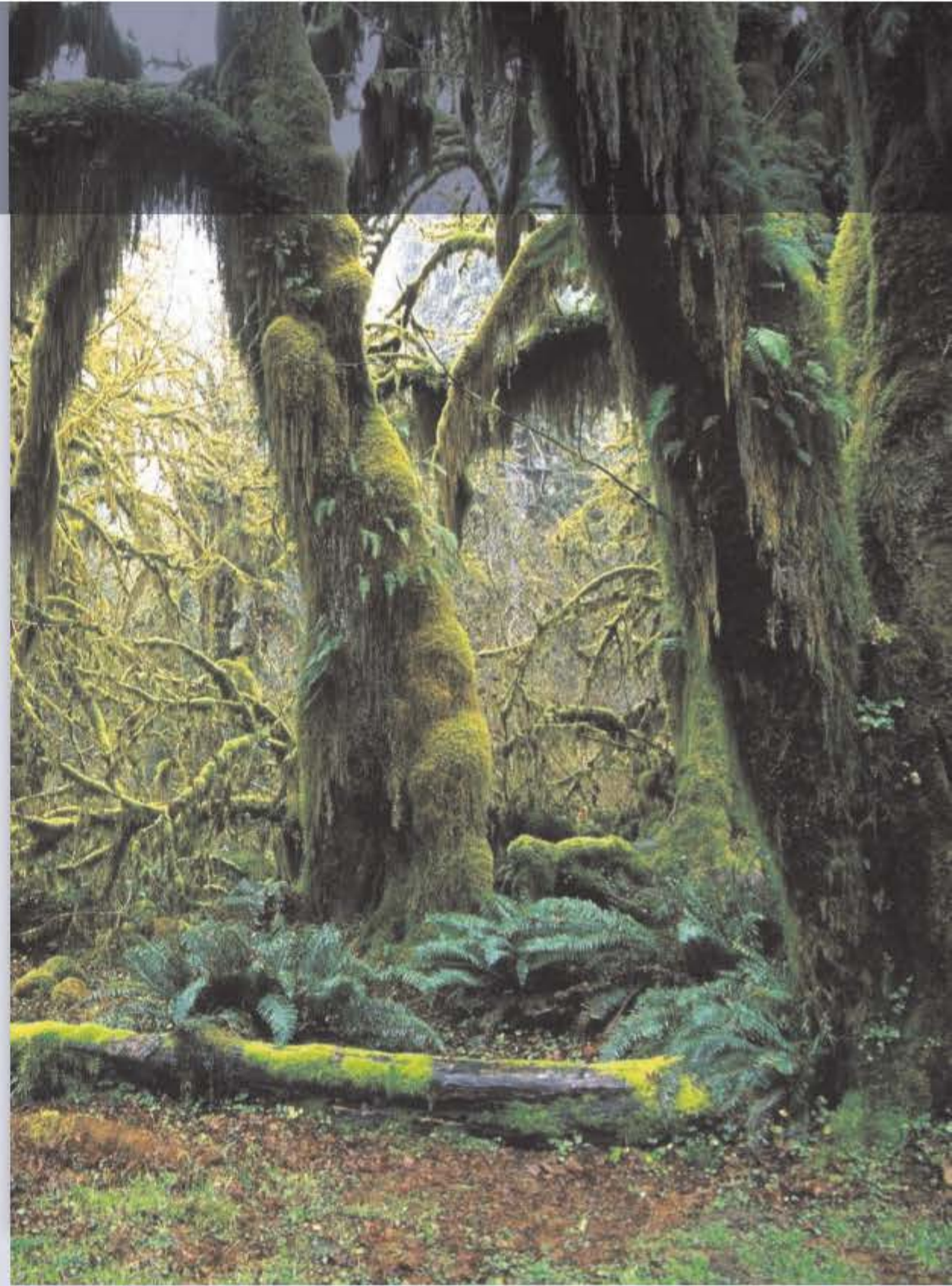


CHAPITRE 30

Les plantes aspermes

Aperçu du chapitre

- 30.1 Origine des plantes terrestres
- 30.2 Les bryophytes : prédominance du gamétophyte
- 30.3 Les trachéophytes : prédominance du sporophyte
- 30.4 Les lycophytes : branche latérale de la lignée principale des plantes vasculaires
- 30.5 Les ptérophytes : fougères et plantes apparentées



Introduction

La colonisation de la terre ferme par les plantes a fondamentalement modifié l'histoire du globe. Un environnement terrestre offre en abondance CO_2 et rayonnement solaire pour la photosynthèse. Mais, pendant au moins 500 millions d'années, le manque d'eau et les fortes radiations ultraviolettes sur terre ont confiné les algues vertes ancestrales dans les milieux aquatiques. L'évolution d'innovations relatives à la reproduction, à l'architecture et à la protection à l'égard des pertes d'eau a ouvert la voie à l'adaptation des plantes à la terre ferme. L'évolution d'un cycle de vie dominé par une génération diploïde masque les mutations provenant d'une exposition aux UV. En conséquence, beaucoup d'allèles sont conservés dans le pool de gènes et sont à l'origine d'une plus grande diversité génétique. Bien avant l'évolution des graines et des fleurs, les plantes aspermes ont recouvert la Terre. Dans ce chapitre, nous envisageons les innovations évolutives apparues chez les plantes aspermes pendant les 100 premiers millions d'années de vie terrestre.

30.1 Origine des plantes terrestres

Objectifs

1. **Expliquer les relations entre les différents clades d'algues et les plantes.**
2. **Décrire le cycle de vie haplodiplontique.**
3. **Montrer les différences entre un sporophyte et un gamétophyte.**
4. **Identifier les deux défis majeurs rencontrés par les plantes terrestres et les adaptations correspondantes.**

Imaginez la Terre il y a 500 millions d'années. La plupart des continents se trouvaient dans l'hémisphère sud. Des animaux très divers nageaient dans les mers, se nourrissant d'algues abondantes. Par contre, le milieu terrestre était désert. Lentement, cependant, la vie terrestre commençait à explorer les possibilités de vie sur terre. Finalement, les plantes terrestres ont évolué à partir des algues vertes. Le sol nu a commencé alors à se transformer pour aboutir aux écosystèmes riches et variés que nous trouvons aujourd'hui sur notre planète.

Les algues vertes et les plantes terrestres proviennent d'un ancêtre commun vivant il y a un peu plus d'un milliard d'années : ensemble, ce sont les plantes vertes. Les séquences d'ADN confirment qu'un seul individu est à l'origine de toutes les plantes vertes. Ces plantes sont photoautotrophes, mais toutes les photoautotrophes ne sont pas des plantes.

Les algues vertes font partie du règne végétal, mais pas les champignons, qui sont plus proches des animaux métazoaires (voir chapitre 33). Les champignons ont cependant joué un rôle essentiel dans la colonisation de la terre par les plantes en facilitant l'accès aux nutriments du sol.

Une des caractéristiques évolutives les plus importantes au cours du milliard d'années de l'histoire des plantes vertes est l'adaptation à la vie sur la terre ferme. Ce chapitre et le chapitre 31 seront centrés sur les plantes terrestres. Ces plantes ont développé des mécanismes permettant d'éviter les pertes d'eau et de se protéger des effets néfastes des radiations solaires. En outre, bien que toutes les plantes terrestres possèdent une alternance entre un gamétophyte haploïde et un sporophyte diploïde, le sporophyte a tendance à devenir dominant dans les groupes les plus évolués.

Les plantes terrestres ont évolué à partir d'algues d'eau douce

Des algues marines ont évolué pour s'adapter à l'eau douce. Une seule espèce d'algue verte d'eau douce est à l'origine de toutes les plantes terrestres, des mousses aux angiospermes. L'identité précise de cette algue ancestrale reste encore un mystère, mais de proches parents, appartenant aux charophytes, vivent aujourd'hui dans les lacs d'eau douce.

Les algues vertes se sont séparées en deux grands clades : les chlorophytes, qui ne sont jamais sortis de l'eau, et les charophytes, clade frère de toutes les plantes terrestres (figure 30.1). On parle de streptophytes pour désigner l'ensemble des charophytes et des plantes terrestres. Bien que diverses, les plantes terrestres ont certains caractères communs. Contrairement aux charophytes, elles ont des stades haploïde et diploïde pluricellulaires. Les embryons diploïdes sont aussi des innovations de ces plantes. Avec le temps, la protection des embryons a eu tendance à augmenter et le stade haploïde s'est réduit.

Les plantes terrestres se sont adaptées à la terre ferme

Contrairement à leurs ancêtres d'eau douce, la plupart des plantes terrestres ne sont pas immergées dans l'eau. La plupart des plantes se sont adaptées à la vie terrestre en se protégeant de la dessiccation par un matériau superficiel cireux, la cuticule, sécrété sur les surfaces exposées à l'air. La cuticule est relativement imperméable et empêche les pertes d'eau. Cependant, cette solution réduit les échanges gazeux indispensables à la respiration et à la photosynthèse. Dans la plante, la diffusion des gaz se fait, dans les deux sens, par de petites ouvertures, les **stomates**, localisées sur les feuilles et les tiges, qui permettent aussi l'entrée et la sortie de l'eau. Le chapitre 37 décrit la façon dont les stomates se ferment à certains moments pour réduire les pertes d'eau.

Le déplacement de l'eau au sein des plantes est un défi d'autant plus grand que la taille de la plante augmente. Les bryophytes restent petits parce qu'ils sont dépourvus d'un système efficace de transport de l'eau. Les trachéophytes sont plus évolués et possèdent un tissu conducteur spécialisé pour le transport à longue distance. Le tissu qui transporte l'eau est le xylème, et les aliments sont transportés par le phloème (voir chapitre 37).

Les plantes terrestres sont exposées à des radiations UV plus intenses que les algues aquatiques, ce qui augmente les chances de mutation. Ces plantes terrestres réduisent les effets des mutations grâce à la présence de deux exemplaires de chaque gène. Leur organisme est en effet diploïde, et les mutations récessives néfastes sont masquées. Les générations haploïde et diploïde existent chez toutes les plantes terrestres, mais on constate une tendance évolutive en faveur de la génération diploïde.

