

La diversité des végétaux I : la colonisation des milieux terrestres

29



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE qui vous donne accès aux **animations** aux **exercices** et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 29.1** Comment les végétaux ont-ils transformé le monde ?

CONCEPTS CLÉS

- 29.1** Les végétaux se sont développés à partir des algues vertes
- 29.2** Les gamétophytes dominent les cycles de développement des mousses et d'autres plantes non vasculaires
- 29.3** Les fougères et d'autres vasculaires sans graines ont été les premiers végétaux de grande taille



Une Terre de verdure

Quand on admire un paysage luxuriant comme celui de la **figure 29.1**, on a du mal à imaginer la terre ferme dépourvue de plantes ou d'autres organismes. Pourtant, pendant une bonne partie de son histoire, la Terre était dénuée de vie. Des analyses géochimiques et des données paléontologiques semblent indiquer que de minces couches de cyanobactéries et de protistes recouvraient le sol il y a environ 1,2 milliard d'années. Mais il ne s'est pas écoulé plus de 500 millions d'années depuis que les végétaux de petite taille, les eumycètes et les animaux ont commencé à coloniser la terre ferme. Finalement, l'apparition de végétaux de grande taille, il y a quelque 385 millions d'années, a mené à la formation des premières forêts (composées d'espèces fort différentes de celles de la figure 29.1).

On compte aujourd'hui plus de 290 000 espèces de végétaux, dont certains occupent les milieux les plus hostiles, tels les pics montagneux, les régions désertiques et les calottes polaires. Même si la plupart des végétaux existant aujourd'hui vivent dans des milieux terrestres, certaines espèces sont retournées à des habitats aquatiques au cours de leur évolution, comme la zostère marine (*Zostera marina*), une plante de la famille des graminées que l'on trouve notamment dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent. Dans ce chapitre, nous distinguons les végétaux des algues, qui sont pour la plupart des protistes photosynthétiques. Les végétaux ont permis à d'autres formes de vie de subsister sur la terre ferme. Par exemple, les végétaux constituent la source d'oxygène (O_2) des animaux terrestres ainsi que leur première source de nourriture. De plus, par leur seule présence, les végétaux comme les arbres d'une forêt créent les habitats propices pour les animaux et de nombreux autres organismes. Dans ce chapitre, nous allons donc nous pencher sur les 100 premiers

millions d'années de l'évolution des végétaux, au cours desquels sont notamment apparues les plantes sans graines comme les mousses et les fougères. Au chapitre 30, nous traiterons de l'évolution plus récente des plantes à graines.

CONCEPT 29.1

Les végétaux se sont développés à partir des algues vertes

Comme il est mentionné au chapitre 28, on considère les charophytes, un groupe d'algues vertes, comme les organismes le plus étroitement apparentés aux végétaux. Nous commencerons par étudier les preuves de ce lien.

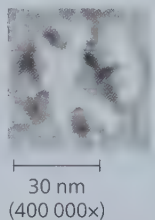
Les preuves morphologiques et biochimiques

Les végétaux partagent bon nombre de caractéristiques importantes avec certaines algues. Par exemple, comme les algues brunes, les algues rouges et certaines algues vertes, les végétaux sont des organismes multicellulaires, eucaryotes, photoautotrophes. Ils sont munis de parois cellulaires renfermant de la cellulose, tout comme les algues vertes, les dinophytes et les algues brunes. Enfin, les algues vertes, les euglénophytes, quelques dinophytes et les végétaux comportent des chloroplastes qui contiennent des chlorophylles *a* et *b* ainsi que des pigments caroténoïdes accessoires.

Toutefois, les charophytes sont les seules algues modernes à partager avec les végétaux les caractéristiques essentielles ci-dessous, d'où la présomption d'un lien étroit entre les deux groupes :

- **Anneaux de protéines pour la synthèse de la cellulose.** Les cellules des végétaux et des charophytes renferment des anneaux de protéines distinctifs (photo ci-contre) intégrés à leur membrane plasmique. C'est dans ces anneaux que sont synthétisées les microfibrilles de cellulose des parois cellulaires. Chez les algues autres que les charophytes, les protéines productrices de cellulose sont disposées de façon linéaire.
- **Structure des spermatozoïdes flagellés.** La structure des spermatozoïdes flagellés que possèdent certains végétaux présente de fortes ressemblances avec celle des spermatozoïdes des charophytes.
- **Formation d'un phragmoplaste.** Certains événements de la division cellulaire ne s'observent que chez les végétaux et chez certains charophytes. C'est le cas du phragmoplaste, un groupe de microtubules qui se forme entre les noyaux des deux cellules filles. Une plaque cellulaire se développe au milieu du phragmoplaste, le long de l'axe médian de la cellule en division (voir la figure 12.10). La plaque cellulaire produit ensuite une nouvelle paroi transversale qui sépare les cellules filles.

Des études portant sur les ADN nucléaires, chloroplastiques et mitochondriaux d'un vaste éventail de végétaux et d'algues montrent que certains groupes de charophytes, comme *Zygnema*



(voir la figure 28.22a) et *Coleochaete*, sont les organismes vivants le plus étroitement apparentés aux végétaux. Même si les résultats de ces études démontrent que les végétaux sont nés d'un groupe de charophytes, cela ne signifie pas qu'ils sont issus des représentants actuels de ce groupe. Ces derniers peuvent néanmoins nous renseigner sur les ancêtres des végétaux.

Les adaptations à la vie sur la terre ferme

Un grand nombre d'espèces de charophytes vivent en eau peu profonde, près du rivage des étangs et des lacs. Dans ce milieu sujet à l'assèchement, la sélection naturelle favorise les individus capables de survivre à des périodes durant lesquelles l'immersion n'est que partielle. De fait, les zygotes des charophytes sont entourés d'une couche de polymère durable, la **sporopollénine**, qui prévient la déshydratation des zygotes exposés à l'air. On observe une adaptation chimique semblable dans les parois résistantes de sporopollénine qui entourent les spores des végétaux.

L'acquisition de cette adaptation par au moins une population de charophytes (maintenant disparue) a probablement permis à leurs descendants (les premiers végétaux) de vivre au-dessus de la ligne des eaux de manière permanente. Cette aptitude a permis aux premières plantes de conquérir de nouveaux habitats dans un environnement terrestre offrant d'énormes avantages. Dans ces endroits, la lumière n'était plus filtrée par l'eau et le plancton, l'atmosphère était beaucoup plus riche en dioxyde de carbone (CO₂) que ne l'était l'eau et le sol du rivage regorgeait de nutriments minéraux. Ces avantages s'accompagnaient cependant d'un certain nombre de handicaps, comme la relative rareté de l'eau et un soutien structural insuffisant pour parer à la force gravitationnelle. (Pour avoir une idée de l'importance d'un tel soutien, songez à la façon dont le corps d'une méduse s'affaisse lorsqu'elle est hors de l'eau.) Les végétaux ont pu se diversifier grâce à l'acquisition de nouvelles adaptations qui leur ont permis de survivre et de se reproduire en dépit de ces difficultés.

De nos jours, quelles sont les adaptations uniques aux végétaux ? La réponse varie selon l'endroit où l'on trace la limite entre les végétaux et les algues (figure 29.2). Comme cette limite fait toujours l'objet de débats, nous utiliserons la définition classique selon laquelle le règne des végétaux englobe tous les embryophytes (végétaux possédant des embryons). Dans ce contexte, déterminons maintenant les caractères dérivés qui distinguent les végétaux de leurs plus proches parents, les algues charophytes.

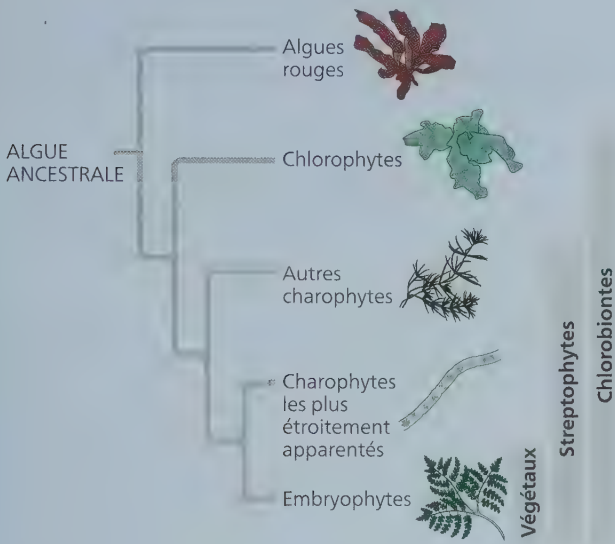
Les caractères dérivés des végétaux

Plusieurs adaptations favorisant la survie et la reproduction sur la terre ferme sont apparues après la séparation des végétaux de leurs ancêtres algaux. La figure 29.3 présente cinq caractères fondamentaux apparus chez les végétaux, mais non chez les charophytes.

De nombreuses espèces de végétaux ont acquis d'autres caractères dérivés se rapportant à la vie terrestre. Par exemple, l'épiderme de la plupart des végétaux est recouvert d'une **cuticule** composée de cire et d'autres polymères. Constamment exposés à l'air, les végétaux sont beaucoup plus sujets au dessèchement que les algues dont ils descendent. La cuticule est un agent imperméabilisant qui prévient l'assèchement des organes aériens de la plante tout en la protégeant contre les microorganismes.

▼ Figure 29.2 Le règne des végétaux: trois points de vue.

Dans le présent ouvrage, nous faisons correspondre le règne des végétaux (ou règne végétal) aux embryophytes.



La plupart des végétaux portent également des **stomates**, des pores spécialisés, qui interviennent dans la photosynthèse en permettant l'échange de CO_2 et d' O_2 entre l'air ambiant et les végétaux (voir la figure 10.4). De plus, c'est par les stomates que la majeure partie de l'eau (sous forme de vapeur) s'échappe des végétaux. Par temps chaud et sec, les stomates peuvent se refermer de manière à réduire le plus possible la déperdition d'eau.

Les premiers végétaux ne possédaient pas de racines ni de feuilles proprement dites. Sans racines, comment réussissaient-ils à absorber les nutriments contenus dans le sol ? Des fossiles datant de 420 millions d'années révèlent une adaptation qui aurait permis aux premiers végétaux de se nourrir : ils formaient avec des eumycètes des associations symbiotiques. Nous décrivons plus en détail ces associations, appelées *mycorrhizes*, et les avantages qu'elles procurent à la plante et au champignon au concept 31.1. Pour l'instant, retenir que les champignons mycorrhiziens forment dans les sols des réseaux de filaments et qu'ils transfèrent les nutriments à leurs partenaires symbiotiques. Il s'agit là d'un avantage qui a peut-être aidé les végétaux dépourvus de racines à coloniser les milieux terrestres.

L'origine et la diversification des végétaux

Parmi les algues les plus étroitement apparentées aux végétaux, on compte bon nombre d'espèces unicellulaires et d'espèces coloniales de petite taille. Comme il est probable que les végétaux les plus anciens ont été aussi de taille restreinte, la recherche des premiers fossiles végétaux s'est tout d'abord orientée vers le monde microscopique. Comme nous l'avons mentionné précédemment, des microorganismes avaient déjà colonisé la terre ferme il y a 1,2 milliard d'années. Toutefois, les fossiles microscopiques qui attestent de la vie sur Terre ont radicalement changé ensuite, lorsque sont apparues les spores des premiers végétaux, il y a environ 470 millions d'années.

Qu'est-ce qui différencie ces spores des premiers végétaux de celles des algues ou des eumycètes ? Leur composition chimique

nous fournit un indice, car elle est comparable à celle des spores végétales modernes, tout en se distinguant de celle des spores des autres organismes. De plus, la paroi de ces spores anciennes présente des caractéristiques structurales que l'on observe aujourd'hui uniquement dans les spores de certains végétaux (hépatiques). Dans des roches vieilles de 450 millions d'années, des chercheurs ont découvert des spores similaires enchâssées dans une matière végétale comparable au tissu contenant les spores chez les végétaux modernes (figure 29.4).

Les fossiles des structures végétales de plus grande taille, comme *Cooksonia sporangium* (figure 29.5), datent de 425 millions d'années, soit 45 millions d'années après l'apparition des spores végétales dans les traces fossiles. Bien qu'on ne connaisse pas encore l'âge précis (et la forme) des premiers végétaux, ces espèces ancestrales sont à l'origine de la grande diversité des plantes modernes. Le tableau 29.1 dresse la liste des 10 embranchements existants de la classification taxinomique utilisée dans le présent chapitre et dans le suivant. (Les lignées existantes sont celles qui comportent des taxons toujours vivants.) Consultez le tableau 29.1 lorsque vous lirez le reste de cette partie, de même que la figure 29.6, qui illustre une phylogénie hypothétique fondée sur la morphologie, la biochimie et la génétique des végétaux.

