



SCIENCES SUP

Atlas

Prépas • Licence • CAPES

ATLAS BIOLOGIE VÉGÉTALE

1. Organisation des plantes sans fleurs, algues et champignons

7^e édition

***Jean-Claude Roland
Hayat El Maarouf-Bouteau
François Bouteau***

Algeria-Educ.com

DUNOD

ATLAS **BIOLOGIE VÉGÉTALE**

1. Organisation des plantes sans fleurs, algues et champignons

Consultez nos parutions sur dunod.com

Dunod Éditeur, édition de Syntex, Microsoft Press, ETSF, Ediscience, Inter ditions

Recherche [] [x]

Ediscience
ETSF
Inter ditions
Microsoft Press

Accueil | Contacts

Interviews

Reinventer les RH : urgence !
Giles Verrier

Ramassez 2008 : sortez la nouvelle formule !
Thierry de Montbrail

toutes les interviews

Club Enquêtes
Inscrivez-vous !

Événements

Découvrez le **certificat Profession dirigeant**

En librairie ce mois-ci

Développement personnel et coaching : découvrez le **MOULIN à idées**
www.editions.com

Les livres

Sciences et Technologies | Informatique | Gestion et Management | Sciences Humaines

Bacchus 2008
Dictionnaire de la culture de la vigne
Jean-Pierre Couderc, Hervé Marin, François d'Hauteville, Éberne Montagne

Profession dirigeant
De la conception du changement à l'action
Gérard Roth, Michal Kuratka

PYTHON
Pour tous les développeurs
Tarek Ziade

100 questions à poser à un sportif
Yvan Paquet, Pascal Lepran, Elisabeth Rusnet, Stéphanie Rusnet

LES BIBLIOTHÈQUES DES MÉTIERS

- Bibliothèque du DSI
- Gestion industrielle
- Métiers de la vigne et du vin
- Marketing et Communication
- Directeur d'établissement social et médico-social
- Toutes les bibliothèques

LES MANIFESTATIONS

- Action sociale
- Psychologie
- Développement personnel et Bien-être
- Entreprise
- Expertise comptable
- Informatique et NTIC
- Industrie
- Toutes les newsletters

Librairie des métiers | newsletters | MicrosoftPress | ediscience.net | expert-exp.com

Notice légale

ATLAS

BIOLOGIE VÉGÉTALE

1. Organisation des plantes sans fleurs, algues et champignons

Jean-Claude Roland

Ancien Professeur à l'université Pierre-et-Marie Curie (Paris 6)

Hayat El Maarouf-Bouteau

Maître de conférences à l'université Pierre-et-Marie Curie (Paris 6)

François Bouteau

Maître de conférences à l'université Paris Diderot (Paris 7)

7^e édition

DUNOD

Brigitte Vian est co-auteur des cinq premières éditions de cet ouvrage.

Vous pouvez consulter notre catalogue sur internet :
<http://www.dunod.com>

Illustration de couverture : Digital Vision

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>		<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	---	--

© Dunod, Paris, 1999, 2004, 2008

© Masson / 1980, 1992, 1997, pour les précédentes éditions
ISBN 978-2-10-053795-2

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

« J'avoue que les difficultés que j'ai éprouvées dans l'étude des plantes m'ont donné quelques idées sur les moyens de la faciliter et de la rendre utile aux autres en suivant le fil du système végétal... Je vous propose de prendre quelques notions préliminaires de la structure végétale ou de l'organisation des plantes, afin, dussiez-vous ne faire que quelques pas dans le plus beau, le plus riche des trois règnes de la nature, d'y marcher au moins avec quelques lumières ».

Jean-Jacques Rousseau

Avant-propos

CET OUVRAGE complète deux Atlas publiés aux éditions Dunod : l'*Atlas de Biologie cellulaire* et l'*Atlas de Biologie végétale* consacré aux plantes à fleurs. Ces dernières également appelées Phanérogames (de *phaneros* : apparent et *gamos* : union) sont les végétaux les plus évolués et dominant en milieu terrestre.

Le présent volume est consacré aux plantes sans fleurs ou Cryptogames (de *kruptos* : caché et *gamos* : union), aux algues et aux champignons.

Historiquement, les *Cryptogames* constituent un vaste ensemble comportant les Algues, les Champignons, les Bryophytes et les Ptéridophytes. S'il est maintenant bien établi que les champignons forment un règne à part et que les algues ne constituent pas un groupe monophyllétique, l'étude des algues vertes, des Bryophytes et des Ptéridophytes, illustre néanmoins le passage d'organismes unicellulaires à des individus pluricellulaires de plus en plus complexes dont les espèces les plus évoluées ont réalisé la conquête du milieu terrestre.

La longue histoire des plantes sans fleurs est jalonnée d'essais, d'erreurs, de progrès qui traduisent une plasticité remarquable et des potentialités multiples. Elle illustre les difficultés rencontrées par le monde vivant pour s'adapter aux conditions de vie dans et hors de l'eau. C'est pourquoi sont présentées les *Préphanérogames*, « groupe intermédiaire » qui, en prenant le relais des *Ptéridophytes*, ont réalisé l'ovule (ou prégraine), étape essentielle dans l'évolution de la reproduction sexuée et du cycle de développement.

Dans cette septième édition, un cahier de huit pages en couleur a été introduit afin d'apporter plus de précisions sur les diverses structures citées dans le texte. Les données évolutives ont été revues et précisées au vu des nouvelles données de classification notamment dans l'introduction.

