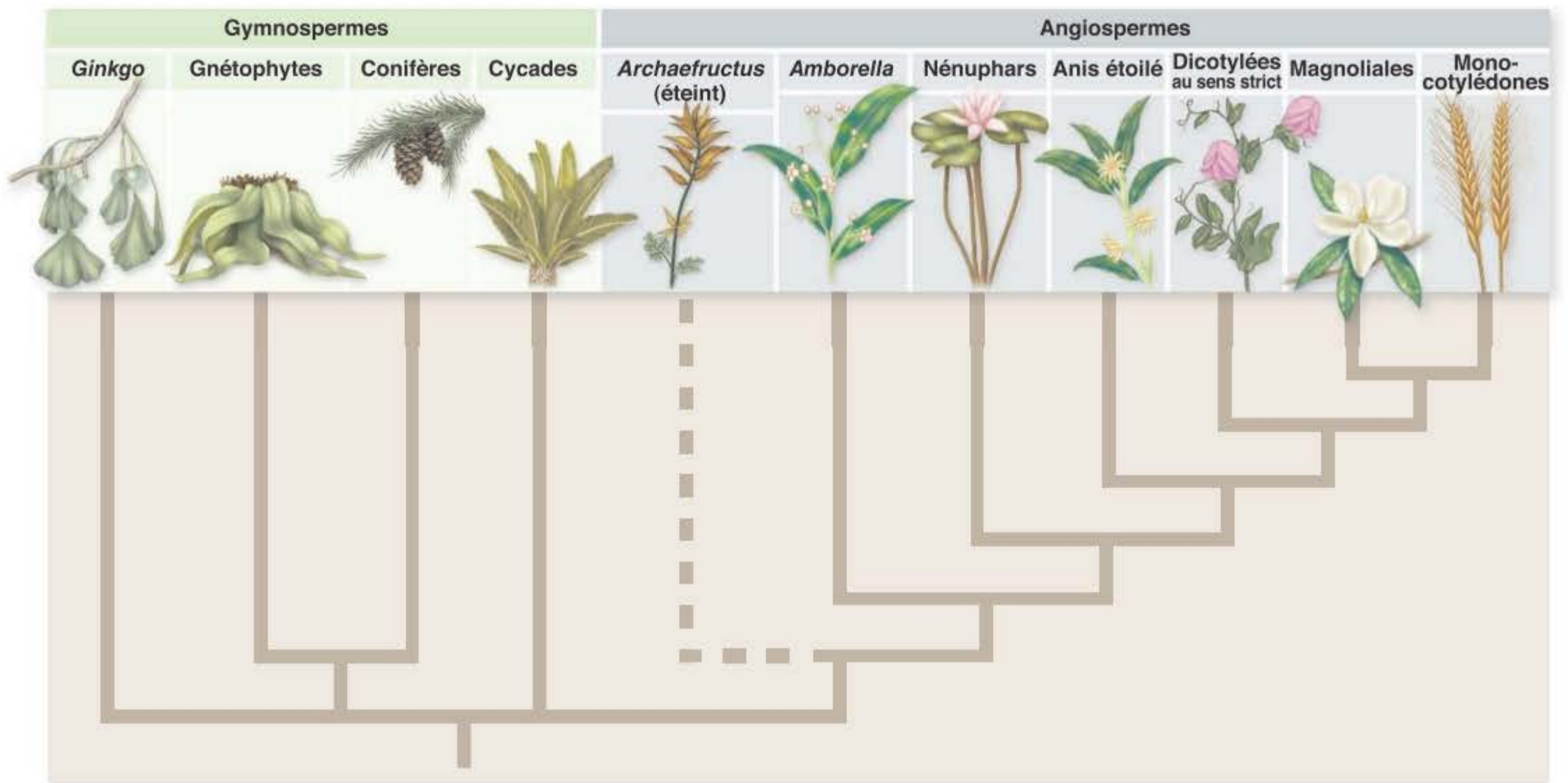
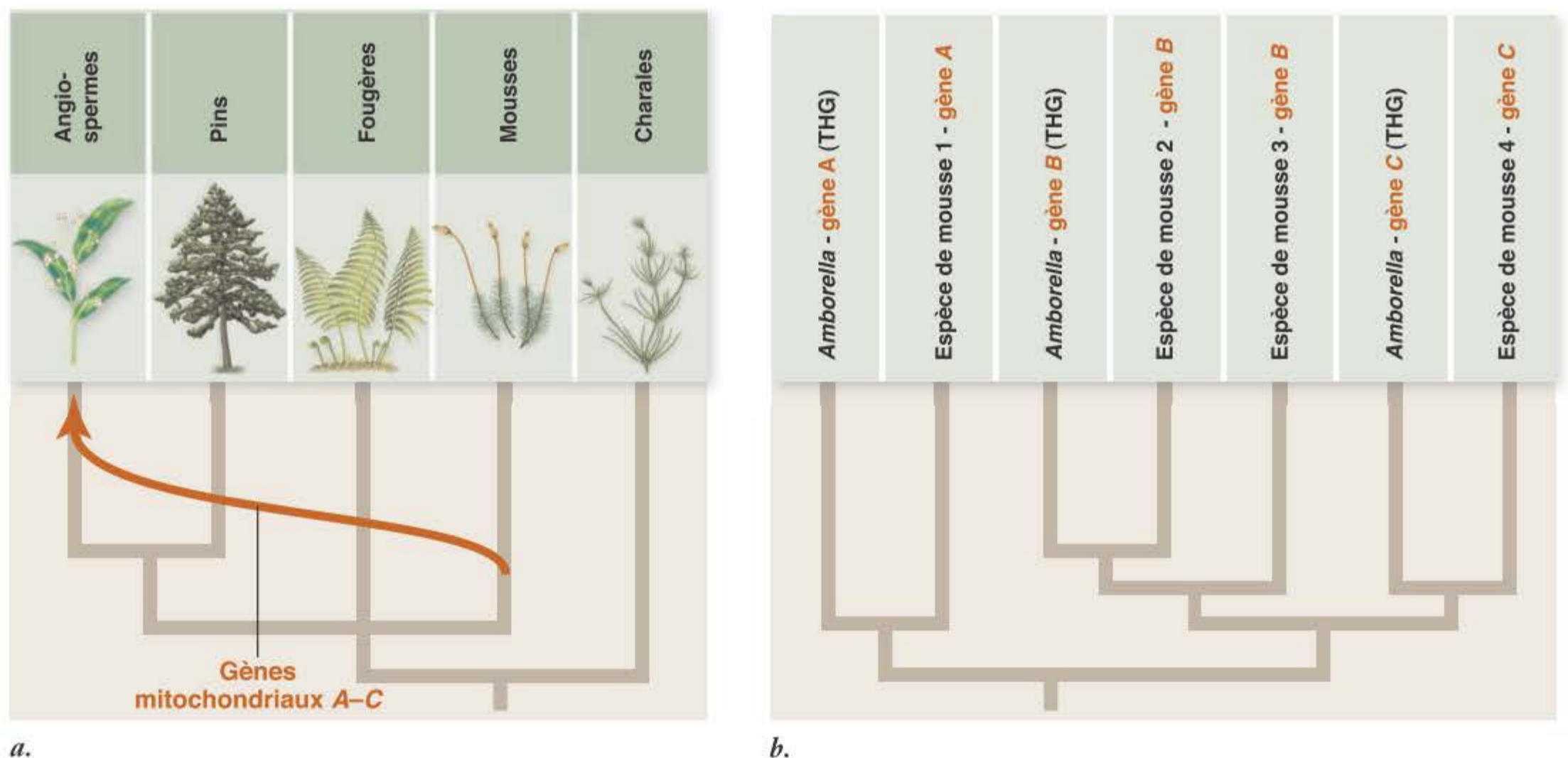


Figure 31.8 *Archaeo-fruitus* est peut-être le clade frère de toutes les autres angiospermes. Toutes les plantes de la lignée d'*Archaeo-fruitus* sont disparues et il reste *Amborella* comme angiosperme actuelle la plus primitive. Les gymnospermes sont colorées en vert.



a.

b.