Une façon de caractériser les végétaux repose sur la présence ou l'absence d'un réseau complexe de **tissu conducteur** (ou vasculaire), composé de cellules formant des canalisations dans lesquelles l'eau et les nutriments circulent dans la plante. La plupart des végétaux modernes possèdent un tel réseau. On les appelle **plantes vasculaires** ou simplement **vasculaires**. Les végétaux qui en sont dépourvus, soit les hépatiques, les anthocérotes et les mousses, sont pour leur part qualifiés de plantes non vasculaires (ou avasculaires), même si certaines mousses possèdent un tissu conducteur simple. Souvent, on utilise le terme **bryophytes** (du grec *bryon*, « mousse », et *phyton*, « plante ») pour désigner les plantes non vasculaires. Bien qu'on utilise couramment le terme *bryophytes* pour toutes les plantes non vasculaires, les études moléculaires et les analyses morphologiques de la structure des spermatozoïdes montrent qu'elles ne forment pas un groupe monophylétique (un clade).

Les vasculaires forment un clade rassemblant environ 93 % de toutes les espèces de végétaux existants. Ce clade comprend trois subdivisions. Les deux premières comprennent les **lycophytes** (lycopes et plantes apparentées) et les **monilophytes** (fougères et plantes apparentées). Chacune de ces deux subdivisions réunit des plantes sans graines, d'où le terme familier **vasculaires sans graines** souvent employé pour les désigner collectivement. Toutefois, dans la figure 29.6, on peut constater que les vasculaires sans graines, comme les bryophytes, ne forment pas un clade.

On utilise parfois le terme *grade* pour désigner un groupe qui, comme les bryophytes ou les vasculaires sans graines, réunit des organismes partageant une caractéristique biologique déterminante. Les grades nous renseignent en regroupant les organismes selon certaines caractéristiques, comme la présence d'un système vasculaire et l'absence de graines. Cependant, contrairement aux membres d'un clade, les membres d'un grade n'ont pas nécessairement le même ancêtre. Par exemple, les monilophytes et les lycophytes ont beau être deux groupes de vasculaires sans graines, les monilophytes partagent un ancêtre commun beaucoup plus récent avec les vasculaires à graines que

Les caractères fondamentaux décrits dans cette figure ne s'observent pas chez les charophytes; ils sont propres aux végétaux. Ce sont: l'alternance de générations, les embryons multicellulaires dépendants, la production de spores entourées d'une paroi et contenues dans des sporanges ainsi que la présence de gamétanges multicellulaires et de méristèmes apicaux. On peut supposer que ces caractères étaient absents chez

l'ancêtre commun des végétaux et des charophytes, mais qu'ils constituent des caractères dérivés qui se sont manifestés indépendamment chez les végétaux. Tous les végétaux ne présentent pas nécessairement l'ensemble de ces caractères, ce qui signifie que plusieurs lignées en auraient perdu au cours de leur évolution.

L'alternance de générations

Le cycle de développement de tous les végétaux se déroule en faisant alterner deux générations d'organismes multicellulaires distincts: les gamétophytes et les sporophytes. Comme le montre le schéma (utilisant une fougère en guise d'exemple), chaque génération engendre l'autre à tour de rôle, un processus que l'on appelle **alternance de générations**. Ce mode de reproduction s'observe aussi chez divers groupes d'algues, mais pas chez les charophytes, les plus proches parents des végétaux. Il ne faut pas confondre l'alternance de générations avec la présence de formes haploïdes et diploïdes dans le cycle de développement d'autres organismes à reproduction sexuée (voir la figure 13.6). L'alternance de générations se caractérise par le fait que la forme haploïde et la forme diploïde sont toutes les deux multicellulaires. Le **gamétophyte** haploïde multicellulaire (un végétal qui produit des gamètes) est ainsi appelé parce qu'il produit par mitose des gamètes haploïdes (oosphères et spermatozoïdes) qui fusionnent durant la fécondation et forment des zygotes diploïdes.

La division mitotique du zygote produit un **sporophyte** diploïde multicellulaire (un végétal qui engendre des spores). Dans un sporophyte mature, la méiose produit des cellules reproductrices haploïdes appelées **spores**, qui peuvent donner naissance à un nouvel organisme haploïde sans fusionner avec une autre cellule. Puis le cycle recommence.

L'alternance des générations en cinq étapes générales.

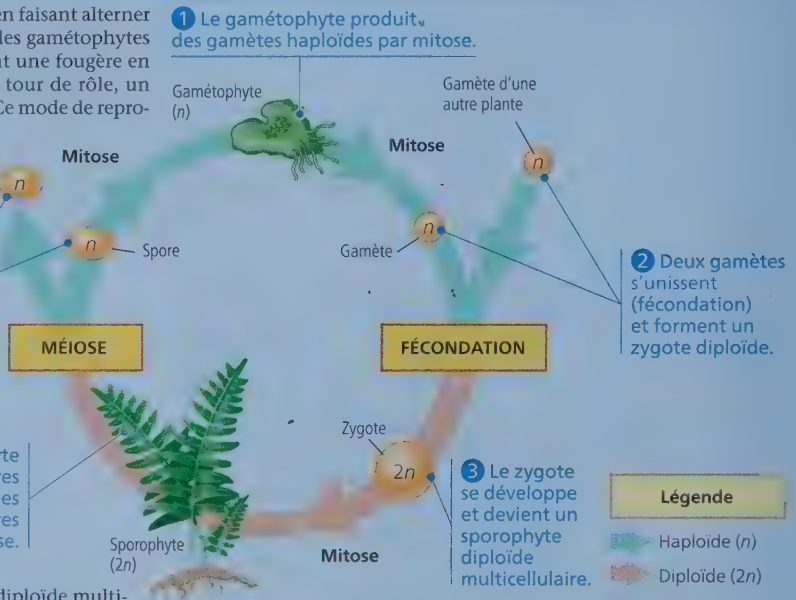
5 Les spores se développent et deviennent des gamétophytes multicellulaires haploïdes.

4 Le sporophyte produit des spores haploïdes unicellulaires par méiose.

1 Le gamétophyte produit, des gamètes haploïdes par mitose.

2 Deux gamètes s'unissent (fécondation) et forment un zygote diploïde.

3 Le zygote se développe et devient un sporophyte diploïde multicellulaire.



Légende

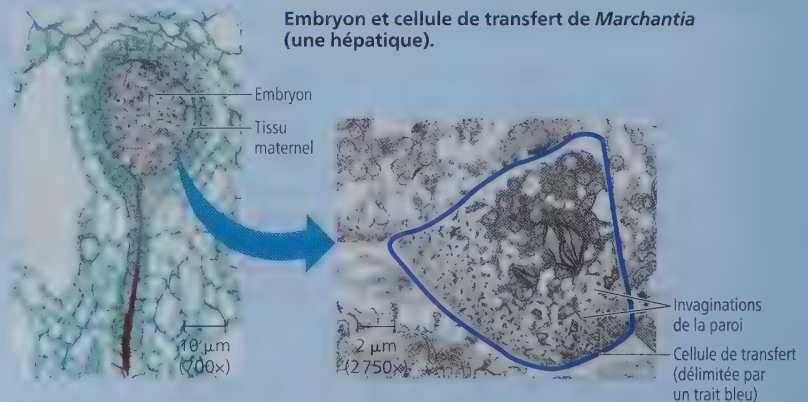
- Haploïde (n)
- Diploïde (2n)

Les embryons multicellulaires dépendants

À l'intérieur du cycle d'alternance de générations, un embryon végétal multicellulaire se développe à partir d'un zygote qui reste à l'intérieur des tissus de la plante mère (un gamétophyte). Les tissus maternels le protègent contre les conditions ambiantes difficiles et lui fournissent des nutriments tels que des monosaccharides et des acides aminés. L'embryon possède des cellules spécialisées appelées **cellules de transfert** qui favorisent le transfert des nutriments du parent à l'embryon grâce aux invaginations complexes de leur surface (constituée de la membrane plasmique et de la paroi cellulaire). L'embryon multicellulaire dépendant des végétaux constitue un caractère dérivé si important que les végétaux sont aussi appelés **embryophytes**.

FAITES DES LIENS ▶ Revoyez les cycles de développement sexuels à la figure 13.6. Indiquez quel est le type de cycle de développement sexué qui procède par alternance de générations et rappelez brièvement ce qui le distingue des autres cycles de développement.

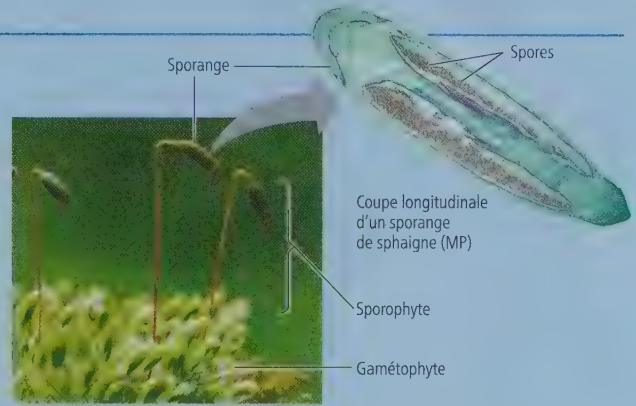
Embryon et cellule de transfert de *Marchantia* (une hépatique).



La production de spores entourées d'une paroi et contenues dans des sporanges

Les spores végétales sont des cellules reproductrices haploïdes qui sont capables de produire, par mitose, des gamétophytes multicellulaires haploïdes. La paroi des spores végétales renferme un polymère très résistant à la dégradation et à la déshydratation, appelé sporopollénine, qui lui permet de survivre dans des milieux inhospitaliers. Grâce à cette propriété, les spores transportées par le vent peuvent se disperser dans l'air sec et survivre dans ces conditions.

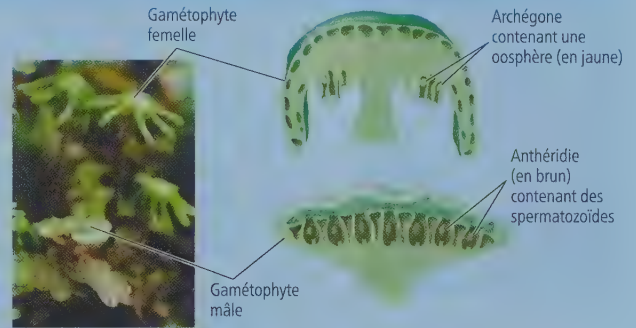
Les spores sont produites par des organes multicellulaires du sporophyte, les **sporangies**. Dans le sporangie, des cellules diploïdes appelées **sporocytes**, ou cellules mères des spores, se divisent par méiose et engendrent les spores haploïdes. Les tissus externes du sporangie protègent les spores en formation jusqu'au moment de leur libération. Les sporangies multicellulaires et les spores résistantes, avec leur paroi de sporopollénine, constituent des adaptations clés chez les végétaux. Les charophytes donnent aussi naissance à des spores, mais ces algues ne forment pas de sporangies multicellulaires. De plus, leurs spores flagellées se dispersent dans l'eau et ne contiennent pas de sporopollénine.



Sporophytes et sporanges de *Sphagnum* sp. (une mousse).

Les gamétanges multicellulaires

La production de gamètes dans des organes multicellulaires nommés **gamétanges** est une autre caractéristique qui distingue les végétaux primitifs des algues, qui sont leurs ancêtres. Le gamétange femelle est appelé **archégone**. En forme de poire, il donne une seule oosphère immobile, retenue dans la portion bulbeuse de l'organe (la partie supérieure dans le cas de l'espèce illustrée ci-contre). Le gamétange mâle, appelé **anthéridie**, produit un grand nombre de spermatozoïdes qui, arrivés à maturité, sont libérés dans l'environnement. Chez de nombreux groupes de végétaux modernes, les spermatozoïdes portent des flagelles et nagent dans des gouttes d'eau ou dans de minces couches d'eau pour rejoindre les oosphères. Celles-ci sont fécondées à l'intérieur des archégones. C'est là que le zygote amorce son développement et se transforme en embryon. Les gamétophytes des plantes à graines ont une taille si réduite (comme nous le verrons au chapitre 30) que l'archégone et l'anthéridie ont disparu dans de nombreuses lignées.

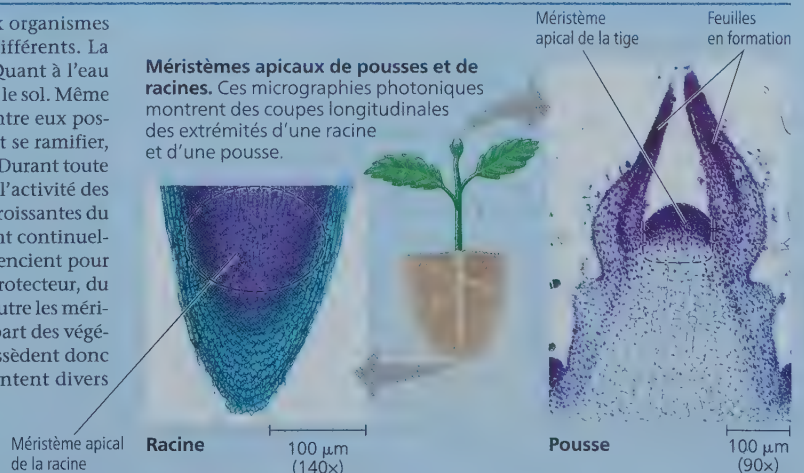


Archégones et anthéridies de *Marchantia* sp. (une hépatique).