Comme les précédents Atlas, ce volume a le souci de présenter, de façon simple, une documentation associant les données classiques aux résultats obtenus au niveau ultra-structural. L'illustration photographique est complétée par un texte et des schémas synthétiques se situant au niveau des programmes de licence. Cet ouvrage sera également précieux pour la préparation aux concours de recrutement de l'enseignement du second degré (CAPES, Agrégation...).

Cette nouvelle édition est aussi l'occasion de rendre hommage à notre maître et ami Jean Claude Roland aujourd'hui disparu. Ces Atlas de Biologie Végétale pour lesquels il avait réuni une impressionnante documentation ont, comme il l'avait souhaité, déjà aidé de nombreuses générations d'étudiants et aussi de nombreux enseignants de biologie depuis bientôt trente ans.

Hayat El Maarouf-Bouteau et François Bouteau

Sommaire

AVANT-PROPOS	5
INTRODUCTION	8
1. ALGUES	11
2. CHAMPIGNONS	36
3. BRYOPHYTES	63
CAHIER COULEUR	72
4. PTÉRIDOPHYTES	85
5. VERS LES PLANTES À FLEURS ET À GRAINES : PRÉPHANÉROGAMES OU PRÉSPERMAPHYTES	115
RÉFÉRENCES ET BIBLIOGRAPHIE	137
INDEX	139

Abréviations communes aux cycles de développement (pages 30, 34, 35, 81, 99, 108-123) :

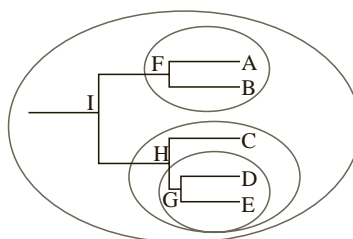
RC	Réduction chromatique (méiose)
F	Fécondation
Z	Zygote (œuf)
2n	Sporophyte (diplophase)
n	Gamétophyte (haplophase)

Introduction

Les groupes d'organismes, algues, champignons, plantes terrestres, présentés dans cet Atlas ont été étudiés depuis des siècles par de nombreux savants. Ces organismes, ont été classés parmi les végétaux depuis Aristote, il y a environ 2 500 ans et définis, de façon simplifiée, comme végétaux immobiles par opposition aux animaux mobiles. Les classifications anciennes sont fondées sur les ressemblances entre organismes, le choix des caractères et l'évolution des classifications étant intimement liés aux outils et techniques disponibles à chaque époque pour les observations. Ces vingt dernières années les classifications modernes des organismes eucaryotes ont remis en cause la définition des végétaux. Les classifications phylogénétiques actuelles distinguent des groupes monophylétiques réunissant un ancêtre commun et tous ces descendants. Leur objectif n'est plus uniquement de classer les organismes en fonction de différents critères mais aussi de retracer leur histoire évolutive. Cette révolution de la systématique (discipline qui examine les liens de parenté entre organismes et propose leur classification) est en grande partie due à l'apparition des techniques de biologie moléculaire qui ont permis d'ajouter au panel de caractères utilisés pour les classifications la comparaison de séquences de gènes ou de protéines. Ces comparaisons permettent de repérer d'éventuels liens de parenté même si l'histoire évolutive des organismes comparés a pu faire fortement diverger des caractères biochimiques ou morphologiques. De fait, la position de nombreuses espèces dans les classifications a été, et est encore, rediscutée.

Dans ce contexte la définition d'un végétal est devenue relativement complexe dans ce sens ou l'on ne peut pas regrouper tous les végétaux au sens d'Aristote dans un groupe monophylétique. En effet, même en excluant d'emblée les champignons hétérotrophes vis-à-vis du carbone, l'ensemble des organismes eucaryotes capables d'effectuer la photosynthèse grâce à des plastides intracellulaires ne sont pas tous apparentés. Si ces organismes partagent souvent des caractéristiques cellulaires telles que la présence d'une paroi protec-

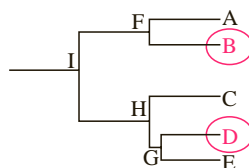
trice et une grande vacuole cela est vraisemblablement le fruit d'évolutions consécutives à l'acquisition du plaste. Une cellule photosynthétique, donc autotrophe vis-à-vis du carbone, peut se permettre de se protéger au moyen d'une paroi sans que cela nuise à sa capacité à se nourrir. Par contre, l'acquisition de cette paroi si elle revêt un intérêt certain pour se protéger de l'environnement a vraisemblablement induit l'apparition de la vacuole compartiment permettant de stocker les déchets que la cellule ne pouvait plus rejeter à l'extérieur contre sa propre paroi. Ces trois caractéristiques typiquement végétales, présence de plaste, vacuole et paroi, sont le fruit direct ou induit de mécanismes d'endosymbiose au cours desquels différentes lignées d'eucaryotes ont acquis par phagocytose puis co-évolution un plaste capable d'effectuer la photosynthèse. Ces caractéristiques illustrent des phénomènes de convergence évolutive qui ont conduit ces différentes lignées à adopter indépendamment des caractères morphologiques et physiologiques semblables. En effet, s'il est actuellement admis que la lignée verte (Streptophyta, Chlorophyta et Rhodophyta) est issue de l'endosymbiose primaire, événement unique constitué par la phagocytose d'une cyanobactérie par un unicellulaire primitif hétérotrophe vis-à-vis du carbone devenant le premier



Groupes monophylétiques :

Un ancêtre commun (I).

Tous les descendants de cet ancêtre.



