

La diversité des végétaux II : l'évolution des plantes à graines

30



VOS OUTILS INTERACTIFS

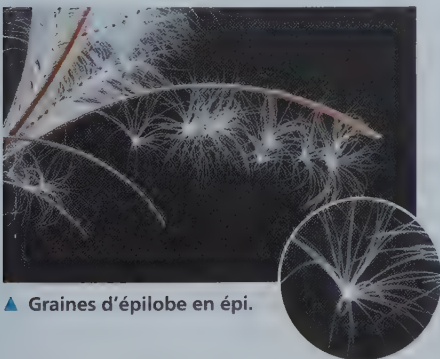


Consultez votre
MANUEL NUMÉRIQUE,
qui vous donne accès
aux animations, aux
exercices et à la
plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 30.1** Comment ces végétaux ont-ils pu atteindre une région si éloignée ?

CONCEPTS CLÉS

- 30.1** Les graines et les grains de pollen sont des adaptations déterminantes de la vie sur la terre ferme
- 30.2** Chez les gymnospermes, les graines sont généralement « nues », et portées sur des cônes
- 30.3** Chez les angiospermes, les fleurs et les fruits sont des adaptations à la reproduction
- 30.4** Le bien-être des humains est fortement tributaire des vasculaires à graines



▲ Graines d'épilobe en épi.

La transformation du monde

Le 18 mai 1980, le mont St. Helens est entré en éruption. On estime que la puissance dégagée lors de l'explosion était 500 fois supérieure à celle de la bombe atomique larguée sur la ville d'Hiroshima, en août 1945. Se déplaçant à une vitesse de 483 km/h, le souffle de l'explosion du volcan a détruit des centaines d'hectares de forêts, laissant la région couverte de cendres et dénuée de toute forme visible de vie. Toutefois, il n'a fallu que quelques années pour que certains végétaux, comme l'épilobe en épi (*Chamerion angustifolium*), colonisent cette région aride (**figure 30.1**).

C'est sous forme de graines que sont d'abord arrivés l'épilobe en épi et d'autres végétaux figurant parmi les premières espèces observées dans cette région dévastée. Une **graine** se compose d'un embryon et d'une réserve de nourriture qui sont enfermés dans une enveloppe protectrice. Les graines se détachent de leur parent lorsqu'elles arrivent à maturité, puis se dispersent sous l'action du vent ou d'une autre force. C'est ce qui leur permet de coloniser des régions éloignées.

Non seulement les végétaux ont-ils contribué à la régénération de certaines régions comme celle du mont St. Helens, mais ils ont également transformé la Terre. Dans ce chapitre, nous continuerons d'examiner l'origine de cette transformation en suivant l'émergence et la diversification des plantes à graines, un groupe auquel appartient l'épilobe en épi. D'après certaines données paléontologiques et des études comparatives portant sur les végétaux modernes, les plantes à graines seraient apparues il y a environ 360 millions d'années. Une fois établi, ce nouveau groupe a modifié de façon radicale l'évolution des végétaux. En effet, les plantes à graines sont devenues les principaux producteurs de la plupart des écosystèmes terrestres et constituent depuis la vaste majorité de la biodiversité végétale.

Dans ce chapitre, nous allons d'abord examiner les caractéristiques générales des plantes à graines pour ensuite étudier l'histoire évolutive de ce groupe ainsi que les répercussions colossales qu'il a eues sur la société humaine.

CONCEPT 30.1

Les graines et les grains de pollen sont des adaptations déterminantes de la vie sur la terre ferme

Commençons par un survol des adaptations terrestres importantes que les plantes à graines ont acquises, en plus de celles que possédaient déjà les plantes non vasculaires (bryophytes) et les vasculaires sans graines (voir le concept 29.1). En plus des graines, les caractéristiques suivantes sont aussi présentes chez toutes les plantes à graines, que nous appellerons dorénavant vasculaires à graines : gamétophyte de taille réduite, hétérosporie, ovule et pollen. Vous verrez que ces adaptations ont aidé les vasculaires à graines à composer avec les conditions terrestres, comme les sécheresses et l'exposition aux rayons ultraviolets (UV) du soleil. Elles ont également rendu possible la fécondation en l'absence d'eau, ce qui a permis aux vasculaires à graines de se reproduire dans des conditions beaucoup plus variées que les vasculaires sans graines.

Les avantages de la taille réduite des gamétophytes

Le cycle de développement des bryophytes et des mousses est dominé par le stade du gamétophyte, tandis que celui des fougères et d'autres vasculaires sans graines l'est par le stade du sporophyte. La tendance à la réduction de la taille (et de la longévité) du gamétophyte s'est poursuivie dans la lignée des vasculaires, jusqu'à l'apparition des vasculaires à graines. En effet, les gamétophytes des vasculaires sans graines sont visibles à l'œil nu, mais ceux de la plupart des vasculaires à graines sont microscopiques.

Cette miniaturisation a permis une innovation évolutive importante chez les vasculaires à graines. En effet, les minuscules gamétophytes de ces végétaux peuvent se développer de spores contenues dans les sporanges du sporophyte parent. De cette façon, ils sont protégés des facteurs de stress environnementaux. Logés dans les tissus reproducteurs humides du sporophyte parent, ils sont notamment à l'abri de la sécheresse et des rayons ultraviolets nocifs. Cette relation permet aussi aux gamétophytes en croissance d'obtenir la nourriture dont ils ont besoin auprès du sporophyte parent. Les gamétophytes autonomes des vasculaires sans graines doivent, quant à eux, assurer eux-mêmes leur subsistance. La **figure 30.2** présente un aperçu des relations entre les sporophytes et les gamétophytes chez les plantes non vasculaires, les vasculaires sans graines et les vasculaires à graines.

L'hétérosporie: la règle chez les vasculaires à graines

Au concept 29.3, nous avons vu que presque toutes les vasculaires sans graines sont *homosporées*, c'est-à-dire qu'elles ne produisent qu'un seul type de spores qui engendrent habituellement des

gamétophytes bisexués. Les fougères et d'autres plantes étroitement apparentées aux vasculaires à graines sont homosporées, ce qui donne à penser que leurs ancêtres l'étaient également. À un certain moment, les vasculaires à graines ou leurs ancêtres sont devenues *hétérosporées* et se sont mises à produire deux types de spores : les mégasporanges, qui sont situés sur des feuilles modifiées appelées mégasporophylles, produisent des *mégaspores* donnant des gamétophytes femelles, et les microsporangies, qui sont situés sur des feuilles modifiées appelées microsporophylles, produisent des *microspores* donnant des gamétophytes mâles. Dans chaque mégasporange (ou *nucelle* chez les vasculaires à graines), il n'y a qu'une seule mégaspore, tandis que chaque microsporangie contient de nombreuses microspores.

Comme nous l'avons déjà mentionné, la miniaturisation des gamétophytes des vasculaires à graines a probablement contribué à l'immense succès évolutif de ce clade. Nous allons maintenant étudier le développement du gamétophyte femelle à l'intérieur d'un ovule et celui du gamétophyte mâle à l'intérieur d'un grain de pollen. Ensuite, nous expliquerons la transformation d'un ovule fécondé en graine.

Les ovules et la production des oosphères

Bien que quelques espèces de vasculaires sans graines soient hétérosporées, seules les vasculaires à graines se distinguent des autres plantes en confinant le mégasporange à l'intérieur du sporophyte parent. Une enveloppe de tissu du sporophyte forme un **tégument** qui entoure et protège le mégasporange. Chez les gymnospermes, les mégasporanges sont entourés d'un seul tégument, alors qu'il y en a généralement deux chez les angiospermes. L'ensemble constitué par le tégument, le mégasporange et la mégaspore est appelé **ovule** (**figure 30.3a**). Dans chaque ovule (du latin *ovulum*, « petit œuf »), un gamétophyte femelle se développe à partir d'une mégaspore et produit une ou plusieurs oosphères.

Le pollen et la production des spermatozoïdes

Les microspores deviennent des **grains de pollen**, qui sont des gamétophytes mâles contenus dans les parois du grain de pollen. (La couche externe de la paroi du grain de pollen se compose de molécules sécrétées par les cellules du sporophyte; le gamétophyte mâle *ne constitue* donc *pas* le grain de pollen, mais se trouve plutôt à l'intérieur de celui-ci.) La **sporopollénine** située dans la paroi protège le grain de pollen lorsqu'il est transporté par le vent ou par des animaux. Cette enveloppe externe est très finement ciselée et forme une ornementation qui varie d'une espèce à l'autre, à tel point qu'il est possible d'identifier une plante uniquement d'après ses grains de pollen. Le transfert du pollen à la partie de la plante abritant les ovules est appelé **pollinisation**. Si un grain de pollen germe (commence à se développer), il fabrique un tube qui transporte des spermatozoïdes dans le gamétophyte femelle situé dans l'ovule, comme le montre la **figure 30.3b**.

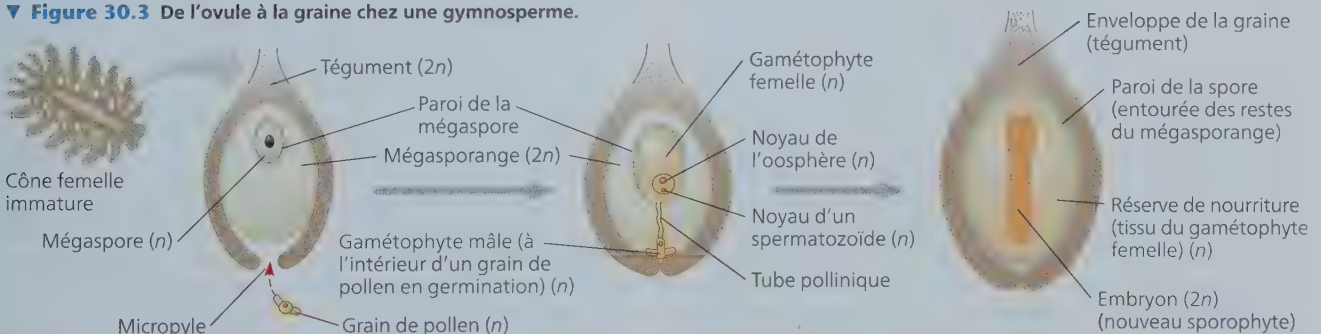
Chez les plantes non vasculaires et les vasculaires sans graines, comme les fougères, des gamétophytes autonomes libèrent des spermatozoïdes flagellés qui se déplacent dans une mince couche d'eau pour atteindre les oosphères. En raison de cette particularité, il n'est pas étonnant que nombre de ces espèces vivent seulement dans des milieux humides. Toutefois, un grain de pollen peut être transporté par le vent ou les animaux. Ce faisant, les spermatozoïdes des vasculaires à graines

▼ **Figure 30.2** Les relations entre les sporophytes et les gamétophytes de divers groupes de végétaux.

		GROUPE DE VÉGÉTAUX			
		Mousses et autres plantes non vasculaires	Fougères et autres vasculaires sans graines	Vasculaires à graines (gymnospermes et angiospermes)	
Gamétophyte	Dominant	Petit (photosynthétique et indépendant)	Petit (habituellement microscopique), dépendant des tissus du sporophyte qui l'entoure pour se nourrir		
Sporophyte	Petit, dépendant du gamétophyte pour la nutrition	Dominant	Dominant		
Exemple				Gymnosperme	Angiosperme
	<p>Sporophyte (2n) Gamétophyte (n)</p>	<p>Sporophyte (2n) Gamétophyte (n)</p>	<p>Gamétophytes femelles microscopiques (n) dans des cônes contenant des ovules Gamétophytes mâles microscopiques (n) dans des cônes contenant du pollen Sporophyte (2n)</p>	<p>Gamétophytes femelles microscopiques (n) à l'intérieur de ces parties de fleur Gamétophytes mâles microscopiques (n) à l'intérieur de ces parties de fleur Sporophyte (2n)</p>	

FAITES DES LIENS ► En quoi la capacité des vasculaires à graines de conserver le gamétophyte dans le sporophyte influe-t-elle vraisemblablement sur la valeur adaptative de l'embryon ? (Revoyez les concepts 17.5, 23.1 et 23.4 pour rafraîchir vos connaissances sur les mutagènes, les mutations et la valeur adaptative.)