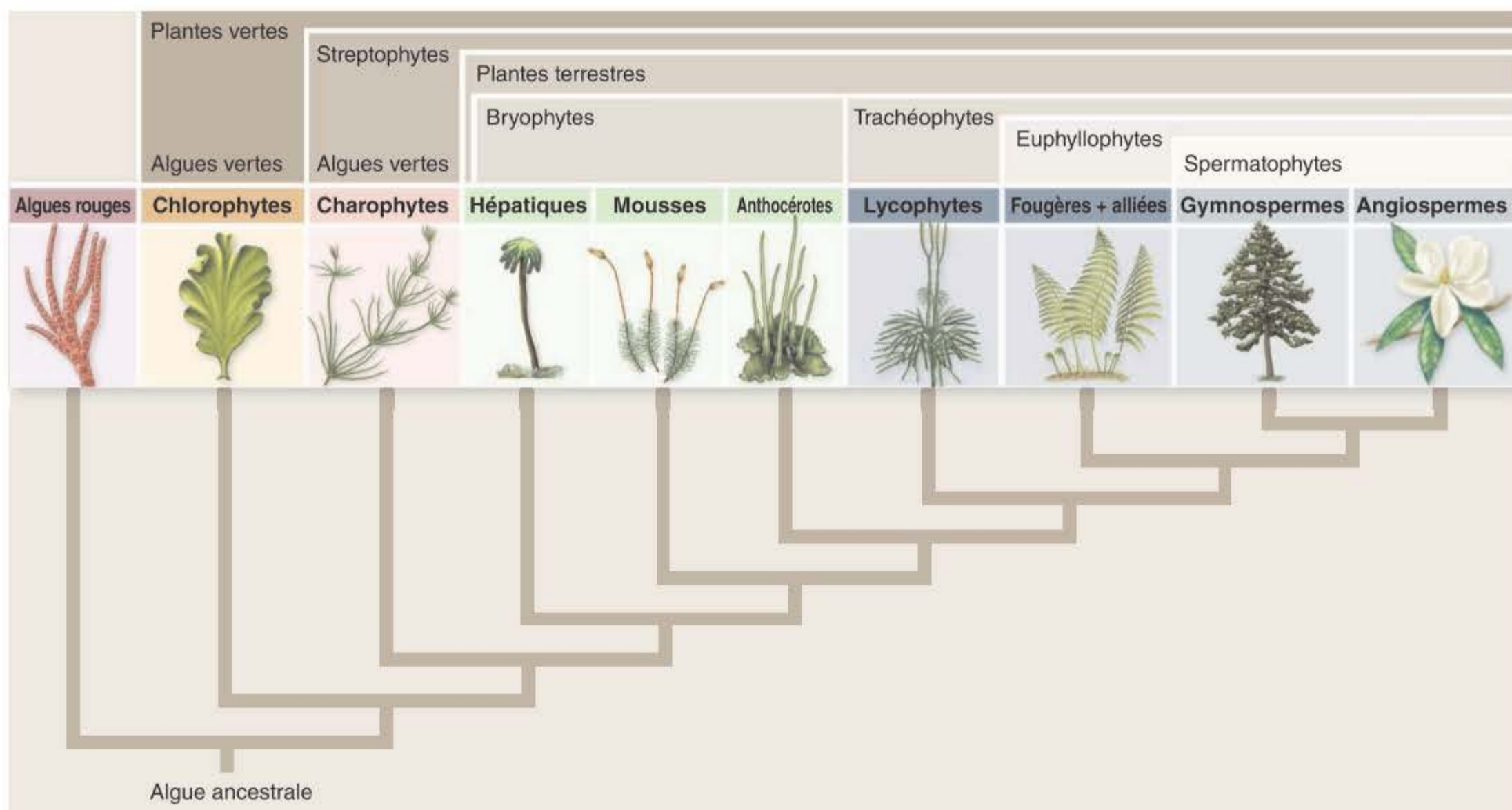


Figure 30.1 Phylogénie des plantes vertes.

Le cycle haplodiplontique implique une alternance de générations

Les humains et les autres animaux ont un cycle **diploïque**, ce qui signifie que seul le stade diploïde est pluricellulaire. Chez les animaux, la méiose produit des gamètes unicellulaires haploïdes (ovule et spermatozoïde). Ces gamètes fusionnent à la fécondation pour donner un zygote diploïde qui se divise par mitoses pour aboutir à la génération suivante. Les produits de la méiose ne se divisent jamais par mitoses, et il n'existe pas d'organisme pluricellulaire haploïde chez les animaux. Par contre, le cycle des plantes terrestres est **haplodiplontique**, avec des stades haploïde et diploïde pluricellulaires. Des divisions mitotiques suivent la fécondation (stade diploïde) et la méiose (stade haploïde). Il en résulte un individu pluricellulaire diploïde (le sporophyte) et un individu pluricellulaire haploïde (le gamétophyte). Le cycle haplodiplontique est une caractéristique fondamentale des plantes ; il est résumé à la figure 30.2.

Beaucoup d'algues brunes, rouges et vertes sont également haplodiplontiques. Alors que les humains produisent des gamètes par la méiose, les plantes terrestres les produisent par *mitoses* dans un individu haploïde pluricellulaire. La méiose donne une spore haploïde qui se divise par mitoses pour produire un gamétophyte haploïde. La génération diploïde, ou **sporophyte**, alterne avec la génération haploïde, le **gamétophyte**. Sporophyte signifie « plante à spores » et gamétophyte « plante à gamètes ». Ces termes correspondent au type de cellules reproductrices produit par chacune des générations.

Le sporophyte diploïde produit des spores haploïdes (pas des gamètes) par la méiose. La méiose se déroule dans des sporanges, structures où des **sporocytes (cellules mères de spores)** donnent chacun quatre **spores** haploïdes. Ces spores se divisent par mitose et produisent un gamétophyte haploïde pluricellulaire.

Le gamétophyte haploïde produit des gamètes par mitoses. Par conséquent, les gamètes (ovules et spermatozoïdes) sont également haploïdes. Après la fusion des gamètes, le zygote formé est diploïde : il se développe en un sporophyte diploïde qui produit des sporanges où se déroule finalement la méiose.

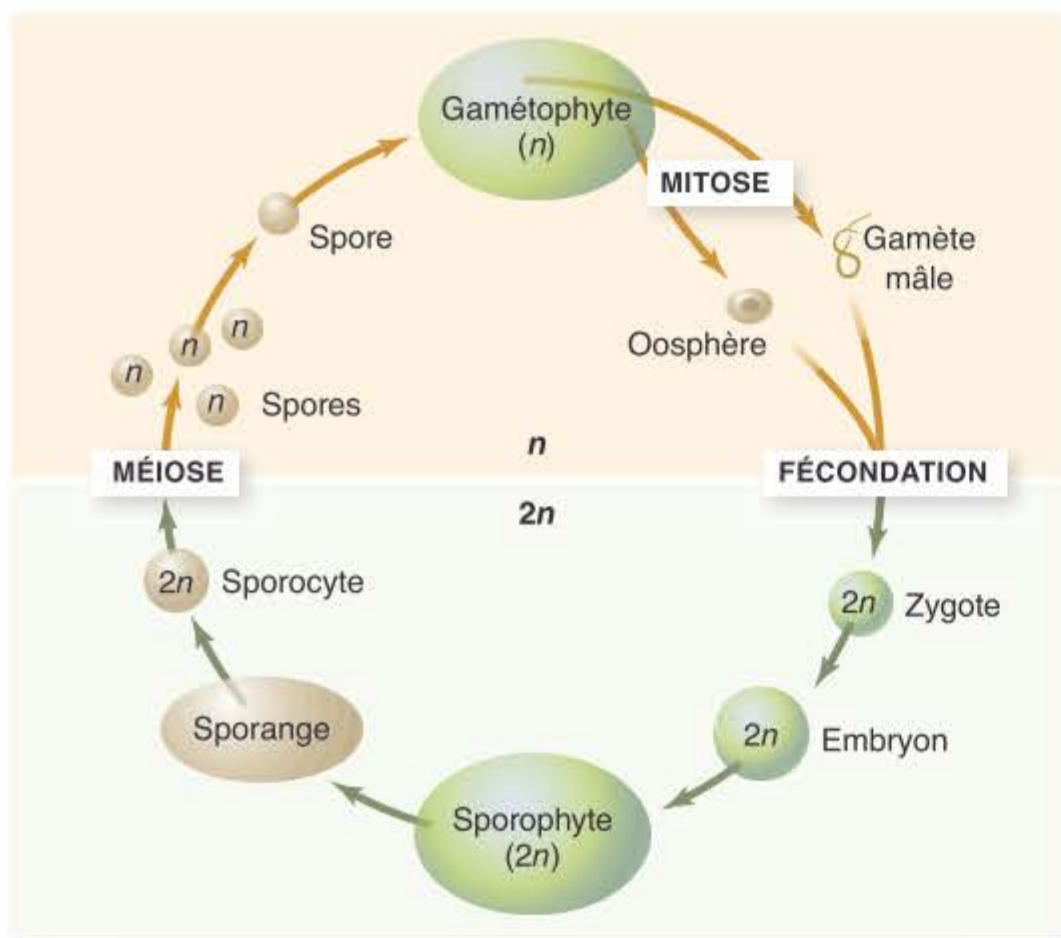


Figure 30.2 Cycle de vie général des plantes.

Notez que les individus haploïdes et diploïdes peuvent être pluricellulaires. Les spores découlent de la méiose, tandis que les gamètes proviennent de mitoses.

L'importance relative des générations haploïde et diploïde est variable

Toutes les plantes sont haplodiplophasiques ; la génération haploïde occupe cependant une partie beaucoup plus grande du cycle chez les mousses et les fougères que chez les spermatophytes – gymnospermes et angiospermes. Chez les mousses, les hépatiques et les fougères, le gamétophyte est photosynthétique et indépendant. Quand vous regardez une mousse, ce que vous voyez est en fait le gamétophyte (haploïde). Le sporophyte est une petite structure fixée au gamétophyte. Si vous regardez une fougère, c'est le sporophyte que vous voyez. Le gamétophyte est encore plus petit chez les spermatophytes. Il est normalement microscopique. Comme chez les fougères, le sporophyte est dominant.

Alors que le sporophyte peut devenir très grand, la taille du gamétophyte est limitée chez toutes les plantes. La génération gamétophytique des mousses produit les gamètes à son sommet. L'oosphère reste en place et les spermatozoïdes nagent jusqu'à elle dans une goutte d'eau. Chez les plantes plus évoluées, les spermatophytes, le gamétophyte ne comporte que quelques cellules et le gamète mâle n'a plus besoin de nager pour atteindre l'oosphère.

Arrivés au terme de cet aperçu du cycle de vie des plantes, nous allons envisager les principaux groupes de plantes vertes. Ce faisant, nous observerons une réduction de la taille du gamétophyte et des **gamétanges** pluricellulaires (structures qui produisent les gamètes) et une spécialisation croissante à la vie terrestre.

Synthèse 30.1

Une seule algue verte d'eau douce a réussi à envahir la terre ferme. Les plantes terrestres ont développé des stratégies de reproduction, systèmes conducteurs, stomates et cuticules. Toutes les algues vertes et toutes les plantes terrestres font partie des plantes vertes, mais les streptophytes n'englobent que les plantes terrestres et leur clade frère, les charophytes. Toutes les plantes ont un cycle de vie haplodiplontique, une forme haploïde alternant avec une forme diploïde de chaque organisme. Les sporophytes diploïdes produisent des spores haploïdes après la méiose. Chaque spore peut se développer en un gamétophyte haploïde par mitose ; le gamétophyte produit des gamètes haploïdes, de nouveau par mitose. Un nouveau sporophyte est formé après la fusion des gamètes.