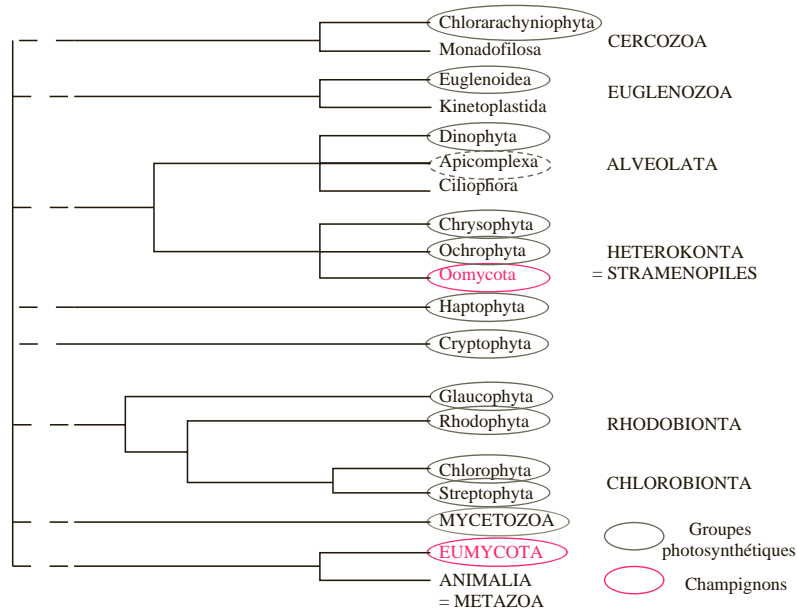
Groupes polyphylétiques :

Pas d'ancêtre commun direct pour F et G.

eucaryote photosynthétique (une algue), il est aussi évident que différentes autres lignées photosynthétiques sont issues d'endosymbioses secondaires, voire tertiaires, impliquant différentes lignées d'organismes unicellulaires hétérotrophes phagocytant des eucaryotes déjà photosynthétiques. Un des apports des analyses de séquences d'ADN nucléaires a été de révéler les groupes frères non photosynthétiques pour les différents groupes chlorophylliens au-delà des divergences évolutives et donc morphologiques liées à des modes de nutrition différents chez les groupes frères. La multiplicité des phénomènes d'endosymbiose explique donc aisément l'apparition de différentes lignées eucaryotes photosynthétiques, donc végétales, mais ne présentant pas d'ancêtre commun, donc polyphylétiques.

Les organismes décrits dans cet ouvrage ont donc été classifiés depuis des siècles par les botanistes sur des critères essentiellement morphologiques. Même si les classifications issues de ces études sont parfois remises en cause actuellement, leur pertinence et leur utilité demeurent puisque même si elles ne reflètent, dans le pire des cas, que des stratégies adaptatives communes conduisant à des convergences morphologiques et physiologiques d'organismes évolutivement distants, elles permettent d'utiles regroupements notamment lors d'étude de terrain. Ainsi, les algues, organismes photosynthétiques généralement inféodés aux milieux aquatiques, ne constituent pas un groupe monophylétique mais rassemble des organismes assez semblables pour que l'on ait besoin d'un nom pour les désigner. De même, les champignons bien que non photosynthétiques sont classiquement étudiés par les botanistes du fait de la ressemblance de leurs cellules avec les cellules végétales et de leur immobilité. S'il est évident depuis longtemps que les champignons et les plantes chlorophylliennes ne peuvent pas constituer un groupe monophylétique, ce n'est que plus récemment qu'il est admis que le groupe des champignons n'est lui-même pas monophylétique mais rassemble des « champignons vrais » ou Eumycètes et des Oomycètes, proches d'algues brunes hétérocontées, sur des critères morphologiques, fins filaments de cellules pourvues d'une paroi et d'une vacuole, liés là encore à une convergence évolutive due à leur mode de nutrition par absorption.

Les classifications anciennes n'ont donc pas toujours rassemblé des groupes monophylétiques mais ont créé des regroupements encore forts utiles pour décrire les organismes et leur diversité comme cela est proposé dans cet Atlas de Biologie Végétale depuis bientôt trente années.

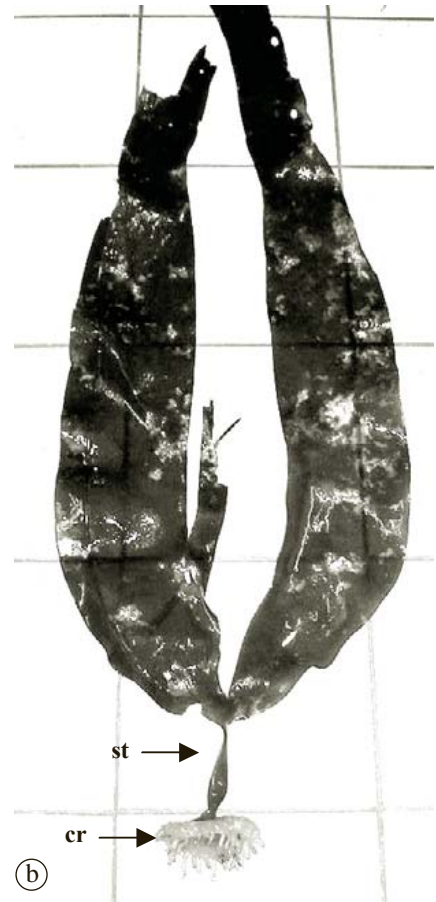


1-1. Algues marines.



(a)

a. Ulve ou laitue de mer. Algue verte dont le thalle est une mince lame formée de deux assises cellulaires ($\times 0,2$).