Figure 31.9 L'angiosperme *Amborella* a acquis des gènes de trois mousses par transfert horizontal. *a.* Relations phylogénétiques d'*Amborella* avec les autres plantes terrestres. La flèche reliant la mousse à l'angiosperme montre que le THG est la seule explication plausible de la présence de gènes mitochondriaux de mousse dans *Amborella*. *b.* Relations phylogénétiques entre les gènes transférés horizontalement.



Figure 31.10 Un contact étroit entre des espèces peut conduire au THG. Ici, des hépatiques se développent au sommet d'une feuille d'*Amborella* et des lichens sont dispersés sur le reste de la feuille.

Une question reste en suspens, c'est de savoir si les gènes de mousses ont une fonction chez *Amborella*. Environ la moitié de ces gènes sont intacts et pourraient être transcrits et traduits en protéines. Les protéines pourraient être les mêmes que celles qui existent dans la plante, mais leurs fonctions éventuelles restent à déterminer.

Le gamétophyte est logé dans la fleur des angiospermes

On considère les fleurs comme des tiges modifiées portant des feuilles modifiées. Quelles que soient leur taille et leur forme, elles partagent toutes quelques caractéristiques (figure 31.11). La fleur dérive d'un **primordium** qui se développe dans un bourgeon à l'extrémité d'un axe, le pédicelle. Celui-ci s'élargit un peu à son sommet pour former le réceptacle, auquel sont fixées les autres pièces florales.

Morphologie de la fleur

Les autres pièces florales forment typiquement des anneaux, ou **verticilles**. Le verticille externe est composé de **sépales**. La plupart des fleurs ont trois ou cinq sépales, verts et plus ou moins foliacés. Le verticille suivant est formé des **pétales**, qui sont souvent colorés et attirent les pollinisateurs, insectes, oiseaux et quelques petits mammifères. Les pétales, souvent au nombre de trois ou de cinq, peuvent être séparés, soudés ou totalement absents pour les fleurs pollinisées par le vent.

Le troisième verticille est l'androcée, composé des **étamines**. C'est dans ce verticille que sont produits les gamétophytes mâles, le

pollen. Chaque étamine comporte une **anthère** contenant le pollen et un stipe, le **filet**, absent dans certaines fleurs.

Au centre de la fleur se trouve le quatrième verticille, le **gynécée**, qui héberge les petits gamétophytes femelles ; le gynécée se compose d'un ou plusieurs **carpelles**. À l'origine, le carpelle s'est formé à partir d'une structure foliacée portant des ovules le long de ses marges. Les fleurs primitives peuvent avoir plusieurs carpelles séparés, mais, dans la plupart des fleurs, les carpelles sont fusionnés. On peut observer cette fusion dans une orange coupée en deux ; chaque segment représente un carpelle.

Structure du carpelle

Il y a trois régions principales dans un carpelle (voir figure 31.11a). L'**ovaire** est la base renflée, contenant entre un et des centaines d'ovules ; il se développe ensuite en **fruit**. La partie supérieure du carpelle est le **stigmate**. La plupart des stigmates sont collants ou plumeux, favorisant l'adhérence des grains de pollen qui y atterrissent. Typiquement, un rétrécissement ou un stipe relie le stigmate à l'ovaire : c'est le **style** ; dans certaines fleurs, le style est très court ou même absent.

Beaucoup de fleurs possèdent des glandes nectarifères, ou *nectaires*, souvent localisées près de la base de l'ovaire. Le nectar est un liquide contenant des sucres, des acides aminés et d'autres molécules qui attirent vers les fleurs des insectes, des oiseaux et d'autres animaux.

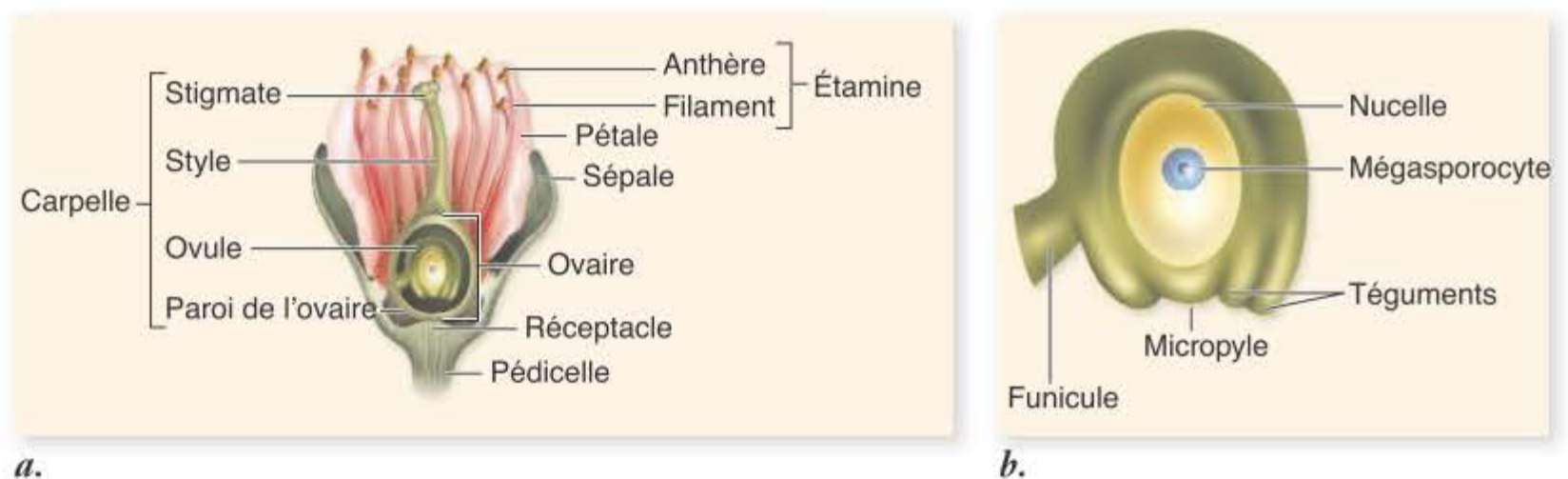
La double fécondation est une caractéristique du cycle de vie des angiospermes

Pendant le développement du bouton floral, un seul mégasporocyte subit la méiose dans l'ovule et donne quatre mégaspores (figure 31.12). Chez la plupart des angiospermes, trois mégaspores disparaissent rapidement, tandis que le noyau de la dernière se divise par mitose et que la cellule grandit lentement jusqu'à atteindre une taille plusieurs fois supérieure à sa taille d'origine.

Le gamétophyte femelle

Pendant la croissance de la mégaspore, les noyaux fils se divisent deux fois pour donner huit noyaux haploïdes disposés en deux groupes de quatre. Un noyau de chaque groupe migre vers le centre et fonctionne comme noyau polaire. Une paroi cellulaire se forme autour des deux noyaux polaires et donne la cellule centrale. Des parois se forment aussi autour des autres noyaux. Dans le groupe le plus proche du micropyle, une cellule devient l'oosphère et les deux autres sont les synergides. À l'autre extrémité, les trois cellules sont les antipodes ; elles ne semblent pas avoir de fonction et finissent par dégénérer

Figure 31.11 Schéma d'une fleur d'angiosperme. *a.* Principales structures de la fleur. *b.* Détails d'un ovule. En mûrissant, l'ovaire deviendra un fruit ; les assises externes de l'ovule (les téguments) deviendront le spermoderme.