▼ **Figure 30.3** De l'ovule à la graine chez une gymnosperme.



(a) Ovule non fécondé. Dans ce schéma en coupe d'un ovule de pin (gymnosperme), un mégasporange charnu est entouré d'une couche de tissu protecteur formant le tégument. Le micropyle, unique ouverture du tégument, permet l'entrée d'un grain de pollen.

(b) Ovule fécondé. Une mégaspore devient un gamétophyte femelle, qui produit une oosphère. Le grain de pollen, entré par le micropyle, contient un gamétophyte mâle. Ce dernier émet un tube pollinique qui transporte des spermatozoïdes jusqu'à l'oosphère qu'ils pourront féconder.

(c) Graine de gymnosperme. La fécondation déclenche la transformation de l'ovule en une graine composée d'un embryon de sporophyte, d'une réserve de nourriture et d'une enveloppe protectrice formée par un tégument. Le mégasporange sèche et il n'en reste que des vestiges.

HABILITÉS VISUELLES ► D'après ce schéma, dites de combien de générations de plantes proviennent les cellules formant la graine d'une gymnosperme. Nommez les cellules en indiquant si chacune est haploïde ou diploïde.

sont libérés de leur dépendance à l'égard de l'eau, ce qui a probablement contribué à la colonisation des milieux arides. En outre, chez les spermatozoïdes des vasculaires à graines, la motilité n'est pas une nécessité, puisque le tube pollinique les transporte jusqu'aux oosphères. Si les spermatozoïdes de certaines espèces (comme le ginkgo et les cycadophytes, illustrés à la figure 30.7) ont conservé les flagelles (ou les cils) de leurs ancêtres, ces structures ont disparu chez la majorité des espèces de ce groupe et chez toutes les angiospermes.

L'avantage des graines sur le plan de l'évolution

Chez une vasculaire à graines, lorsqu'un spermatozoïde féconde une oosphère, le zygote se transforme en un embryon de sporophyte. Comme le montre la **figure 30.3c**, l'ovule se transforme en une graine composée d'un embryon de sporophyte et d'une réserve de nourriture, et le tout est enfermé dans une enveloppe protectrice entourée d'un ou deux téguments.

Avant l'apparition des graines, la spore était le seul stade protégé des cycles de développement de tous les végétaux. Ainsi, les spores des mousses peuvent résister à des conditions de froid, de chaleur ou de sécheresse qui seraient fatales à la plante elle-même. De plus, grâce à leur taille minuscule, les spores en état de dormance peuvent se disperser et aboutir dans un nouvel endroit. Là, elles pourront germer et donner naissance à de nouveaux gamétophytes si les conditions sont propices à l'interruption de la dormance. Les spores, toujours prépondérantes dans le cycle des mousses, des fougères et d'autres vasculaires sans graines, ont été le principal moyen de propagation des plantes terrestres au cours de leurs 100 premiers millions d'années d'existence.

Bien que les mousses et les vasculaires sans graines prolifèrent encore aujourd'hui, les graines constituent une innovation évolutive majeure grâce à laquelle de nouvelles formes de vie sont devenues possibles. Quels avantages les graines ont-elles sur les spores? Contrairement à la spore, la graine est une structure multicellulaire composée d'un embryon entouré de réserves nutritives et protégé par une couche de tissu qui forme l'enveloppe de la graine. Une fois détachée de la plante parente, la graine peut rester en état de dormance durant des jours, des mois, voire des années (cela dépend en grande partie de la nature des réserves nutritives), alors que la plupart des spores ont une durée de vie beaucoup plus courte. De plus, la graine a l'avantage de renfermer une réserve de nourriture. La plupart des graines se posent à proximité de leur parent, mais il arrive que certaines d'entre elles soient transportées sur de longues distances (parfois des centaines de kilomètres) par le vent ou par des animaux. Si les conditions de l'endroit où elles se déposent sont favorables, elles quittent leur état de dormance et germent. Elles puisent directement dans leurs réserves la nourriture nécessaire à la croissance de l'embryon de sporophyte qui émerge alors sous forme de plantule. Comme nous le verrons dans la rubrique **Habiletés scientifiques**, certaines graines ont germé après plus de 1 000 ans.

2. Quelles caractéristiques, absentes chez les vasculaires sans graines, ont contribué à l'énorme succès des vasculaires à graines sur la terre ferme?
3. **ET SI? ▶** Si une graine ne pouvait entrer en état de dormance, quelles en seraient les conséquences sur le transport et la survie de l'embryon?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 30.2

Chez les gymnospermes, les graines sont généralement « nues », et portées sur des cônes



Plantes non vasculaires (bryophytes)
 Vasculaires sans graines
Gymnospermes
 Angiospermes

Les vasculaires à graines modernes forment deux clades frères : les gymnospermes et les angiospermes. Nous avons vu

que les gymnospermes possèdent des graines « nues » qui sont portées par des sporophylles formant généralement des cônes, alors que les graines des angiospermes sont contenues dans des compartiments qui se développent pour former des fruits. La plupart des gymnospermes sont des plantes à cônes connues sous le nom de **conifères**, comme les pins, les cèdres, les sapins et les épinettes.

Le cycle de développement du pin

Nous avons indiqué plus haut que trois adaptations à la reproduction sont apparues avec les vasculaires à graines : la miniaturisation des gamétophytes, la capacité de résistance et de dispersion des graines et, enfin, la fécondation assurée par le pollen en mettant les deux gamètes en contact. La **figure 30.4** montre comment ces adaptations interviennent dans le cycle de développement du pin rigide (*Pinus rigida*), un conifère typique.

Le pin est un sporophyte. Ses sporanges sont situés dans des « cônes », des structures constituées d'écaillés disposées en spirale autour d'un axe central. Comme toutes les vasculaires à graines, les conifères sont hétérospores. Par conséquent, ils possèdent deux types de sporanges, lesquels produisent deux types de spores : les microspores, qui produisent les microspores (parties mâles), et les mégasporanges, qui produisent les mégasporos (parties femelles). Chez les conifères, les deux types de spores sont produits dans des cônes, soit de petits cônes mâles (de 1 à 2 cm) et de gros cônes femelles (appelées *cocottes* au Québec ou pommes de pin).

Les cônes mâles sont des structures relativement simples : leurs écaillés sont des feuilles modifiées (microsporophylles) qui portent les microspores. Dans chaque microsporange, des cellules connues sous le nom de microsporocytes se divisent par méiose et produisent des microspores haploïdes. Chaque microspore devient un grain de pollen contenant un gamétophyte mâle. Chez les pins et d'autres conifères, le pollen (d'une couleur jaune verdâtre) est transporté en grande quantité par le vent, qui en laisse une fine couche partout sur son passage.

RETOUR SUR LE CONCEPT 30.1

1. Comparez le transport des spermatozoïdes vers les oosphères chez les vasculaires sans graines et les vasculaires à graines.

Utiliser des logarithmes naturels pour l'interprétation de données

■ PENDANT COMBIEN DE TEMPS DES GRAINES EN DORMANCE SONT-ELLES VIABLES ? ■ Les conditions environnementales peuvent varier considérablement au fil du temps et il arrive qu'elles ne soient pas favorables à la germination des graines au moment de leur production. La dormance est l'un des moyens qui permettent aux graines de faire face à des conditions changeantes. Lorsque les conditions deviennent favorables, les graines peuvent germer, même après plusieurs années de dormance pour certaines espèces.

Une occasion inusitée d'évaluer la durée de la viabilité de certaines graines s'est présentée après la découverte de graines de dattiers (*Phoenix dactylifera*) sous les décombres d'une forteresse vieille de 2 000 ans, près de la mer Morte. Comme nous l'avons vu à la rubrique Habiletés scientifiques du chapitre 2 et au concept 25.2, les scientifiques utilisent la datation radiométrique pour estimer l'âge des fossiles et d'autres objets anciens. Dans cet exercice, vous estimerez l'âge de trois graines ancestrales en utilisant des logarithmes naturels.

■ MÉTHODE ■ On a mesuré la fraction de carbone 14 demeurée dans trois graines de dattiers ancestraux: deux n'étaient pas enfouies dans la terre, mais une autre l'était et avait germé. Pour la graine germée, on a effectué les mesures sur un fragment de l'enveloppe de la graine accroché à la racine de la plantule. (La plantule s'est développée pour former la plante figurant sur la photographie.)

■ RÉSULTATS ■ Ce tableau montre la fraction de carbone 14 demeurée dans les trois graines de dattiers ancestraux.

	Fraction restante de carbone 14
Graine 1 (non plantée)	0,7656
Graine 2 (non plantée)	0,7752
Graine 3 (germée)	0,7977

Les cônes femelles sont des structures plus complexes puisque leurs écailles résultent de l'assemblage de feuilles modifiées (mégasporophylles portant les mégasporanges) et de tissu caulinaire (de tige) modifié. Dans chaque mégasporange, les mégasporocytes se divisent par méiose et produisent quatre mégasporocytes haploïdes à l'intérieur de l'ovule. La mégaspore survivante (une seule sur les quatre) devient un gamétophyte multicellulaire femelle, qui demeure à l'intérieur du sporange.

On observe les deux types de cônes chez la plupart des espèces de pins. À partir du moment où les cônes mâles et femelles apparaissent, il s'écoule presque trois ans avant que les gamétophytes mâles et femelles se forment et s'unissent, et que des graines matures se développent à partir des ovules fécondés. Au moment de la pollinisation, les écailles du cône femelle s'écartent pour laisser pénétrer les grains de pollen; une fois ces derniers déposés sur le micropyle, les écailles se referment. Elles s'écartent à nouveau lorsque les graines ailées sont matures, et le vent les emporte. Les graines qui se posent dans un environnement propice germent et produisent des embryons de pin qui se développent en jeunes pousses de pin.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

Un logarithme représente la puissance à laquelle il faut élever une base pour obtenir une valeur x donnée. Par exemple, si la base est de 10 et que $x = 100$, le logarithme de 100 équivaut à 2 (parce que $10^2 = 100$). Un logarithme naturel (\ln) représente le logarithme d'un nombre x par rapport à la base e , qui correspond à environ 2,718. Les logarithmes naturels sont utiles pour calculer le rythme auquel se déroulent certains processus naturels, comme la décroissance de la radioactivité.

1. L'équation $F = e^{-kt}$ décrit la fraction F d'un isotope d'origine qui persiste après un nombre t d'années; l'exposant est négatif, car il reflète la diminution au fil du temps. La constante k représente la mesure de la rapidité à laquelle l'isotope d'origine se désintègre. Pour la désintégration du carbone 14 en azote 14, $k = 0,000\ 120\ 97$. Pour calculer la valeur de t , réorganisez l'équation en suivant les étapes suivantes: (a) Prenez les logarithmes naturels des deux côtés de l'équation: $\ln(F) = \ln(e^{-kt})$. Récrivez le côté droit de cette équation en appliquant la règle suivante: $\ln(e^x) = x \ln(e)$. (b) Puisque $\ln(e) = 1$, simplifiez l'équation. (c) Vous pouvez maintenant résoudre la valeur t et écrire l'équation sous la forme suivante: $t = \dots$
2. À l'aide de l'équation obtenue, des données du tableau et d'une calculatrice, estimez l'âge des graines 1, 2 et 3.
3. Selon vous, pourquoi la fraction restante de carbone 14 était-elle plus élevée dans la graine germée ?

Source des données: S. Sallon et coll., Germination, genetics, and growth of an ancient date seed, *Science* 320: 1464 (2008).