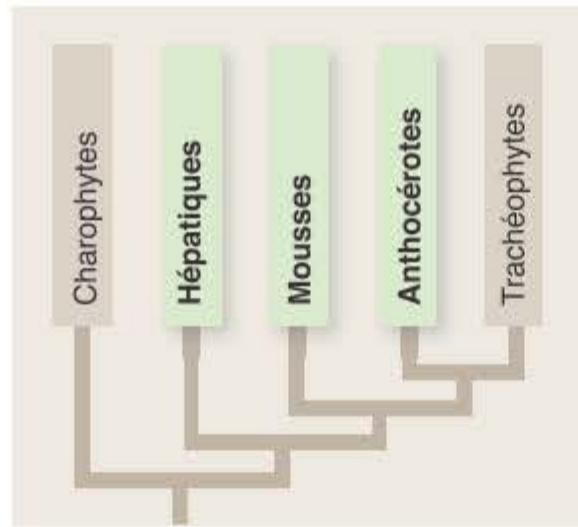
- Comment pourriez-vous reconnaître un petit trachéophyte aquatique d'une algue d'eau douce ?
- Quelle est la différence entre la formation des gamètes chez les plantes et chez les humains ?

30.2 Les bryophytes : prédominance du gamétophyte

Objectif

1. Décrire les adaptations des bryophytes aux milieux terrestres.

Les bryophytes sont les descendants actuels les plus proches des premières plantes terrestres. On parle aussi de non-trachéophytes, parce que ces plantes n'ont pas de *trachéïdes*, cellules adaptées au transport. Comme le montre le cladogramme, les bryophytes comprennent les hépatiques (embranchement des hépaticophytes), les mousses (embranchement des bryophytes) et les anthocérotes (embranchement des anthocérotophytes).



Pour les premières plantes terrestres, l'eau et le gaz étaient les facteurs limitants. Ces plantes avaient probablement peu de possibilités de contrôler leur teneur en eau et elles étaient tolérantes à la dessiccation, caractères que l'on retrouve chez le plupart des mousses modernes (actuelles).

Les champignons et les premières plantes ont cohabité et ont établi des associations étroites facilitant leur hydratation. Les relations symbiotiques bénéfiques entre les champignons et les plantes, ou **mycorhizes**, existent aussi dans beaucoup de bryophytes actuels. D'autres informations sur les champignons des mycorhizes se trouvent au chapitre 32.

Le gamétophyte des bryophytes est photosynthétique

Les quelque 16 000 espèces de bryophytes sont simples, mais très bien adaptées à divers milieux terrestres, même aux déserts. La plupart des bryophytes sont de petite taille ; peu dépassent 7 cm de haut. Pour l'eau et les nutriments, ils ont des cellules conductrices différentes des trachéïdes. La trachéïde est un caractère dérivé typique des trachéophytes, qui réunissent toutes les plantes terrestres à l'exception des bryophytes. On désigne souvent les bryophytes comme des plantes non vasculaires, mais non trachéophyte est un terme plus approprié, parce qu'ils ont bien des cellules conductrices d'un autre type.

Les scientifiques admettent aujourd'hui que les bryophytes comportent trois clades bien distincts de plantes relativement peu spécialisées : les mousses, les hépatiques et les anthocérotes. Leurs gamétophytes sont photosynthétiques et plus apparents que les sporophytes. Les sporophytes sont fixés aux gamétophytes et leur alimentation en dépend à des degrés divers. Certains sporophytes sont complètement inclus dans les tissus du gamétophyte ; d'autres ne le sont pas et deviennent brunâtres ou jaune paille à maturité. Comme les fougères et certaines autres plantes vasculaires (trachéophytes), les bryophytes ont besoin d'eau (par exemple de pluie) pour leur reproduction sexuée, ce qui les ramène à leurs origines aquatiques. Il ne faut pas s'étonner qu'ils soient particulièrement fréquents dans les endroits humides, en régions tropicales et tempérées.

Les hépatiques constituent un embranchement ancien

Le gamétophyte de certaines hépatiques communes est aplati, avec des lobes qui rappellent ceux du foie – d'où le terme «hépatique». Bien que ces hépatiques lobées (à thalle) soient les représentants les plus connus de cet embranchement, ils ne représentent qu'environ 20 % des espèces

(figure 30.3). Les autres ont des feuilles et ressemblent superficiellement aux mousses. Les gamétophytes sont prostrés plutôt qu'érigés et des rhizoïdes unicellulaires interviennent dans l'absorption. Les rhizoïdes fonctionnent comme des racines, mais ce ne sont pas des organes, parce qu'ils sont unicellulaires.

Certaines hépatiques possèdent des chambres aérifères contenant des rangées de cellules photosynthétiques, chaque chambre étant pourvue, à son sommet, d'un pore qui facilite les échanges gazeux. Contrairement aux stomates, les pores restent ouverts et ne peuvent se fermer.

La reproduction sexuée des hépatiques ressemble à celle des mousses. Les hépatiques à thalle peuvent former des gamétanges sur des structures en forme d'ombrelles. Dans ce cas, le sporophyte est porté au-dessus du sol par le gamétophyte. Chez la plupart des bryophytes c'est, au contraire le sporophyte lui-même qui forme un pédicelle pour favoriser la dissémination des spores. La reproduction asexuée provient de la libération de pièces lenticulaires de tissu par le gamétophyte et de leur croissance en nouveaux gamétophytes.

Les mousses possèdent des rhizoïdes et un tissu conducteur de l'eau

Contrairement aux autres bryophytes, le gamétophyte des mousses consiste habituellement en petites structures foliacées (ce ne sont pas de véritables feuilles, qui ont un tissu vasculaire), disposées en spirale ou alternant autour d'un axe rappelant une tige (figure 30.4) ; l'axe est fixé à son substrat par des rhizoïdes. Ceux-ci sont composés de plusieurs cellules qui absorbent l'eau, mais moins que le volume absorbé par une racine de plante vasculaire.

Les structures foliacées des mousses n'ont pas grand-chose de commun avec les feuilles des plantes vasculaires, sauf la forme d'un feuillet aplati, vert, avec parfois une nervure légèrement épaissie qui le parcourt à son milieu. Elles ne sont épaisses que d'une assise cellulaire (sauf dans la nervure médiane), elles ne possèdent pas de cordons vasculaires ni de stomates et toutes les cellules sont haploïdes. Les mousses possèdent cependant des stomates sur la capsule du sporophyte et, de ce fait, c'est le groupe terrestre de base avec des stomates.

Les mousses ne possèdent pas de système conducteur, mais l'eau peut s'élever passivement dans un cordon de cellules spécialisées au centre de l'axe du gamétophyte. Certaines mousses possèdent aussi des cellules spécialisées conductrices de la sève organique entourant celles qui conduisent l'eau.



Figure 30.3 Une hépatique commune, *Marchantia* (embranchement des hépaticophytes). Les sporophytes microscopiques sont produits par fécondation au sein des tissus des espèces d'ombrelles qui se développent à partir de la surface d'un gamétophyte, plat, vert et prostré.

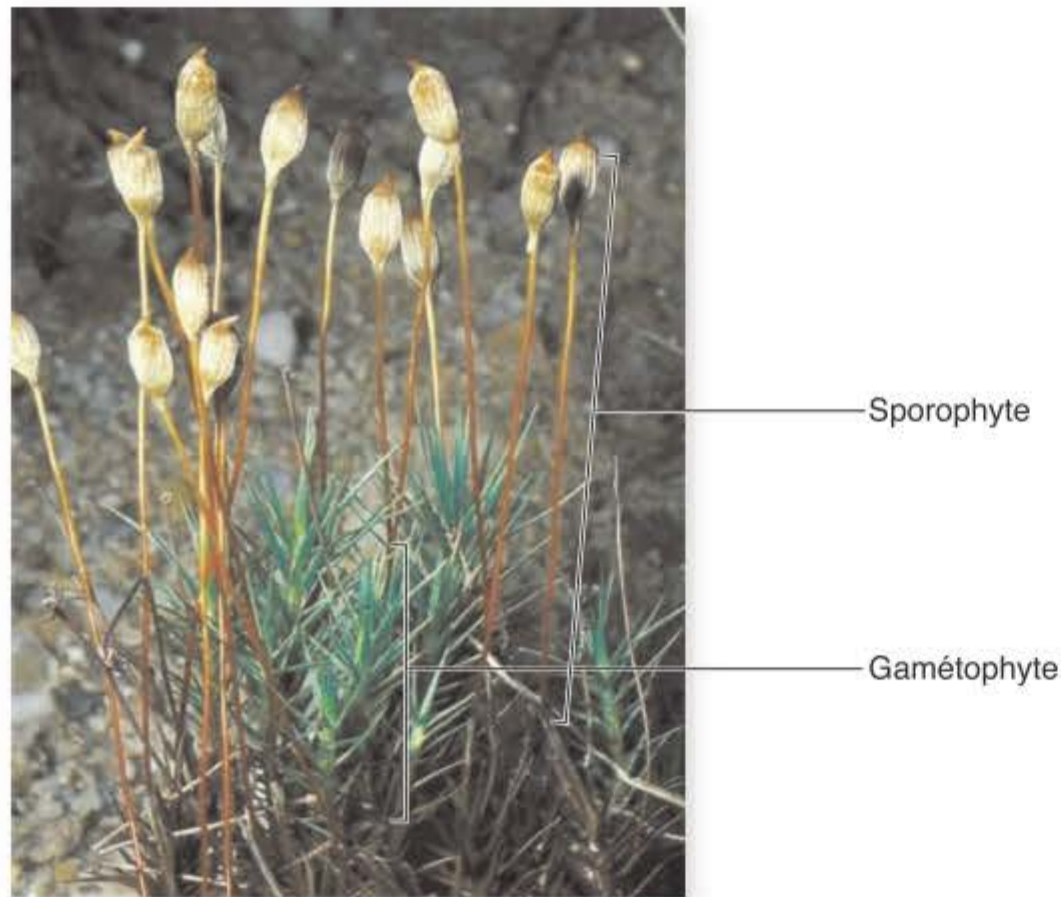


Figure 30.4 Une mousse, *Polytrichum* (embranchement des bryophytes). Les structures foliacées appartiennent au gamétophyte. Les tiges jaune-brun portant à leur sommet des capsules, ou sporanges, sont des sporophytes.

Reproduction des mousses

Les gamétanges pluricellulaires (structures qui produisent les gamètes) se forment souvent à l'extrémité des gamétophytes feuillés (figure 30.5). Selon les espèces, les gamétanges femelles (**archégonies**) peuvent se développer sur le même gamétophyte que les gamétanges mâles (**anthéridies**) ou sur des plantes séparées. La partie inférieure renflée de l'archégonie ne contient qu'une seule oosphère, tandis que l'anthéridie produit de nombreux spermatozoïdes. Les gamétophytes étant haploïdes, oosphères et spermatozoïdes proviennent de mitoses (et non de la méiose) dans les gamétanges.

Libérés de l'anthéridie, les spermatozoïdes nagent jusqu'à l'archégonie, à l'aide de flagelles, dans un film de rosée ou d'eau de pluie. Un spermatozoïde (haploïde) s'unit à l'oosphère (également haploïde) et forme un zygote diploïde. Le zygote se divise par mitose et se développe en sporophyte, mince stipe basilaire portant, à son extrémité, une capsule renflée, le *sporangium*. Au cours du développement du sporangium, sa base s'enfonce dans le tissu gamétophytique qui le nourrit.