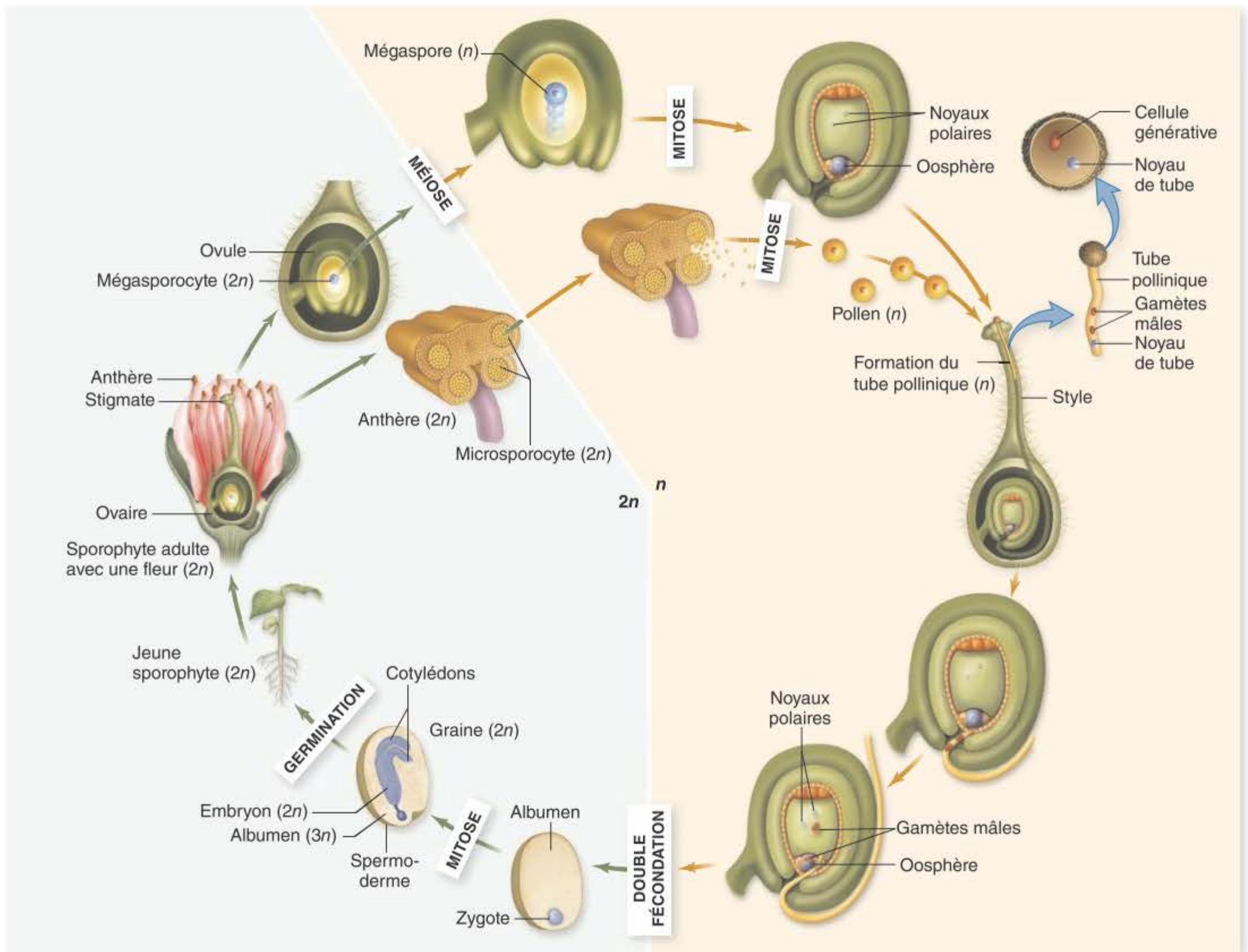


Figure 31.12 Cycle de vie d'une angiosperme typique. Comme chez les pins, l'eau libre n'est plus nécessaire à la fécondation. Dans la plupart des espèces d'angiospermes, des animaux transportent le pollen jusqu'aux carpelles. La paroi externe du carpelle forme le fruit, qui incite souvent les animaux à disperser les graines.

et disparaître. En même temps, deux assises de l'ovule, les téguments, se différencient et deviendront l'enveloppe de la graine, le *spermoderme*. En se développant, les téguments laissent une petite ouverture, ou pore, à une extrémité : c'est le micropyle, déjà décrit (voir figure 31.11b).

Le grand sac à huit noyaux et sept cellules est le sac embryonnaire ; c'est le gamétophyte femelle. Bien que totalement dépendant du sporophyte pour son alimentation, c'est un individu haploïde pluricellulaire.

Production du pollen

Pendant le développement du gamétophyte femelle, un processus semblable, mais moins complexe, se déroule dans les anthères. La plupart des

anthères contiennent des portions de tissu (généralement quatre) qui deviennent finalement des chambres bordées de cellules nourricières. Le tissu de ces portions est composé de nombreux microsporocytes qui subissent la méiose plus ou moins simultanément et produisent chacun quatre microspores.

Les quatre microspores restent d'abord ensemble sous la forme d'une tétrade et leur noyau se divise une fois ; dans la majorité des espèces, les microspores se séparent alors. Dans le même temps, une double paroi se forme autour de chaque microspore. Pendant la maturation de l'anthère, la paroi séparant deux chambres contiguës se désagrège, laissant deux grandes chambres. À ce moment, les microspores binucléées sont devenues des grains de pollen, qui sont des gamétophytes mâles.

La paroi externe du grain de pollen porte souvent de belles sculptures et elle contient des substances capables de réagir avec d'autres sur le stigmate pour signaler si le développement du gamétophyte mâle peut se poursuivre. Le grain de pollen possède des *apertures* par où le tube pollinique pourra sortir.

Pollinisation et gamétophyte mâle

La **pollinisation** est simplement le transfert mécanique du pollen d'une source (une anthère) à une zone réceptive (le stigmate d'une angiosperme). En général, la pollinisation implique des fleurs de plantes différentes et l'intervention des insectes, du vent, de l'eau, de la gravité, des chauves-souris et d'autres animaux. Chez certaines angiospermes, les plantes peuvent se polliniser elles-mêmes. On parle d'autopollinisation.

Si le stigmate est réceptif, le cytoplasme dense du grain de pollen absorbe des substances du stigmate et germe par un pore dans la paroi du pollen. Le renflement se développe en un tube qui réagit aux stimulus chimiques et mécaniques qui le guident à travers le style vers le sac embryonnaire. Il suit un gradient de diffusion de substances chimiques et descend dans le style et dans le micropyle. Il faut généralement de plusieurs heures à deux jours au tube pollinique pour atteindre le micropyle, mais, dans quelques cas, cela prend jusqu'à un an. La croissance du tube pollinique est plus rapide chez les angiospermes que chez les gymnospermes. Cette accélération est une innovation sensée avoir précédé le développement du fruit et essentielle pour l'apparition des angiospermes (figure 31.13).

Le noyau d'une des deux cellules du grain de pollen, la *cellule générative*, se divise dans le grain de pollen ou dans le tube pollinique et

donne deux cellules spermatiques. Contrairement au spermatozoïde des mousses, des fougères et de certaines gymnospermes, les cellules spermatiques des angiospermes n'ont pas de flagelles

Double fécondation et production de la graine

À son entrée dans le sac embryonnaire, le tube pollinique détruit une synergide et libère son contenu. Les deux cellules spermatiques sont fonctionnelles et sont à l'origine de la **double fécondation**. L'une d'elles s'unit à l'oosphère pour donner un zygote qui se développe en un sporophyte embryonnaire. L'autre s'unit aux deux noyaux polaires et forme un noyau primaire d'albumen triploïde. La double fécondation, et donc l'albumen, n'existent que chez les angiospermes.

Très vite, le noyau primaire d'albumen se divise de façon répétée pour devenir le tissu triploïde de l'albumen, comportant bientôt des milliers de cellules. L'albumen peut devenir une partie importante de la graine dans une graminée comme le maïs et il nourrit l'embryon de la plupart des angiospermes (voir figure 41.35). L'albumen alimente l'embryon des angiospermes, alors que, chez les gymnospermes, ce rôle est assuré par le gamétophyte femelle.

Jusqu'il y a peu, on considérait l'albumen triploïde, alimentaire, comme un caractère ancestral des angiospermes. Une analyse récente des angiospermes primitives actuelles a montré que les albumens diploïdes étaient également fréquents. Le gamétophyte femelle de ces espèces contient quatre noyaux au lieu de huit. À l'heure actuelle, on ne sait pas si l'albumen le plus primitif était diploïde ou triploïde.