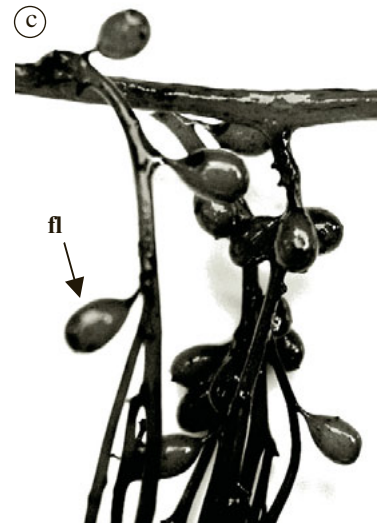
(b)

b. Une des laminaires, *Saccorhiza*, algue brune très commune sur le littoral atlantique. Solidement fixée au rocher par des crampons, **cr**, elle comporte un stipe étroit, **st**, et une lame qui, suivant les espèces et les faciès, et plus ou moins digitée et déchiquetée par les vagues ($\times 0,1$).



(d)

d. *Laurentia*. Algue rouge dont le thalle est formé d'articles en tonneau ($\times 4$).



c. Sargasse. Algue brune représentant un cas particulier car bien que de grande dimension elle forme des prairies entièrement flottantes. L'appareil végétatif est divisé en plusieurs parties. Les rameaux portent des flotteurs sphériques, **fl**, remplis de gaz. ($\times 2$).

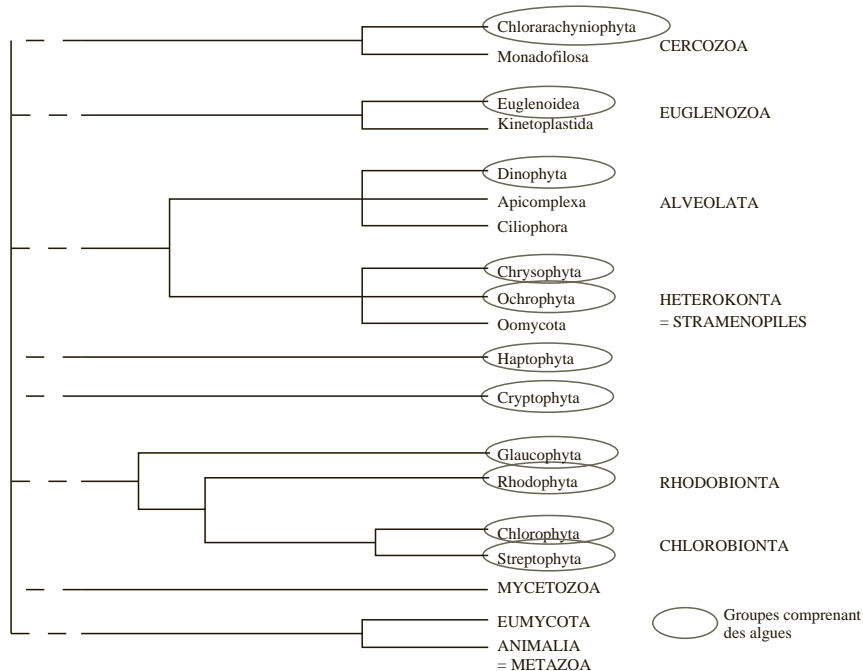
1 Algues

Les Algues, ou *Phycophytes* (du gr. *phukos* = algue ; *phuton* = plantes), sont des **Thallophytes chlorophylliens**, c'est-à-dire des organismes capables de photosynthèse. Elles sont donc *autotrophes*.

Les Algues sont, typiquement, des *organismes aquatiques*. Du point de vue écologique, elles constituent le premier maillon des chaînes alimentaires : ce sont les *producteurs* quasi exclusifs des mers et des océans (7/10 de la surface du globe). Elles sont fréquentes aussi en eau douce (lacs, mares, ruisseaux). Elles sont plus rares en milieu aérien.

Pour réaliser la photosynthèse, les Algues sont tributaires de la *lumière*. Or celle-ci est absorbée par l'eau et à quelques mètres de profondeur l'éclairement devient insuffisant pour assurer une assimilation compensant les pertes dues à la

respiration. Les Algues sont limitées pour cette raison en milieu aquatique à une zone superficielle qui, en général, ne dépasse pas 40 à 60 mètres de profondeur (ce qui, à l'échelle océanique représente une mince pellicule ; au-delà, le milieu marin est dépourvu de producteurs). On distingue dans les populations algales deux grands ensembles. Le premier est constitué d'espèces qui flottent ou nagent en pleine eau ; elles sont en général microscopiques et souvent unicellulaires. Elles forment la partie végétale et productrice du plancton et *phytoplankton* (du gr. *plankton* = errant). Le second ensemble – appelé *phytobenthos* (du gr. *benthos* = fond) – est constitué par des espèces fixées au fond. Elles constituent en particulier une riche frange de végétation sur le littoral. Parmi ces *Algues côtières* se rencontrent des espèces dont les thalles atteignent de grandes dimensions et un degré élevé d'organisation pluricellulaire.



Les Algues ont des couleurs variées dues à la présence de *pigments* masquant plus ou moins la chlorophylle. Ce caractère conduit à subdiviser le groupe en trois grandes lignées qui s'opposent par un ensemble de caractères biochimiques, structuraux et fonctionnels : les *Algues Vertes*, les *Algues Brunes* et les *Algues Rouges*. Chaque lignée renferme des espèces *unicellulaires*, considérées souvent comme primitives, et des espèces *pluricellulaires* de complexité croissante dans lesquelles la division du travail physiologique est progressivement plus marquée (cf planche 2, cahier couleur).