Le sporangium est souvent cylindrique ou en forme de massue. À l'intérieur, les sporocytes subissent la méiose et produisent chacun quatre spores génétiquement différentes. Chez beaucoup de mousses, le sommet du sporangium explose à maturité et les spores sont libérées. Une spore qui atterrit à un endroit humide convenable peut germer et se développer en une structure filamenteuse qui se ramifie en rhizoïdes et «bourgeons» qui poussent vers le haut. Chaque bourgeon se développe en un nouveau gamétophyte formé d'un axe feuillé.

Distribution des mousses

Dans les régions arctiques et antarctiques, les mousses sont les plantes les plus abondantes. On trouve cependant la diversité spécifique la plus grande dans les régions tropicales. Beaucoup de mousses sont capables de supporter de longues périodes de sécheresse, mais elles ne sont pas fréquentes dans les déserts.

La plupart sont remarquablement sensibles à la pollution atmosphérique et sont rarement abondantes dans et à proximité des villes ou

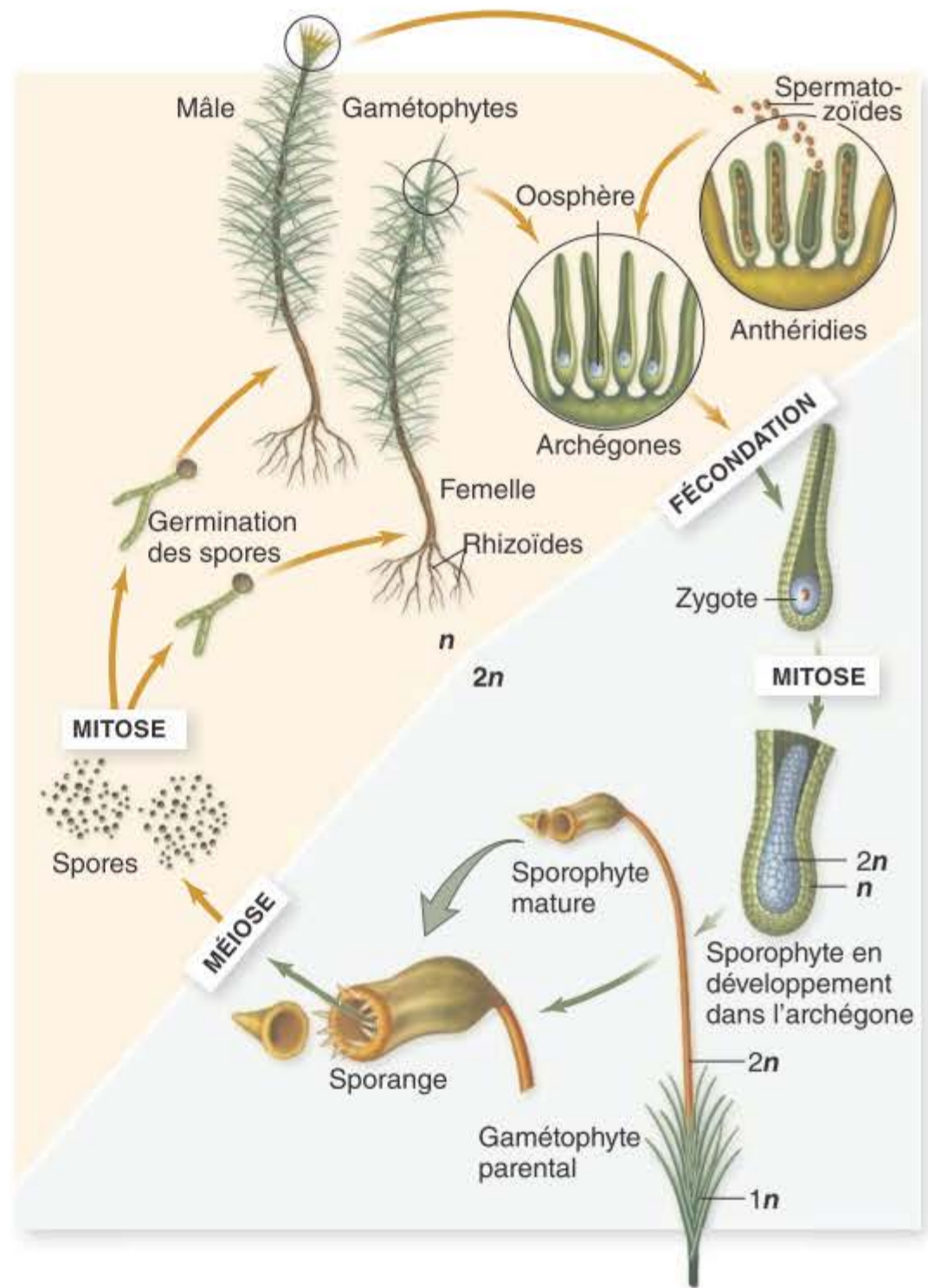


Figure 30.5 Cycle de vie d'une mousse typique.

La plus grande partie du cycle de vie d'une mousse est le stade haploïde. Avec ses feuilles, le gamétophyte (n) est photosynthétique, tandis que le sporophyte ($2n$) plus petit ne l'est pas et dépend du gamétophyte pour son alimentation. L'eau est nécessaire pour transporter le spermatozoïde jusqu'à l'oosphère.

d'autres régions où la qualité de l'air est mauvaise. Certaines mousses, comme les sphaignes (*Sphagnum*) peuvent absorber jusqu'à 25 fois leur poids d'eau et présentent une importance commerciale pour l'amélioration du sol ou comme combustible après séchage.

Le génome des mousses

Les plantes de mousses peuvent survivre à de très fortes pertes d'eau – c'est une adaptation à la colonisation initiale de la terre ferme perdue par les tissus végétatifs des trachéophytes. La tolérance à la dessiccation et la position phylogénétique des mousses sont des caractères qui ont poussé les chercheurs à séquencer le génome de *Physcomitrella patens*, mousse considérée comme modèle des premières plantes terrestres non trachéophytes. L'analyse de la séquence d'ADN a montré que les gènes associés à la vie aquatique, comme ceux des flagelles, ont disparu chez le dernier ancêtre commun aux plantes terrestres. Les gènes associés à la tolérance aux stress terrestres, comme la température et la disponibilité de l'eau, sont absents chez *Chlamydomonas* et présents chez la mousse. Par exemple, une hormone végétale, l'acide abscissique (ABA) est importante pour les réponses aux stress chez les mousses et les autres plantes terrestres et les gènes nécessaires à la production d'ABA ne se trouvent pas chez les algues.

Les anthocérotes représentent le groupe frère des trachéophytes

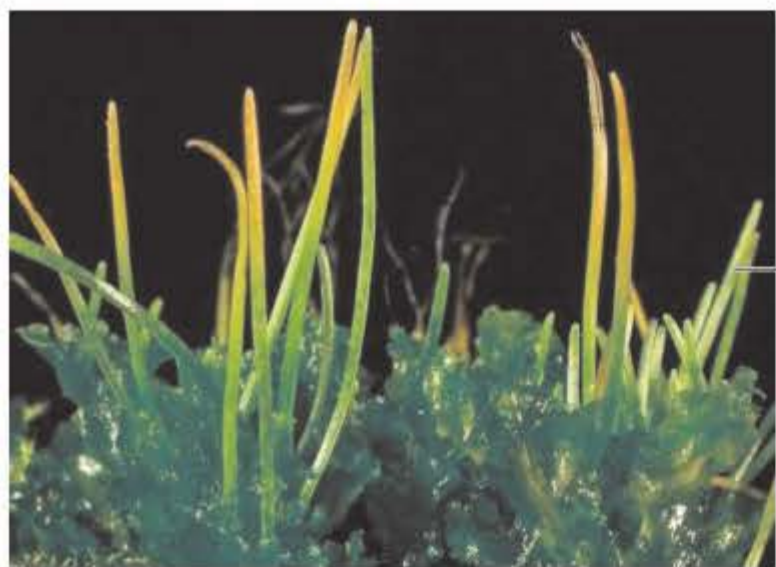
L'origine des anthocérotes (embranchement des anthocerotophytes) est une énigme. Ils figurent très probablement parmi les plantes terrestres les plus anciennes, bien que les premières spores fossiles de ce groupe remontent au crétacé (65 à 145 millions d'années), époque où sont apparues les angiospermes. On ne trouve, dans le monde, que 200 espèces environ d'anthocérotes. Ils forment cependant un lien important pour l'étude de l'évolution des plantes parce qu'il s'agit du groupe frère des trachéophytes. On peut y trouver des informations sur la façon dont on est passé du gamétophyte dominant des bryophytes au sporophyte dominant des trachéophytes.

Parmi les sporophytes des bryophytes, ceux des anthocérotes sont les plus proches des sporophytes des plantes vasculaires. Les sporophytes des anthocérotes font penser à des cornes vertes s'élevant au-dessus de gamétophytes de petite taille (figure 30.6). La base du sporophyte est enfoncée dans le tissu du gamétophyte à partir duquel il se nourrit. Il possède des stomates pour contrôler les échanges gazeux, il est photosynthétique et produit la plus grande partie de l'énergie nécessaire à la croissance et à la reproduction. La méiose a lieu dans la « corne » et les spores sont libérées sur toute sa longueur. Les cellules des anthocérotes contiennent généralement un seul chloroplaste semblable à ceux des algues vertes. Les gamétophytes forment généralement des associations symbiotiques avec des cyanobactéries qui leur procurent l'azote (voir chapitre 28).

Synthèse 30.2

Les bryophytes possèdent des adaptations à la vie terrestre. Les adaptations des mousses sont des rhizoïdes pour l'ancrage de la plante et l'absorption de l'eau et des tissus conducteurs de l'eau. On trouve des mousses dans des habitats divers et certaines peuvent supporter la sécheresse. Les hépatiques sont les bryophytes les plus anciens, tandis que les anthocérotes sont les parents les plus proches des trachéophytes.

- Comment expliquer l'abondance des mousses dans l'Arctique et l'Antarctique ?



Sporophyte photosynthétique

Figure 30.6 Les anthocérotes (anthocerotophytes). Cette photo montre des sporophytes d'anthocérotes. Contrairement à ceux des autres bryophytes, la plupart des sporophytes d'anthocérotes sont photosynthétiques.

30.3 Les trachéophytes : prédominance du sporophyte

Objectifs

1. Expliquer la signification évolutive des trachéides.
2. Préciser la signification des racines, des tiges et des feuilles chez les trachéophytes.

Les trachéophytes, ou plantes vasculaires, sont apparus il y a environ 410 millions d'années. Les premiers dont nous possédons des restes relativement complets appartiennent à l'embranchement des rhyniophytes. On ne sait pas exactement à quoi ressemblaient les toutes premières plantes vasculaires, mais les fossiles de *Cooksonia* donnent une idée de leurs caractéristiques (figure 30.7).

Première plante vasculaire terrestre connue, *Cooksonia* est apparue au silurien supérieur, il y a environ 420 millions d'années, mais elle a maintenant disparu. Elle doit une partie de son succès à l'absence de compétition quand elle s'est répandue sur de vastes surfaces de terres nues. Ces plantes ne mesuraient que quelques centimètres de haut et ne possédaient ni racines, ni feuilles. Elles ne consistaient pratiquement qu'en un axe ramifié, avec des branches dichotomiques de taille uniforme un peu élargies au sommet. Elles étaient **isospores** (avec un seul type de spores). Les sporanges se formaient à la pointe des branches. Chez les autres plantes vasculaires ancestrales, la disposition des sporanges est devenue plus complexe. Une caractéristique importante des trachéophytes est la prédominance du sporophyte. Nous ne savons pas encore comment on est passé du gamétophyte dominant des bryophytes au sporophyte dominant des trachéophytes. Il est cependant évident que la présence de



Figure 30.7 *Cooksonia*, la plus ancienne plante terrestre connue.