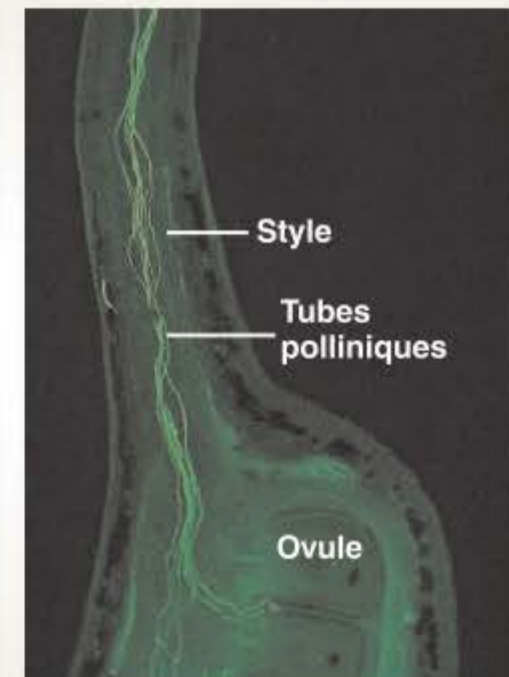
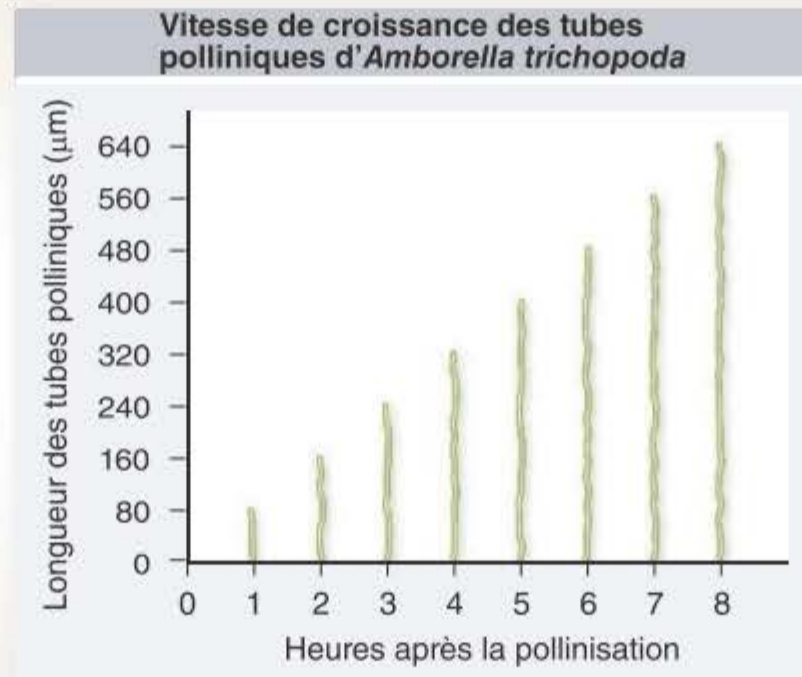
DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse : l'apparition des angiospermes s'est accompagnée d'une accélération de la croissance du tube pollinique.

Prédiction : le temps qui sépare la pollinisation de la fécondation sera plus long chez les gymnospermes que chez les angiospermes sœurs de l'angiosperme ancestrale, ainsi que des angiospermes dérivées.

Test : polliniser trois espèces d'angiospermes, y compris *Amborella*, le plus proche parent de la première angiosperme. À différents moments, faire des coupes dans le carpelle et observer la position des tubes polliniques au microscope à fluorescence. Calculer la vitesse de la croissance des tubes polliniques et la comparer aux résultats publiés pour les gymnospermes et des angiospermes dérivées.

Espèces	Vitesse de croissance des tubes polliniques (µm/heure)
Proches parents de l'angiosperme ancestrale	
<i>Amborella trichopoda</i>	80,0
<i>Nuphar polysepala</i>	589,2
<i>Austrobaileya scandens</i>	271,7
Gymnospermes	
<i>Gnetum gnemon</i>	6,4
<i>Ginkgo biloba</i>	0,3



Conclusion : on observe une augmentation de la vitesse de croissance chez les angiospermes les plus proches de l'angiosperme ancestrale, ce qui confirme l'hypothèse.

Autres expériences : développez une hypothèse expliquant la différence de vitesse de croissance des tubes polliniques dans les angiospermes testées. Y a-t-il une corrélation entre la distance que le tube pollinique doit parcourir pour féconder une oosphère et la vitesse de croissance ? Comment pourriez-vous vérifier votre hypothèse ?

Figure 31.13 L'apparition des angiospermes s'est accompagnée d'une croissance plus rapide des tubes polliniques.

Question Si l'albumen ne se développait pas dans une graine, quelles en seraient les conséquences pour l'embryon de la graine ? Expliquez votre réponse.

Analyse de données En vous basant sur le graphique de la figure 31.13, calculez la vitesse de croissance du tube pollinique. Comparez cette vitesse à celle du tableau de cette figure et essayez d'expliquer les différences éventuelles.

Synthèse 31.3

Amborella, parent le plus proche des premières angiospermes, donne des indications sur l'origine de ce groupe très efficace. Les angiospermes constituent un clade, mais des gènes sont passés à des espèces très éloignées par transfert horizontal. Les angiospermes sont caractérisées par des ovules enfermés, au moment de la pollinisation, à l'intérieur d'un ovaire situé à la base d'un carpelle, structure caractéristique de cet embranchement ; un fruit se développe à partir de l'ovaire. Les innovations évolutives des angiospermes sont les fleurs, destinées à attirer les pollinisateurs, les fruits, qui protègent les embryons et facilitent leur dissémination, la croissance rapide du tube pollinique et la double fécondation, grâce à laquelle l'albumen permet d'alimenter l'embryon.

- Comment des gènes de mousse pourraient-ils être introduits dans une angiosperme, sinon par des plantes parasites ?