L'examen de ces végétaux révèle une grande plasticité et montre de *nombreux essais évolutifs* concrétisés, dans la nature actuelle, par une grande diversité de *plans d'organisation* et de *modes de reproduction* qui sont à l'origine de *cycles de développement variés*. Un des intérêts de l'étude des Algues est qu'elles fournissent des fils conducteurs sur les étapes qui ont marqué la progression des formes.

Les données récentes de la biologie moléculaire indiquent qu'elles sont à l'origine de l'ensemble des groupes végétaux actuels, vraisemblablement par endosymbiose d'une cyanobactérie (Procaryote chlorophyllien) qui a évolué en plaste dans une cellule eucaryote archaïque, et dont l'ancêtre est commun pour les Algues Rouges et Algues Vertes ; de ces dernières ont émergé les Embryophytes.

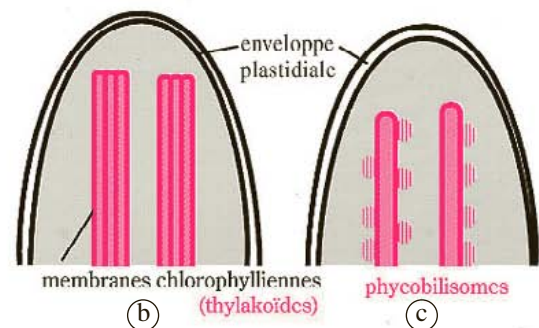
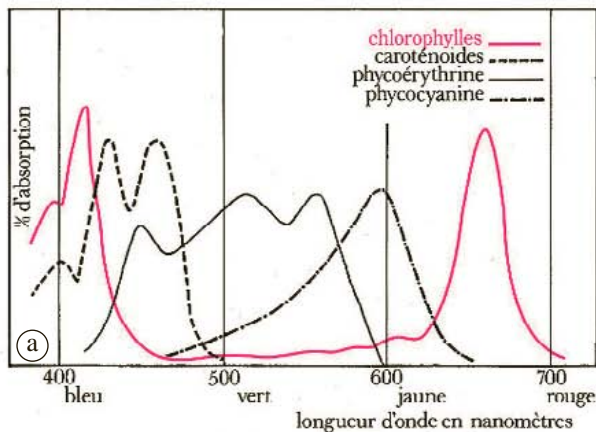
Caractères cytologiques. Les plastes

On reconnaît dans la cellule algale les organites habituels des Eucaryotes. La variabilité du groupe apparaît à l'échelle cytologique, surtout au niveau de l'appareil locomoteur, présent ou non, des parois, plus ou moins développées et chimiquement diversifiées, et des plastes. Toutes les algues sont pourvues de plastes renfermant de la chlorophylle. Les Algues Vertes contiennent des chlorophylles a et b qui assurent une photosynthèse semblable à celle des embryophytes (on s'accorde pour penser qu'elles sont à l'origine de ces dernières ; ensemble elles constituent le groupe des *Chlorophytes*).

Les Algues Brunes et Rouges contiennent seulement de la chlorophylle a qui est associée à des *pigments surnuméraires*. Les Algues Brunes élaborent une grande quantité de *caroténoïdes* (carotène, xanthophylle) qui dissimulent la couleur verte (cf planche 2, cahier couleur). Il s'agit bien de pigments ajoutés à la chlorophylle puisqu'il suffit par exemple de mettre du varech brun dans l'eau chaude pour voir diffuser les pigments foncés et faire apparaître la couleur verte de l'algue. Les Algues Rouges élaborent deux protéines colorées ou *phycobilines* : la phycoérythrine, rouge, (cf planche 2, cahier couleur) et la phycocyanine, bleue. Les pigments surnuméraires captent certaines radiations du spectre solaire non utilisées par la chlorophylle et les transmettent à cette dernière qui transforme l'énergie lumineuse en énergie chimique. Ce sont donc des « collecteurs d'énergie » permettant l'utilisation d'une large gamme de lumière. On sait que l'eau absorbe les radiations lumineuses dans l'ordre décroissant de leur longueur d'onde. En milieu aquatique, les radiations rouges sont donc les premières à disparaître. Or, ce sont les plus actives sur la chlorophylle. La présence de pigments collecteurs permet une utilisation des radiations, notamment des radiations vertes et bleues, qui pénètrent plus profondément.

Les espèces les plus primitives renferment un plaste volumineux et unique. Au cours de l'évolution la lame plastidiale se morcelle en nombreux petits plastes lenticulaires. Les membranes chlorophylliennes, ou thylakoïdes, ont un agencement variable selon les lignées.

Chez les Algues Rouges, les thylakoïdes restent séparés les uns des autres et sont pourvus sur leur face externe de granules ou phycobilisomes renfermant les phycobilines. Chez les Algues Brunes comme le fucus et les laminaires, les thylakoïdes sont accolés par trois à cinq sur toute leur longueur. Les Algues Vertes les plus évoluées construisent des empilements membranaires localisés, semblables aux granums des chloroplastes des embryophytes. Les plastes de nombreuses algues possèdent des inclusions caractéristiques de nature protéique, les *pyrénoïdes* dont le nombre, la forme, la structure et la localisation sont spécifiques. Les plastes des Algues Vertes élaborent de l'amidon, ceux des Algues Brunes et Rouges n'en stockent pas. Ces dernières peuvent synthétiser des réserves, glucidiques ou non, mais hors du plaste, dans le cytoplasme.



1-2. Pigments photosynthétiques et ultrastructure de plastes d'algues.

a. Spectre d'absorption. Réunis, ces pigments absorbent l'ensemble des radiations visibles du spectre solaire.