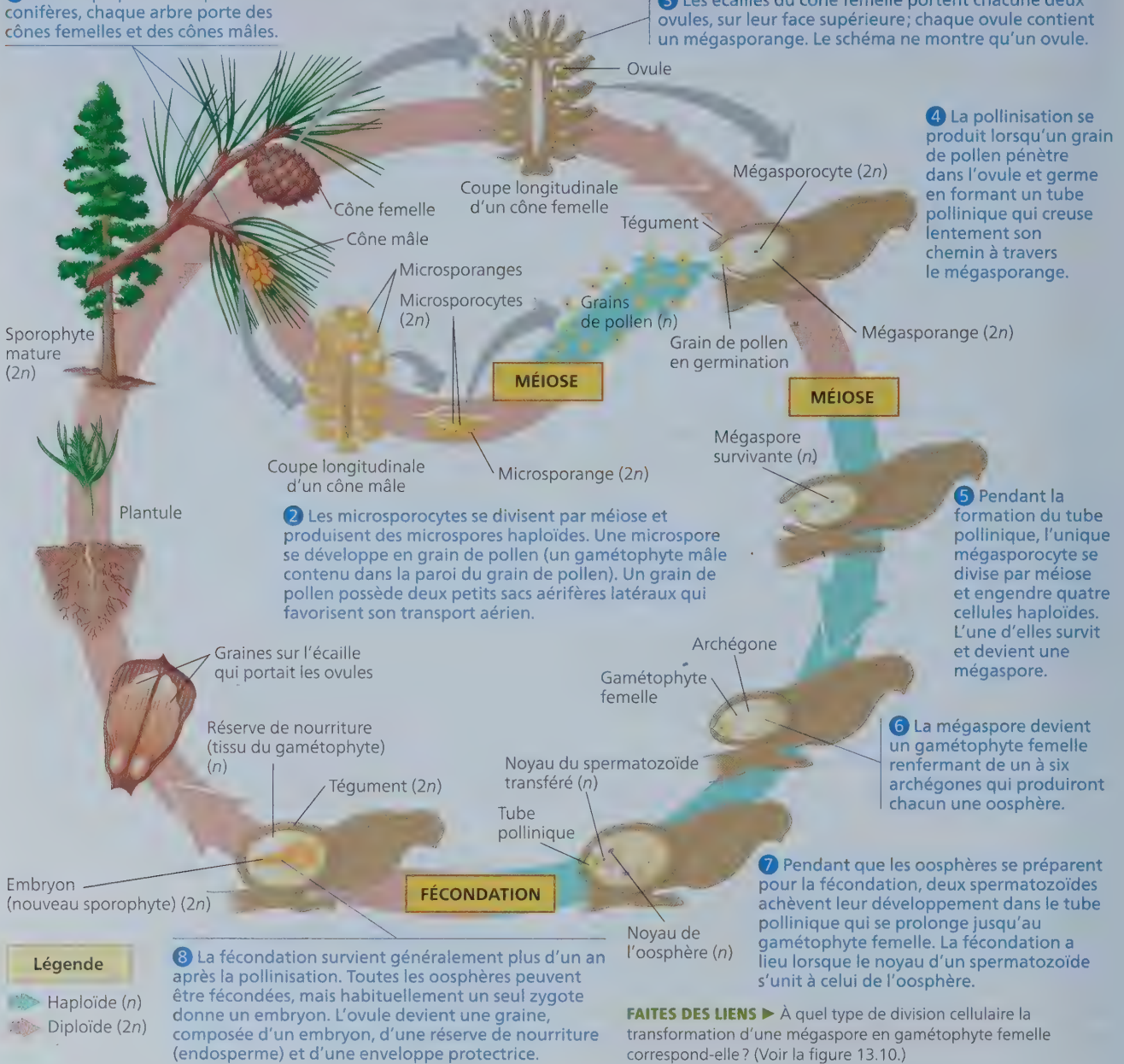
Les premières vasculaires à graines et l'essor des gymnospermes

Les caractéristiques des pins et des autres vasculaires à graines modernes sont apparues à la fin du Dévonien (il y a quelque 380 millions d'années). Les fossiles révèlent que certains végétaux avaient alors commencé à acquérir des caractéristiques propres aux vasculaires à graines, comme les mégasporocytes et les microspores. Par exemple, les organismes du genre *Archaeopteris* étaient ligneux et certaines espèces étaient hétérospores. Ces végétaux ne portaient pas de graines et, par conséquent, ils ne sont pas classés parmi les vasculaires à graines. Ils pouvaient atteindre 20 m de hauteur et leurs feuilles ressemblaient à celles des fougères.

Les premières traces des vasculaires à graines nous viennent de fossiles de végétaux du genre *Elkinsia* vieux de 360 millions d'années (figure 30.5). Ces végétaux, ainsi que d'autres vasculaires à graines ancestrales, ont vécu 55 millions d'années avant les premiers fossiles classés parmi les gymnospermes et plus de 200 millions d'années avant les premiers fossiles classés parmi les angiospermes. Les premières vasculaires à graines sont disparues, et nous ignorons de quelle lignée éteinte proviennent les gymnospermes.

▼ **Figure 30.4** Le cycle de développement du pin.

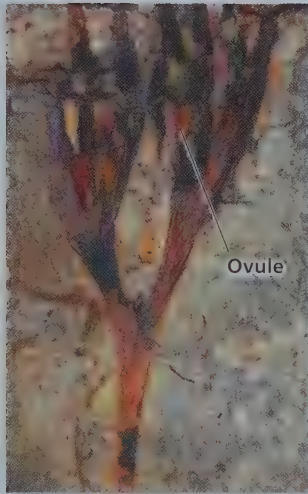
1 Chez la plupart des espèces de conifères, chaque arbre porte des cônes femelles et des cônes mâles.



Les plus vieux fossiles d'espèces appartenant à des lignées existantes de gymnospermes datent d'environ 305 millions d'années. Ces premières gymnospermes vivaient dans les écosystèmes humides du Carbonifère, encore dominés par les lycophytes, les prêles, les fougères et d'autres vasculaires sans graines. Au cours de la transition entre le Carbonifère et le Permien (il y a entre 299 et 252 millions d'années), le climat est devenu beaucoup plus aride. Par conséquent, les lycophytes, les prêles et les fougères, qui dominaient les marais du Carbonifère, ont été supplantés par les gymnospermes, mieux adaptées à la sécheresse du climat.

Les gymnospermes ont prospéré à mesure que le climat s'est asséché, en partie parce qu'elles présentaient les adaptations terrestres déterminantes que l'on trouve chez toutes les vasculaires à graines, comme les graines et le pollen. De plus, certaines gymnospermes étaient particulièrement bien adaptées aux conditions arides en raison de leurs feuilles relativement petites, en forme d'aiguilles recouvertes d'une épaisse cuticule dont les stomates sont enfoncés dans l'épiderme.

Les gymnospermes ont dominé les écosystèmes terrestres pendant la plus grande partie du Mésozoïque (il y a entre 252 et



▲ **Figure 30.5** Un fossile du genre *Elkinsia*, une vasculaire à graines ancestrale.

66 millions d'années). En plus de servir de nourriture aux énormes dinosaures herbivores, ces gymnospermes sont intervenues dans de nombreuses autres interactions avec les animaux. Par exemple, des fossiles découverts récemment montrent que certaines gymnospermes étaient pollinisées par des insectes il y a plus de 100 millions d'années; il s'agit des premiers signes de pollinisation des végétaux (tous groupes confondus) par des insectes (**figure 30.6**). Vers la fin du Mésozoïque, les angiospermes ont commencé à remplacer les gymnospermes dans certains écosystèmes.



▲ **Figure 30.6** Un pollinisateur ancestral. Sur ce fossile vieux de 110 millions d'années, on observe la présence de pollen sur un insecte, le thrips *Gymnopollisthrips minor*. Les caractéristiques structurales du pollen semblent indiquer qu'il provient de gymnospermes (probablement d'espèces apparentées aux ginkgophytes ou aux cycadophytes modernes). Même si la plupart des gymnospermes modernes sont des végétaux à pollinisation anémophile (dispersion par le vent), de nombreuses cycadophytes sont pollinisées par les insectes.

La diversité des gymnospermes

Bien que les angiospermes prédominent dans la majorité des écosystèmes terrestres actuels, les gymnospermes ont subsisté et constituent toujours une importante composante de la flore. Par exemple, de vastes régions des latitudes boréales sont couvertes de forêts de conifères (voir la figure S2.12).

Parmi les 10 embranchements de végétaux (voir le tableau 29.1), quatre appartiennent au groupe des gymnospermes : les cycadophytes, les ginkgophytes, les gnétophytes et les pinophytes. Les liens évolutifs entre ces quatre embranchements de gymnospermes sont incertains. La **figure 30.7** donne un aperçu de la diversité des gymnospermes modernes.

RETOUR SUR LE CONCEPT 30.2

1. Prenez des exemples dans la figure 30.7 pour décrire en quoi divers types de gymnospermes se ressemblent, tout en présentant des caractéristiques distinctives.

2. Expliquez comment le cycle de développement du pin (voir la figure 30.4) fait ressortir les cinq adaptations communes à toutes les vasculaires à graines.
3. **FAITES DES LIENS** ▶ Les premières vasculaires à graines du genre *Elkinsia* sont un groupe frère d'un clade regroupant les gymnospermes et les angiospermes. Tracez un arbre phylogénétique des vasculaires à graines présentant les vasculaires à graines du genre *Elkinsia*, les gymnospermes et les angiospermes; datez les points de bifurcation en utilisant les données paléontologiques. (Voir la figure 26.5.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 30.3

Chez les angiospermes, les fleurs et les fruits sont des adaptations à la reproduction



Plantes non vasculaires (bryophytes)
Vasculaires sans graines
Gymnospermes
Angiospermes

Les angiospermes, plus connues sous le nom de plantes à fleurs, sont des vasculaires à graines dotées de structures

reproductrices telles que les fleurs et les fruits. Ces plantes se nomment angiospermes (du grec *angion*, « contenant »), car leurs graines sont contenues dans des fruits. De nos jours, les angiospermes sont les végétaux les plus variés et les plus répandus sur la Terre. Ce groupe compte entre 250 000 et 300 000 espèces, soit environ 90 % de toutes les espèces de végétaux. (Les gymnospermes ne comportent qu'environ 1 000 espèces différentes.)

Les caractéristiques des angiospermes

Toutes les angiospermes appartiennent à l'embranchement des anthophytes. Avant de parler de l'évolution des angiospermes, nous étudierons deux de leurs adaptations les plus importantes, les fleurs et les fruits, ainsi que le rôle de ces adaptations dans leur cycle de développement.

Les fleurs

La **fleur** est la structure unique qui sert à la reproduction d'une angiosperme. Chez de nombreuses angiospermes, ce sont des insectes et d'autres animaux qui acheminent le pollen d'une fleur jusqu'aux organes sexuels femelles d'une autre fleur. Ainsi, la pollinisation des angiospermes dépend moins du hasard que celle de la plupart des espèces de gymnospermes, qui est tributaire du vent. On observe néanmoins une pollinisation anémophile (par le vent) chez certaines plantes à fleurs, surtout chez celles qui forment des populations denses, telles que les graminées et les arbres des forêts tempérées.

Une fleur est une pousse spécialisée où des feuilles modifiées sont disposées en **verticilles**, contrairement aux écailles des cônes des gymnospermes qui sont disposées en **spirale**. Une fleur peut comporter jusqu'à quatre types de feuilles modifiées appelées organes floraux : les sépales, les pétales, les étamines et au moins un **carpelle** (**figure 30.8**). À la base de la fleur se trouvent les

Embranchement des cycadophytes

Les 300 espèces de cycadophytes modernes possèdent toutes de gros cônes et des feuilles semblables à celles des palmiers (qui sont des angiospermes). Contrairement à la plupart des vasculaires à graines, les cycadophytes possèdent des spermatozoïdes flagellés, ce qui démontre qu'elles sont issues de vasculaires sans graines qui possédaient également des spermatozoïdes mobiles. Les cycas ont prospéré au cours du Mésozoïque, qualifié aussi bien d'ère des cycas que d'ère des dinosaures. Aujourd'hui, les cycas sont toutefois les espèces les plus menacées parmi tous les groupes de végétaux : 75 % des espèces de cycas sont menacées par la destruction de leur habitat et par d'autres actions humaines.



Cycas revoluta

Embranchement des gnétophytes

L'embranchement des gnétophytes réunit trois genres : *Welwitschia*, *Gnetum* et *Ephedra*. Certaines espèces sont tropicales, et d'autres vivent dans le désert. Bien qu'ils soient très différents d'apparence, ces trois genres sont groupés sur la base de données moléculaires.

► **Welwitschia.** Ce genre compte une seule espèce, *Welwitschia mirabilis*, une plante pouvant vivre durant des milliers d'années et qu'on ne trouve que dans les déserts du Sud-Ouest de l'Afrique. Ses deux feuilles en forme de lanière, à croissance continue, sont les plus grandes qu'on connaisse (jusqu'à 6 m).