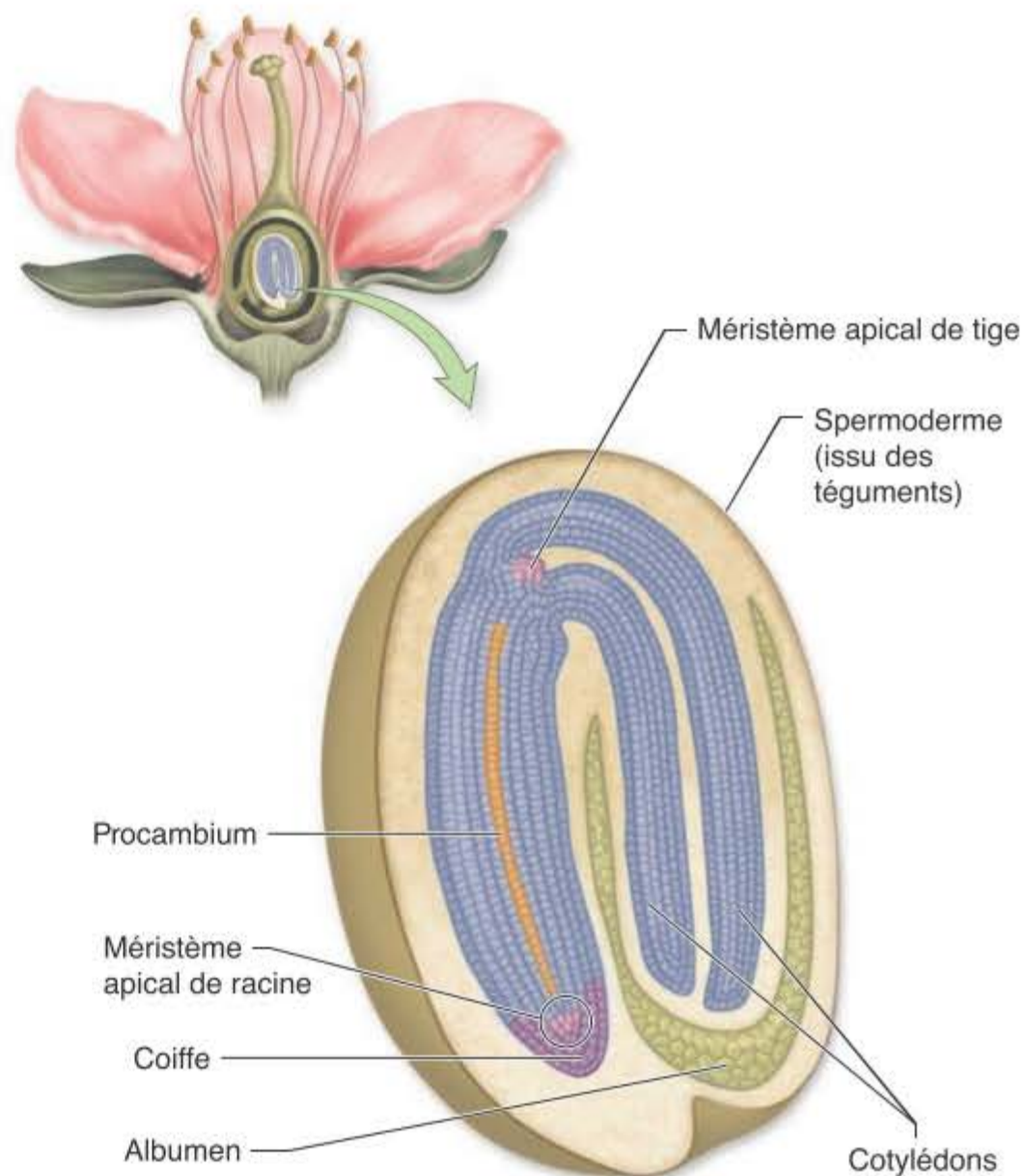


Figure 31.14 Développement de la graine. Les téguments de cet ovule d'angiosperme se développent en spermoderme. On notera la courbure des cotylédons au cours de leur croissance pour s'adapter à l'espace restreint dans la graine.

31.4 Les graines

Objectifs

1. Décrire quatre moyens mis en œuvre par les graines pour assurer la survie de la nouvelle génération.
2. Citer les conditions environnementales pouvant permettre la germination des graines de certaines plantes.

Après la double fécondation chez les angiospermes et la fécondation simple chez les gymnospermes, conduisant au développement de l'embryon, il y a un événement très important : ce développement cesse. Dans cette section, nous mettons l'accent sur le développement de l'embryon des angiospermes. Chez beaucoup de plantes, ce développement s'arrête peu après la différenciation des méristèmes et des cotylédons. Les téguments – assises cellulaires externes de l'ovule – se différencient en un **spermoderme** relativement imperméable qui enveloppe la graine avec son embryon dormant et ses réserves nutritives (figure 37.12)

La graine est une protection pour l'embryon.

La graine constitue un vecteur pour la dispersion de l'embryon jusqu'à des sites éloignés de la plante mère. Les assises protectrices de la graine permettent la survie de l'embryon dans des conditions environnementales qui pourraient tuer une plante adulte.

Les graines présentent au moins quatre types d'adaptations :

1. Elles maintiennent un état de dormance lorsque les conditions sont défavorables et postposent le développement jusqu'à l'apparition de meilleures conditions.
2. Elles assurent une protection maximale à la jeune plantule au stade le plus vulnérable de son développement.
3. Elles contiennent des réserves nutritives permettant le développement de la plantule avant le début de son activité photosynthétique.
4. L'adaptation à la dispersion est peut-être la plus importante, parce qu'elle facilite la migration des génotypes vers de nouveaux habitats.

Une graine mûre ne contient qu'environ 5 à 20 % d'eau. Dans ces conditions, la graine et la plantule qu'elle contient sont très stables ; l'arrêt du développement de la graine est principalement dû à la dessiccation progressive et poussée de l'embryon et à la réduction de l'activité métabolique qui en résulte. La germination n'est possible que si l'eau et l'oxygène arrivent à l'embryon. On connaît des graines restées viables pendant des siècles, et même, dans de rares cas, pendant des millénaires.

La survie des graines est améliorée grâce à des adaptations spécialisées

Des adaptations particulières contribuent souvent à assurer que les graines ne germent que si les conditions sont favorables. Certaines graines se trouvent à l'intérieur de cônes résistants qui ne s'ouvrent qu'après une



a.



b.

Figure 31.15 La germination des graines de certains pins est induite par le feu. Le feu peut détruire les pins gris adultes, mais il stimule la croissance de la génération suivante. *a.* Les cônes de pin gris sont étroitement scellés et ne permettent pas la libération des graines protégées par les écailles. *b.* Les températures élevées permettent la libération des graines.

exposition à la chaleur d'un incendie (figure 31.15). De cette façon, la graine germe dans un habitat ouvert, libéré par le feu, relativement riche en nutriments provenant de la combustion des plantes.

Les graines d'autres plantes ne germent qu'après le lessivage des substances inhibitrices contenues dans leur spermoderme, ce qui implique la présence d'une quantité suffisante d'eau. D'autres graines encore ne germent qu'après être passées par le système digestif d'oiseaux ou de mammifères ou après avoir été régurgités, ce qui fragilise le spermoderme et assure la dissémination. Des graines de plantes que l'on pensait disparues d'une région donnée peuvent germer à l'occasion de conditions très spéciales, permettant la réinstallation de ces plantes dans la région.

Synthèse 31.4

Le spermoderme a pour origine les téguments de l'ovule ; il enveloppe l'embryon et les réserves nutritives. Les quatre avantages de la graine sont la dormance, la protection de l'embryon, les réserves alimentaires et les moyens de dispersion. Feu, pluies abondantes ou transit par le système digestif d'animaux sont requis pour la germination des graines de certaines plantes.

- Quel type de dormance des graines peut-on s'attendre à trouver chez des arbres des régions à hivers froids ?

31.5 Les fruits

Objectifs

1. Identifier les structures à partir desquelles se forment les fruits.
2. Reconnaître les baies, les gousses, les drupes et les samares.

Le développement du fruit est aussi important pour la survie de l'embryon des angiospermes que de celui de la graine. On peut définir simplement les fruits comme des ovaires (carpelles) arrivés à maturité. Pendant que la graine se forme, l'ovaire de la fleur commence à se développer en fruit (figure 31.16).

Des fruits peuvent se développer sans graines. Les bananes du commerce, par exemple, sont des fruits sans graines viables. Les bananiers sont propagés asexuellement.

Les fruits sont adaptés en vue de la dissémination

Les fruits se forment de diverses manières et présentent des adaptations très diverses en vue de la dissémination. La paroi de l'ovaire, ou *péricarpe*, comporte trois couches qui, à maturité, peuvent subir des