Ce fossile représente une plante qui a vécu il y a quelque 420 millions d'années. *Cooksonia* appartient à l'embranchement des rhyniophytes, qui ne comprend que des plantes disparues. Ses tiges dressées, ramifiées, ne dépassant pas quelques centimètres de haut, se terminaient par des sporanges que l'on voit ici. Elle vivait probablement dans des milieux humides, comme des bancs de vase, elle possédait une cuticule résistante et produisait des spores typiques de plantes vasculaires.

deux lots de chromosomes est un avantage évolutif, comme on l'a vu à la section 30.1.

Les tissus conducteurs permettent la répartition des nutriments

Cooksonia et les autres plantes primitives qui lui ont succédé ont réussi à coloniser la terre grâce au développement de systèmes efficaces de conduction de l'eau et des aliments, les *tissus conducteurs*. Ces tissus sont formés de cordons de cellules spécialisées formant un réseau dans toute la plante et s'étendant de la pointe des racines aux tiges et à de vraies feuilles. Un type de tissu conducteur, le **xylème**, fait monter l'eau et les minéraux dissous à partir des racines ; un autre type de tissu, le **phloème**, transporte le saccharose et les hormones dans toute la plante. Les trachéides sont les seules cellules conductrices de l'eau dans le xylème des premières plantes vasculaires. Les plantes ont ensuite développé des cellules plus efficaces pour le transport de l'eau, ce sont les éléments vasculaires. Le tissu conducteur permet aux trachéophytes d'atteindre une taille plus grande, comme les séquoias côtiers qui peuvent atteindre 100 m de haut. Il se développe dans le sporophyte mais (à quelques exceptions près) pas dans le gamétophyte. Il est important de noter ici que le sporophyte est prédominant chez les trachéophytes. Une plante verte de mousse est un gamétophyte, mais un arbre vert, par exemple, est un sporophyte. (La structure du tissu conducteur est décrite au cha-

pitre 37.) Les sporophytes de toutes les plantes vasculaires possèdent une cuticule et des stomates sur leurs parties aériennes, ce qui limite les pertes d'eau chez les plantes terrestres.







Question Expliquez pourquoi les trachéophytes peuvent avoir eu un avantage sélectif au cours de l'évolution des plantes terrestres.

Les trachéophytes sont classés dans trois clades

Il existe aujourd'hui trois clades de plantes vasculaires : (1) les lycophytes (les lycopodes), (2) les ptérophytes (les fougères et plantes apparentées) et (3) les spermatophytes. Les deux premiers clades sont étudiés dans ce chapitre (tableau 30.1). Les progrès de la systématique moléculaire ont modifié notre façon de concevoir l'histoire évolutive des plantes vasculaires. On a longtemps considéré les psilotales et les prêles comme des embranchements distincts faisant la transition entre les bryophytes et les plantes vasculaires. Les données phylogénétiques actuelles montrent que ce sont des proches parents vivants des fougères et ils sont placés dans les ptérophytes.

Les trachéophytes dominent les habitats terrestres, sauf sur les montagnes les plus élevées et dans la toundra. Le cycle de vie haplodiplontique persiste, mais le gamétophyte s'est réduit au cours de

TABLEAU 30.1 Les embranchements de plantes vasculaires aspermes actuelles

Embranchement	Exemples	Caractères principaux	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Lycophytes	Lycopodes 	Isosporés ou hétérosporés. Spermatozoïde mobile. Eau libre nécessaire à la fécondation. Environ 12-13 genres.	1 275
Ptérophytes	Fougères 	Principalement isosporées (quelques-unes hétérosporées). Spermatozoïde mobile. Eau libre nécessaire à la fécondation. Les feuilles se déroulent en se développant. Les sporophytes et pratiquement tous les gamétophytes sont photosynthétiques. Environ 365 genres.	11 000
	Prêles 	Isosporées. Spermatozoïde mobile. Eau libre nécessaire à la fécondation. Tiges cannelées et articulées, photosynthétiques ou non. Feuilles verticillées, en écailles, non photosynthétiques à maturité. Un genre.	15
	Psilotales 	Isosporées. Spermatozoïde mobile. Eau libre nécessaire à la fécondation. Pas de différenciation entre racine et tige. Pas de feuilles; un des deux genres possède des expansions scalariformes et l'autre des appendices foliacés.	6

l'évolution des trachéophytes. Les gamétanges pluricellulaires se sont réduits de la même manière. La réduction de la taille du gamétophyte est un thème majeur dans l'évolution des plantes terrestres.

Les tiges sont apparues avant les racines

Les fossiles des premières plantes vasculaires montrent des tiges, mais pas de racines ni de feuilles. Ces premières plantes, comme *Cooksonia*, avaient des cellules de transport dans leurs tiges, et l'absence de racines limitait leur taille. En premier lieu, les racines ancrent les plantes dans le sol et les empêchent de tomber. En second lieu, une plante de grande taille dispose d'une surface étendue pour libérer l'eau. Un système racinaire important est nécessaire pour compenser la demande d'eau.

Les racines assurent un soutien structural et une possibilité de transport

On ne trouve de véritables racines que chez les trachéophytes. D'autres structures quelque peu semblables interviennent soit dans le transport, soit comme support dans d'autres plantes, mais seules les racines ont une double fonction – assurer en même temps le transport et le support. D'après les données fossiles, les lycophytes se sont séparés des autres trachéophytes avant l'apparition des racines. Il semble que les racines soient apparues séparément au moins deux fois.

Les feuilles ont évolué plus d'une fois

La surface du sporophyte augmente avec les feuilles, accroissant ainsi la capacité photosynthétique. Les lycophytes ont des cordons conducteurs isolés supportant des feuilles relativement petites appelées lycophylles. Les vraies feuilles (euphylles) ne se trouvent que chez les fougères et les spermatophytes et leur origine est distincte de celle des lycophylles (figure 30.8). Les lycophylles peuvent provenir de la pénétration du tissu conducteur dans des protubérances foliacées des tiges. Les euphylles proviennent très probablement de tiges ramifiées entoilées par le tissu foliaire.



Analyse de données Comparez le temps qui s'est écoulé entre la première diversification des plantes terrestres, l'apparition des trachéophytes et l'évolution des feuilles.

Les graines sont une autre innovation dans les embranchements évolués de trachéophytes

Les graines sont des structures très résistantes bien adaptées pour protéger l'embryon des contraintes environnementales et, jusqu'à un certain point, des prédateurs. En outre, presque toutes les graines contiennent une réserve alimentaire pour la jeune plante. Les lycophytes et les ptérophytes n'ont pas de graines. Leur dissémination repose sur des spores haploïdes.

Les fruits des angiospermes (plantes à fleurs) ajoutent une couche de protection aux graines ; ils participent à leur dissémination et élargissent l'aire potentielle de l'espèce. On verra, au chapitre 31, que les fleurs permettent aux plantes de tirer profit d'une large allogamie favorable à la diversité génétique. Avant de passer aux caractères spécifiques des lycophytes et des ptérophytes, regardons l'histoire évolutive des innovations terrestres dans les plantes résumée à la figure 30.9.

Synthèse 30.3

La plupart des trachéophytes ont des tissus conducteurs bien développés, comme des trachéides, qui permettent une fourniture efficace de l'eau et des nutriments à tout l'organisme. Ils possèdent aussi des racines, tiges, feuilles, cuticules et stomates spécialisés. Beaucoup produisent des graines, qui protègent et nourrissent les embryons.

- Pourquoi les tissus conducteurs seraient-ils généralisés dans le sporophyte, mais pas dans le gamétophyte ?

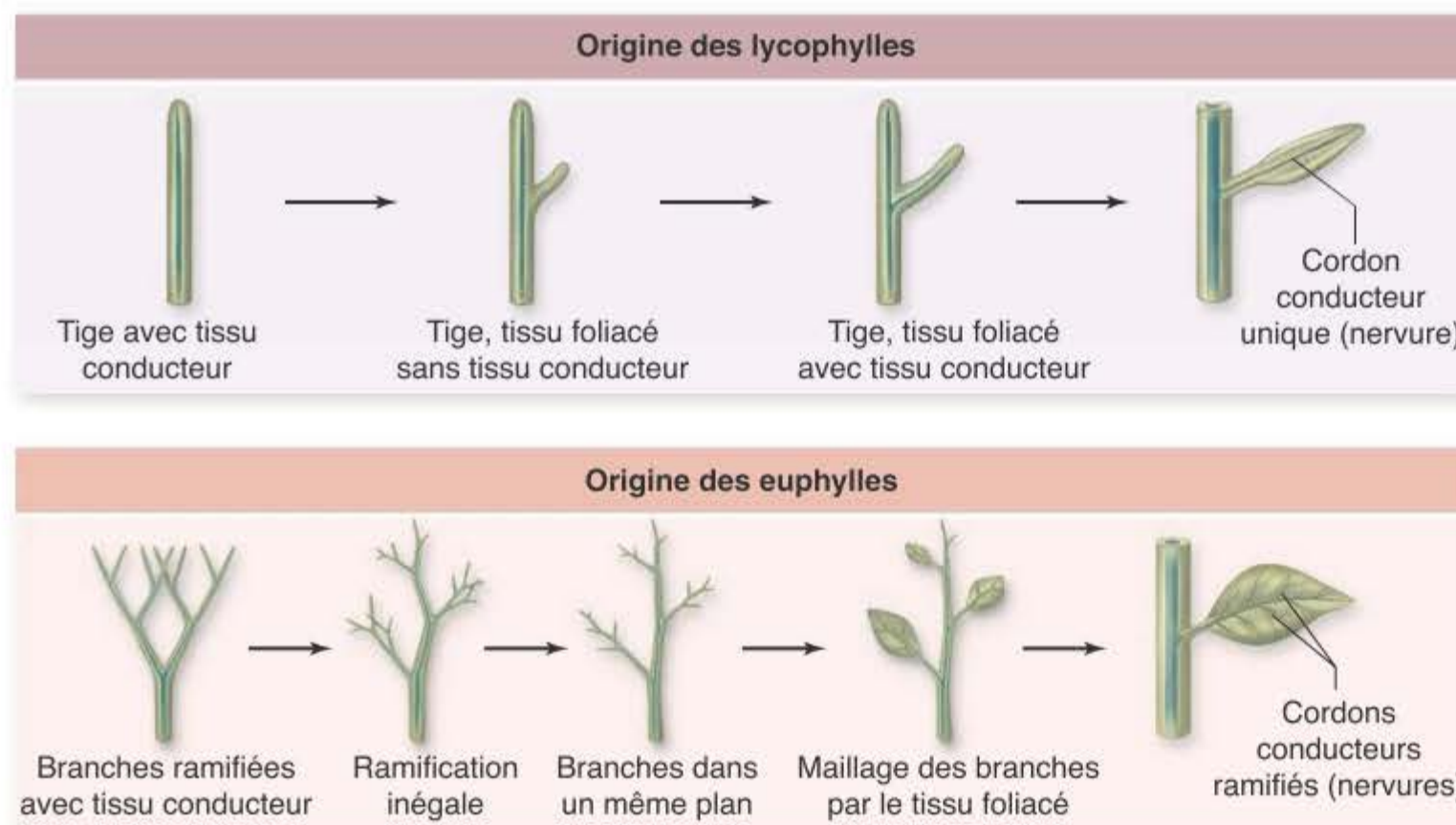


Figure 30.8 Évolution indépendante des feuilles dans deux lignées de plantes. Les lycophylles sont de petites feuilles simples, tandis que les euphylles peuvent être grandes, avec un système complexe de nervures.