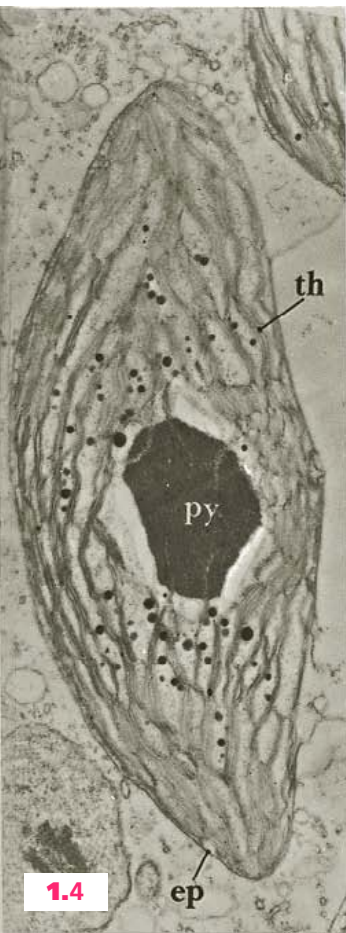
b. Plastes verts ou bruns avec accolement de thylakoïdes.

c. Plaste d'Algue Rouge. Thylakoïdes séparés portant les phycobilisomes à pigments surnuméraires.



1.3

1-3. Paroi. Il s'agit ici d'une espèce unicellulaire (*Valonia*) qui élabore de la *cellulose* dont on voit les longues microfibrilles entrecroisées. (× 22 000).



1.4



1.5



1.6

1-4 à 1-6. Plastes. (Clichés G. Giraud).

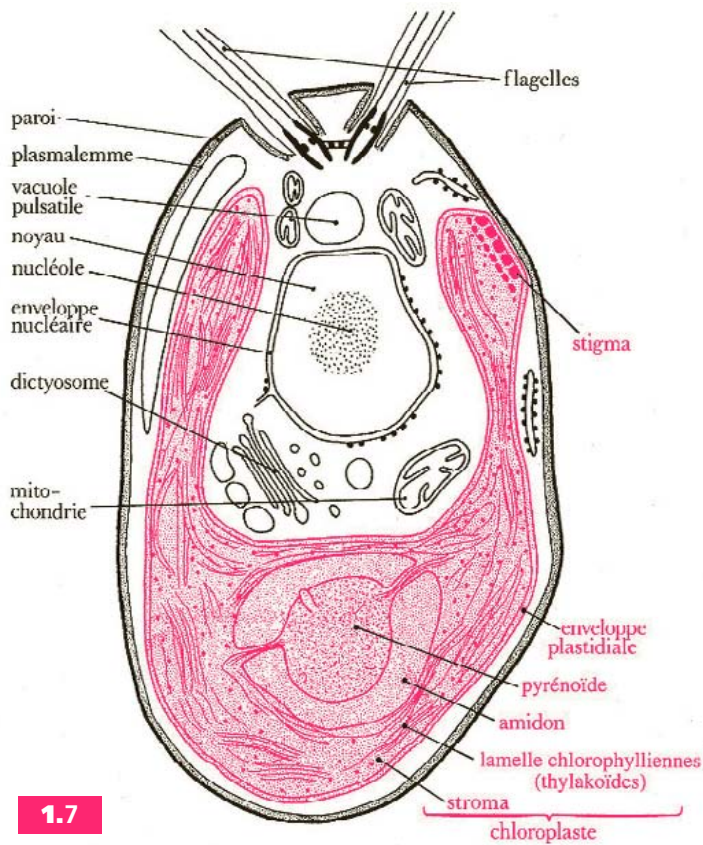
- 1-4. Algue Verte (*Bryopsis*).** Pyrénioïde, **py**, central et thylakoïdes, **th**, localement accolés en ébauches de granums. (× 9 000).
1-5. Algue Rouge (*Porphyridium*). L'aspect ponctué des thylakoïdes, **th**, est dû aux phycobilisomes. Amidon, **a**, situé à l'extérieur du plaste. (× 45 000).
1-6. Algue Brune (Fucus vésiculeux). Thylakoïdes, **th**, accolés par groupes sur toute la longueur du plaste, formant une sorte de « granum géant ». (× 20 000). **ep**, enveloppe plastidiale.

Le *Chlamydomonas*

C'est une Algue Verte unicellulaire appartenant au plancton d'eau douce. La cellule est mobile grâce à un appareil cinétique comportant deux flagelles ou fouets, situés à l'avant du corps. L'essentiel du volume cellulaire est occupé par un chloroplaste incurvé en forme de cloche. À sa base, un gros pyrénioïde est entouré de grains d'amidon. Les thylakoïdes forment de longs saccules dispersés dans le stroma du plaste. Un stigma est situé juste sous la paroi et le plasmalemme dans la région antérieure. C'est une aire spécialisée du plaste constituée par une accumulation de globules lipidiques contenant des pigments caroténoïdes pourpres ou oranges. Le stigma est une sorte d'« œil primitif » qui semble intervenir dans les réactions photosensibles de la cellule (orientation des déplacements par rapport à la lumière).

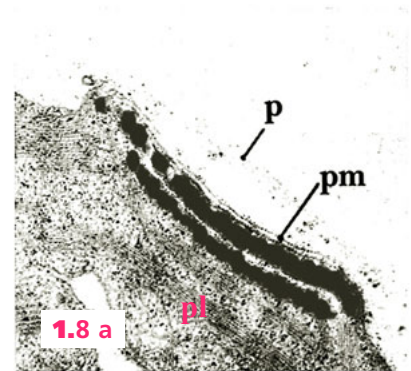
La paroi est mince mais continue et rigide ; elle est de nature glycoprotéique. Le noyau est central. Une vacuole pulsatile, située près de la base des flagelles, se contracte et se vide périodiquement. Les autres organites sont ceux d'une cellule eucaryote habituelle.