Les méristèmes apicaux

Dans les habitats terrestres, les ressources nécessaires aux organismes photosynthétiques sont situées en deux endroits fort différents. La lumière et le CO₂ se trouvent surtout au-dessus du sol. Quant à l'eau et aux nutriments minéraux, ils sont présents surtout dans le sol. Même si les végétaux ne peuvent pas se déplacer, la plupart d'entre eux possèdent des pousses et des racines qui peuvent s'allonger et se ramifier, ce qui augmente leur exposition aux ressources du milieu. Durant toute la vie d'une plante, l'augmentation de la taille dépend de l'activité des **méristèmes apicaux**, des zones situées aux extrémités croissantes du corps des plantes, là où une ou plusieurs cellules se divisent continuellement. Les cellules produites par les méristèmes se différencient pour donner les tissus de la plante, notamment un épiderme protecteur, du côté externe, et divers types de tissus internes. Ce sont en outre les méristèmes des pousses qui engendrent les feuilles chez la plupart des végétaux. Les organismes complexes que sont les végétaux possèdent donc des organes souterrains et des organes aériens qui présentent divers degrés de spécialisation structurale.

Méristèmes apicaux de pousses et de racines. Ces micrographies photoniques montrent des coupes longitudinales des extrémités d'une racine et d'une pousse.



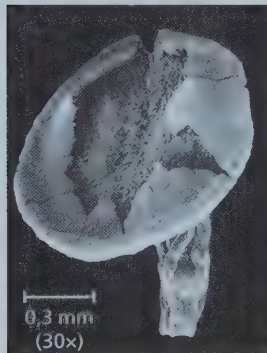
▼ **Figure 29.4** Les spores et les tissus végétaux anciens (MEB, clichés artificiellement colorés).



(a) **Spores fossilisées.** La composition chimique et la structure de la paroi de ces spores anciennes datant de 450 millions d'années correspondent à celles que l'on trouve dans les végétaux.

(b) **Tissu de sporophyte fossilisé.** Les spores étaient enchâssées dans un tissu qui semble d'origine végétale.

▼ **Figure 29.5** Un fossile de *Cooksonia sporangium*.



les lycophytes. Par conséquent, on peut penser que les monilophytes et les vasculaires à graines partagent des caractères que ne présentent pas les lycophytes. C'est d'ailleurs le cas, comme nous le verrons au concept 29.3.

La troisième subdivision regroupe les vasculaires à graines, lesquelles constituent la grande majorité des espèces de végétaux modernes. Une **graine** est composée d'un embryon végétal et d'une réserve de nourriture à l'intérieur d'une enveloppe protectrice. Les vasculaires à graines

(ou spermatophytes) peuvent être divisées en deux groupes, soit les gymnospermes et les angiospermes, selon qu'elles sont ou non pourvues de cavités fermées dans lesquelles les graines mûrissent. Les **gymnospermes** (du grec *gumnos*, « nu », et *spermos*, « graine ») sont des végétaux dits à graines nues, car leurs graines ne sont pas enfermées dans des cavités. Les espèces actuelles de gymnospermes, surtout des pinophytes (ou conifères), constituent un clade. Les **angiospermes** (du grec *ageion*, « capsule », et *spermos*, « graine ») constituent un immense clade groupant toutes les plantes à fleurs, dont les graines se développent à l'intérieur des ovaires, des cavités situées dans les fleurs. Près de 90 % des espèces de végétaux modernes sont des angiospermes.

Notez que la phylogénie représentée à la figure 29.6 ne porte que sur les liens qui unissent les lignées de végétaux existantes. Les paléobotanistes ont aussi découvert des fossiles appartenant à des lignées disparues. Comme nous le verrons plus loin dans ce chapitre, beaucoup de ces fossiles peuvent révéler les étapes intermédiaires qui ont conduit à l'apparition des groupes de végétaux distinctifs qu'on trouve aujourd'hui sur la Terre.

Tableau 29.1 Les 10 embranchements de végétaux actuels

	Nom vernaculaire	Nombre d'espèces actuelles
Plantes non vasculaires (bryophytes)		
Embranchement des hépatophytes	Hépatiques	9 000
Embranchement des muscinées	Mousses	15 000
Embranchement des anthocérophytes	Anthocérotes	100
Plantes vasculaires		
Vasculaires sans graines		
Embranchement des lycophytes	Lycopodes	1 200
Embranchement des monilophytes	Monilophytes	12 000
Vasculaires à graines		
<i>Gymnospermes</i>		
Embranchement des ginkgophytes	Ginkgo	1
Embranchement des cycadophytes	Cycas	130
Embranchement des gnétophytes	Gnètes	75
Embranchement des pinophytes	Conifères	600
<i>Angiospermes</i>		
Embranchement des anthophytes	Plantes à fleurs	250 000

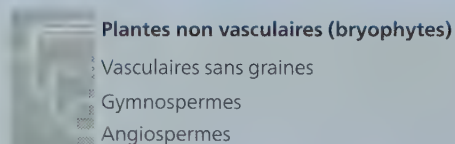
RETOUR SUR LE CONCEPT **29.1**

1. Pourquoi les chercheurs affirment-ils que les charophytes sont les plus proches parents des végétaux ?
2. Indiquez quatre caractères dérivés qui distinguent les végétaux des charophytes (algues vertes) et qui facilitent la vie sur la terre ferme. Expliquez votre réponse.
3. **ET SI ?** ► À quoi ressemblerait le cycle de développement humain s'il était soumis à l'alternance de générations ? Pour répondre à cette question, présumez que le stade diploïde multicellulaire ressemble, par sa forme, à un adulte humain.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

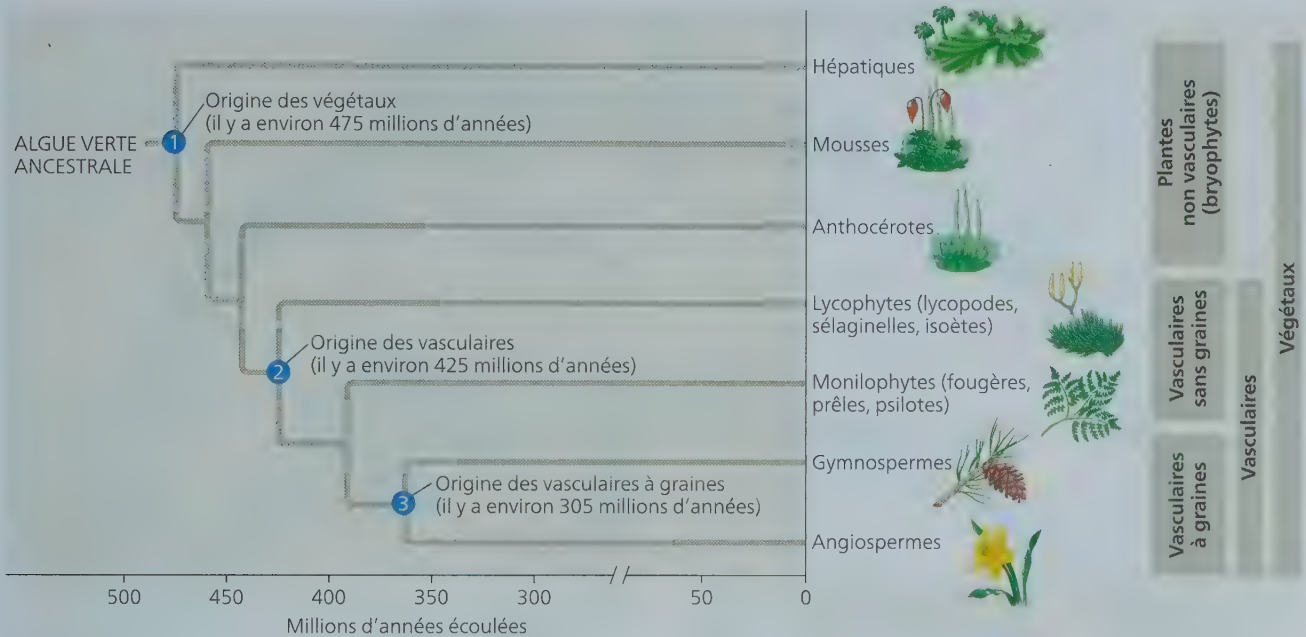
CONCEPT **29.2**

Les gamétophytes dominent les cycles de développement des mousses et d'autres plantes non vasculaires



Les plantes non vasculaires (bryophytes) se divisent aujourd'hui en trois embranchements de petites plantes herbacées (non ligneuses) : les **hépatophytes** ou marchantiophytes (hépatiques), les **muscinées** (mousses) et les **anthocérophytes** (anthocérotes). Les hépatiques et les anthocérotes doivent leur nom au fait que leurs formes évoquent respectivement un foie (*hépatos*) pour le gamétophyte des hépatiques et une corne

▼ **Figure 29.6** Quelques faits marquants de l'évolution des végétaux. Cette phylogénèse représente une hypothèse sur les liens de parenté entre les groupes de végétaux.



FAITES DES LIENS ► Cette figure montre quelles lignées appartiennent aux végétaux, aux plantes non vasculaires, aux vasculaires, aux vasculaires sans graines et aux vasculaires à graines. Parmi ces catégories, lesquelles sont monophylétiques et lesquelles sont paraphylétiques? Expliquez votre réponse. (Voir la figure 26.10 pour vous rappeler ces termes.)

(*keratos*) pour le sporophyte des anthocérotes. Les mousses sont les bryophytes les plus familières. Cependant, il faut préciser que certains organismes communément appelés « mousses » ne sont pas véritablement des mousses ni même des bryophytes. C'est ainsi le cas de la mousse d'Irlande (*Chondrus crispus*, une algue rouge marine), de la mousse à caribou (*Cladina rangiferina*, un lichen) et de la mousse d'Espagne (*Tillandsia usneoides*, une plante à fleurs).

Des analyses phylogénétiques indiquent que les hépatiques, les mousses et les anthocérotes se sont développés à partir d'autres lignées végétales tôt dans l'histoire évolutive des végétaux (voir la figure 29.6). Des données paléontologiques appuient, dans une certaine mesure, cette hypothèse : les premières spores végétales (qui datent d'il y a entre 470 et 450 millions d'années) présentent des caractéristiques structurales que l'on trouve uniquement dans les spores des hépatiques. De plus, on a également observé des spores comparables à celles des mousses et des anthocérotes dans des fossiles végétaux datant de 430 millions d'années. Quant aux premiers fossiles de vasculaires, ils datent d'environ 425 millions d'années.

Au cours de leur longue évolution, les hépatiques, les mousses et les anthocérotes ont acquis de nombreuses adaptations exclusives. Nous examinerons maintenant certaines de ces caractéristiques.

Les gamétophytes des bryophytes

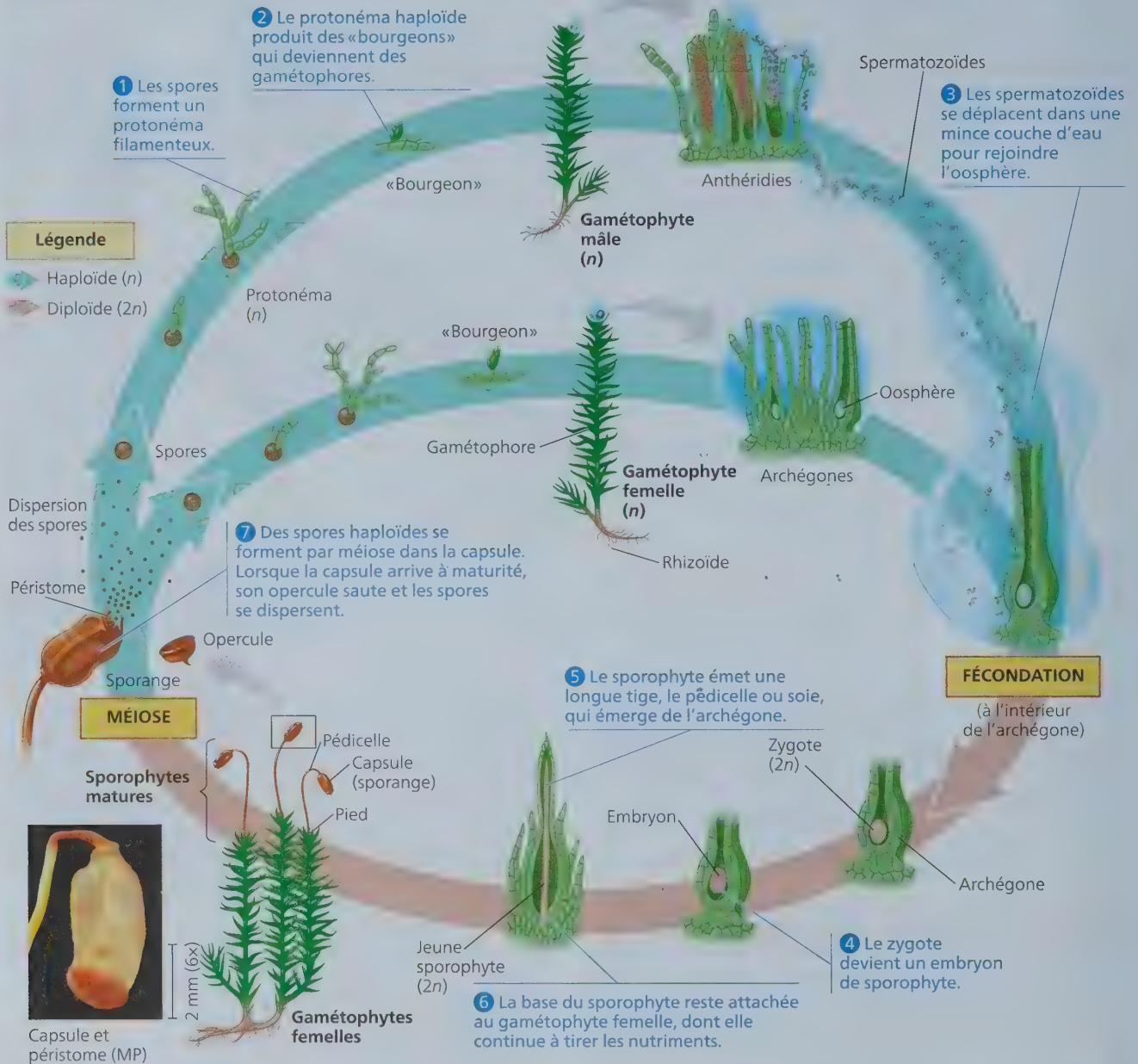
Contrairement à ce qu'on observe chez les vasculaires, dans les trois embranchements des bryophytes, les gamétophytes

haploïdes sont plus gros et vivent plus longtemps que les sporophytes, comme le montre le cycle de développement d'une mousse présenté à la figure 29.7. En général, les sporophytes ne sont présents qu'à des étapes particulières du cycle de vie.