Cônes femelles



► **Ephedra.** Ce genre comprend environ 40 espèces vivant dans des régions arides un peu partout dans le monde. *Ephedra trifurca*, un arbuste xérophile (qui aime les milieux secs et chauds), produit l'éphédrine, un composé chimique utilisé en médecine comme décongestionnant.



◀ **Gnetum.** Ce genre rassemble environ 35 espèces d'arbres, d'arbustes et de plantes grimpantes tropicaux surtout originaires d'Afrique et d'Asie. Les feuilles ressemblent à celles des plantes à fleurs, et les graines ont un peu l'aspect de fruits.



Embranchement des ginkgophytes

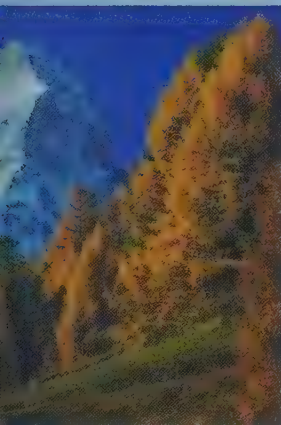
Ginkgo biloba est la seule espèce actuelle de cet embranchement, il n'en existerait presque plus à l'état sauvage. À l'instar des cycadophytes, les ginkgophytes possèdent des spermatozoïdes flagellés. Aussi appelé arbre aux quarante écus, *Ginkgo biloba* possède des feuilles en forme d'éventail qui prennent une couleur dorée avant de tomber à l'automne. Il apparaît souvent dans les aménagements urbains, car il résiste bien à la pollution atmosphérique. Les architectes paysagistes ont l'habitude de planter seulement des arbres mâles (cette espèce est dioïque, c'est-à-dire que les deux sexes ne se trouvent pas sur le même individu), car les graines charnues produites par les arbres femelles émettent une odeur rance lorsqu'elles se décomposent.



Embranchement des pinophytes

Comptant environ 600 espèces, dont plusieurs grands arbres, l'embranchement des pinophytes ou coniférophytes (conifères), du latin *conus*, « cône », et *ferre*, « porter », est le plus vaste des quatre embranchements de gymnospermes. La plupart des espèces possèdent des cônes ligneux, mais quelques-unes disposent plutôt d'un cône charnu. Par ailleurs, certaines pinophytes, comme les pins, sont dotées de feuilles en forme d'aiguilles. D'autres, comme le séquoia ou le cèdre, ont plutôt des feuilles en forme d'écaillés. Certaines espèces dominent de vastes régions forestières de l'hémisphère Nord, alors que d'autres se trouvent plutôt dans l'hémisphère Sud.

► ***Pseudotsuga menziesii* ou Douglas taxifolié.** Aussi nommé douglas vert ou sapin de Douglas, *Pseudotsuga menziesii* est l'arbre qui fournit le plus de bois de construction en Amérique du Nord. On l'utilise dans la fabrication des charpentes, du contreplaqué, de la pâte à papier, des traverses de chemin de fer, des boîtes et des caisses.



◀ ***Larix decidua* ou mélèze d'Europe.** Les feuilles caduques en forme d'aiguilles du cèdre jaunissent avant de tomber à l'automne. Indigène des montagnes d'Europe centrale, dont le Cervin en Suisse (ci-contre), cette espèce supporte parfaitement les températures hivernales, même lorsqu'elles plongent à -50°C .



► ***Sequoiadendron giganteum* ou séquoia géant.** Cet arbre, situé dans le parc national Sequoia en Californie, pèse environ 2 500 t, ce qui équivaut à peu près au poids de 24 rorquals bleus (les plus gros animaux) ou de 40 000 personnes. Le séquoia géant est non seulement l'un des plus gros organismes vivants, mais aussi l'un de ceux qui atteignent le plus grand âge, certains individus de cette espèce ayant entre 1 800 et 2 700 ans. Son cousin, *Sequoia sempervirens* (séquoia de Californie), peut mesurer plus de 110 m et ne croît que dans une étroite bande côtière située dans le Nord de la Californie et le Sud de l'Oregon.

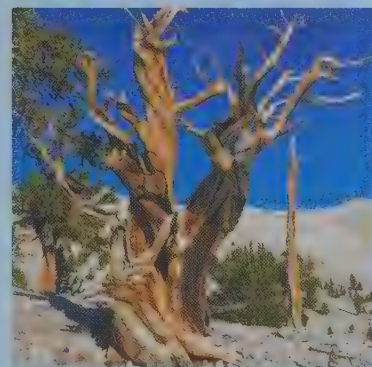
La majorité des conifères gardent leurs feuilles toute l'année. L'hiver, ils présentent une certaine activité photosynthétique quand le temps est ensoleillé. Au retour du printemps, ils ont déjà des feuilles matures prêtes pour la photosynthèse. Quelques conifères perdent leurs feuilles à l'automne. C'est le cas du métaséquoia (*Metasequoia glyptostroboides*) et du mélèze laricin (*Larix laricina*).

► ***Juniperus communis* ou genévrier commun.** On utilise les petits fruits de genévrier pour aromatiser le gin (une boisson alcoolisée). Ces « baies » sont en réalité des cônes femelles formés de sporophylles charnues soudées.



◀ ***Wollemia nobilis* ou pin de Wollemi.** Ce pin est le survivant d'un groupe de conifères dont on ne connaissait autrefois que des fossiles datant de 150 millions d'années. On a découvert un individu de cette espèce, bien vivant, en 1994, dans un parc national situé près de Sydney, en Australie. La population observée, d'une quarantaine d'individus à l'époque, en compterait près d'une centaine aujourd'hui, grâce aux efforts de conservation. On fait maintenant pousser cet arbre en pépinières à partir de graines. La photo en médaillon permet de comparer les feuilles disposées sur quatre rangées de ce « fossile vivant » à celles d'un véritable fossile. Depuis sa découverte, l'ADN de *W. nobilis* fait l'objet d'analyses visant à clarifier les relations phylogénétiques des diverses espèces auxquelles il est apparenté.

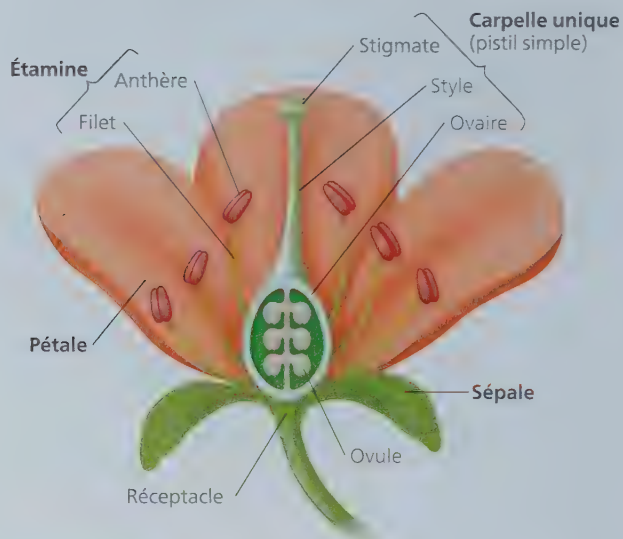
► ***Pinus longaeva* ou pin aristé.** Cette population de pins qui s'élèvent dans les montagnes Blanches, en Californie, comprend quelques-uns des plus vieux organismes vivants, dont l'âge peut dépasser 4 600 ans. L'un d'eux (n'apparaissant pas sur la photo) est surnommé Mathusalem, car ce pourrait être le plus vieil arbre au monde. Afin de le protéger, les scientifiques gardent son emplacement secret.



sépales, généralement verts. Ceux-ci enveloppent la fleur avant l'éclosion (pensez à un bouton de rose). À l'intérieur des sépales se trouvent les **pétales**, qui sont la plupart du temps vivement colorés. Ils peuvent contribuer à attirer les pollinisateurs. Les plantes à pollinisation anémophile, comme les graminées, ont souvent une fleur terne. Chez toutes les angiospermes, les sépales et les pétales sont des parties stériles de la fleur, c'est-à-dire qu'ils ne produisent pas d'oosphères ou de spermatozoïdes.

À l'intérieur des pétales se trouvent deux types d'organes fertiles qui produisent les spores : les étamines et les carpelles. Les étamines et les carpelles sont des sporophylles, soit des feuilles modifiées qui servent à la reproduction. Les **étamines** sont des microsporophylles qui produisent les microspores, lesquelles donnent naissance aux grains de pollen contenant les gamétophytes mâles. Une étamine se compose d'une tige, appelée **filet**, coiffée d'un sac, l'**anthère**, qui produit le pollen. Les carpelles sont des mégasporophylles qui produisent les mégaspores qui donneront naissance aux gamétophytes femelles. Les carpelles sont les « contenants » porteurs de graines décrits précédemment ; il s'agit donc d'une structure importante qui distingue les angiospermes des gymnospermes. À l'extrémité supérieure du carpelle se trouve le **stigmat**e visqueux qui reçoit le pollen. Le **style** relie le stigmat

à l'**ovaire**, une structure située à la base du carpelle et contenant un ou plusieurs ovules. Comme chez les gymnospermes, chaque ovule d'angiosperme contient un gamétophyte femelle. Lorsqu'il est fécondé, l'ovule devient une graine. Une fleur peut posséder un ou plusieurs carpelles. Chez bon nombre d'espèces, plusieurs carpelles sont fusionnés en une seule structure. Le terme **pistil** est parfois utilisé pour désigner un seul carpelle (pistil simple) ou deux ou plusieurs carpelles fusionnés (pistil composé). La symétrie des fleurs et d'autres caractéristiques, dont leur taille, couleur et odeur, varient également (**figure 30.9**). Cette diversité est en grande partie attribuable à l'adaptation des fleurs à des pollinisateurs spécifiques (voir les figures 38.4 et 38.5).



▲ **Figure 30.8** La structure d'une fleur type.

Les fruits

La paroi de l'ovaire s'épaissit après la fécondation, à mesure que les graines se forment, et l'ovaire se transforme en **fruit**. La gousse du pois (*Pisum sativum*) constitue un exemple de fruit dont les graines (les ovules matures, c'est-à-dire les pois) sont enfermées dans un ovaire mûr (la gousse).

Les fruits protègent les graines et contribuent à leur dispersion. Les fruits matures sont soit charnus, soit secs (**figure 30.10**). Les tomates, les prunes et les raisins sont des exemples de fruits charnus dont la paroi de l'ovaire (le péricarpe) s'attendrit à mesure qu'ils mûrissent. Les fruits secs comprennent les haricots, les noix et les grains. Certains fruits secs se fendent lorsqu'ils arrivent à maturité pour libérer leurs graines, alors que d'autres restent entiers. Les fruits secs des graminées sont dispersés par le vent. Récoltés lorsqu'ils sont encore fixés à la plante parente, ils constituent la base de l'alimentation humaine. Nombreux sont ceux qui pensent que les grains du blé, du riz, du maïs et d'autres céréales sont des graines. En réalité, ce sont des fruits dont l'enveloppe sèche (le péricarpe d'origine) adhère fermement au tégument de l'unique graine qu'ils contiennent.

Comme le montre la **figure 30.11**, diverses adaptations favorisent la dispersion des graines (voir également la figure 38.12). Ainsi, les graines de certaines angiospermes comme le pissenlit (*Taraxacum spp.*) et l'érable (*Acer spp.*) sont contenues dans des fruits qui sont emportés au gré du vent, tels des parachutes et des hélices ; ces adaptations améliorent la dispersion éolienne. D'autres graines, comme celles de la noix de coco (*Cocos nucifera*), sont mieux adaptées à la dispersion par l'eau. Par ailleurs, de nombreuses angiospermes ont besoin des animaux pour disséminer leurs graines. Certaines angiospermes ont des fruits dont l'enveloppe piquante s'accroche à leur fourrure (ou aux vêtements des humains). D'autres produisent des fruits comestibles. Ces derniers ont souvent une valeur nutritive, une saveur agréable et des couleurs vives qui signalent leur maturité. L'animal qui les mange en digère la chair, mais son système digestif n'altère pas les graines, qui sont très résistantes. Lorsqu'ils défèquent, les animaux peuvent ainsi expulser les graines, auxquelles ils fournissent un engrais naturel, souvent à des kilomètres de l'endroit où ils ont mangé les fruits.