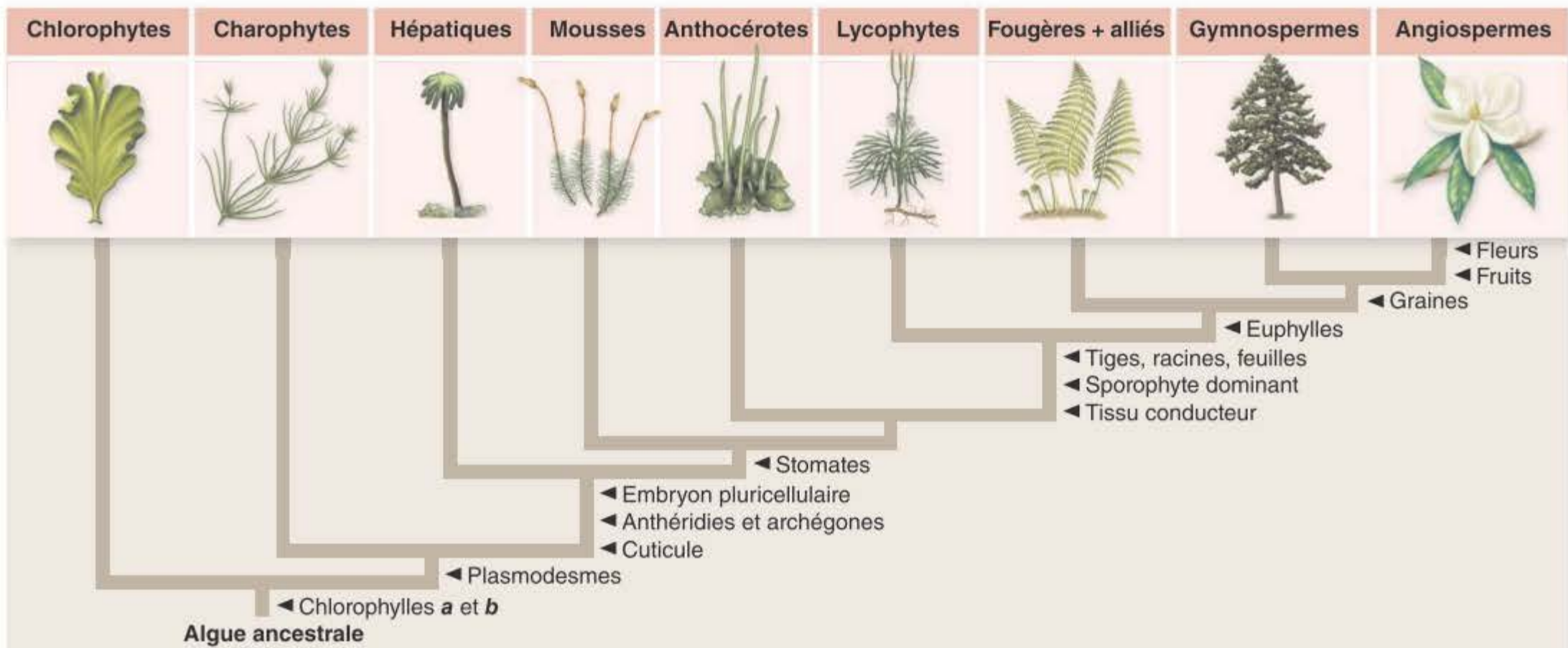


Figure 30.9 Innovation des plantes terrestres.

30.4 Les lycophytes : branche latérale de la lignée principale des plantes vasculaires

Objectifs

1. Décrire les caractéristiques qui distinguent les lycophytes des bryophytes
2. Distinguer les lycophytes des autres plantes vasculaires

Les premières plantes vasculaires n'avaient pas de graines. Il n'existe pas non plus de graines dans quatre embranchements de plantes vasculaires, de même que dans au moins trois autres embranchements qui ne sont connus que par des fossiles. Nous allons examiner les adaptations des plantes vasculaires en nous concentrant à la fois sur les stratégies de la reproduction et sur les avantages de systèmes de transport de plus en plus complexes.

Les lycophytes (lycopodes) sont un groupe frère de toutes les autres plantes vasculaires (figure 30.10). En dépit d'une séparation précoce entre les lycophytes et toutes les autres plantes vasculaires, il y a des ressemblances entre ces groupes. Par exemple, les feuilles sont apparues indépendamment chez les lycophytes et chez les autres plantes vasculaires. Les feuilles des lycophytes sont petites et les nervures ne sont pas ramifiées, alors que les feuilles des plantes vasculaires supérieures ont un système complexe de nervures ramifiées. Certains lycopodes éteints ressemblaient

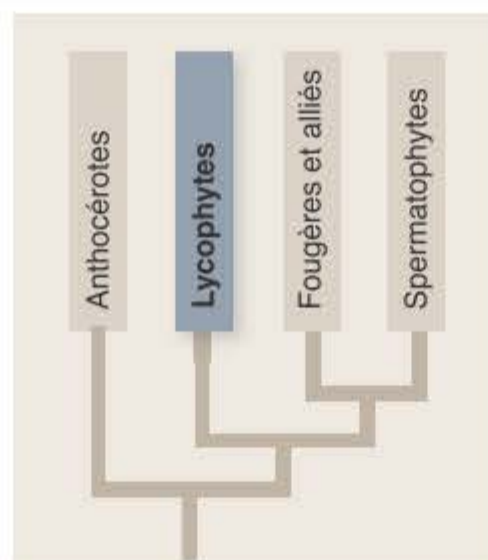


Figure 30.10
Un lycophyte. Le sporophyte de *Selaginella moellendorffii* pousse sur le sol des forêts humides.

aux arbres que nous trouvons actuellement parmi les angiospermes. La forme arborescente est un autre exemple de l'origine indépendante de caractéristiques semblables chez les lycophytes et les autres plantes vasculaires. Aujourd'hui, les lycopodes sont répandus dans le monde entier, mais sont surtout abondants dans les régions tropicales et tempérées humides. Les espèces modernes sont cependant de petite taille. Aucune n'a conservé la croissance arborescente des ancêtres disparus.

Les lycopodes ressemblent superficiellement aux mousses mais, quand on observe leur structure interne et leur mode de reproduction, il est clair qu'ils en sont très éloignés. Le sporophyte est la génération dominante. Les spores découlent de la méiose et sont portées par des feuilles spécialisées. Chez la plupart des lycophytes, la spore haploïde germe en un petit gamétophyte autonome qui donne à la fois des spermatozoïdes et des oosphères. Le gamétophyte de certains lycophytes est chlorophyllien, alors que celui d'autres espèces se développe dans le sous-sol et est alimenté par une association avec des champignons du sol. Après la fécondation, le petit sporophyte reste dépendant du gaméto-

phyte pour son alimentation jusqu'à ce que ses feuilles vertes se développent et commencent à effectuer la photosynthèse.

Selaginella moellendorffii, un lycophyte, est la première plante vasculaire asperme dont on a complètement séquencé le génome. Quelques indications sur l'évolution des plantes vasculaires, cachées dans le génome, sont apparues lors de comparaisons avec des génomes d'angiospermes. Elles confirment l'origine indépendante des structures foliacées dans les différentes lignées de plantes vasculaires. Les différences entre les génomes traduisent aussi des différences dans le mode de développement aboutissant à la maturité reproductive du sporophyte chez les lycophytes et les angiospermes.

La comparaison des protéines codées par des gènes chez *Cblamydomonas* (algue verte), *Physcomitrella* (mousse) et *Selaginella* et chez 15 angiospermes a montré que 3814 familles géniques sont communes à toutes les plantes vertes – ce sont les instructions essentielles pour l'édification d'une plante verte. Quelque 3000 nouveaux gènes ont été nécessaires pour passer de l'algue verte unicellulaire à la mousse pluricellulaire, mais 516 gènes seulement ont permis de passer des plantes non vasculaires aux plantes vasculaires. C'est un premier pas dans l'identification des étapes qui ont conduit aux plantes vasculaires.

Synthèse 30.4

Les lycophytes se situent à l'origine de toutes les autres plantes vasculaires. Bien qu'ils ressemblent superficiellement aux bryophytes, ils ont un sporophyte prédominant, ils possèdent des tissus conducteurs composés de trachéides et leur cycle de reproduction est le même que celui des autres plantes vasculaires ; leurs feuilles sont cependant simples, avec des nervures non ramifiées.

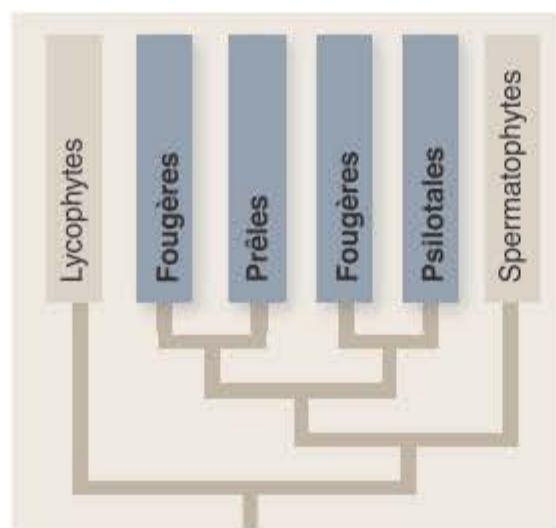
- Quel facteur pourrait avoir abouti à l'apparition indépendante d'une forme de développement semblable chez les lycophytes et les autres plantes vasculaires ?

30.5 Les ptérophytes : fougères et plantes apparentées

Objectifs

1. Citer les caractéristiques des ptérophytes.
2. Comparer les sporophytes des ptérophytes et des mousses.

Les relations phylogénétiques parmi les fougères et leurs proches parents posent question. Un ancêtre commun a donné naissance à deux clades. Le premier a bifurqué pour donner une lignée de fougères et les prêles ; l'autre a bifurqué et est à l'origine d'une autre lignée de fougères et des psilotales. – plantes d'allure primitive.



Les psilotales et les prêles sont de proches parents des fougères. Comme les lycophytes et les bryophytes, elles produisent des anthéridies (contenant les spermatozoïdes) et des archégonies (avec les oosphères). De l'eau libre est nécessaire à la fécondation, au cours de laquelle le spermatozoïde flagellé nage et s'unit à l'oosphère. Par contre, la plupart des spermatophytes ont des gamètes mâles sans flagelles.