Si elles sont dispersées dans un milieu favorable, à la surface d'un sol humide ou sur l'écorce d'un arbre, par exemple, les spores des bryophytes peuvent germer et donner des gamétophytes. Chez les mousses, la germination de la spore produit la plupart du temps un filament qui a l'aspect d'une algue verte et qui n'a qu'une cellule d'épaisseur, le **protonéma**. Vert et ramifié, le protonéma a une surface étendue qui favorise l'absorption de l'eau et des minéraux. Quand les ressources sont suffisantes, il produit un ou plusieurs « bourgeons ». (Lorsqu'il est question de plantes non vasculaires, nous utilisons souvent des guillemets pour nommer des structures ressemblant aux organes des vasculaires, pour indiquer que c'est une analogie.) Chacune de ces excroissances rappelant des bourgeons est pourvue d'un méristème apical. Le méristème engendre la structure qui porte les gamètes, le **gamétophore** ou gamétangiophore. Le protonéma et les gamétophores constituent le gamétophyte.

Les gamétophytes des bryophytes forment généralement un tapis au ras du sol, en partie parce que leur structure est trop mince pour supporter une plante de grande taille. De plus, la plupart des bryophytes sont dépourvues de tissus conducteurs capables de distribuer l'eau et les composés organiques à l'intérieur de tissus épais. (En revanche, la minceur de la structure de leurs organes permet la distribution des matières nutritives en l'absence de tissus conducteurs spécialisés.) Certaines mousses possèdent toutefois des tissus spécialisés au centre de leurs

▼ **Figure 29.7** Le cycle de développement de *Polytrichum* sp. (mousse).



HABILÉTÉS VISUELLES ► Dans ce schéma, le spermatozoïde qui féconde l'oosphère est-il génétiquement différent de celle-ci ? Expliquez votre réponse.

« tiges », et quelques-unes d'entre elles peuvent par conséquent atteindre près de 60 cm de hauteur. Les analyses phylogénétiques semblent indiquer que, chez ces espèces et chez d'autres bryophytes, des tissus conducteurs semblables aux tissus des plantes vasculaires auraient émergé lors d'une évolution convergente.

Les gamétophytes se fixent au substrat à l'aide de délicats **rhizoïdes**, lesquels sont de longues cellules tubulaires (chez les hépatiques et les anthocérotes) ou des filaments de cellules (chez les mousses). Contrairement aux racines que présentent les sporophytes des vasculaires, les rhizoïdes ne sont pas formés de

tissus, ne possèdent pas de cellules conductrices spécialisées et n'interviennent pas de façon importante dans l'absorption de l'eau et des minéraux.

Les gamétophytes des bryophytes peuvent former de nombreux gamétanges ; ceux-ci sont recouverts d'un tissu protecteur et produisent des gamètes. Les oosphères (gamètes femelles) sont formées une à une dans les archégonies en forme de vase, tandis que chaque anthéridie produit de nombreux spermatozoïdes (gamètes mâles). Certains gamétophytes sont bisexuels, mais chez les mousses, les archégonies et les anthéridies sont en général

portés par des gamétophytes femelles et mâles distincts. Les spermatozoïdes flagellés sont libérés dans les gouttes d'eau provenant de la rosée ou de la pluie et nagent vers les oosphères. Attirés par des substances chimiques, ils s'introduisent dans les orifices des archégones. Les oosphères, quant à elles, restent à la base des archégones et c'est là que se développeront les embryons, après la fécondation. Les matières nutritives parviennent jusqu'à eux par l'intermédiaire d'une couche de cellules de transfert pendant qu'ils se transforment en sporophytes.

Les spermatozoïdes des bryophytes ont généralement besoin d'un film d'eau pour atteindre les oosphères. Il n'est donc pas surprenant que de nombreuses espèces de bryophytes colonisent des milieux humides. Si l'humidité est insuffisante, une mousse peut s'abstenir de produire des sporophytes, et cela pendant plusieurs années. Le fait que les spermatozoïdes se déplacent dans l'eau pour atteindre l'oosphère signifie aussi que chez les espèces dotées de gamétophytes mâles et femelles distincts (surtout des mousses), la reproduction

sexuée présente de meilleures chances de succès lorsque les individus sont situés à proximité les uns des autres.

De nombreuses espèces de bryophytes peuvent également se multiplier de façon asexuée. Par exemple, certaines mousses se reproduisent de façon asexuée en formant des *propagules*, c'est-à-dire des plantules (voir ci-contre) qui se forment dans de petites *corbeilles*, se détachent de la plante mère et reconstituent, par mitose, un gamétophyte identique à celle-ci.



Les sporophytes des bryophytes

Les sporophytes des bryophytes sont constitués de cellules dotées de plastides qui, lorsque les sporophytes sont jeunes, sont généralement verts et photosynthétiques. Néanmoins, les sporophytes sont incapables de vie autonome. Ils restent attachés toute leur vie à leur gamétophyte maternel, qui fournit les monosaccharides, les acides aminés, les minéraux et l'eau nécessaires à leurs besoins.

De toutes les plantes modernes, les bryophytes sont celles qui possèdent les sporophytes les plus petits. Cette observation va dans le sens de l'hypothèse selon laquelle les sporophytes, petits et simples à l'origine, ont gagné en taille et en complexité chez les vasculaires. Le sporophyte est habituellement composé d'un pied, d'un pédicelle et d'un sporange. Enfermé dans l'archégone, le **pied** absorbe les nutriments provenant du gamétophyte. Le **pédicelle** achemine ces matières jusqu'au sporange, aussi appelé **capsule**, qui les utilise pour produire des spores par méiose.

Les sporophytes des bryophytes peuvent produire un nombre colossal de spores. Par exemple, chez les mousses, une seule capsule peut engendrer plus de cinq millions de spores. Par ailleurs, le pédicelle de la plupart des mousses s'allonge, ce qui élève la capsule et favorise la dispersion des spores. De façon générale, la partie supérieure de la capsule présente un anneau de structures dentelées, le **péristome** (voir la figure 29.7). Par temps sec, celui-ci s'ouvre par écartement des dents et, par temps pluvieux, il se referme par inclinaison des dents vers l'intérieur. Ce mécanisme permet de libérer progressivement les spores en profitant des coups de vent susceptibles de les transporter sur de longues distances.

Les sporophytes des mousses et des anthocérotes sont souvent plus gros et plus complexes que ceux des hépatiques. Par exemple, les sporophytes des anthocérotes, qui ressemblent en apparence à des brins d'herbe, sont dotés d'une cuticule. Les sporophytes des mousses et des anthocérotes possèdent également des stomates, comme toutes les plantes vasculaires (à l'exception des hépatiques).

La **figure 29.8** présente des exemples de gamétophytes et de sporophytes provenant des trois embranchements de bryophytes.

L'importance écologique et économique des bryophytes

Grâce au vent et à la légèreté de leurs spores, les bryophytes se sont disséminées sur toute la planète. Ces plantes sont particulièrement abondantes et diversifiées dans les forêts humides, et autres milieux humides (marais, étangs, tourbières, etc.). Certaines mousses colonisent, en compagnie des lichens, des sols nus et sablonneux où elles contribuent à retenir l'azote (**figure 29.9**). Dans les forêts boréales de conifères, des espèces comme la mousse hypnacée *Pleurozium schreberi* s'associent aux cyanobactéries fixatrices d'azote, qui en augmentent la disponibilité dans l'écosystème. On trouve même des mousses dans des milieux aussi hostiles que les sommets des montagnes, la toundra et les déserts. De nombreuses espèces survivent dans des habitats très froids ou très secs, car elles mettent à profit diverses adaptations structurales, physiologiques et comportementales grâce auxquelles elles arrivent à tolérer une déshydratation presque complète et à se réhydrater lorsque revient l'humidité. Rares sont les vasculaires capables de survivre à un tel degré de dessèchement. De plus, les cellules des mousses contiennent des composés phénoliques qui absorbent les rayons UV dommageables que l'on trouve dans les déserts ou dans les régions situées en haute altitude.

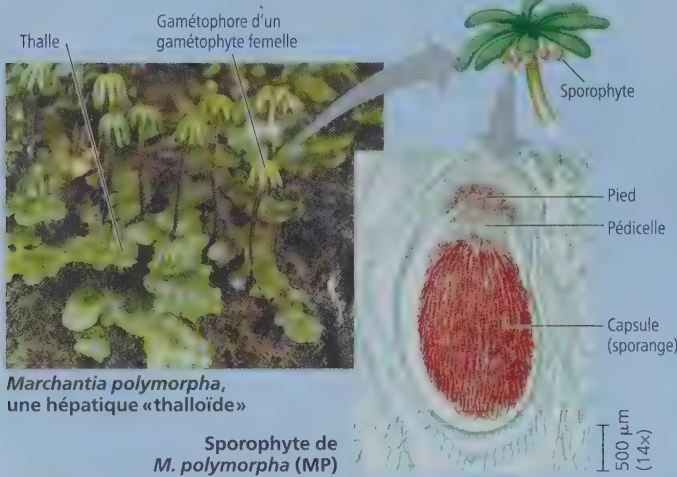
Les mousses du genre *Sphagnum* (sphaignes) constituent souvent une part importante des dépôts de matière organique à demi décomposée, tels que la **tourbe** (**figure 29.10a**). Aussi sont-elles communément appelées mousses de tourbe. Les milieux humides où ces mousses prédominent portent le nom de tourbières. Les sphaignes luttent contre la dégradation grâce aux composés phénoliques qui renforcent leurs parois cellulaires. Le froid, la forte acidité (la sphaigne sécrète elle-même des ions H⁺) et la faible teneur en O₂ des tourbières ralentissent aussi la dégradation de la mousse et d'autres organismes. C'est grâce à ces propriétés que l'on a pu retrouver des corps bien préservés après avoir été ensevelis dans des tourbières durant des milliers d'années (**figure 29.10b**).

La tourbe a longtemps été utilisée comme combustible en Europe et en Asie, et on la récolte encore à cette fin, notamment en Irlande et au Canada. Les grosses cellules mortes trouées de la sphaigne (les cellules vivantes photosynthétiques qui les entourent sont beaucoup plus petites) lui permettent d'absorber 20 fois sa masse en eau ; c'est pourquoi elle sert également à préparer les sols et à protéger les racines des plantes pendant le transport.

Les tourbières représentent 3% de la surface des terres immergées (elles occupent environ 10% du territoire au Canada et 40% en Europe) et contiennent environ 30% des réserves mondiales

Les hépatiques (embranchement des hépatophytes)

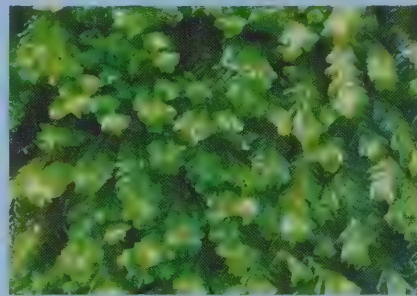
Les hépatiques doivent leur nom aux gamétophytes en forme de foie de certains d'entre eux, notamment *Marchantia polymorpha* (ci-dessous). À l'époque médiévale, on pensait que leur forme était une indication du



Marchantia polymorpha, une hépatique «thalloïde»

Sporophyte de *M. polymorpha* (MP)

pouvoir thérapeutique de ces plantes à l'égard des maladies du foie. Certaines hépatiques, comme celles du genre *Marchantia*, sont dites « thalloïdes » en raison de la forme aplatie de leurs gamétophytes. Les gamétanges de *Marchantia spp.* s'élèvent sur des gamétophytes ayant l'aspect d'arbres miniatures. Il faudrait une loupe pour voir les sporophytes, qui sont munis d'un court pédicelle (tige) portant un sporange rond ou ovale. Certaines hépatiques, dont *Plagiochila deltoidea* ci-dessous, sont qualifiées de « feuillues », car leurs gamétophytes, dont la structure ressemble à une tige, portent de nombreux appendices ressemblant à des feuilles. Les hépatiques « feuillues » sont beaucoup plus répandues que les espèces thalloïdes.