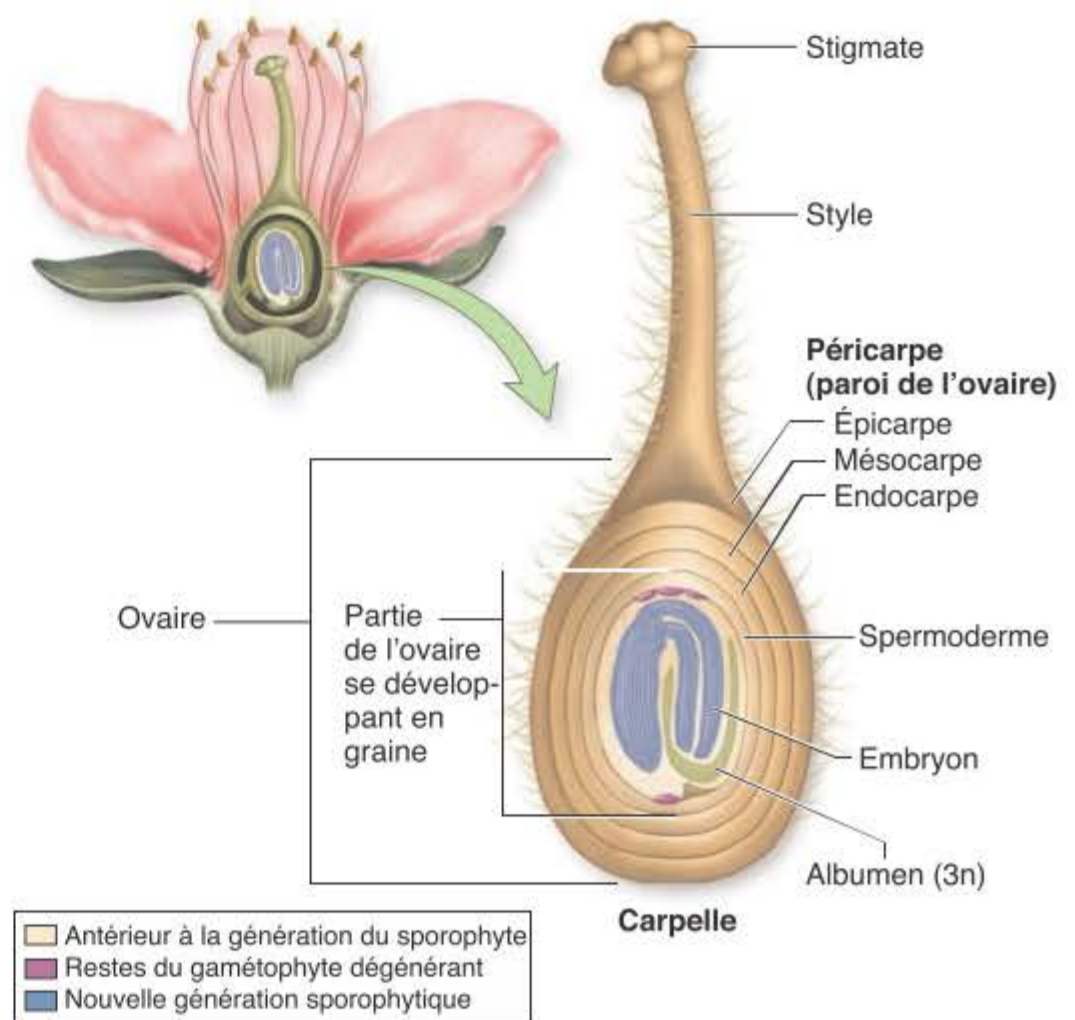


Figure 31.16 Développement du fruit. La paroi du carpelle (l'ovaire) est composée de trois couches : épicarpe, mésocarpe et endocarpe. Selon les espèces, une ou plusieurs de ces couches se développent en fruit. Les graines mûrissent dans le fruit en développement.

Question Trois générations sont représentées dans ce schéma. Indiquez le niveau de ploïdie des tissus correspondant à ces trois générations.

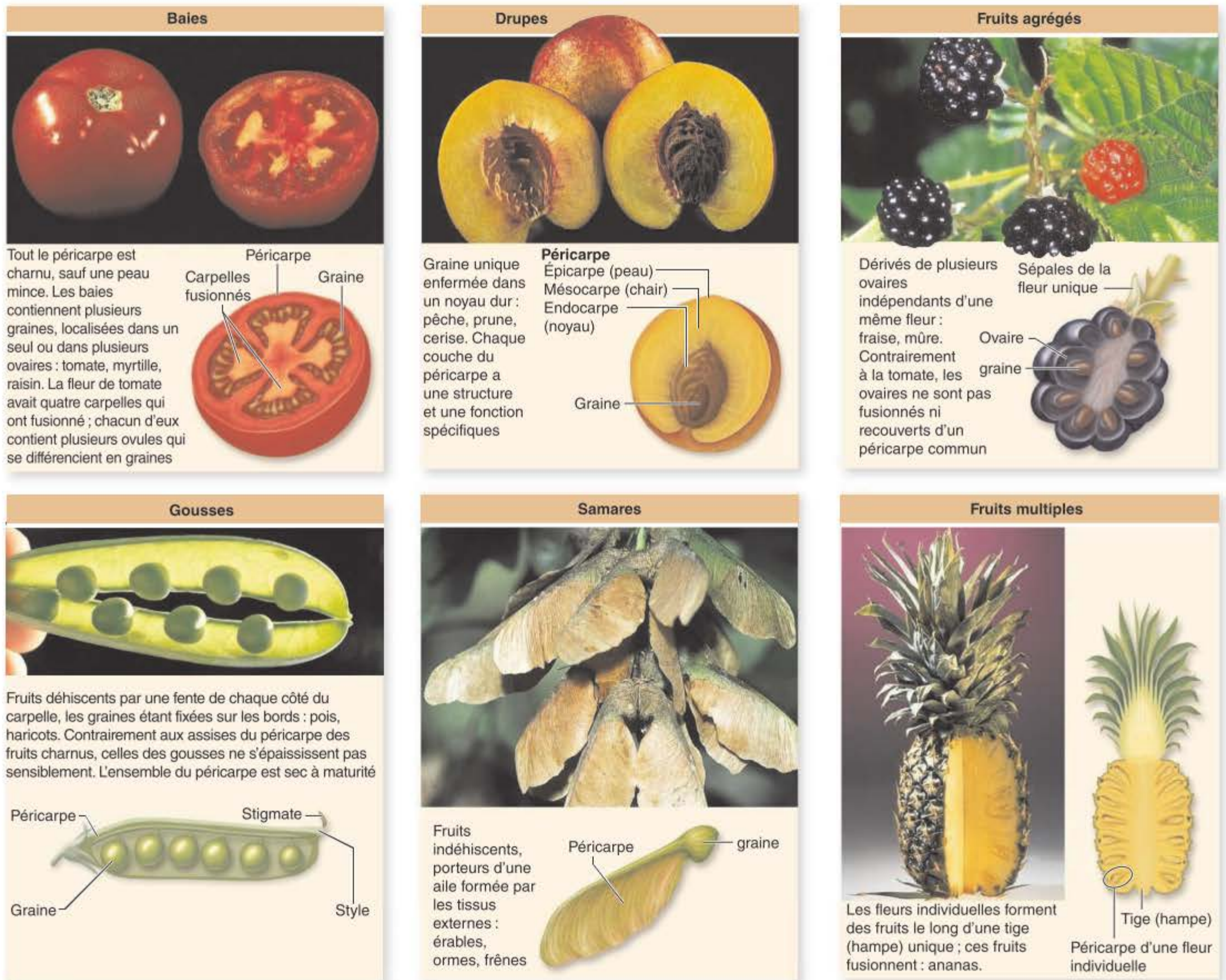


Figure 31.17 Exemples de quelques sortes de fruits. Les gousses et les samares sont des exemples de fruits secs. Les gousses s'ouvrent pour libérer leurs graines, mais pas les samares. Les drupes et les véritables baies sont des fruits charnus simples ; elles proviennent d'une fleur avec un seul pistil et un ou plusieurs carpelles. Les fruits composés et multiples proviennent de plusieurs pistils ou de plusieurs fleurs.

destins différents, responsables de la diversité des types de fruits, charnus ou secs et durs. La figure 31.17 illustre quelques-uns de ces types de fruits.

Les fruits réunissent trois génotypes. Le fruit et le spermodermes appartiennent au sporophyte de la génération précédente, l'embryon représente la génération sporophytique suivante (voir figure 31.16) et l'albumen est un produit transitoire triploïde de la fécondation.

Les fruits permettent aux angiospermes de coloniser de vastes territoires

La diversité des types de fruits est à l'origine de modes de dissémination très divers. Les fruits charnus, souvent d'un noir brillant, bleu ou rouge vif, sont généralement dispersés par les oiseaux ou par d'autres vertébrés (figure 31.18a). De même que les fleurs rouges, les fruits rouges signalent une abondance de nourriture. En se nourrissant de ces fruits, les oiseaux et les autres animaux peuvent transporter les graines d'un endroit à un autre et ainsi, transférer des plantes d'un habitat approprié à un autre.

Ces graines doivent posséder un spermodermes résistant aux acides de l'estomac et aux enzymes digestives.

Les fruits porteurs de crochets, comme ceux de *Cenchrus* (figure 31.18b), sont typiques de plusieurs genres de plantes des forêts décidées arctiques. Ces fruits sont souvent disséminés par des mammifères, entre autres par l'homme, lorsqu'ils s'accrochent à la fourrure ou aux vêtements. Les écureuils et d'autres mammifères dispersent des fruits comme les glands et diverses noix qu'ils enterrent ; certaines de ces graines germent quand les conditions deviennent favorables, par exemple au printemps, après le dégel.

D'autres fruits, comme ceux des érables, ormes et frênes, possèdent des ailes qui favorisent leur dissémination par le vent. Les graines des orchidées sont minuscules comme des grains de poussière et sont emportés par le vent. Le pissenlit est un autre exemple familier de fruit dispersé par le vent (figure 31.18c) ; c'est aussi le cas des asclépiades, des saules et des peupliers. Les adaptations à la dispersion par l'eau incluent des chambres remplies d'air entourées de membranes imperméables empêchant la pénétration de l'eau.