Le cycle de développement des angiospermes

La **figure 30.12** présente le cycle de développement type des angiospermes. La fleur du sporophyte produit à la fois des microspores, qui forment des gamétophytes mâles, et des

▼ Figure 30.9 La symétrie des fleurs.

Dans la symétrie radiaire, les sépales, les pétales, les étamines et les carpelles s'organisent autour d'un axe central. Tout plan situé sur l'axe central divise la fleur en deux parties égales. Dans la symétrie bilatérale, la fleur peut seulement être divisée en deux parties égales par un seul plan.



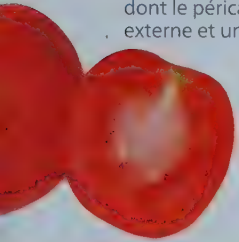
Symétrie bilatérale (orchidée)



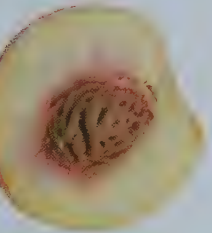
FAITES UN DESSIN ► Tracez un unique trait pour désigner le plan qui diviserait en deux parties égales la fleur à symétrie bilatérale.

▼ **Figure 30.10** Diverses structures de fruits.

▼ La tomate (*Solanum lycopersicum*), fruit charnu dont le péricarpe (l'enveloppe) présente une couche externe et une couche interne molles.



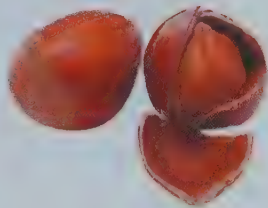
▼ Le pamplemousse rose (*Citrus grandis*), fruit charnu dont le péricarpe présente une couche externe dure et une couche interne molle.



▲ La nectarine (*Prunus persica* var. *nectarina*), fruit charnu dont le péricarpe présente une couche externe molle et une couche interne dure (le noyau).



▲ L'asclépiade (*Asclepias* spp.), fruit sec qui se fend à maturité.



▲ La noix (*Juglans* spp.), fruit sec qui demeure fermé à maturité.

mégaspores, qui forment des gamétophytes femelles. Les gamétophytes mâles immatures sont contenus dans les grains de pollen, lesquels se forment dans les quatre microsporangies contenus dans chacune des anthères situées à l'extrémité des étamines. Chaque gamétophyte mâle possède deux cellules haploïdes provenant, par mitose, de la microspore : une *cellule générative* qui se divise pour former deux spermatozoïdes et une *cellule végétative* qui produit un tube pollinique. Les ovules, qui croissent dans l'ovaire, contiennent chacun un gamétophyte femelle, aussi appelé **sac embryonnaire**. Celui-ci se compose de quelques cellules seulement, dont l'une est l'oosphère ; notez qu'il n'y a pas d'archégones chez les angiospermes.

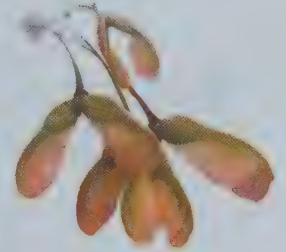
Une fois libéré par l'anthère, le pollen est transporté jusqu'à un stigmate visqueux situé à l'extrémité d'un carpelle. Bien que certaines fleurs se reproduisent par autopolinisation, la plupart possèdent un mécanisme qui assure la **pollinisation croisée**, c'est-à-dire le transfert du pollen de l'anthère au stigmate d'une autre plante de la même espèce. La pollinisation croisée contribue à la variabilité génétique. Chez certaines espèces, les étamines et les carpelles d'une même fleur n'atteignent pas leur

▼ **Figure 30.11** Les adaptations des fruits favorisant la dispersion des graines.



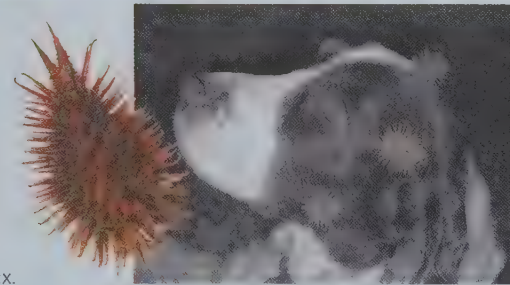
◀ Certains végétaux possèdent des mécanismes qui dispersent les graines en les propulsant.

▶ Des ailes permettent au fruit de l'érable (samare) d'être facilement transporté par le vent.



◀ Les graines contenues dans les baies et dans d'autres fruits comestibles sont souvent dispersées par les excréments des animaux.

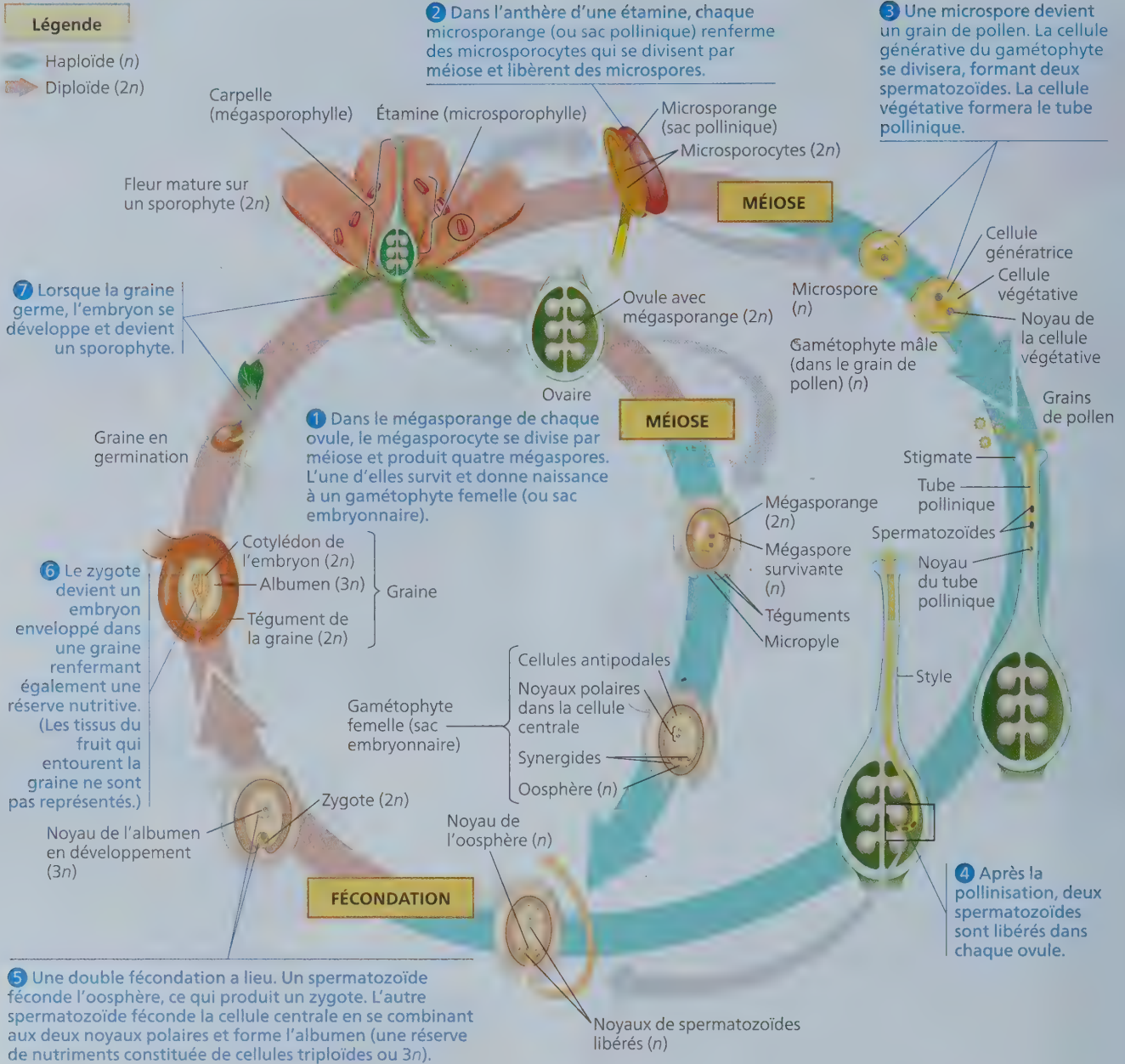
▶ Les fruits des lampourdes (*Xanthium* spp.) s'accrochent à la fourrure des animaux.



maturité en même temps. Chez d'autres, la disposition des organes de la fleur fait obstacle à l'autopolinisation ou bien il y a auto-incompatibilité entre le pollen et le stigmate d'une même plante en raison de la similitude de leurs allèles.

Une fois collé au stigmate du carpelle, le grain de pollen absorbe de l'eau et germe. La cellule végétative fabrique un tube pollinique qui s'insinue dans le style du carpelle jusqu'à l'ovaire. Lorsqu'il a atteint l'ovaire, le tube pollinique pénètre dans un ovule par le **micropyle** (pore du tégument de l'ovule) et dépose deux spermatozoïdes dans le gamétophyte femelle (sac embryonnaire). L'un des noyaux de spermatozoïde s'unit à l'oosphère pour donner un zygote diploïde. L'autre noyau de spermatozoïde se lie aux deux noyaux haploïdes (appelés noyaux polaires) de la grosse cellule centrale du gamétophyte femelle, produisant une cellule triploïde. Ce phénomène, caractéristique des angiospermes, porte le nom de **double fécondation**.

▼ **Figure 30.12** Le cycle de développement d'une angiosperme.



Après la double fécondation, l'ovule se transforme en graine. Le zygote, lui, devient un embryon de sporophyte portant une racine rudimentaire et une ou deux feuilles embryonnaires, les **cotylédons**. La cellule triploïde centrale du gamétophyte femelle forme l'**albumen**, un tissu riche en amidon et en d'autres réserves nutritives qui nourrissent l'embryon. (Rappelez-vous que chez les gymnospermes, c'est le tissu haploïde du gamétophyte femelle lui-même, l'endosperme, qui sert de nourriture à l'embryon.)

Quelle est la fonction de la double fécondation ? Certains experts pensent qu'elle synchronise la constitution, dans la graine, de la réserve nutritive avec le développement de

l'embryon. Si une fleur n'est pas pollinisée ou si les spermatozoïdes ne sont pas libérés dans les sacs embryonnaires, la fécondation n'a pas lieu. Par conséquent, l'embryon et l'albumen ne se forment pas. La double fécondation constitue peut-être une adaptation qui évite aux plantes à fleurs de consacrer de précieux nutriments à des ovules infertiles.

Certaines espèces de gymnospermes appartenant à l'embranchement des gnétophytes présentent un autre type de double fécondation. Toutefois, chez ces espèces, le processus donne naissance à deux embryons plutôt qu'à un embryon et à un albumen.

Comme nous l'avons mentionné plus tôt, la graine est composée de l'embryon, de l'albumen et d'un tégument issu des couches externes de l'ovule. Au fur et à mesure que les ovules se transforment en graines, l'ovaire devient un fruit. Après avoir été dispersées par le vent ou par des animaux, les graines germent si elles trouvent un environnement favorable. Leur enveloppe se brise; l'embryon émerge, puis se transforme en plantule qui consomme les réserves entreposées dans l'albumen et dans les cotylédons jusqu'à ce qu'il soit capable de photosynthèse.

L'évolution des angiospermes

Charles Darwin a un jour qualifié l'origine des angiospermes d'affreux mystère. Il était particulièrement préoccupé par l'apparition relativement soudaine et géographiquement répandue des angiospermes, tel qu'en témoignaient les fossiles (datant d'environ 100 millions d'années) dont il disposait à l'époque. Grâce à certaines analyses de données paléontologiques et phylogénétiques récentes, nous avons réalisé quelques progrès dans la résolution du mystère de Darwin. Toutefois, notre compréhension des liens évolutifs entre les angiospermes et les premières vasculaires à graines est encore imparfaite.