À la fois *autotrophe* par son chloroplaste et *mobile* par ses flagelles, le *Chlamydomonas* réunit des caractéristiques végétales (photosynthèse) et animales (locomotion). Il est par sa structure apparenté à plusieurs lignées d'Algues unicellulaires ou pluricellulaires ayant évolué dans plusieurs directions. On le considère comme une espèce primitive proche d'un « archétype » ou forme ancestrale hypothétique d'où seraient issus des organismes plus différenciés.

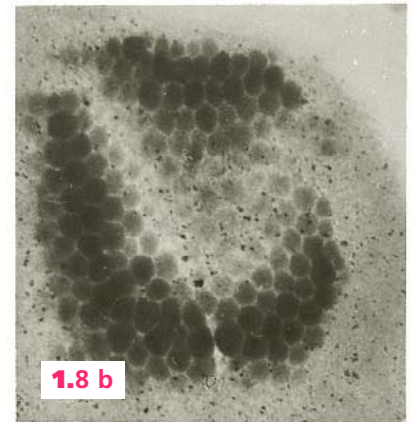


1.7

1-7. Organisation d'une cellule de *Chlamydomonas*.



1.8 a



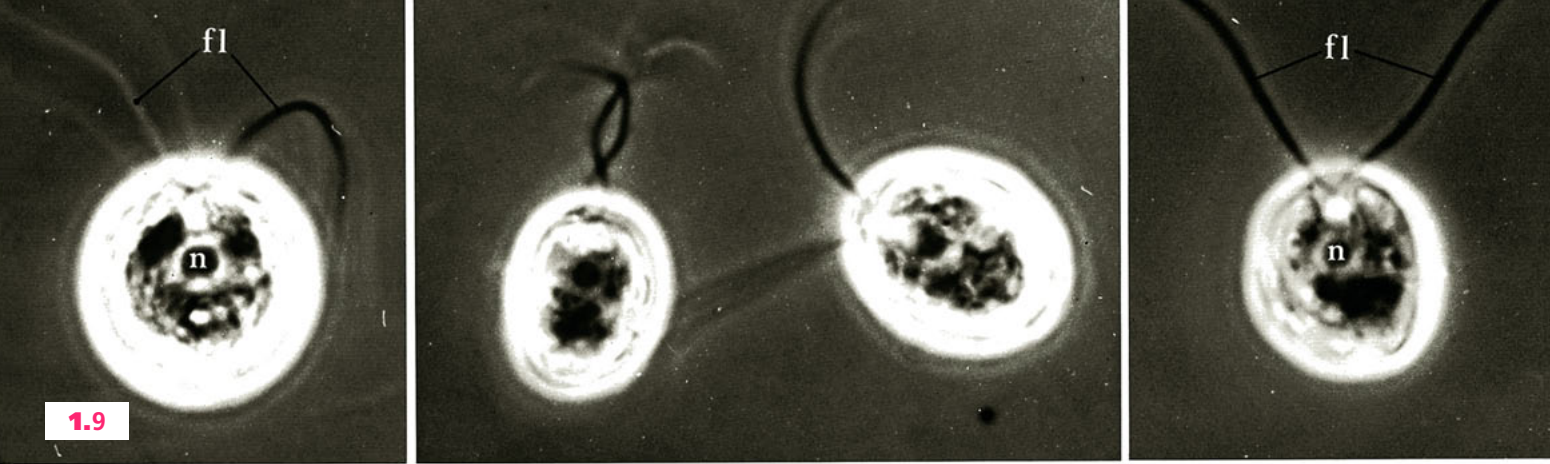
1.8 b

1-8. Stigma. (Clichés G. Giraud) (× 25 000).