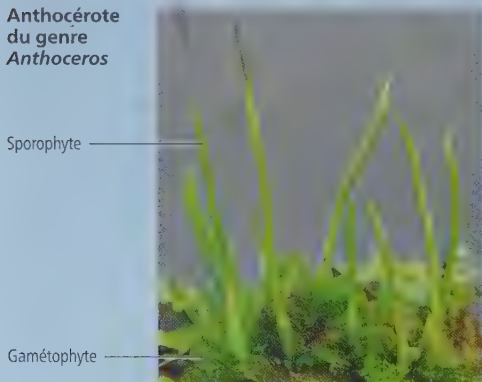


Plagiochila deltoidea, une hépatique «feuillue»

Les anthocérotes (embranchement des anthocérophytes)

Les anthocérotes doivent leur nom à leurs sporophytes en forme de corne, qui ressemblent aussi à de petits brins d'herbe. Le sporophyte est photosynthétique et atteint habituellement 5 cm de hauteur. Contrairement aux sporophytes des hépatiques et des mousses, celui de l'anthocérote est dépourvu de pédicelle et n'est constitué que d'un sporange. Celui-ci libère des spores matures lorsqu'il se fend longitudinalement à partir de l'extrémité supérieure du sporophyte. Les gamétophytes, dont le diamètre varie généralement de 1 à 2 cm, poussent surtout à l'horizontale et portent souvent de multiples sporophytes. Les gamétophytes des anthocérotes ont une relation symbiotique avec les cyanobactéries, qui fixent l'azote. Cette association explique qu'ils soient fréquemment l'une des premières espèces à coloniser des espaces ouverts en milieu humide (ces milieux comportent souvent peu d'azote).

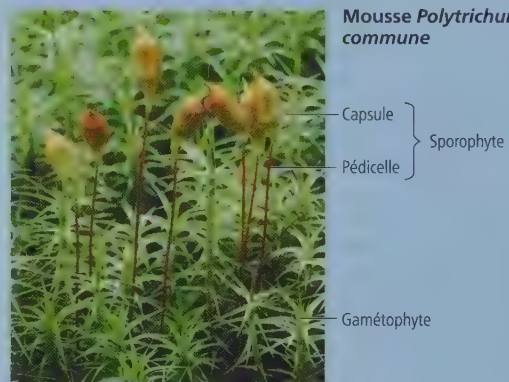
Anthocérote du genre *Anthoceros*



Les mousses (embranchement des muscinées)

Les gamétophytes des mousses, dont la hauteur varie entre moins de 1 mm et près de 60 cm, ne dépassent pas 15 cm chez la plupart des espèces. Les tapis de mousse qui nous sont familiers se composent principalement de gamétophytes. Leurs « feuilles » n'ont habituellement qu'une cellule d'épaisseur, mais il en existe des plus complexes qui sont munies de crêtes recouvertes d'une cuticule, tels la mousse *Polytrichum commune* (ci-dessous) et ses proches parents. Les sporophytes des mousses sont en général allongés et visibles à l'œil nu ; leur hauteur peut atteindre 20 cm. Verts et photosynthétiques lorsqu'ils sont jeunes, les sporophytes prennent une teinte brunâtre lorsqu'ils sont prêts à libérer leurs spores.

Mousse *Polytrichum commune*

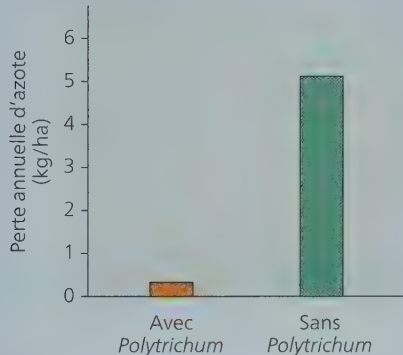


Les bryophytes peuvent-elles ralentir la perte des nutriments importants des sols ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Si les bryophytes peuvent ralentir la perte de nutriments des sols, alors on devrait observer une perte plus importante de nutriments dans un sol exempt de toute bryophyte, par rapport à un sol équivalent où poussent ces végétaux.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Les sols des écosystèmes terrestres sont souvent pauvres en azote, un nutriment nécessaire à la croissance des végétaux. Richard Bowden, du Allegheny College, a mesuré les apports et les pertes annuels d'azote dans un écosystème sablonneux où prédomine une mousse du genre *Polytrichum*. L'apport d'azote était mesuré à partir des pluies (ions dissous, comme les nitrates, NO_3^-), de la fixation biologique de l'azote et des dépôts causés par le vent. Les pertes d'azote ont été mesurées dans les eaux de lessivage (ions NO_3^- dissous) et les émissions gazeuses (le NO_2 que produisent les bactéries). Bowden a mesuré les pertes dans les sols colonisés par des mousses du genre *Polytrichum* et dans les sols où cette mousse avait été enlevée deux mois avant le début de l'expérience.

■ **RÉSULTATS** ■ Au total, l'écosystème reçoit chaque année 10,5 kg d'azote par hectare (kg/ha). Les pertes d'azote par émissions gazeuses ont été négligeables (0,10 kg/ha). Le diagramme ci-dessous montre les pertes d'azote par lessivage.



■ **CONCLUSION** ■ La mousse *Polytrichum sp.* a grandement diminué la perte d'azote par lessivage dans cet écosystème. Chaque année, l'écosystème où prédomine cette mousse a retenu 95 % des 10,5 kg/ha d'apport d'azote (les pertes attribuables aux émissions gazeuses et au lessivage n'ont représenté respectivement que 0,1 kg/ha et 0,3 kg/ha).

Source des données: R. D. Bowden, Inputs, outputs, and accumulation of nitrogen in an early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem, *Ecological Monographs* 61 : 207-223 (1991).

ET SI ? ► Quels peuvent être les effets de la présence de *Polytrichum sp.* sur les espèces de végétaux qui colonisent généralement les sols sablonneux après la mousse ?

▼ **Figure 29.10** La tourbe, constituée de mousses du genre *Sphagnum*, une bryophyte, présente un intérêt économique, écologique et archéologique.



(a) Récolte de la tourbe dans une tourbière.



(b) L'homme de Tollund, momie des tourbières datant d'il y a entre 400 et 100 ans avant notre ère (conservée au Silkeborg Museum, au Danemark). Grâce au milieu acide et pauvre en O_2 produit par *Sphagnum spp.*, des corps d'humains ou d'autres animaux peuvent y être préservés durant des milliers d'années.

de carbone. On estime à 450 milliards de tonnes la masse de carbone organique contenue dans les tourbières de la planète. La surexploitation dont la sphaigne fait actuellement l'objet (principalement pour son utilisation dans les centrales électriques alimentées à la tourbe) pourrait contribuer au réchauffement planétaire en libérant le CO_2 emprisonné. De plus, si la hausse des températures mondiales se poursuit, il faut probablement s'attendre à une diminution du niveau d'eau de certaines tourbières, donc à une plus grande exposition à l'air. La sphaigne se décomposerait alors, ce qui accroîtrait la libération de CO_2 et le réchauffement planétaire. Les effets passés et potentiels de la sphaigne sur le climat planétaire soulignent l'importance de la préservation des tourbières et de leur bonne gestion.

Selon toute vraisemblance, les mousses exercent depuis longtemps un effet sur les changements climatiques. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous déterminerez si elles ont joué un rôle dans l'altération des roches pendant l'Ordovicien.

Tracer des diagrammes à bandes et interpréter les données

■ LES PLANTES NON VASCULAIRES POURRAIENT-ELLES AVOIR CAUSÉ L'ALTÉRATION (MÉTÉORISATION) DES ROCHES ET PARTICIPÉ AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES PENDANT L'ORDOVICIEN ? ■

Certaines spores fossilisées vieilles de 470 millions d'années constituent les traces les plus anciennes des végétaux terrestres. Entre cette époque et la fin de l'Ordovicien, il y a de cela 444 millions d'années, les niveaux atmosphériques de CO₂ ont diminué de moitié, et la température s'est considérablement refroidie.

Plusieurs raisons peuvent expliquer la chute des niveaux de CO₂ durant cette période, dont l'altération (dégradation) des roches. En effet, au cours de ce processus, il se forme du silicate de calcium (Ca₂SiCO₃), lequel se combine au CO₂ dans l'air pour produire du carbonate de calcium (CaCO₃). Les racines des vasculaires actuelles accentuent la libération des minéraux en produisant des acides qui favorisent la dégradation des roches et du sol. Même si les plantes non vasculaires ne possèdent aucune racine, elles ont besoin des mêmes nutriments minéraux que les vasculaires. Alors, se pourrait-il qu'elles aient également accru l'altération chimique des roches ? Si tel est le cas, elles auraient pu contribuer à faire chuter les niveaux de CO₂ pendant l'Ordovicien. Dans cet exercice, vous interpréterez les données d'une étude portant sur les divers effets des mousses sur la libération des minéraux de deux types de roches.

■ MÉTHODE ■ Les chercheurs ont créé des microcosmes expérimentaux et témoins, c'est-à-dire de petits écosystèmes artificiels, pour mesurer la libération des minéraux des roches. D'abord, ils ont placé des fragments de roches d'origine volcanique, du granite ou de l'andésite, dans de petits récipients de verre. Ils ont ensuite mélangé de l'eau et des mousses de l'espèce *Physcomitrella patens* qu'ils avaient préalablement macérées (hachées et broyées). Ils ont ajouté ce mélange aux microcosmes expérimentaux (72 échantillons de granite et 41 échantillons d'andésite). Par contre, ils ont filtré la mousse et ajouté seulement l'eau dans les microcosmes témoins (77 échantillons de granite et 37 échantillons d'andésite).

Après 130 jours, ils ont mesuré la quantité des différents minéraux dans l'eau des microcosmes témoins et des microcosmes expérimentaux.

■ RÉSULTATS ■ La biomasse de la mousse (croissance) a augmenté dans les microcosmes expérimentaux. Le tableau montre les quantités moyennes en micromoles (μmol) des différents minéraux mesurés dans l'eau et dans la mousse des microcosmes.

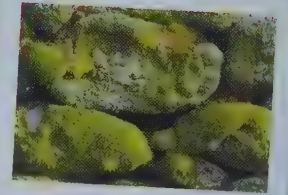
Quantité moyenne de minéraux (μmol)

	Ca ²⁺		Mg ²⁺		K ⁺	
	Granite	Andésite	Granite	Andésite	Granite	Andésite
Dans l'eau des microcosmes témoins	1,68	1,54	0,42	0,13	0,68	0,60
Dans l'eau des microcosmes expérimentaux	1,27	1,84	0,34	0,13	0,65	0,64
Captée par les mousses dans les microcosmes expérimentaux	1,09	3,62	0,31	0,56	1,07	0,28

Source des données: T. M. Lenton et coll., First plants cooled the Ordovician, *Nature Geoscience* 5: 86-89 (2012).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- Pourquoi, dans les microcosmes témoins, les chercheurs ont-ils ajouté l'eau filtrée de laquelle on avait retiré les mousses macérées ?
- Tracez deux diagrammes à bandes (un pour le granite et un pour l'andésite) comparant les quantités moyennes de chaque élément libéré par les roches dans les microcosmes témoins et expérimentaux. (Indice : Dans un microcosme expérimental, quelle valeur représente la quantité totale de minéraux libérés par les roches ?)
- Dans l'ensemble, quel est l'effet de la mousse sur l'altération chimique des roches ? Les résultats obtenus pour le granite et l'andésite sont-ils comparables ou différents ?
- En se fondant sur les résultats expérimentaux obtenus, les chercheurs ont introduit une variable « altération des roches par les plantes non vasculaires » dans les modèles de simulation du climat de l'Ordovicien. Les nouveaux modèles ont alors prédit une diminution des niveaux de CO₂ et un refroidissement mondial suffisamment important pour déclencher les glaciations observées à la fin de l'Ordovicien. Quelles hypothèses les chercheurs ont-ils formulées à partir des résultats des expériences réalisées à l'aide des modèles de simulation du climat ?
- « La vie a profondément changé la Terre. » Expliquez si les résultats de ces expériences appuient, ou non, cet énoncé.



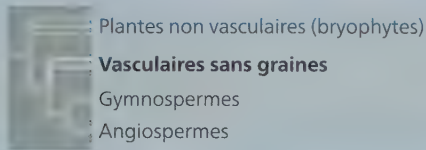
RETOUR SUR LE CONCEPT 29.2

- En quoi les bryophytes diffèrent-elles des autres végétaux ?
- Donnez trois exemples qui illustrent la relation entre la structure et la fonction chez les bryophytes.