Les fossiles d'angiospermes

On croit maintenant que les angiospermes sont apparues au début du Crétacé, il y a environ 140 millions d'années. Au milieu du Crétacé (il y a environ 100 millions d'années), les angiospermes ont commencé à dominer de nombreux écosystèmes terrestres. Les paysages ont énormément changé quand les pinoxytes et d'autres gymnospermes ont cédé la place à des plantes à fleurs, dans de nombreuses parties du monde. Le Crétacé s'est terminé il y a 66 millions d'années alors que survenait l'extinction massive des dinosaures et de nombreux autres groupes d'animaux, que la biodiversité s'accroissait et que les angiospermes devenaient omniprésentes.

Quelles preuves indiqueraient que les angiospermes sont apparues il y a 140 millions d'années? D'abord, même si on trouve souvent des grains de pollen dans les roches datant de la période jurassique (il y a entre 201 et 145 millions d'années), aucun de ces fossiles ne présente les caractéristiques propres aux angiospermes. Aussi, cela tend à démontrer que les angiospermes pourraient être apparues après la période jurassique. De fait, les premiers fossiles présentant des caractéristiques propres aux angiospermes sont des grains de pollen vieux de 130 millions d'années qui ont été découverts en Chine, en Israël et en Angleterre. Parmi les premiers fossiles de plantes à fleurs de plus grande taille, on compte ceux des genres *Archaeoфраuctus* (figure 30.13) et *Leeфраuctus*, tous deux découverts en Chine dans des roches datant d'environ 125 millions d'années. Dans l'ensemble, les premiers fossiles d'angiospermes démontrent que l'apparition et la diversification de ce groupe ont eu lieu il y a de 120 à 130 millions d'années, ce qui suppose un événement moins soudain que ce que laissaient présumer les fossiles dont Darwin disposait à l'époque.

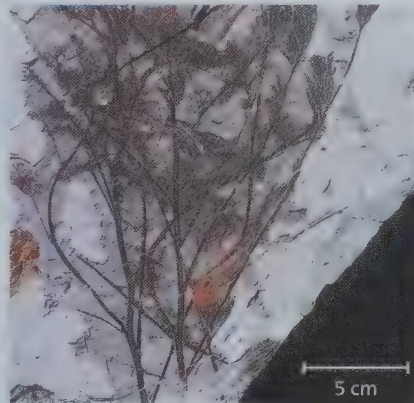
D'après les caractères observés chez les premiers fossiles d'angiospermes, pouvons-nous déduire la

présence de certains caractères existant chez l'ancêtre commun de ces espèces? *Archaeoфраuctus sinensis*, par exemple, était une herbacée à fleurs simples et possédant des structures bulbeuses qui auraient pu servir de flotteurs, ce qui donne à penser qu'elle était une plante aquatique. Or, pour déterminer si l'ancêtre commun des angiospermes était une herbacée aquatique à fleurs simples, il faut examiner les fossiles d'autres vasculaires à graines soupçonnées d'être étroitement apparentées aux angiospermes. Toutes ces plantes étant ligneuses, il est fort probable que leur ancêtre commun l'était aussi et qu'il ne s'agissait pas d'une plante aquatique. Comme nous le verrons, des analyses phylogénétiques récentes viennent appuyer cette conclusion.

La phylogénèse des angiospermes

Pour arriver à définir la structure générale des premières angiospermes, les scientifiques ont cherché à déterminer quelles étaient les vasculaires à graines – modernes ou fossiles – les plus étroitement apparentées aux angiospermes. Des données moléculaires et morphologiques semblent indiquer que les lignées de gymnospermes modernes ont divergé des ancêtres des angiospermes, il y a quelque 305 millions d'années. Remarquez que cela ne signifie pas nécessairement que les angiospermes sont apparues à cette époque, mais bien que l'ancêtre le plus récent qu'elles partagent avec les gymnospermes existait alors. En fait, les angiospermes sont peut-être plus étroitement apparentées à différentes lignées de vasculaires à graines ligneuses disparues qu'elles ne le sont aux gymnospermes. Parmi ces lignées, on compte celle des bennettitales, un groupe qui présente des structures florales qui auraient pu être pollinisées par les insectes (figure 30.14a). Toutefois, les bennettitales et d'autres lignées similaires de vasculaires à graines ligneuses disparues ne possédaient pas de carpelles ou de fleurs. Par conséquent, elles ne peuvent être classées parmi les angiospermes.

▼ **Figure 30.13** Une plante à fleurs primitive.



(a) *Archaeoфраuctus sinensis*, un fossile vieux de 125 millions d'années. Cette espèce était une herbacée à fleurs simples et à structures bulbeuses qui auraient pu servir de flotteurs, ce qui donne à penser qu'elle était une plante aquatique. Des analyses phylogénétiques récentes indiquent que *A. sinensis* pourrait faire partie du groupe des nymphéas.



(b) *Archaeoфраuctus sinensis*, reconstituée par un artiste.

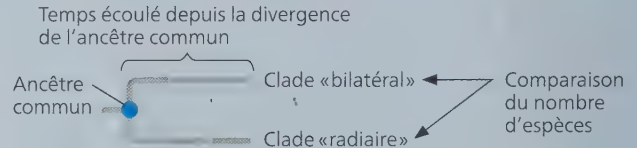
Pour comprendre l'origine des angiospermes, il faut aussi arriver à déterminer l'ordre dans lequel les clades ont divergé les uns des autres. D'importants progrès ont été accomplis à cet égard au cours des dernières années. Des données moléculaires et morphologiques semblent indiquer que l'arbrisseau *Amborella trichopoda*, les nymphéas et l'anis étoilé seraient les représentants vivants de lignées qui auraient divergé d'autres angiospermes tôt dans l'histoire de ce groupe (figure 30.14b). *A. trichopoda* est une espèce ligneuse, ce qui renforce la conclusion précédemment évoquée selon laquelle l'ancêtre commun des angiospermes était probablement aussi une plante ligneuse. À l'instar des bennettitales, *A. trichopoda*, les nymphéas et l'anis étoilé ne possèdent pas d'éléments conducteurs, c'est-à-dire de cellules faisant office de vaisseaux pour conduire l'eau de façon efficace, comme on l'observe chez la plupart des angiospermes modernes. Dans l'ensemble, les chercheurs se sont donc appuyés sur les caractéristiques des espèces ancestrales et des angiospermes comme celles du genre *Amborella* pour émettre l'hypothèse selon laquelle les premières angiospermes étaient des arbrisseaux ligneux à petites fleurs qui disposaient de cellules relativement simples pour la circulation de l'eau.

Les liens évolutifs avec les animaux

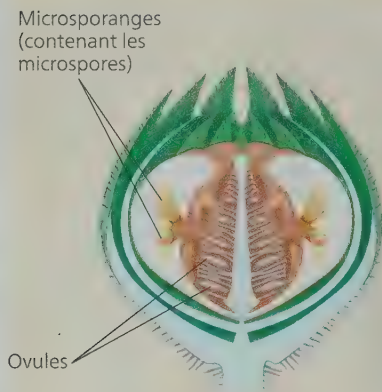
Les végétaux et les animaux interagissent depuis des centaines de millions d'années, et ces interactions ont entraîné nombre de changements évolutifs. Par exemple, les herbivores peuvent nuire à la reproduction d'une plante en mangeant ses racines, ses feuilles ou ses graines. Par conséquent, tout moyen de

défense efficace contre les herbivores qui apparaît chez un groupe de végétaux favorisera ce dernier sur le plan de la sélection naturelle. Il en ira autant des herbivores qui parviendront à surmonter ce nouveau moyen de défense: ils seront avantagés par rapport aux autres herbivores. Les interactions entre les végétaux et leurs pollinisateurs et d'autres interactions mutuellement bénéfiques peuvent aussi avoir de tels effets réciproques au regard de l'évolution.

Il se peut également que les relations entre les végétaux et leurs pollinisateurs aient modifié le rythme de formation de nouvelles espèces. L'impact de la symétrie des fleurs en constitue un bon exemple (voir la figure 30.9). Un insecte pollinisateur ne tirera du nectar d'une fleur à symétrie bilatérale que s'il s'en approche selon un certain angle (figure 30.15). Cette contrainte augmente la probabilité, pour un insecte butinant de fleur en fleur, que du pollen se dépose sur une partie de son corps puis entre en contact avec le stigmate d'une autre fleur de la même espèce. Ces particularités du transfert de pollen réduisent la circulation des gènes entre des populations divergentes et pourraient donc favoriser la vitesse de spéciation des végétaux dont la symétrie est bilatérale. Il est possible de tester cette hypothèse en utilisant l'approche que décrit le schéma ci-dessous :

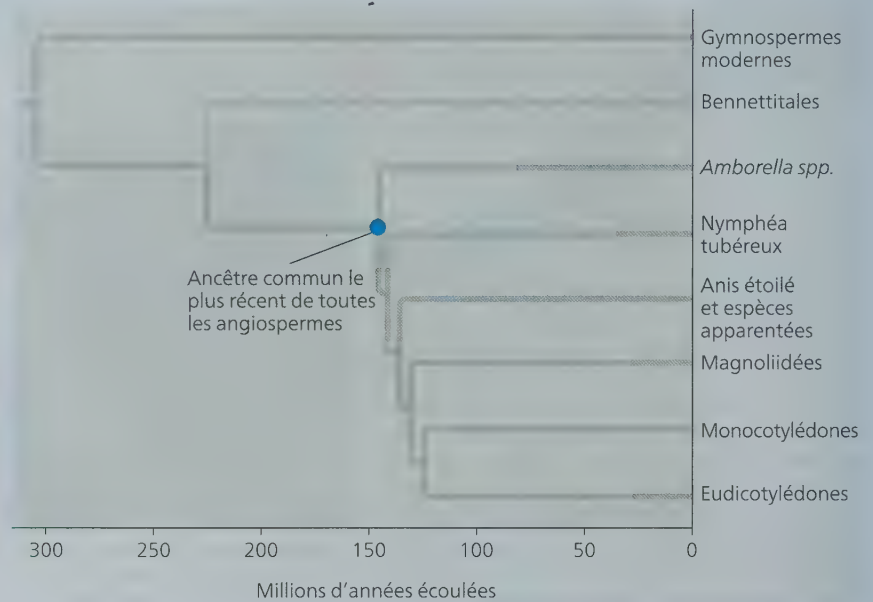


▼ **Figure 30.14** L'histoire évolutive des angiospermes.



(a) Serait-ce un ancêtre des angiospermes ?

Cette reconstitution montre une coupe longitudinale des structures florales de bennettitales, un groupe disparu de vasculaires à graines qui, selon certaines hypothèses, serait plus étroitement apparenté aux angiospermes qu'aux gymnospermes.

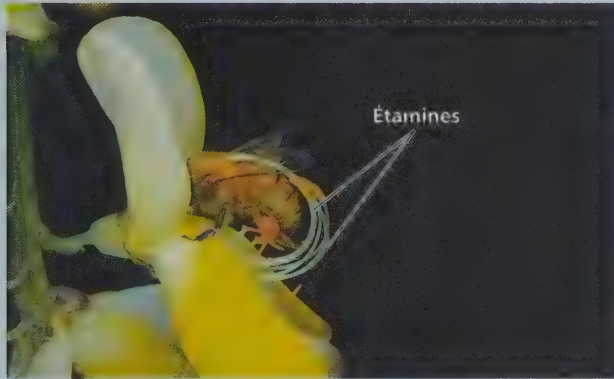


(b) **La phylogénèse des angiospermes.** Cet arbre de classification, construit selon des données morphologiques et moléculaires, représente une hypothèse ayant cours sur les liens évolutifs des angiospermes. Les angiospermes ont fait leur apparition il y a au moins 140 millions d'années. Les pointillés indiquent l'incertitude concernant la position des bennettitales, qui pourrait être un groupe frère des angiospermes.

HABILETÉS VISUELLES ► Faudrait-il nécessairement redessiner les ramifications de la phylogénèse présentée en (b) si l'on découvrait un fossile de monocotylédone datant de 150 millions d'années ? Pourquoi ?