Les psilotales n'ont ni racines, ni feuilles

Chez les psilotales, qui vivent en régions tropicales et subtropicales, le sporophyte est essentiellement formé de tiges vertes régulièrement bifurquées sans racines (figure 30.11). Les deux ou trois espèces du genre *Psilotum* possèdent cependant de minuscules languettes vertes de tissu disposées en spirale, dépourvues de nervures et de stomates. Un autre genre, *Tmesipteris*, a des appendices qui ressemblent encore plus à des feuilles. Les systématiciens estiment généralement que les psilotales ont perdu les feuilles et les racines quand elles se sont séparées des autres lignées de fougères.

Étant donné la structure simple des psilotales, on a été particulièrement étonné d'apprendre qu'elles étaient monophylétiques avec les fougères. Les gamétophytes des psilotales sont pratiquement incolores et mesurent moins de 2 mm de diamètre, mais ils peuvent atteindre 18 mm de long. Ils forment des associations symbiotiques avec des champignons, qui leur fournissent leur alimentation. Certains développent des éléments de tissu conducteur et ce sont les seuls gamétophytes connus à le faire.

Les prêles ont des tiges articulées et des feuilles en forme d'écailles

Les 15 espèces de prêles appartiennent à un seul genre, *Equisetum*. Des formes fossiles d'*Equisetum* remontent à 300 millions d'années, époque où certains de leurs parents étaient arborescents. Aujourd'hui, ces plantes sont largement dispersées dans le monde entier, principalement dans les lieux humides. Dans les forêts côtières de séquoias de Californie, certaines atteignent une hauteur de 3 m, mais la plupart ont moins d'un mètre (figure 30.12).



Figure 30.11

Une psilotale. Les psilotales ne possèdent ni racines, ni feuilles. Les tiges vertes, photosynthétiques, portent des sporanges jaunes. Dans les sporanges, la méiose donne des spores haploïdes qui sont libérées et germent en gamétophytes.



Figure 30.12
Une prêle, *Equisetum telmateia*. Cette espèce forme deux sortes de tiges érigées ; les unes sont vertes et photosynthétiques et les autres, qui se terminent par un cône sporifère, sont principalement brun pâle.



Figure 30.13 Une fougère arborescente (embranchement des ptérophytes) dans les forêts de Malaisie. Les fougères sont de loin le groupe le plus vaste de plantes vasculaires aspermes.

Les sporophytes des prêles sont formés de tiges photosynthétiques cannelées, articulées, provenant de rhizomes souterrains ramifiés qui portent des racines à leurs nœuds. Chaque nœud porte un verticille de feuilles en forme d'écailles non photosynthétiques. Les tiges creuses ont des dépôts de silice dans les cellules épidermiques. Les prêles sont aussi appelées «jonc à récurer» parce que les pionniers de l'Ouest Américain les utilisaient pour récurer leurs poêles. Les structures en forme de cônes des sporophytes produisent des spores haploïdes après la méiose. Les spores sont disséminées par le vent et, quand elles sont sur le sol, elles germent en gamétophytes photosynthétiques. Le gamétophyte des prêles ressemble à une petite hépatique lobée. Chacun produit à la fois des oosphères et des spermatozoïdes flagellés qui s'unissent à la fécondation. Le jeune sporophyte dépendra du gamétophyte jusqu'à ce qu'il produise un tissu photosynthétique.

Les fougères ont des frondes portant des sores

Les fougères constituent le groupe le mieux représenté de plantes vasculaires aspermes, avec environ 11 000 espèces.

Il y a 300 millions d'années, les forêts pluviales et les marais à fougères arborescentes de l'est des États-Unis et d'Europe ont produit le charbon que l'on extrait actuellement. Aujourd'hui, les fougères prospèrent dans de nombreux habitats du monde entier ; environ 75 % des espèces vivent cependant sous les tropiques.

Bien visibles, les sporophytes peuvent mesurer moins d'un centimètre de diamètre (chez de petites fougères aquatiques comme *Azolla*) ou plus de 24 m de hauteur, avec des feuilles atteignant 5 m pour les fougères arborescentes (figure 30.13). Les sporophytes, et les gamétophytes beaucoup plus petits, atteignant rarement 6 millimètres de diamètre, sont tous deux photosynthétiques.

Le cycle de vie des fougères (figure 30.14) diffère principalement de celui d'une mousse par le développement beaucoup plus grand, l'indépendance et la dominance de son sporophyte. Le sporophyte des

fougères a une structure plus complexe que celui de la mousse ; il possède un tissu conducteur et des racines, tiges et feuilles bien différenciées. Le gamétophyte est cependant dépourvu de tissu vasculaire.

Morphologie des fougères

Comme ceux des prêles, les sporophytes des fougères ont habituellement des rhizomes (tiges souterraines horizontales). Les feuilles, appelées *frondes*, se développent en général à la pointe du rhizome et sont étroitement enroulées en crosses qui se déroulent et s'étalent (figure 30.5). L'enroulement serré de la crosse protège les jeunes frondes. Les crosses sont considérées comme un délice dans certaines cuisines, mais certaines espèces contiennent des composés secondaires responsables du cancer de l'estomac.

Beaucoup de frondes sont très découpées, et ces fougères sont recherchées comme plantes ornementales de jardin. Certaines fougères, comme *Marsilea*, ont des frondes ressemblant à un trèfle à quatre feuilles, mais elles débutent comme des crosses de violon. D'autres fougères produisent simultanément des frondes photosynthétiques et des frondes fertiles non photosynthétiques qui ont tendance à brunir.

Reproduction des fougères

Les fougères produisent des sporanges caractéristiques, généralement dans des paquets appelés **sores**, le plus souvent à la face inférieure des frondes. Au cours de leur développement, les sores sont souvent protégés par un revêtement transparent en forme d'ombrelle (au premier abord, on peut prendre les sores pour une infection de la plante.) Dans les sporanges, les sporocytes diploïdes subissent la méiose et produisent des spores haploïdes.

À maturité, les spores sont catapultées par la rupture des sporanges et celles qui atterrissent dans un endroit humide convenable peuvent germer et produire des gamétophytes photosynthétiques souvent cordiformes, épais d'une seule assise de cellules (excepté au centre) et fixés au substrat par des rhizoïdes. Ces rhizoïdes ne sont pas de véritables racines, car elles ne possèdent pas de tissu conducteur, mais elles participent au transport de l'eau et des nutriments à partir du sol. Les archégonies en forme de bouteille et les anthéridies globulaires sont portés soit par le même, soit par des gamétophytes différents. Les archégonies pluricellulaires assurent une certaine protection à l'embryon en développement.

Figure 30.14 Cycle de vie d'une fougère typique. Le gamétophyte et le sporophyte sont tous deux photosynthétiques et peuvent vivre indépendamment. L'eau est nécessaire à la fécondation. Les spermatozoïdes sont libérés à la face inférieure des gamétophytes et nagent dans le sol humide au voisinage des gamétophytes. Les spores sont disséminées par le vent.

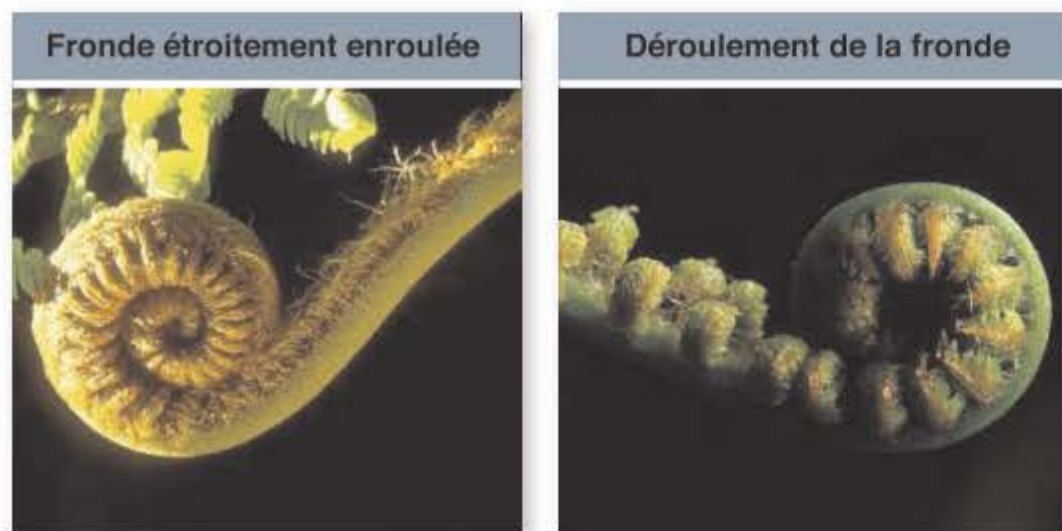
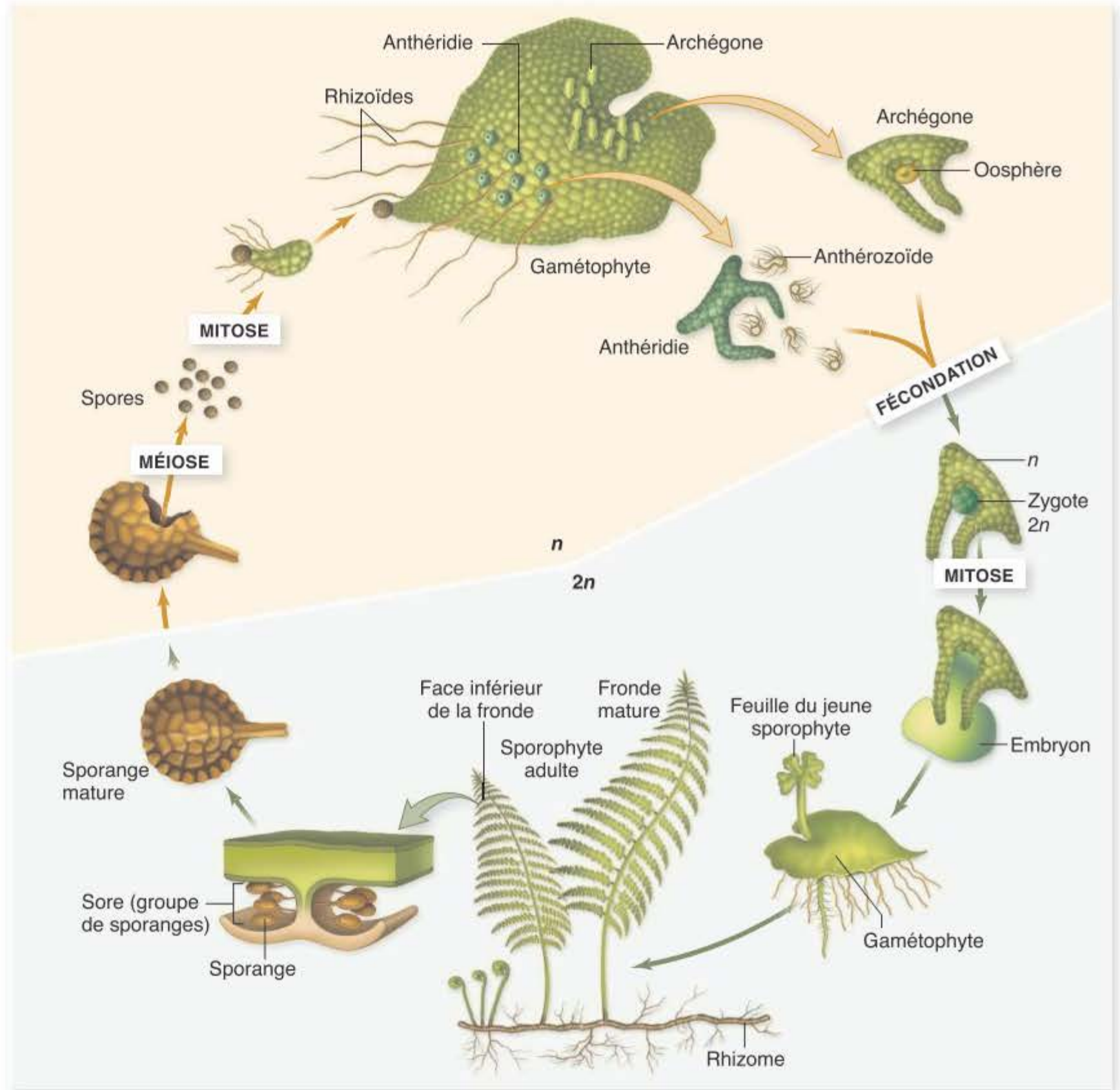


Figure 30.15 « Crosse » de fougère. Les jeunes frondes sont enroulées et se déroulent lentement en se développant, y compris dans cette fougère arborescente.