- FAITES DES LIENS ► Revoyez la notion de régulation par rétroaction au concept 1.1. Les effets du réchauffement planétaire sur les tourbières pourraient-ils modifier les concentrations de CO₂ de manière à favoriser une rétro-inhibition ou une rétroactivation ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Les fougères et d'autres vasculaires sans graines ont été les premiers végétaux de grande taille



Au cours des 100 premiers millions d'années de l'évolution des végétaux, les bryophytes ont dominé la végétation. Or aujourd'hui, dans la plupart des paysages, les vasculaires occupent la première place. Les plus anciens fossiles de vasculaires remontent à 425 millions d'années. Ces végétaux ne possédaient pas de graines, mais ils disposaient d'un système vasculaire bien développé, une innovation évolutive qui leur a permis de dépasser en hauteur les bryophytes. Cependant, comme chez les bryophytes, les spermatozoïdes des fougères et de toutes les autres vasculaires sans graines sont flagellés et doivent nager dans une mince couche d'eau pour atteindre les oosphères. Compte tenu de cette particularité de leurs spermatozoïdes, les vasculaires modernes sans graines colonisent surtout des milieux humides.

L'origine et les caractères des vasculaires

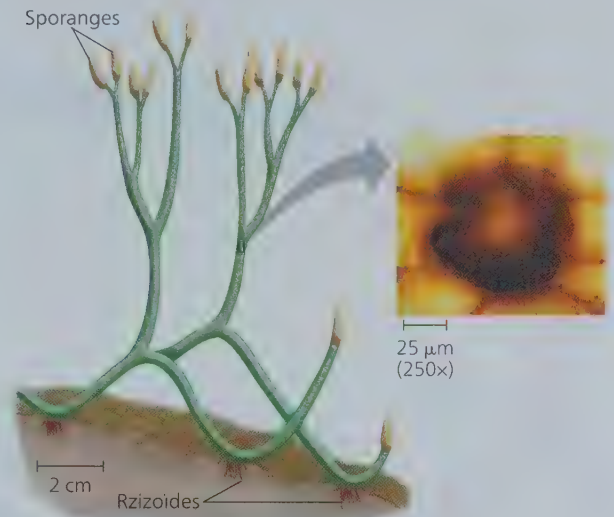
Contrairement aux plantes non vasculaires, les ancêtres des vasculaires modernes possédaient des sporophytes ramifiés dont la nutrition n'était pas tributaire des gamétophytes (figure 29.11). Bien que leur taille ne dépassait pas 20 cm, leur ramification permettait le développement de corps plus complexes munis de multiples sporanges. La compétition pour l'espace et la lumière disponibles s'est probablement accrue à mesure que le corps des plantes a gagné en complexité. Comme nous le verrons, cette compétition pourrait avoir favorisé d'autant l'évolution des vasculaires et, ultimement, la formation des premières forêts.

Les premières vasculaires comportaient déjà certains de leurs caractères dérivés, mais d'autres adaptations cruciales, notamment les racines, ne sont apparues que plus tard. Les principaux caractères des vasculaires sont les cycles de développement avec prédominance des sporophytes, les tissus conducteurs (xylème et phloème) et la présence de racines et de feuilles bien développées, dont les sporophylles, qui portent des spores.

La prédominance des sporophytes dans les cycles de développement

Comme nous l'avons indiqué précédemment, les gamétophytes occupent une place prépondérante dans les cycles de développement des mousses et des autres bryophytes (voir la figure 29.7). Les fossiles laissent croire qu'un changement s'est amorcé chez certaines des premières vasculaires, dont les gamétophytes et les sporophytes étaient de taille à peu près égale. La taille des gamétophytes a diminué davantage parmi les vasculaires modernes; dans ces groupes, le sporophyte est la forme la plus volumineuse et la plus complexe de l'alternance des générations (figure 29.12). Ainsi, les fougères feuillues que nous connaissons bien sont des

▼ **Figure 29.11** Les sporophytes de *Aglaophyton major*, l'ancêtre des vasculaires modernes. Cette reconstitution préparée d'après des fossiles âgés d'environ 405 millions d'années montre des ramifications dichotomiques (en forme de Y) et des sporanges terminaux. Les sporophytes ramifiés caractérisent les vasculaires modernes, mais ils sont absents chez les bryophytes (plantes non vasculaires). Des structures nommées rhizoïdes permettaient aux sporophytes du genre *Aglaophyton* de s'ancrer au sol. L'encadré montre un stomate fossilisé d'*A. major* (MP, cliché coloré artificiellement).



sporophytes. Il faut s'agenouiller, ouvrir grands les yeux et fouiller le sol avec beaucoup de délicatesse pour trouver des gamétophytes de fougères, qui sont de minuscules structures (moins de 1 cm), souvent en forme de cœur, qui croissent à la surface du sol ou sous terre.

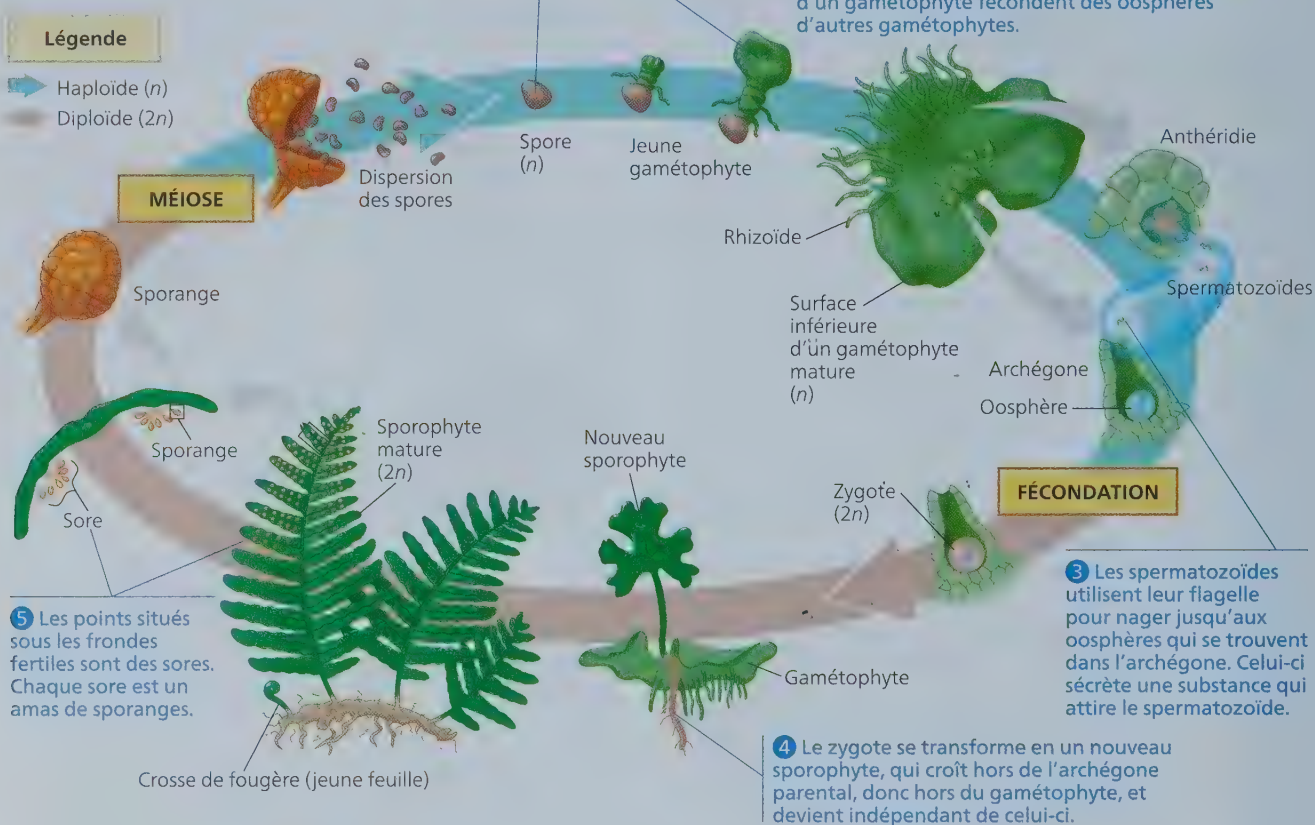
Le transport dans le xylème et le phloème

Les vasculaires possèdent deux types de tissu conducteur : le xylème et le phloème. Le **xylème** assure la majeure partie du transport de l'eau et des minéraux. Chez la plupart des vasculaires, le xylème comporte des **trachéïdes**, soit des cellules en forme de tube qui transportent l'eau et les minéraux depuis les racines jusque vers le haut (voir la figure 35.10). Les cellules conductrices des vasculaires sont **lignifiées**, c'est-à-dire que leur paroi est renforcée par un polymère phénolique, la **lignine**. Le **phloème**, lui, est un tissu composé de cellules formant des tubes qui distribuent les monosaccharides, les acides aminés et d'autres produits organiques de leur lieu de production à leur lieu d'utilisation (voir la figure 35.10).

Le tissu conducteur lignifié a permis aux vasculaires d'atteindre des tailles supérieures à celles des bryophytes. Leurs tiges, devenues assez solides pour résister à la force gravitationnelle, sont capables de transporter l'eau et les minéraux bien au-dessus du sol. Les plantes de grande taille ont en outre un meilleur accès à la lumière du soleil, nécessaire à la photosynthèse. De plus, les spores des grandes plantes se dispersent plus loin que celles des plantes basses, ce qui leur a permis de coloniser rapidement de nouveaux environnements. De façon générale, la capacité d'atteindre une plus grande taille a fourni aux vasculaires un « avantage concurrentiel » sur les plantes non vasculaires, dont

▼ **Figure 29.12** Le cycle de développement d'une fougère.

ET SI ? ► Si les spermatozoïdes d'une fougère pouvaient être dispersés par le vent, quel effet cela aurait-il sur son cycle de développement ?



la hauteur est généralement inférieure à 5 cm. La compétition entre les vasculaires a également augmenté, la sélection naturelle favorisant les végétaux les plus grands. Ultimement, ce processus a donné naissance aux arbres qui ont constitué les premières forêts, il y a quelque 385 millions d'années.

L'origine des racines

Les tissus conducteurs offrent aussi des avantages sous la surface du sol. Au lieu des rhizoïdes qu'on trouve chez les bryophytes, ce sont des racines qui sont apparues chez presque toutes les vasculaires. Les **racines** sont des organes qui absorbent l'eau et les nutriments provenant du sol. Elles fixent solidement les vasculaires dans le sol et permettent ainsi au système caulinaire (foliacé) d'atteindre une hauteur plus élevée.

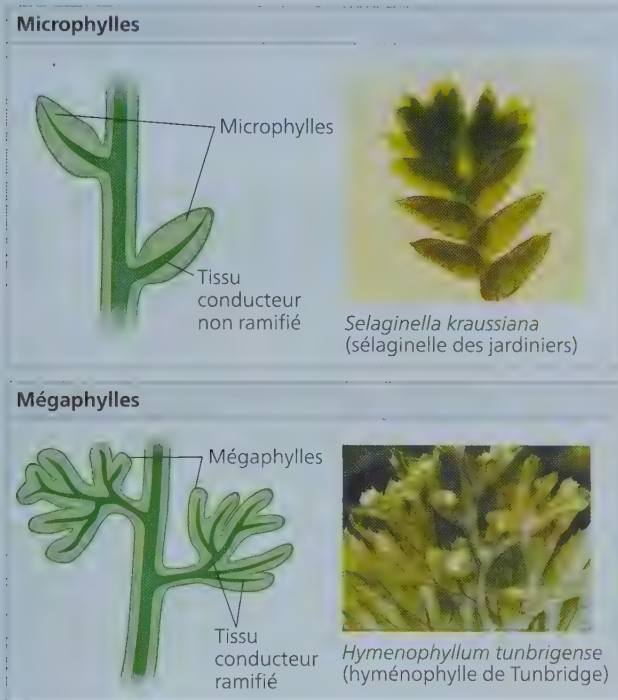
Les tissus des racines des végétaux modernes ressemblent beaucoup à ceux des tiges d'espèces fossiles de plantes vasculaires primitives. Les racines pourraient donc s'être développées à partir des parties souterraines des tiges de ces vasculaires. On ignore si les racines ne sont apparues qu'une seule fois chez l'ancêtre commun de toutes les vasculaires ou si elles se sont

développées indépendamment au sein de différentes lignées. Bien que les racines des membres modernes de ces lignées de vasculaires présentent de nombreuses similitudes, les observations paléontologiques semblent indiquer qu'il y aurait eu évolution convergente. Par exemple, les plus anciens fossiles de lycophytes révèlent que ces végétaux présentaient déjà des racines simples il y a 400 millions d'années, alors que les ancêtres des fougères et des vasculaires à graines en étaient encore dépourvus. L'étude des gènes qui déterminent le développement des racines chez diverses espèces de vasculaires pourrait aider à résoudre cette question.