La principale étape de cette approche consiste à cibler des clades de fleurs à symétrie bilatérale qui descendent directement du même ancêtre qu'un clade de fleurs à symétrie radiaire. Une étude récente a identifié 19 paires de clades (à symétrie « bilatérale » et « radiaire ») apparentés à un ancêtre commun. En moyenne, le clade de fleurs à symétrie bilatérale compte près de 2 400 espèces de plus que les fleurs à symétrie radiaire du clade parent. Selon ce résultat, on peut penser que la forme des fleurs peut influencer sur le rythme de formation de nouvelles espèces, peut-être en interagissant avec les insectes pollinisateurs,

▼ **Figure 30.15** La pollinisation d'une fleur à symétrie bilatérale par une abeille. Pour recueillir le nectar (solution sucrée sécrétée par les glandes de la fleur, les nectaires) d'une fleur telle que le genêt à balais (*Cytisus scoparius*), l'abeille doit s'y poser selon un angle précis. Ce faisant, elle déclenche un mécanisme qui recourbe les étamines au-dessus d'elle, ce qui l'enduit de pollen. L'insecte peut ensuite répandre un peu de pollen sur le stigmate de la prochaine fleur qu'il butinera.








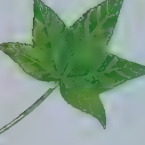






selon leur comportement lors du butinage. De façon générale, on soupçonne que les effets des relations entre les végétaux et leurs pollinisateurs pourraient avoir contribué à la prédominance croissante des végétaux à fleurs durant le Crétacé. Les angiospermes auraient ainsi pris une place considérable au sein des communautés écologiques.

La diversité des angiospermes

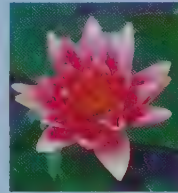
Depuis leurs humbles débuts, au Crétacé, les angiospermes se sont diversifiées et comptent actuellement plus de 250 000 espèces. Jusqu'à la fin des années 1990, les taxinomistes s'accordaient généralement pour diviser les angiospermes en deux classes, s'appuyant en partie sur le nombre de cotylédons, ou feuilles embryonnaires, présents dans l'embryon. Les espèces qui possédaient un seul cotylédon étaient appelées **monocotylédones**, et celles qui en possédaient deux, **dicotylédones**. D'autres caractéristiques, comme la structure des fleurs, de la tige et des feuilles, servaient aussi à distinguer ces deux groupes. Des études génétiques réalisées récemment révèlent toutefois que les espèces traditionnellement appelées dicotylédones sont paraphylétiques. En revanche, le clade des **eudicotylédones** (« véritables » dicotylédones) réunit aujourd'hui la grande majorité des espèces que l'on appelait dicotylédones. La **figure 30.16** compare les principales caractéristiques des monocotylédones et des eudicotylédones. Les autres dicotylédones sont maintenant divisées en quatre petites lignées (*Amborella spp.*, nymphéas, anis étoilé et espèces apparentées) qui portent officieusement le nom d'**angiospermes basales**, car elles ont divergé à partir d'autres angiospermes tôt dans l'histoire du groupe (voir la figure 30.14b). Une quatrième lignée, celle des **magnoliidées**, est apparue plus tard. La **figure 30.17** donne un aperçu de la diversité des angiospermes.

▼ **Figure 30.16** Caractéristiques des monocotylédones et des eudicotylédones.

	Embryons	Nervation des feuilles	Tiges	Racines	Pollen	Fleurs
Caractéristiques des monocotylédones	 Un cotylédon	 Nervures principales généralement parallèles	 Disposition complexe des faisceaux libéroligneux	 Système racinaire habituellement fasciculé (pas de racine principale)	 Grain de pollen monocolpé (à une seule ouverture en forme de fente pour le passage du tube pollinique)	 Pièces florales habituellement organisées en multiples de trois
Caractéristiques des eudicotylédones	 Deux cotylédons	 Nervures principales généralement ramifiées	 Faisceaux libéroligneux habituellement disposés en anneau	 Racine pivotante (racine principale) habituellement présente	 Grain de pollen tricolpé (à trois ouvertures pour le passage du tube pollinique)	 Pièces florales habituellement organisées en multiples de quatre ou cinq

Les angiospermes basales

Les angiospermes basales survivantes appartiennent à trois lignées qui ne comptent qu'une centaine d'espèces. La première lignée à avoir divergé des autres angiospermes est aujourd'hui représentée par une seule espèce, *Amborella trichopoda*. Les autres lignées survivantes, un clade comprenant le nymphéa tubéreux et un autre, l'anis étoilé et les plantes apparentées, ont divergé plus tard.



◀ **Nymphéa tubéreux (*Nymphaea tuberosa*)**. Les espèces de nymphéas vivent en milieu aquatique partout dans le monde. Ils sont membres d'un clade qui a divergé d'autres angiospermes tôt dans l'histoire évolutive du groupe.



◀ **Anis étoilé (*Illicium floridanum*)**. Cette espèce, représente une troisième lignée survivante d'angiospermes basales.

▶ ***Amborella trichopoda***.

Ce petit arbuste, qui croît seulement en Nouvelle-Calédonie, une île de la mer de Corail (océan Pacifique), pourrait être le seul survivant d'une branche située à la base de l'arbre des angiospermes.



Les magnoliidées

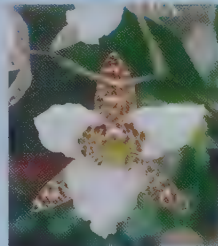
Les magnoliidées comptent environ 8 000 espèces; les genres les plus connus sont le magnolia, le laurier et le poivrier. Ce groupe comprend à la fois des espèces ligneuses et des espèces herbacées. Bien qu'elles aient certains caractères en commun avec les angiospermes basales, comme la disposition des organes floraux en spirale plutôt qu'en verticille, les magnoliidées sont plus étroitement apparentées aux monocotylédones et aux eudicotylédones.



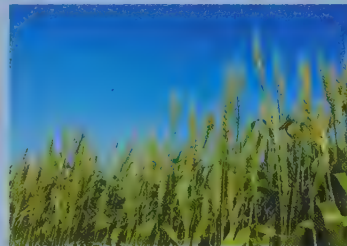
◀ **Magnolia à grandes fleurs (*Magnolia grandiflora*)**. Ce membre de la famille des magnolias est un arbre de grande taille. La variété montrée ici, Goliath, donne des fleurs dont le diamètre peut atteindre 30 cm.

Les monocotylédones

Plus du quart des angiospermes font partie des monocotylédones, soit environ 70 000 espèces. Les orchidées, les graminées et les palmiers font partie des principaux groupes de monocotylédones. Les graminées regroupent quelques-unes des céréales les plus importantes en agriculture, tels le maïs, le riz et le blé.



▲ Orchidée (*Lemboglossum rossii*).



▲ Orge (*Hordeum vulgare*), une graminée.



▲ Dattier nain (*Phoenix roebelenii*).

Les eudicotylédones

Plus des deux tiers des espèces d'angiospermes font partie du groupe des eudicotylédones, soit à peu près 170 000 espèces. La famille des légumineuses, comme les pois et les haricots, constitue le groupe le plus important. La famille des rosacées, également essentielle du point de vue économique, regroupe quant à elle plusieurs plantes à fleurs ornementales ainsi que plusieurs espèces produisant des fruits comestibles, dont les fraisières, les pommiers et les poiriers. La plupart des arbres à fleurs les plus connus, tels le chêne, le noyer, l'érable, le saule et le bouleau, appartiennent au groupe des eudicotylédones.



▲ Chêne tauzin (*Quercus pyrenaica*).



▲ Églantier (*Rosa canina*), une rose sauvage.



▶ Pois mange-tout (*Pisum sativum*), une légumineuse.

1. On dit que le chêne est le moyen qu'utilise le gland pour fabriquer d'autres glands. Expliquez cette affirmation à l'aide des termes suivants : sporophyte, gamétophyte, ovule, graine, ovaire et fruit.
2. Comparez un cône de pin et une fleur sur le plan de la structure et de la fonction.
3. **ET SI ?** ► Que révèle la vitesse de spéciation des clades de végétaux à fleurs étroitement apparentés ? Que la forme de la fleur est corrélée avec le rythme de formation de nouvelles espèces ou que la forme de la fleur est responsable de ce rythme ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Le bien-être des humains est fortement tributaire des vasculaires à graines

Les vasculaires à graines forment le groupe le plus essentiel à notre survie. En foresterie et en agriculture, elles constituent des sources essentielles de nourriture, de combustible, de médicaments, de bois et de ses produits dérivés ; l'humain tire aussi des vasculaires à graines des fibres qu'il utilise pour confectionner certains tissus et le papier. En raison de cette dépendance, il est indispensable de préserver la diversité des plantes.

Les produits des vasculaires à graines

La plupart des aliments que nous consommons proviennent des angiospermes. Six plantes cultivées – le blé, le riz, le maïs, la pomme de terre, le manioc et la patate douce – représentent à elles seules 80 % de toutes les calories absorbées par les humains. Nous avons aussi besoin des angiospermes pour l'alimentation du bétail : il faut de 5 à 7 kg de grains pour produire 1 kg de bœuf.

Les plantes cultivées modernes sont les produits d'une sélection artificielle qui résulte de la domestication des plantes entreprise par les humains il y a près de 12 000 ans. Pour se faire une idée de l'ampleur des transformations, il suffit de voir à quel point le nombre et la grosseur des graines des plantes domestiquées sont plus importants que ceux de leurs parentes sauvages, comme le maïs moderne (*Zea mays*, *subsp. mays*) et la téosinte (*Zea mays*, *subsp. parviglumis*), son ancêtre naturel (voir la figure 38.16). Les scientifiques peuvent glaner des renseignements sur la domestication en comparant les gènes des plantes cultivées avec ceux de leurs parentes sauvages. Dans le cas du maïs, des changements marquants, comme l'augmentation de la grosseur de l'épi (et du nombre de grains par épi) et la disparition de l'enveloppe dure qui recouvrait les grains de la téosinte, ont probablement été provoqués par cinq mutations génétiques seulement.

Les plantes à fleurs fournissent bien d'autres produits comestibles. Deux boissons populaires proviennent des feuilles de thé (*Camelia sinensis*) et des fèves de café (*Coffea arabica* et *C. robusta*), sans parler du cacao (*Theobroma cacao*), à partir duquel sont préparés le cacao et le chocolat. Les épices sont tirées de diverses parties de plantes, comme les fleurs (le clou de girofle, *Eugenia*

caryophyllus, et le safran, *Crocus sativus*), les fruits et les graines (la vanille, *Vanilla planifolia*, le poivre noir, *Piper nigrum*, et la moutarde, *Sinapis alba*), les feuilles (le basilic, *Ocimum basilicum*, la sauge, *Salvia officinale*, et la menthe, *Mentha spp.*) et même l'écorce (la cannelle, *Cinnamomum cassia*).

Beaucoup de vasculaires à graines fournissent du bois, une matière que n'offre aucune vasculaire sans graines actuelle. Le bois consiste en une accumulation de cellules du xylème à paroi résistante (voir la figure 35.22). Il est le principal combustible dans un grand nombre de pays, et la pâte de bois, qui provient en général de conifères comme le pin et le sapin, est utilisée pour fabriquer le papier. Le bois demeure le matériau de construction le plus répandu.

Durant des siècles, les humains s'en sont aussi remis aux vasculaires à graines pour se soigner. Dans beaucoup de cultures, l'usage des plantes médicinales constitue une longue tradition, et les scientifiques ont extrait et identifié les composés (ou métabolites) médicinaux actifs présents dans un grand nombre de ces plantes, ce qui a permis de produire des médicaments de synthèse. Par exemple, on utilise depuis fort longtemps les feuilles et l'écorce du saule pour préparer des analgésiques, qui ont notamment été prescrits par le médecin grec Hippocrate. Or, dans les années 1800, des scientifiques ont découvert que la propriété médicinale du saule était attribuable à un produit chimique, la salicine. L'acide acétylsalicylique, communément appelé aspirine, est un dérivé synthétique de la salicine. En résumé, les plantes sont une source directe de composés médicinaux (**tableau 30.1**). On estime que 60 % des médicaments utilisés en Occident proviennent directement ou indirectement des plantes et des microorganismes.