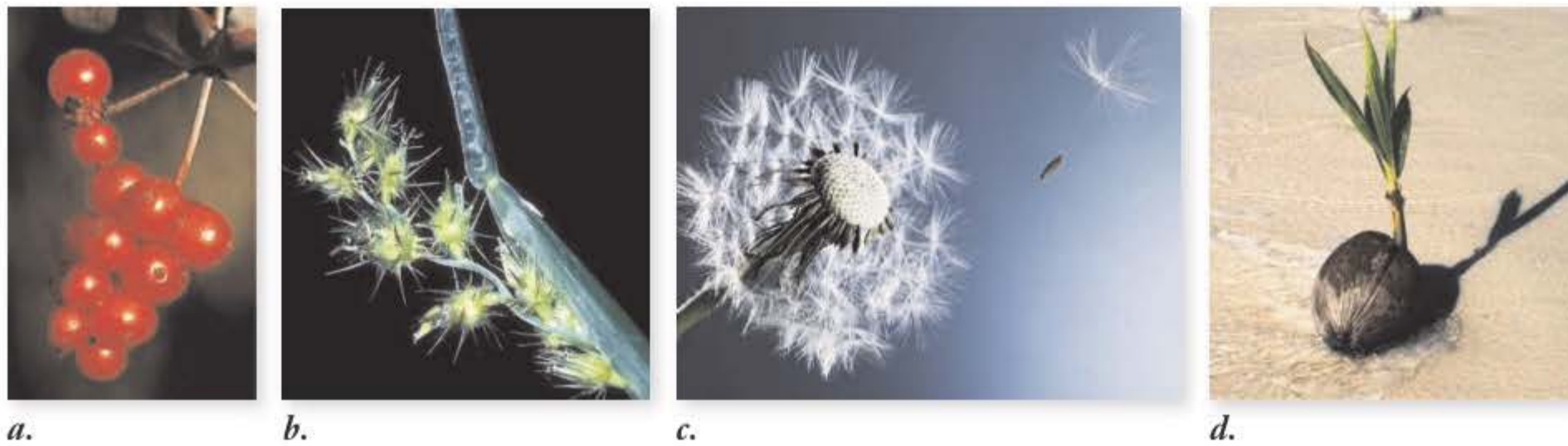


Figure 31.18 Dispersion des fruits. *a.* Les baies rouge vif de ce chèvre-feuille, *Lonicera hispidula*, attirent les oiseaux. Après avoir mangé les fruits, les oiseaux peuvent transporter les graines qu'ils contenaient sur de grandes distances, soit dans leur système digestif, soit sur leurs pattes ou sur d'autres parties de leur corps grâce à leur pulpe collante. *b.* Les fruits épineux, comme ceux de *Cenchrus insertus*, adhèrent facilement aux animaux de passage. *c.* Les fruits de *Pyrrhopappus carolinianus*, proche des pissenlits, sont largement dispersés grâce au « parachute » qui les surmonte, au grand dépit des jardiniers. *d.* Ce fruit de cocotier, *Cocos nucifera*, germe sur une plage de sable. La noix de coco est un des fruits tropicaux les plus utiles pour les humains ; les cocotiers s'installent sur de nouvelles îles grâce au transport des noix par les vagues.

Les noix de coco et d'autres fruits des plages sont régulièrement disséminés par flottaison dans l'eau (figure 31.18*d*). Ce mode de dissémination est particulièrement important pour la colonisation de groupes d'îles isolées comme les Îles Hawaïi.

On a estimé que des graines d'environ 175 angiospermes, dont environ un tiers d'origine nord-américaine, ont dû atteindre Hawaïi et y donner naissance aux quelque 970 espèces qu'on y trouve actuellement. Certaines de ces graines ont été transportées par les vents, d'autres sur le plumage ou dans le tube digestif des oiseaux, d'autres encore après avoir flotté sur le Pacifique. Même si les distances impliquées sont rarement aussi grandes que celles qui séparent Hawaïi du continent, la dispersion est tout aussi importante pour les espèces végétales du continent occupant des habitats discontinus, comme les sommets des montagnes, les marais et les falaises exposées au nord.

Synthèse 31.5

Pendant le développement de la graine, les assises du péricarpe de l'ovaire se développent également en fruit. Le péricarpe de la baie est charnu, celui de la gousse est sec et s'ouvre pour libérer les graines, les assises externes de la drupe sont charnues et la samare est une structure sèche avec une aile. Les animaux disséminent souvent des fruits charnus ou pourvus d'épines ou de crochets. Les graines légères et les samares sont disséminées par le vent.

- Quelles sont les caractéristiques des fruits qui poussent les animaux à les consommer ?

Résumé

31.1 Évolution des spermatophytes

La graine protège l'embryon.

Une assise supplémentaire de tissu sporophytique entoure l'embryon pour donner l'ovule et durcira ensuite (figure 31.1). La graine protège l'embryon, l'aide à résister à la dessiccation et permet un stade de dormance qui arrête le cycle de vie dans l'attente de conditions environnementales favorables.

Le transport du gamétophyte mâle jusqu'au gamétophyte femelle n'a pas besoin d'eau.

Les gamétophytes des spermatophytes ne comptent que quelques cellules. Les grains de pollen sont les gamétophytes mâles ; chaque grain contient des cellules spermatiques. L'eau n'est pas nécessaire à la fécondation. Le gamétophyte femelle se développe au sein d'un ovule qui donnera la graine.

31.2 Les gymnospermes : « graines nues » (figure 31.3)

Les ovules des gymnospermes ne sont pas complètement enfermés dans le tissu sporophytique (diploïde) au moment de la pollinisation.

Les quatre groupes de gymnospermes sont les coniférophytes, les cycadophytes, les gnétophytes et les ginkgophytes ; aucun ne possède des fleurs ni de véritables fruits.

Les conifères sont l'embranchement le plus important parmi les gymnospermes.

Les pins, les sapins, les épicéas, les cèdres et beaucoup d'autres groupes sont des conifères. Les plantes les plus hautes et les plus vieilles sont des conifères.

Les pins sont un genre typique de conifères.

Les pins ont des feuilles rigides en forme d'aiguilles groupées par deux à cinq. Ils produisent des cônes mâles et femelles.

Dans les cônes mâles, les microsporocytes donnent des microspores qui se développent en grains de pollen à quatre cellules, les gamétophytes mâles.

Dans les cônes femelles, un mégasporange (le nucelle) produit un seul mégasporocyte qui fait place à quatre mégaspores ; trois mégaspores dégénèrent et la dernière se développe en un gamétophyte femelle, qui produit des archégonies avec des oosphères.

Pour la fécondation, un tube pollinique sort du grain de pollen et grandit dans le nucelle. Finalement, deux cellules spermatiques passent par le tube et l'un d'eux s'unit à l'ovule ; l'autre dégénère.

Les cycades ressemblent à des palmiers, mais ce ne sont pas des angiospermes.

La plupart des cycades peuvent atteindre au moins 15 m de haut. Contrairement aux palmiers, les cycades produisent des cônes ; dans certaines espèces, les cônes femelles sont énormes. Leur cycle de vie est le même que celui des conifères.

Les gnétophytes possèdent un xylème avec des vaisseaux.

Les vaisseaux xylémiens, caractère commun chez les angiospermes, sont des cellules conductrices très efficaces. Les gnétophytes sont les seules gymnospermes à en posséder.

L'étrange genre *Welwitschia*, d'Afrique du sud-ouest, et les nombreuses espèces cosmopolites d'*Ephedra* appartiennent à ce groupe.

Il n'existe plus qu'une seule espèce de ginkgophytes.

Ginkgo biloba est une gymnosperme à larges feuilles caduques en automne. Il est dioïque et les graines charnues ont une odeur fétide.

31.3 Les angiospermes : les plantes à fleurs (figure 31.8)

Les angiospermes se distinguent des gymnospermes et des autres plantes par l'inclusion de leurs ovules dans le tissu sporophytique de l'ovaire au moment de la fécondation, ovaire qui deviendra le fruit.

Il est difficile de trouver l'origine des angiospermes.

On ne sait pas exactement comment sont apparues les angiospermes, bien que la dislocation de la Pangée puisse avoir modifié le climat et favorisé leur expansion. L'angiosperme vivante la plus ancienne paraît être *Amborella trichopoda*, qui vit en Nouvelle-Calédonie.