L'origine des feuilles

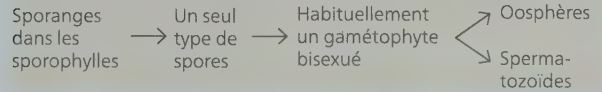
Les **feuilles** sont des structures qui constituent le principal organe photosynthétique des vasculaires. Selon leur taille et leur complexité, on peut les diviser en deux groupes : les microphylls et les mégaphylls (**figure 29.13**). Tous les lycophytes sont dotés de **microphylls**, des feuilles petites, généralement en forme d'aiguille, avec une seule nervure. Presque toutes les autres vasculaires ont des **mégaphylls**, soit des

▼ **Figure 29.13** Microphylls et mégaphylles.

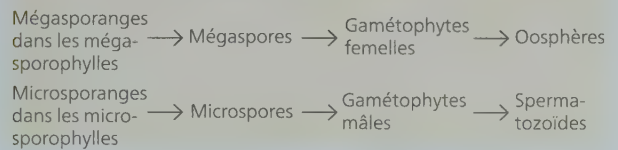


microsporophylles, les microsporangies produisent des **microspores**, soit des spores plus petites qui deviennent des gamétophytes mâles (ou microgamétophytes). Toutes les vasculaires à graines et quelques vasculaires sans graines sont hétérosporées. Les schémas suivants permettent de comparer les deux modes de production des spores.

Production des spores chez les espèces homosporées
(la plupart des vasculaires sans graines)



Production des spores chez les espèces hétérosporées
(toutes les plantes à graines)



La classification des vasculaires sans graines

Comme nous l'avons mentionné plus tôt, les biologistes reconnaissent deux subdivisions de vasculaires sans graines modernes : les lycophytes et les monilophytes. Les lycophytes comprennent les lycopodes, les sélaginelles et les isoètes. Les monilophytes rassemblent les fougères, les prêles ainsi que les psilotes et autres plantes apparentées. Même si les fougères, les prêles et les psilotes sont d'aspect très différent, de récentes comparaisons anatomiques et moléculaires démontrent de façon convaincante que ces trois groupes forment un clade. C'est pourquoi de nombreux systématiciens les classent ensemble dans l'embranchement des monilophytes, comme nous le faisons ici. D'autres considèrent que ces groupes forment trois embranchements distincts à l'intérieur d'un clade. La **figure 29.14** présente les deux principaux groupes de vasculaires sans graines.

L'embranchement des lycophytes : les lycopodes, les sélaginelles et les isoètes

Les espèces modernes de lycophytes, le plus ancien groupe de vasculaires, sont les vestiges d'un passé particulièrement prolifique. Durant le Carbonifère (entre 359 et 299 millions d'années avant aujourd'hui), la lignée des lycophytes comprenait de petites plantes herbacées et des arbres gigantesques pouvant dépasser les 2 m de diamètre et 40 m de hauteur. Les lycophytes géants ont évolué durant des millions d'années dans les marais chauds et humides, mais leur diversité a régressé lorsque le climat s'est refroidi et asséché, au cours du Permien. Par contre, les petits lycophytes ont survécu. Il en existe aujourd'hui environ 1 200 espèces. Même si certaines espèces sont communément appelées mousses, il ne s'agit pas de véritables mousses (qui sont, comme on l'a vu, des plantes non vasculaires).

L'embranchement des monilophytes : les fougères, les prêles ainsi que les psilotes et les plantes apparentées

Depuis leur apparition, durant le Dévonien, les fougères se sont considérablement diversifiées, si bien qu'il en existe plus de

feuilles au système vasculaire très ramifié ; quelques espèces ont des feuilles plus petites qui semblent dériver des mégaphylles. Les mégaphylles sont généralement plus grandes que les microphylls. Par conséquent, le rendement de la photosynthèse est plus élevé dans les mégaphylles que dans les microphylls. Les microphylls figurent pour la première fois dans les archives géologiques datant de 410 millions d'années, mais l'apparition des mégaphylles ne date que de 370 millions d'années environ, soit vers la fin du Dévonien.

Les variations des sporophylles et des spores

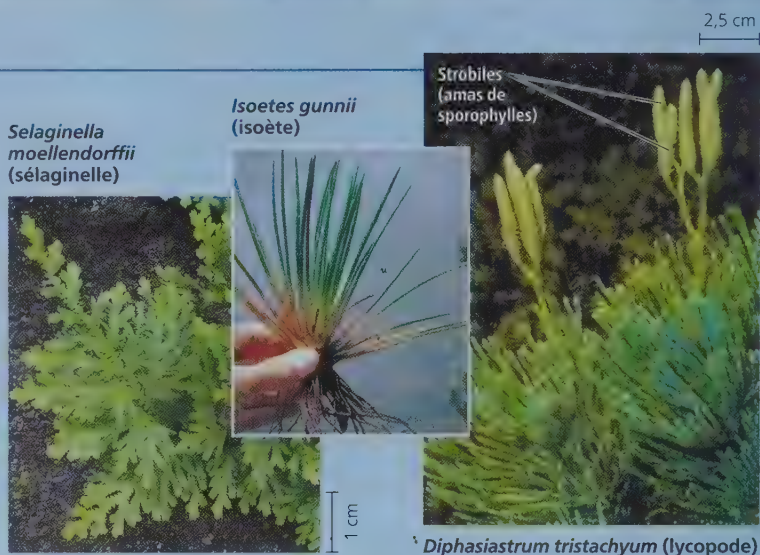
L'apparition des **sporophylles**, c'est-à-dire des feuilles modifiées qui portent des sporanges, constitue une étape clé de l'évolution des végétaux. La structure des sporophylles est très variée. Par exemple, chez les fougères, elles produisent des amas de sporanges, ou **sores**, situés habituellement sur leur face inférieure (voir la figure 29.12). Chez de nombreux lycophytes et chez la plupart des gymnospermes, des groupes de sporophylles forment des structures coniques, les **strobiles**. Les sporophylles des angiospermes sont connus sous le nom de **carpelles** et d'**étamines** (voir la figure 30.8).

La plupart des espèces de vasculaires sans graines sont **homosporées** : elles possèdent un seul type de sporophylle, laquelle porte un seul type de sporange. Ce sporange produit un seul type de spores, lesquelles donnent généralement des gamétophytes bisexués, comme chez presque toutes les fougères, à l'exception des espèces aquatiques. Les espèces **hétérosporées** comportent deux types de sporophylles : les mégasporophylles et les microsporophylles. Dans les mégasporophylles, les mégasporanges donnent des **mégaspores**, soit des spores qui forment des gamétophytes femelles (ou mégagamétophytes). Dans les

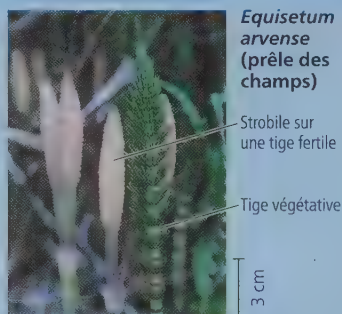
Les lycophytes

Nombre d'espèces de lycophytes sont des plantes tropicales **épi-phytes** (plantes non parasites utilisant un autre organisme comme substrat) qui croissent sur des arbres. D'autres espèces se développent sur le sol des forêts des régions tempérées. Selon l'espèce, les minuscules gamétophytes prennent soit la forme de plantes photosynthétiques aériennes, soit la forme de plantes souterraines nourries par des champignons symbiotiques.

Les sporophytes possèdent des tiges verticales qui portent de nombreuses petites feuilles disposées en spirale, de même que des tiges horizontales qui courent sur le sol et produisent des racines dichotomiques. En général plus petites, les sélaginelles poussent souvent à l'horizontale. Chez plusieurs lycopodes et sélaginelles, les sporophylles portant les sporanges forment des amas coniques (les strobiles). Les isoètes, qui forment un genre unique, vivent dans les endroits marécageux ou complètement submergés. Les lycopodes sont homosporés, tandis que les sélaginelles et les isoètes sont hétérosporés. Les spores des lycopodes, riches en huile et inflammables, se dispersent en nuages lorsqu'elles parviennent à maturité. Jadis, les magiciens et les photographes mettaient le feu à des spores de lycopodes pour produire de la fumée ou des éclairs.



Les monilophytes



Les fougères

Contrairement aux lycophytes, les fougères possèdent des mégaphylles (voir la figure 29.13). Les sporophytes portent habituellement des tiges horizontales d'où émergent de grandes feuilles appelées frondes, souvent divisées en folioles. À mesure que la fronde croît, son bout enroulé, la crosse, se déroule.

Chez les fougères, presque toutes les espèces sont homosporées. Le gamétophyte de certaines espèces se flétrit et meurt après que le jeune sporophyte s'en est détaché. Chez la majorité des espèces, les sporophytes possèdent des sporanges pédonculés munis d'un mécanisme qui catapulte les spores à plusieurs mètres. Les spores peuvent alors être emportées par le vent sur de longues distances. Certaines espèces produisent plus d'un billion de spores au cours de leur vie.

Les prêles

Les tiges des prêles, dont l'épiderme est riche en silice et la texture grumeleuse, servaient autrefois de « joncs à recurer » pour les marmites et les casseroles. Certaines espèces possèdent des tiges fertiles (qui portent des cônes) non photosynthétiques et des tiges végétatives photosynthétiques distinctes. Les prêles sont homosporées : leurs cônes libèrent des spores produisant des gamétophytes bisexués.

Les prêles sont aussi appelées arthropytes (« plantes à articulations »), car leurs tiges présentent des articulations. Des anneaux de très petites feuilles (microphylles) dont les bases soudées constituent une gaine ou de petits rameaux forment des verticilles émergeant de chaque articulation, mais la tige demeure le principal organe de la photosynthèse. De grands canaux aérières transportent l'O₂ vers les racines, qui croissent souvent dans des sols gorgés d'eau.

Les psilotes et les plantes apparentées

Comme chez les fossiles des vasculaires primitives, les sporophylles des psilotes possèdent des tiges dichotomiques, mais pas de racines. Les tiges présentent des excroissances semblables à des écailles ; dépourvues de tissu conducteur, ces écailles pourraient être la réduction évolutive de feuilles. Chacun des boutons jaunes portés le long des tiges est formé de trois sporanges fusionnés. Étroitement apparentées aux psilotes, les espèces du genre *Tmesipteris*, qu'on ne trouve que dans le Pacifique Sud, sont également dépourvues de racines, mais leurs tiges portent de petites excroissances semblables à des feuilles, ce qui leur donne l'apparence de vignes. Les deux genres sont homosporés : ils produisent des spores engendrant des gamétophytes bisexués qui poussent sous terre et ne mesurent qu'à peu près 1 cm de long.

12 000 espèces aujourd'hui. Elles ont côtoyé les lycophytes géants et les prêles dans les grandes forêts marécageuses du Carbonifère. Ce sont de loin les vasculaires sans graines les plus répandues aujourd'hui. Leur diversité culmine dans les régions tropicales. On en trouve aussi un grand nombre dans les forêts tempérées et quelques-unes dans les habitats arides.

Comme nous l'avons mentionné, les fougères et autres monilophytes sont plus étroitement apparentés aux vasculaires à graines qu'aux lycophytes. Par conséquent, les monilophytes et les vasculaires à graines partagent des caractères que ne présentent pas les lycophytes, dont des mégaphylles et des racines capables de se ramifier en divers endroits le long d'une racine existante. Chez les lycophytes, les racines ne se ramifient qu'à leur extrémité, selon une structure en Y.

Les prêles étaient très diversifiées au Carbonifère. Elles pouvaient alors atteindre une hauteur de 15 m. Aujourd'hui, cependant, il n'en existe plus qu'une quinzaine d'espèces qui font partie d'un genre unique mais très répandu, *Equisetum*. On les trouve souvent dans les endroits marécageux et le long des cours d'eau.

Les psilotes et les plantes d'un genre étroitement apparenté, *Tmesipteris*, forment un clade constitué principalement d'épiphytes tropicaux. Les plantes de ces deux genres, les seules vasculaires sans racines véritables, ont déjà été considérées comme des « fossiles vivants » en raison de leur ressemblance frappante avec les fossiles d'espèces primitives apparentées aux vasculaires modernes (voir les figures 29.11 et 29.14). Toutefois, de nombreuses observations, dont l'analyse des séquences d'ADN et de la structure des spermatozoïdes, indiquent que les psilotes et *Tmesipteris* spp. sont étroitement apparentés aux fougères. Selon cette hypothèse, les racines véritables de leurs ancêtres auraient disparu au cours de l'évolution. De nos jours, les plantes de ces deux genres absorbent l'eau et les nutriments par leurs nombreux rhizoïdes.

L'importance des vasculaires sans graines

Les ancêtres des lycophytes, des prêles et des fougères modernes, de même que leurs parentes vasculaires sans graines aujourd'hui disparues, atteignaient des hauteurs considérables au cours du Dévonien et au début du Carbonifère, formant ainsi les premières forêts (figure 29.15). Quelle incidence leur remarquable croissance a-t-elle eue sur la Terre et les autres formes de vie ?