La diversité des plantes: une richesse menacée

Si les plantes constituent une ressource renouvelable, leur diversité, elle, ne l'est pas. L'explosion démographique s'accompagne d'une telle augmentation des besoins d'espace et de ressources naturelles qu'elle menace les espèces végétales à l'échelle mondiale. La moitié des forêts de la planète a été détruite au cours du

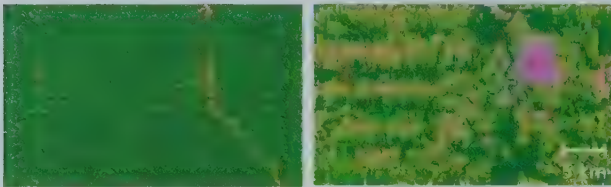
Tableau 30.1 Quelques exemples de médicaments extraits des vasculaires à graines

Composé	Source végétale	Exemple d'utilisation
Atropine	Belladone (<i>Atropa belladonna</i>)	Dilatation des pupilles pendant les examens de la vue
Digitaline	Digitale pourpre (<i>Digitalia purpurea</i>)	Traitement des troubles cardiaques
Menthol	Eucalyptus (<i>Eucalyptus dives</i>)	Traitement de la toux
Quinine	Quinquina rouge (<i>Cinchona succirubra</i>)	Prévention du paludisme
Taxol	If occidental (<i>Taxus brevifolia</i>)	Traitement du cancer de l'ovaire
Turbocurarine	Plantes diverses (<i>Strychnos toxifera</i> , <i>Chondrodendron tomentosum</i>)	Relâchement musculaire pendant les interventions chirurgicales
Vinblastine	Pervenche de Madagascar (<i>Catharanthus roseus</i>)	Traitement de la leucémie

20^e siècle, et la déforestation se poursuit à un rythme alarmant. Le problème est particulièrement grave sous les tropiques, où vivent plus des deux tiers des humains et où la croissance de la population est la plus rapide. Plus de 50 000 km² de forêt tropicale humide y sont rasés chaque année (**figure 30.18**). La réduction du couvert forestier diminue l'absorption du dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique pendant la photosynthèse, ce qui contribue au réchauffement planétaire. En outre, un grand nombre d'espèces végétales disparaissent également en même temps que les forêts. Bien entendu, il est impossible pour une espèce disparue de réapparaître.

L'extinction des espèces végétales va souvent de pair avec celle d'insectes et d'autres animaux colonisant les forêts tropicales humides. Selon les estimations des scientifiques, si le rythme de disparition des espèces se poursuit dans les régions tropicales et ailleurs, au moins 50% des espèces auront disparu au cours des prochains siècles. Ce rythme de disparition constituerait une extinction massive comparable à celles du Permien et du

▼ **Figure 30.18** La coupe à blanc dans les forêts tropicales humides. Au cours des derniers siècles, près de la moitié des forêts tropicales de la planète ont été rasées pour l'agriculture ou à d'autres fins. L'image satellite de gauche, qui date de 1975, montre une forêt dense du Brésil. En 2012, la majeure partie de cette forêt avait été détruite. Les zones de déforestation et les régions urbaines sont illustrées en mauve clair.



Crétacé, et modifierait pour toujours l'histoire évolutive des végétaux terrestres (et de nombreux autres organismes).

Nombreuses sont les personnes qui sont moralement préoccupées à l'idée de participer à l'extinction d'espèces. Même si nous découvrons environ 16 000 nouvelles espèces chaque année (principalement des insectes, et surtout dans la forêt tropicale), leur taux de disparition est encore plus grand : plus de 26 000 espèces disparaissent de la faune et la flore de la planète chaque année. La réduction de la diversité végétale a aussi de quoi nous inquiéter sur le plan pratique. Jusqu'à présent, nous avons étudié les usages possibles d'une minuscule fraction des 215 000 espèces végétales connues (sur environ 385 000 existantes). Par exemple, presque toute notre nourriture provient de la culture de deux douzaines d'espèces seulement. De plus, à ce jour, on n'a étudié le potentiel médicinal que de 5 000 espèces à peine. La forêt tropicale humide pourrait receler des plantes médicinales de grande valeur qui risquent l'extinction avant même que leur existence nous soit connue. Si nous arrivions à considérer les forêts tropicales et d'autres écosystèmes comme des trésors vivants dont la régénération ne peut qu'être lente, nous pourrions apprendre à exploiter leurs produits à un rythme qui laisserait place au renouvellement.

RETOUR SUR LE CONCEPT 30.4

1. Expliquez pourquoi il est juste de considérer la diversité des plantes comme une ressource non renouvelable.
2. **ET SI ?** ► Comment les phylogénèses pourraient-elles aider les chercheurs à concevoir plus efficacement de nouveaux médicaments dérivés des végétaux ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

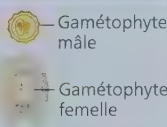
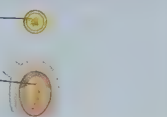
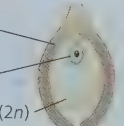

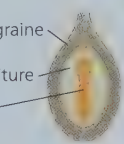


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 30.1

Les graines et les grains de pollen sont des adaptations déterminantes de la vie sur la terre ferme (p. 698 à 700)

Cinq caractères dérivés des vasculaires à graines	
Des gamétophytes de taille réduite	Des gamétophytes mâles et femelles (n) microscopiques sont nourris et protégés par le sporophyte ($2n$). 
L'hétérosporie	Microspore (devenant un gamétophyte mâle) Mégaspore (devenant un gamétophyte femelle) 
Les ovules	Ovule (gymnosperme) 
Le pollen	Les grains de pollen permettent d'éliminer le besoin d'eau pour la fécondation. 
Les graines	Les graines sont protégées et survivent mieux que les spores, qui ne le sont pas, et peuvent être transportées sur de grandes distances. 

? En quoi les parties d'un ovule (tégument, mégaspore, mégasporange) ressemblent-elles aux parties d'une graine ?

CONCEPT 30.2

Chez les gymnospermes, les graines sont généralement « nues », et portées sur des cônes (p. 700 à 703)

- Le cycle de développement des gymnospermes présente habituellement les grandes caractéristiques suivantes : la prédominance du sporophyte, le développement de graines à partir d'ovules fertilisés et le rôle du pollen en tant qu'agent de la fécondation.

- Les archives géologiques révèlent que les gymnospermes sont apparues tôt dans l'histoire des végétaux et qu'elles ont dominé les écosystèmes terrestres au cours du Mésozoïque. Les vasculaires à graines modernes peuvent être divisées en deux groupes monophylétiques : les gymnospermes et les angiospermes. Les gymnospermes modernes comprennent les cycadophytes (cycas), les ginkgophytes (*Ginkgo biloba*), les gnétophytes (*Welwitschia mirabilis*) et les pinophytes (**conifères**).

? Bien qu'on dénombre moins de 1 000 espèces de gymnospermes, le groupe connaît une remarquable longévité évolutive, de grandes aptitudes d'adaptation et une importante distribution géographique. Expliquez pourquoi.

CONCEPT 30.3

Chez les angiospermes, les fleurs et les fruits sont des adaptations à la reproduction (p. 703 à 713)

- La **fleur** se compose en général de quatre types de feuilles modifiées : les **sépales**, les **pétales**, les **étamines** (qui produisent le pollen) et les **carpelles** (qui produisent les ovules). Une fois mure, l'**ovaire** devient un **fruit** dont les graines peuvent être dispersées par le vent, l'eau ou des animaux.
- Les plantes à fleurs sont apparues il y a environ 140 millions d'années. Vers la moitié du Crétacé (il y a 100 millions d'années), elles ont commencé à dominer certains écosystèmes terrestres. Certaines analyses des données paléontologiques et phylogénétiques nous éclairent sur l'origine des fleurs.
- Plusieurs groupes d'**angiospermes basales** ont été découverts. Les **magnoliidées**, les **monocotylédones** et les **eudicotylédones** sont les autres grands clades d'angiospermes.
- La pollinisation et d'autres interactions entre les angiospermes et les animaux pourraient avoir contribué à la prolifération des végétaux à fleurs au cours des 100 millions d'années écoulées depuis leur apparition.

? Expliquez pourquoi Darwin a qualifié l'origine des angiospermes d'« affreux mystère », et décrivez les connaissances acquises grâce à l'analyse des données paléontologiques et phylogénétiques.

CONCEPT 30.4

Le bien-être des humains est fortement tributaire des vasculaires à graines (p. 713 et 714)

- Les humains ne peuvent se passer des vasculaires à graines, qui leur fournissent de la nourriture, du bois et de nombreux médicaments.
- La destruction des habitats provoque l'extinction de nombreuses espèces végétales et des animaux qui s'en nourrissent.

? Expliquez pourquoi la destruction de ce qui reste des forêts tropicales humides pourrait nuire à l'humanité et provoquer une extinction massive.

Évaluation

NIVEAU 1: CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Chez une angiosperme, le mégasporange se trouve:
 - dans le style de la fleur.
 - à l'intérieur du stigmate d'une fleur.
 - à l'intérieur d'un ovule situé dans l'ovaire d'une fleur.
 - à l'intérieur des sacs polliniques, dans les anthères situées à l'extrémité d'une étamine.
- Trois des quatre caractères suivants comptent parmi les principales caractéristiques des vasculaires à graines qui favorisent la vie sur terre. Quelle est l'exception?
 - Homosporie.
 - Pollen.
 - Gamétophytes de taille réduite.
 - Graines.
- Parmi les cellules d'angiosperme suivantes, laquelle n'est pas associée au nombre correct de chromosomes (n ou $2n$)?
 - Oosphère - n .
 - Mégaspore - $2n$.
 - Microspore - n .
 - Zygote - $2n$.
- Les caractéristiques suivantes permettent de distinguer les angiospermes et les gymnospermes des autres végétaux, sauf une. Laquelle?
 - Les gamétophytes dépendants.
 - Les ovules.
 - Le pollen.
 - L'alternance des générations.
- Les gymnospermes et les angiospermes ont en commun toutes les caractéristiques suivantes sauf une. Laquelle?
 - Les graines.
 - Le pollen.
 - Les ovaires.
 - Les ovules.

NIVEAU 2: APPLICATION ET ANALYSE

- FAITES UN DESSIN** ► Placez les lettres *a* à *d* dans l'arbre phylogénétique ci-dessous pour indiquer quand les caractères dérivés suivants sont apparus.
 - Les fleurs.
 - Les embryons.
 - Les graines.
 - Le tissu conducteur.



7. LIEN AVEC L'ÉVOLUTION

L'histoire du vivant a été ponctuée de plusieurs extinctions massives. Par exemple, l'impact d'une météorite pourrait être responsable de la disparition de presque tous les dinosaures et de nombreux organismes marins à la fin du Crétacé (voir le concept 25.4). Les fossiles indiquent que les végétaux ont été moins durement touchés par cette extinction. Quelles adaptations pourraient expliquer que les végétaux aient mieux résisté à cette catastrophe que les animaux ?

NIVEAU 3: SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

8. INVESTIGATION

FAITES UN DESSIN ► Comme vous le verrez au concept 38.1, la gamétophyte femelle des angiospermes comporte habituellement sept cellules, dont l'une, la cellule centrale, contient deux noyaux haploïdes. Après la double fécondation, cette cellule centrale produit l'albumen, qui est triploïde. Puisque les magnoliidées, les monocotylédones et les eudicotylédones ont généralement des gamétophytes femelles avec sept cellules et de l'albumen triploïde, les scientifiques présument qu'il s'agit là d'une condition ancestrale des angiospermes. C'est cependant compter sans quelques découvertes récentes :

- Notre compréhension de la phylogénèse des angiospermes correspond maintenant à celle que montre la figure 30.14b.
 - Amborella trichopoda* présente des gamétophytes femelles à huit cellules et un albumen triploïde.
 - Les nymphéas et l'anis étoilé ont des gamétophytes femelles à quatre cellules et un albumen diploïde.
- Dessinez une phylogénèse des angiospermes (voir la figure 30.14b) en y intégrant les données ci-dessus concernant le nombre de cellules des gamétophytes femelles et la ploïdie de l'albumen. Faites l'hypothèse que les gamétophytes femelles de toutes les espèces apparentées à l'anis étoilé ont quatre cellules et que leur albumen est diploïde.
 - Que laisse entrevoir votre phylogénèse quant à l'évolution du gamétophyte femelle et de l'albumen chez les angiospermes ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.