Des transferts horizontaux de gènes se sont produits chez les plantes terrestres.

On a trouvé des gènes de mousse dans le génome d'*Amborella*, peut-être transférés par des plantes épiphytes, mais on ne sait pas s'ils ont une fonction chez *Amborella*.

Le gamétophyte est logé dans la fleur des angiospermes.

Les fleurs sont considérées comme des tiges modifiées portant des feuilles modifiées. Les organes floraux sont organisés en quatre verticilles : sépales, pétales, androcée et gynécée (figure 31.11a).

L'androcée est l'ensemble des étamines où est produit le pollen haploïde, le gamétophyte mâle.

Le gynécée est formé d'un ou plusieurs carpelles contenant les ovules et les gamétophytes femelles. Il y a trois grandes régions dans le carpelle : l'ovaire,

qui deviendra le fruit, le stigmate au sommet du carpelle, et le style qui relie le stigmate à l'ovaire.

La double fécondation est une caractéristique du cycle de vie des angiospermes (figure 31.12).

La mégaspore produit huit noyaux haploïdes. Le gamétophyte femelle est un vaste sac embryonnaire avec huit noyaux dans sept cellules. L'oosphère et les deux noyaux polaires (dans une même cellule) sont les plus importants.

Après avoir atterri sur un stigmate réceptif, le grain de pollen produit un tube pollinique qui grandit vers le sac embryonnaire. Deux cellules spermatiques passent finalement par ce tube. L'un s'unit à l'oosphère pour donner le zygote et l'autre s'unit aux deux noyaux polaires pour former un noyau triploïde d'albumen qui se développera en albumen pour nourrir l'embryon.

31.4 Les graines (figure 31.14)

La graine est une protection pour l'embryon.

Les graines contribuent à la survie de la nouvelle génération en maintenant la dormance tant que les conditions sont défavorables, en protégeant l'embryon, en lui fournissant une alimentation et en intervenant dans la dissémination.

La survie des graines est améliorée grâce à des adaptations spécialisées.

Avant la germination de la graine, le spermodermis doit devenir perméable pour que l'eau et l'oxygène atteignent l'embryon. Des adaptations sont apparues par évolution pour assurer la germination en conditions favorables à la survie. Chez certaines gymnospermes, les graines ne sont libérées des cônes qu'après le passage d'un feu. D'autre part, les graines peuvent avoir besoin de passer par un système digestif, d'alternances de gel et de dégel ou d'une humidité abondante.

Les fruits sont adaptés en vue de la dissémination.

Chez les angiospermes, le fruit est un ovaire mûr. Le développement du fruit est coordonné avec ceux de l'embryon, de l'albumen et du spermodermis.

Les angiospermes produisent des fruits très divers selon le développement du péricarpe (paroi du carpelle). Les fruits peuvent être secs ou charnus, simples (carpelle unique), composés (plusieurs carpelles) ou multiples (plusieurs fleurs).

Le fruit est génétiquement particulier du fait que certains de ses tissus appartiennent au sporophyte parental (spermodermis et tissu du fruit), au gamétophyte (restes de la graine en développement) et au nouveau sporophyte (l'embryon).

Les fruits permettent aux angiospermes de coloniser de vastes territoires.

Les fruits disposent de mécanismes de dispersion très divers. Ils peuvent être ingérés par des animaux, enterrés par des herbivores, transportés par des oiseaux ou des mammifères, dispersés par le vent ou dans l'eau.



Questions

COMPRÉHENSION

- L'absence de graines est caractéristique de tous les
 - lycophytes
 - conifères
 - trachéophytes
 - gnétophytes
- Laquelle de ces adaptations permet aux plantes d'interrompre leur cycle de développement jusqu'à ce que les conditions environnementales soient optimales ?
 - Les stomates
 - Le phloème et le xylème
 - Les graines
 - Les fleurs
- Laquelle des gymnospermes suivantes possède-t-elle une forme de tissu conducteur semblable à celui des angiospermes ?
 - Cycadales
 - Gnétophytes
 - Ginkgophytes
 - Conifères
- Sur un pin, les microspores et les mégaspores sont produites par
 - fécondation.
 - mitose.
 - fusion.
 - méiose.

5. Lequel des termes suivants ne correspond PAS à une partie mâle de la plante ?
 - a. Mégaspore
 - b. Anthéridie
 - c. Grain de pollen
 - d. Microspore
6. Lequel des organismes suivants représente-t-il la plus ancienne angiosperme vivante connue ?
 - a. *Cooksonia*
 - b. *Archaeofructus*
 - c. *Chlamydomonas*
 - d. *Amborella*
7. Les téguments de l'ovule se développent en
 - a. embryon.
 - b. albumen.
 - c. fruit.
 - d. spermoderme.
8. Lequel de ces fruit est une drupe :
 - a. la fraise.
 - b. la prune.
 - c. le haricot.
 - d. l'ananas.
9. Le péricarpe est
 - a. la paroi de l'ovaire.
 - b. le spermoderme en développement.
 - c. l'ovaire.
 - d. l'albumen mûr.
4. En comparant au microscope la tige de deux spécimens végétaux, vous trouvez des vaisseaux dans l'un d'eux et vous en concluez que le spécimen
 - a. avec des vaisseaux doit être une angiosperme.
 - b. avec des vaisseaux est soit un *Ephedra*, soit une cycadale.
 - c. sans vaisseaux est un ptérophyte.
 - d. sans vaisseaux doit être un trachéophyte.
5. Dans une fleur après fécondation, les tissus suivants sont diploïdes :
 - a. carpelle, téguments et mégasporocyte.
 - b. carpelle, téguments et mégaspore.
 - c. carpelle, mégaspore et zygote.
 - d. carpelle, mégasporocyte et albumen.
6. Les fruits sont des organes complexes spécialisés en vue de la dispersion des graines. Lequel des tissus suivants ne se retrouve PAS dans un fruit mûr ?
 - a. Le tissu sporophytique de la génération précédente.
 - b. Le tissu gamétophytique de la génération précédente.
 - c. Le tissu sporophytique de la génération suivante.
 - d. Le tissu gamétophytique de la génération suivante.

APPLICATION

1. La reproduction des angiospermes peut être plus rapide que celle des gymnospermes parce que
 - a. le spermatozoïde des gymnospermes a besoin d'eau pour atteindre l'oosphère.
 - b. la fleur accélère toujours la reproduction.
 - c. les tubes polliniques des angiospermes croissent plus vite que ceux des gymnospermes.
 - d. les angiospermes ont des nectaires.
2. Lors de la double fécondation, une cellule spermatique produit un _____ diploïde et l'autre donne un _____ triploïde.
 - a. zygote ; noyau primaire d'albumen
 - b. noyau primaire d'albumen ; microspore
 - c. antipode ; zygote
 - d. noyaux polaires ; zygote
3. Appliquez ce que vous savez des angiospermes pour voir quelles innovations peuvent être à l'origine de leur extraordinaire succès.
 - a. Isosporie des angiospermes
 - b. Fruits attirant les animaux qui assurent la dissémination
 - c. Cônes protégeant les graines
 - d. Prédominance du gamétophyte

RÉVISION

1. Vous avez engagé un assistant de recherche pour étudier l'origine des angiospermes, en particulier la frontière entre une gymnosperme et une angiosperme. Sur quelles caractéristiques vous baseriez-vous pour être certain qu'un nouveau fossile est une gymnosperme ? Une angiosperme ?
2. Estimez les avantages et les inconvénients de l'autopollinisation pour une angiosperme. Expliquez votre réponse.
3. Les relations entre les angiospermes et les pollinisateurs sont souvent considérées comme des exemples de coévolution. Beaucoup d'espèces d'angiospermes possèdent des structures florales adaptées à une seule espèce de pollinisateur. Quels sont les avantages et les inconvénients d'une telle relation spécialisée ?
4. Vous êtes en train de manger une pomme et vous décidez de conserver les graines et de les semer. Vous le faites, mais elles ne germent pas. Quelles sont les raisons qui peuvent empêcher la germination et comment pourriez-vous tenter d'améliorer vos chances de succès ?