La formation des premières forêts a eu des répercussions majeures sur la Terre. En effet, ces forêts ont contribué à l'importante diminution des concentrations de CO₂ survenue pendant le Carbonifère qui a entraîné un refroidissement planétaire, puis la formation de glaciers très étendus. L'activité des racines des arbres est en partie responsable de la diminution des concentrations de CO₂. De fait, les racines des vasculaires sécrètent des acides qui dégradent les roches, ce qui accélère la libération du calcium et du magnésium du sol. Ces deux minéraux réagissent au contact du CO₂ dissous dans l'eau de pluie et forment différents composés. Ceux-ci finissent par se verser dans les océans, où ils sont intégrés aux roches (sous forme de carbonate de calcium ou de magnésium). Ces processus (accélérés par les végétaux) ont pour résultat d'emprisonner dans les roches marines le CO₂ libéré dans l'air. Le carbone emprisonné dans ces roches peut retourner dans l'atmosphère, mais cette opération exige généralement des millions d'années (par exemple, lorsque les roches atteignent la surface de l'eau, et sont ainsi soumises à l'érosion, après une élévation géologique).



▲ **Figure 29.15** Une forêt du Carbonifère peinte par un artiste d'après des données paléontologiques. Les lycophytes arborescents, dont le tronc est couvert de petites feuilles, abondaient dans les forêts du Carbonifère, tout comme les fougères géantes et les prêles.

Avec le temps, les vasculaires sans graines des forêts du Carbonifère se sont transformées en charbon, séquestrant encore une fois le CO₂ de l'atmosphère pendant de longues périodes. Dans les eaux stagnantes des marais, les arbres morts des premières forêts ne se décomposaient pas complètement. Cette matière organique a formé d'épaisses couches de tourbe qui ont plus tard été envahies par la mer et recouvertes de sédiments. Sous l'effet de la chaleur et de la pression, la tourbe s'est progressivement transformée en charbon sur une période de plusieurs millions d'années. Les dépôts de charbon du Carbonifère sont en fait les plus importants de l'histoire de la Terre. (Le nom Carbonifère provient d'ailleurs du mot charbon.) Le charbon a alimenté la révolution industrielle, au 19^e siècle, et aujourd'hui on en utilise encore chaque année plus de sept milliards de tonnes un peu partout dans le monde. Paradoxalement, la combustion du charbon, formé à partir de plantes ayant contribué au refroidissement de la planète, participe maintenant à son réchauffement en renvoyant du carbone dans l'atmosphère (voir la figure 56.29).

Au cours du Carbonifère, les vasculaires sans graines ont poussé, dans les marais, aux côtés des vasculaires à graines primitives. Ces dernières, les gymnospermes, ne dominaient pas le paysage. Mais, après l'assèchement des marais, à la fin de cette période géologique, elles ont fini par acquérir une place prépondérante. Au chapitre 30, nous examinerons l'origine et la diversification des vasculaires à graines à la lumière de notre thème, l'adaptation à la vie sur la terre ferme.

RETOUR SUR LE CONCEPT 29.3

1. Énumérez les caractères dérivés présents à la fois chez les monilophytes et les vasculaires à graines, mais absents chez les lycophytes.
2. En quoi les principales ressemblances et différences entre les vasculaires sans graines et les plantes non vasculaires influent-elles sur les fonctions vitales de ces végétaux ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Quelle incidence la fécondation réalisée à partir de deux gamètes issus du même gamétophyte (voir la figure 29.12) peut-elle avoir sur la production de variations génétiques par reproduction sexuée ? Voir le concept 13.4.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 29



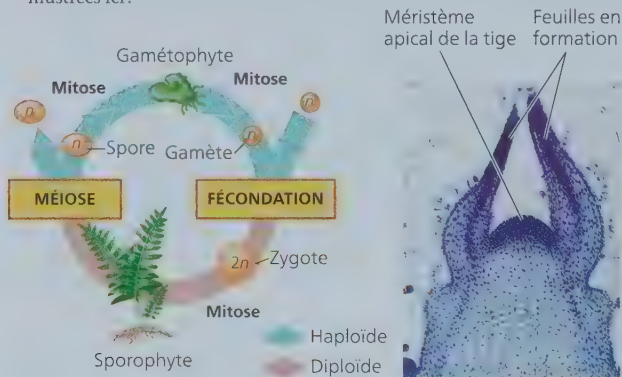
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

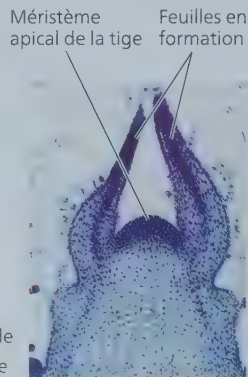
CONCEPT 29.1

Les végétaux se sont développés à partir des algues vertes (p. 678 à 682)

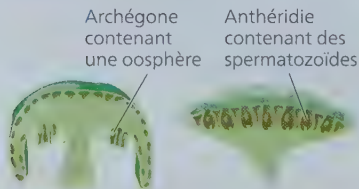
- Les caractères morphologiques et biochimiques ainsi que les ressemblances entre les gènes des noyaux et des chloroplastes des deux groupes d'organismes indiquent que certains groupes de charophytes sont les organismes modernes les plus étroitement apparentés aux végétaux.
- Une couche protectrice de **sporopollénine** ainsi que d'autres caractères permettent aux charophytes de résister à la déshydratation à laquelle elles sont parfois exposées au bord des étangs et des lacs. De tels caractères auraient permis aux algues dont descendent les végétaux de survivre dans des milieux terrestres, ouvrant ainsi la voie à la colonisation de la terre ferme.
- Parmi les caractères dérivés qui distinguent les végétaux des charophytes, leurs plus proches parents, mentionnons les **cuticules**, les **stomates**, les embryons multicellulaires dépendants et les quatre caractéristiques illustrées ici :



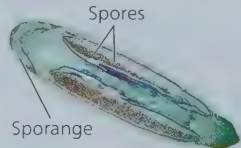
1 Alternance de générations



2 Méristèmes apicaux



3 Gamétanges multicellulaires



4 Production de spores entourées d'une paroi dans des sporanges

- Des fossiles indiquent que les végétaux sont apparus il y a plus de 470 millions d'années. Par la suite, ils ont divergé pour former plusieurs grands groupes, dont les **bryophytes** (plantes non vasculaires), les **vasculaires sans graines**, comme les **lycophytes** et les fougères, et les deux groupes de vasculaires à graines, les **gymnospermes** et les **angiospermes**.

? Dessinez un arbre de classification illustrant notre compréhension actuelle de la phylogénèse des végétaux; indiquez l'ancêtre commun des végétaux et l'origine des gamétanges multicellulaires, du tissu vasculaire et des graines.

CONCEPT 29.2

Les gamétophytes dominent les cycles de développement des mousses et d'autres plantes non vasculaires (p. 682 à 688)

- Les lignées à l'origine des trois clades actuels de **bryophytes** (**hépatiques**, **mousses** et **anthocérotes**) ont divergé à partir d'autres plantes tôt dans l'évolution des végétaux.
- Dominant le cycle de développement des bryophytes, les **gamétophytes** haploïdes forment, par exemple, les tapis de mousse. Les **rhizoïdes** leur permettent de se fixer au substrat sur lequel ils se développent. Les spermatozoïdes flagellés produits par les **anthéridies** doivent se déplacer dans une mince couche d'eau pour atteindre les oosphères qui se trouvent dans les **archéogones**.
- Au stade diploïde du cycle de développement, les **sporophytes** émergent de l'archéogone et restent attachés au gamétophyte dont ils dépendent pour se nourrir. Plus petits et plus simples que ceux des vasculaires, ces sporophytes se composent habituellement d'un **ped**, d'un **pedicelle** (soie) et d'une **capsule** (sporangie).
- Les mousses du genre *Sphagnum* recouvrent de grandes étendues de terrain, les tourbières, et trouvent plusieurs applications pratiques, notamment comme combustible.

? Résumez l'importance des mousses sur le plan écologique.

CONCEPT 29.3

Les fougères et d'autres vasculaires sans graines ont été les premiers végétaux de grande taille (p. 689 à 693)

- Les fossiles des ancêtres des vasculaires modernes datent d'environ 425 millions d'années. Ils indiquent que ces minuscules plantes possédaient des sporophytes ramifiés indépendants ainsi qu'un système vasculaire.
- Au fil du temps, d'autres caractères dérivés des vasculaires modernes sont apparus, comme la prédominance des sporophytes dans le cycle de développement, des tissus vasculaires lignifiés, des **racines** et des **feuilles** bien développées et des **sporophylles**.
- Les vasculaires sans graines comprennent les **lycophytes** (lycopodes, sélaginelles et isoètes) et les **monilophytes** (fougères, prêles ainsi que psilotes et plantes apparentées). Les données actuelles montrent que les vasculaires sans graines, comme les bryophytes, ne forment pas un clade.
- Les lignées ancestrales des lycophytes modernes étaient des plantes herbacées et de grands arbres. Les lycophytes modernes sont de petites plantes herbacées.
- Les vasculaires sans graines ont formé les premières forêts il y a environ 385 millions d'années. Leur croissance pourrait avoir joué un rôle dans le grand refroidissement de la planète qui a eu lieu durant le Carbonifère. La matière organique en décomposition provenant des premières forêts s'est transformée en charbon avec le temps.

? Quel(s) caractère(s) a (ont) permis aux vasculaires de croître en hauteur, et pourquoi cette taille accrue a-t-elle joué en leur faveur?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Trois des caractéristiques suivantes démontrent que les charophytes sont les organismes le plus étroitement apparentés aux végétaux. Quelle est l'exception ?
 - La similarité de la structure des spermatozoïdes.
 - La présence de chloroplastes.
 - La similarité de la formation des parois cellulaires pendant la cytokinèse.
 - La similarité des gènes des chloroplastes.
- Parmi les caractéristiques suivantes, laquelle est absente chez les charophytes, mais présente chez les végétaux ?
 - La chlorophylle *b*.
 - La cellulose dans la paroi cellulaire.
 - La reproduction sexuée.
 - L'alternance de générations multicellulaires.
- Parmi les structures suivantes, lesquelles sont produites par méiose chez les vasculaires ?
 - Les gamètes haploïdes.
 - Les gamètes diploïdes.
 - Les spores haploïdes.
 - Les spores diploïdes.
- Quel groupe de végétaux présente des microphylls ?
 - Les lycophytes.
 - Les hépatiques.
 - Les fougères.
 - Les anthocérotes.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- Supposons, chez une espèce particulière de mousse, l'évolution d'un système conducteur qui aurait permis le transport de l'eau et d'autres matières à une hauteur équivalente à celle d'un arbre. Parmi les énoncés suivants sur les « arbres » d'une telle espèce, lequel serait alors *incorrect* ?
 - La distance de dispersion des spores serait probablement plus grande.
 - Les femelles ne pourraient produire qu'un archégone.
 - À moins que ses composants ne soient renforcés, un « arbre » de cette nature s'affaiblirait probablement.
 - Les individus gagneraient sans doute un meilleur accès à la lumière.
- Indiquez si chacune des structures suivantes est haploïde ou diploïde.
 - Un sporophyte.
 - Une spore.
 - Un gamétophyte.
 - Un zygote.

7. LIEN AVEC L'ÉVOLUTION

FAITES UN DESSIN ► Tracez un arbre phylogénétique représentant l'état de nos connaissances actuelles sur les liens évolutifs existant entre une mousse, une gymnosperme, un lycophyte et une fougère. Prenez une algue charophyte en guise de groupe extérieur. (Revoyez la figure 26.5 pour rafraîchir vos connaissances sur les arbres phylogénétiques.) Pour chaque point de bifurcation, indiquez au moins un caractère dérivé propre au clade.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

8. INVESTIGATION

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► La mousse hypnacée *Pleurozium schreberi* entretient une association symbiotique avec une espèce de cyanobactérie fixatrice d'azote. Les scientifiques qui étudiaient cette mousse dans les forêts boréales ont constaté que le pourcentage des sols recouverts par la mousse en question passait d'environ 5 % dans les forêts qui avaient brûlé de 35 à 41 ans auparavant à 70 % dans celles qui avaient brûlé au moins 170 ans plus tôt. À partir des mousses qui poussaient dans ces forêts, les scientifiques ont également recueilli les données suivantes sur la fixation de l'azote :

Temps écoulé depuis les feux de forêt (années)	Taux de fixation de l'azote (kg N/[ha · année])
35	0,001
41	0,005
78	0,08
101	0,3
124	0,9
170	2,0
220	1,3
244	2,1
270	1,6
300	3,0
355	2,3

Source des données: O. Zackrisson et coll., Nitrogen fixation increases with successional age in boreal forests, *Ecology* 85: 3327-3334 (2006).

- À l'aide des données ci-dessus, tracez un diagramme linéaire en indiquant les années sur l'axe des abscisses et le taux de fixation de l'azote sur l'axe des ordonnées.
- À l'azote supplémentaire que procure la fixation de l'azote s'ajoute un dépôt d'azote d'environ 1 kg par hectare de forêt boréale par année. Cet apport provient des pluies et des petites particules contenues dans l'atmosphère. Précisez dans quelle mesure *P. schreberi* influe sur la disponibilité de l'azote dans les forêts boréales à diverses époques.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