Les spermatozoïdes formés dans les anthéridies possèdent des flagelles, grâce auxquels ils nagent vers les archégones en présence d'eau, souvent en réponse à un signal chimique sécrété par les archégones. Un spermatozoïde s'unit à l'unique oosphère à la base de l'archégon et forme un zygote. Celui-ci se développe en un nouveau sporophyte, complétant le cycle vital (voir figure 30.14).

L'embryon en développement est bien mieux protégé de son environnement que le zygote des charophytes, mais il ne peut entrer en dormance pour survivre à un hiver rude comme un embryon de spermatophyte.

Synthèse 30.5

Les fougères et formes apparentées ont un sporophyte de grande taille et bien visible avec un tissu conducteur. Beaucoup ont des racines, des tiges et des feuilles (frondes) bien différenciées. Le gamétophyte est petit et dépourvu de tissu conducteur.

- Pourquoi les cresses de beaucoup d'espèces de fougères sont-elles vénéneuses ?

30.1 Origine des plantes terrestres

Les plantes terrestres ont évolué à partir d'algues d'eau douce.

Les plantes vertes sont les algues vertes et les plantes terrestres.

Toutes les plantes vertes proviennent d'une même espèce d'algue verte d'eau douce (figure 30.1). Les charophytes sont le clade frère des plantes terrestres et, avec celles-ci, ils forment le groupe des streptophytes.

Les plantes terrestres se sont adaptées à la terre ferme.

Les plantes vertes ont deux caractéristiques principales : une protection des embryons et des phases haploïde et diploïde pluricellulaires. La survie est favorisée par une cuticule cireuse, des stomates et des cellules spécialisées pour le transport de l'eau et des minéraux.

Le cycle haplodiplontique implique une alternance de générations.

Les plantes ont un cycle haplodiplontique avec un sporophyte diploïde et un gamétophyte haploïde pluricellulaires (figure 30.2).

L'importance relative des générations haploïde et diploïde est variable.

Avec l'augmentation de la complexité des plantes, le sporophyte est devenu le stade dominant.

30.2 Les bryophytes : prédominance du gamétophyte

Le gamétophyte des bryophytes est photosynthétique.

Les bryophytes ne sont pas très spécialisés, mais ils sont bien adaptés à certains milieux.

Les bryophytes comportent trois clades distincts : les hépatiques, les mousses et les anthocérotes. Ils n'ont pas de véritables racines ni de trachéides, mais possèdent parfois des cellules conductrices de l'eau et des nutriments.

Dans les hépatiques et les mousses, le sporophyte non chlorophyllien dépend du gamétophyte pour son alimentation.

Les hépatiques constituent un embranchement ancien.

Le gamétophyte de certaines hépatiques est aplati et ses lobes ressemblent à ceux du foie. Il produit des structures érigées contenant les gamétanges.

Les mousses possèdent des rhizoïdes et un tissu conducteur de l'eau.

Les mousses ont une alternance de générations et sont largement répandues. Beaucoup peuvent supporter la sécheresse.

Les anthocérotes représentent le groupe frère des trachéophytes.

Les stomates du sporophyte peuvent s'ouvrir et se refermer pour réguler les échanges gazeux. Le sporophyte aussi est photosynthétique.

30.3 Les trachéophytes : prédominance du sporophyte (tableau 30.1)

Les tissus conducteurs permettent la répartition des nutriments.

L'évolution des trachéides a permis le développement de systèmes conducteurs plus efficaces. Ce tissu conducteur se développe dans le sporophyte.

Le gamétophyte des plantes vasculaires est très réduit.

Les trachéophytes sont classés dans trois clades.

Il existe trois clades actuels de trachéophytes : les lycophytes, les ptérophytes et les spermatophytes (figure 30.10).

Les tiges sont apparues avant les racines.

Les racines assurent un support structural et une possibilité de transport.

Les feuilles ont évolué plus d'une fois.

Les lycophytes ont de petites feuilles non vascularisées, appelées lycophylles.

On ne trouve de vraies feuilles (euphylls) que dans les fougères et les spermatophytes ; leur origine est différente de celle des lycophylles.

Les graines sont une autre innovation dans certains embranchements.

Les graines sont des structures résistantes protégeant l'embryon de la dessiccation et, jusqu'à un certain point, des prédateurs.

30.4 Les lycophytes : branche latérale de la lignée principale des plantes vasculaires

Les ancêtres des lycophytes étaient les premières plantes vasculaires avec une dominance du sporophyte.

30.5 Les ptérophytes : fougères et plantes apparentées

Les ancêtres des ptérophytes sont à l'origine de deux clades : une lignée de fougères et les prêles, et une seconde lignée de fougères et les psilotales.

Les ptérophytes ont besoin d'eau pour la fécondation et n'ont pas de graines.

Les psilotales n'ont ni racines, ni feuilles.

Le sporophyte des psilotales consiste en tiges dichotomiques sans racines.

Les prêles ont des tiges articulées et des feuilles en forme de brosses.

Les feuilles scalariformes des sporophytes de prêles sont verticillées. De la silice se dépose dans les cellules épidermiques des nervures des tiges.

Les fougères ont des frondes portant des sores.

Les feuilles des fougères, appelées frondes, se développent sous la forme de crosses qui se déroulent en s'allongeant. Les sores de sporanges se développent à la face inférieure des frondes. Le gamétophyte est souvent cordiforme et peut vivre indépendamment.



COMPRÉHENSION

- Quelles sont, parmi les structures végétales suivantes, celles qui NE correspondent PAS à la fonction ?
 - Stomates – permettent les transferts gazeux
 - Trachéides – permettent les déplacements de l'eau et des minéraux
 - Cuticule – empêche la dessiccation
 - Toutes ces correspondances sont correctes.
- Lequel des genres suivants est l'ancêtre le plus probable des plantes terrestres ?
 - Volvox*
 - Chlamydomonas*
 - Ulva*
 - Chara*
- Dans ce qui suit, qu'est-ce qu'on ne trouverait pas chez les bryophytes ?
 - Des mycorhizes
 - Des rhizoïdes
 - Des trachéides
 - Des gamétophytes photosynthétiques
- Laquelle des propositions suivantes est correcte en ce qui concerne les bryophytes ?
 - Les bryophytes constituent un clade monophylétique.
 - Le sporophyte de tous les bryophytes est photosynthétique.
 - L'archégone et l'anthéridie représentent les structures haploïdes produisant les cellules reproductrices.
 - Les stomates sont communs chez tous les bryophytes.
- Les innovations évolutives améliorant la tolérance à la dessiccation sont
 - des cuticules cireuses.
 - des voies de transmission pour l'acide abscissique.
 - des rhizoïdes.
 - Tous ces choix sont corrects.
- Laquelle des affirmations suivantes concernant les ptérophytes est correcte ?
 - Les prêles et les lycopodes forment un même clade.
 - Les fougères forment un seul clade.
 - Les lycopodes ont des euphylls.
 - Le sporophyte est le stade dominant chez tous les ptérophytes.

APPLICATION

- Comparez le sort d'un sporocyte qui donne une spore à celui d'une spore qui donne un gamétophyte.
 - Le sporocyte et la spore passent tous deux par la méiose.
 - Le sporocyte et la spore passent tous deux par des mitoses.
 - Le sporocyte entre en mitose et la spore en méiose.
 - Le sporocyte entre en méiose et la spore en mitose.
- Comment une plante sans racines se nourrit-elle à partir du sol ?
 - Elle ne peut pas, toutes les plantes ont des racines.
 - Des champignons mycorhiziens s'associent avec la plante et participent au transfert des nutriments.
 - Des charophytes s'associent avec la plante et interviennent dans le transfert des nutriments.
 - Elle se sert de son xylème en l'absence de racine.

- La principale innovation des plantes terrestres est la protection de l'embryon. Comment l'embryon des mousses est-il protégé de la dessiccation ?
 - Par la graine
 - Par l'anthéridie
 - Par l'archégone
 - Par la lycophylle
- En comparant les génomes de *Selaginella* et *Physcomitrella*, vous vous attendriez à trouver que
 - tous deux comprennent des gènes nécessaires pour les flagelles.
 - Selaginella* possède 3000 gènes qui ne se trouvent pas chez *Physcomitrella*.
 - les gènes pour l'acide abscissique et d'autres gènes pour les stress abiotiques existent chez *Selaginella*, mais pas chez *Physcomitrella*.
 - certaines nouveaux gènes de *Selaginella* codent des protéines nécessaires au développement des trachéides.
- On observe les tendances évolutives suivantes chez les plantes terrestres aspermes.
 - Les gamétophytes deviennent photosynthétiques.
 - Une innovation essentielle accompagnant l'apparition des ptérophytes a été le cycle de vie haplodiplontique.
 - Le gamétophyte est devenu dominant.
 - Le sporophyte est mieux protégé au début de son développement.
- Qu'y a-t-il de vrai dans les affirmations suivantes ?
 - Les mousses et les lycophytes ont des feuilles.
 - L'origine des feuilles est différente chez les lycophytes et les ptérophytes.
 - Les feuilles sont des innovations pour les bryophytes.
 - Les gènes de polarité foliaire de *Selaginella* confirment que les feuilles ont évolué une seule fois chez toutes les plantes terrestres.

RÉVISION

- Vous avez accès aux séquences génomiques d'une mousse et du lycophyte *Selaginella*. Vous voulez analyser les résultats pour rédiger un article fondamental répondant à une question importante à propos de l'évolution des plantes. À quelle question tenteriez-vous de répondre ?
- Pensez-vous que le nombre de divisions mitotiques est le plus élevé dans le sporophyte d'une mousse ou d'une fougère ? Pourquoi ?
- Imaginez une mousse et une fougère arborescentes, toutes deux hautes de 10 m. Dans laquelle la reproduction sexuée serait-elle la plus difficile ? Pourquoi ?