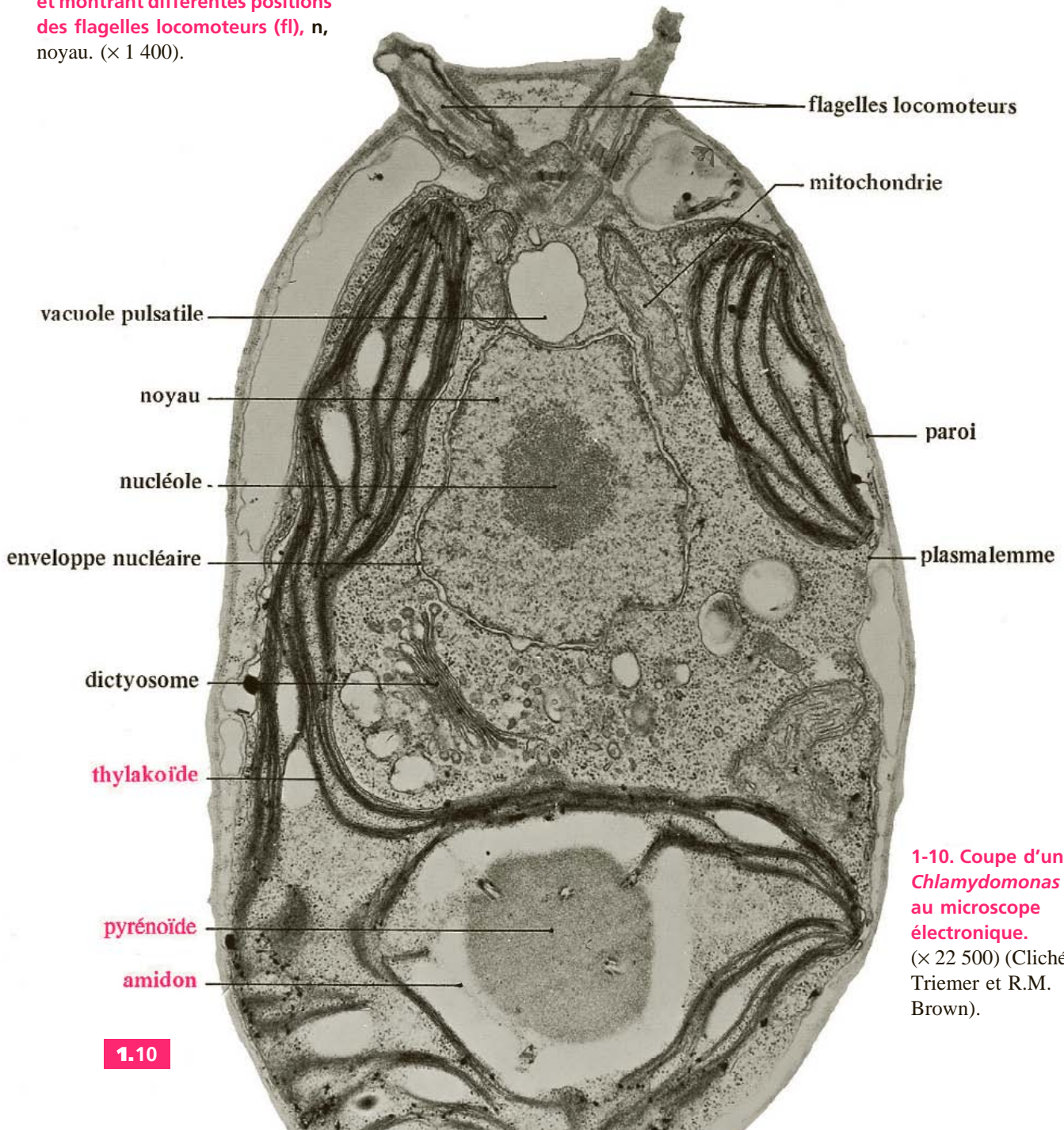
a. Coupe transversale. p, paroi ;

pm, plasmalemme ; pl, plaste.

b. Coupe tangentielle à la surface.



1-9. *Chlamydomonas* nageant et montrant différentes positions des flagelles locomoteurs (fl), n, noyau. ($\times 1\,400$).

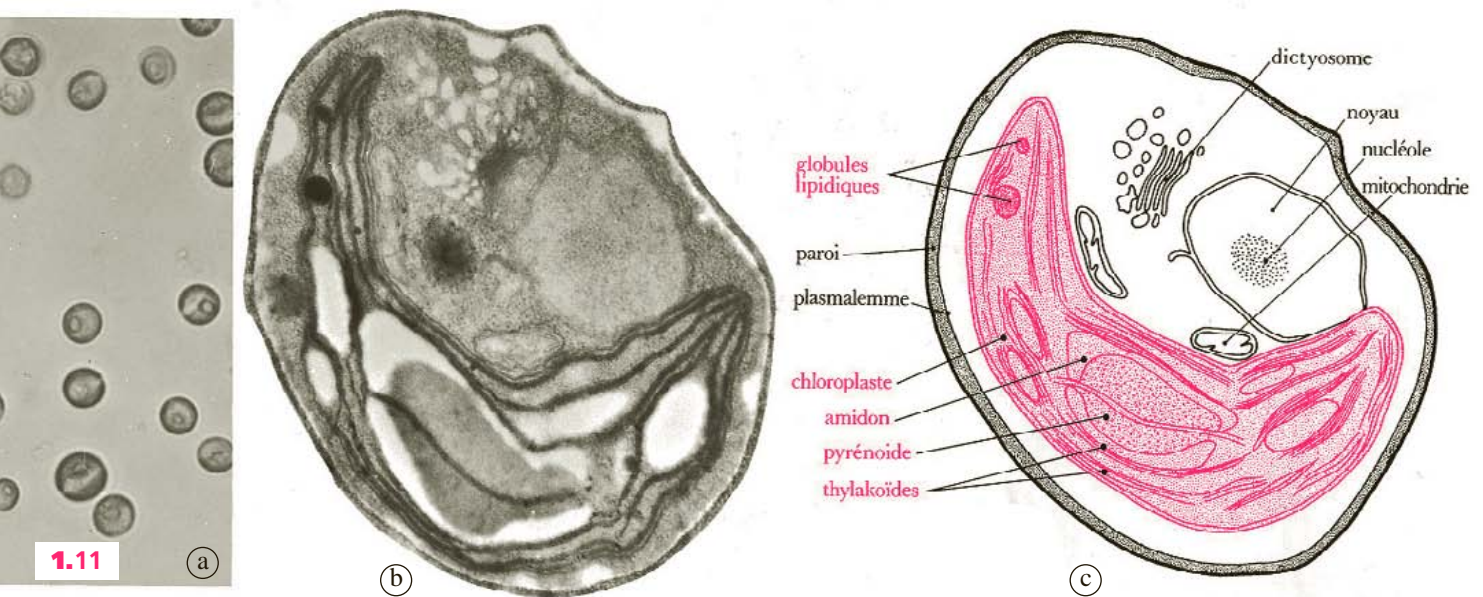


1-10. Coupe d'un *Chlamydomonas* vue au microscope électronique. ($\times 22\,500$) (Cliché R.E. Triemer et R.M. Brown).

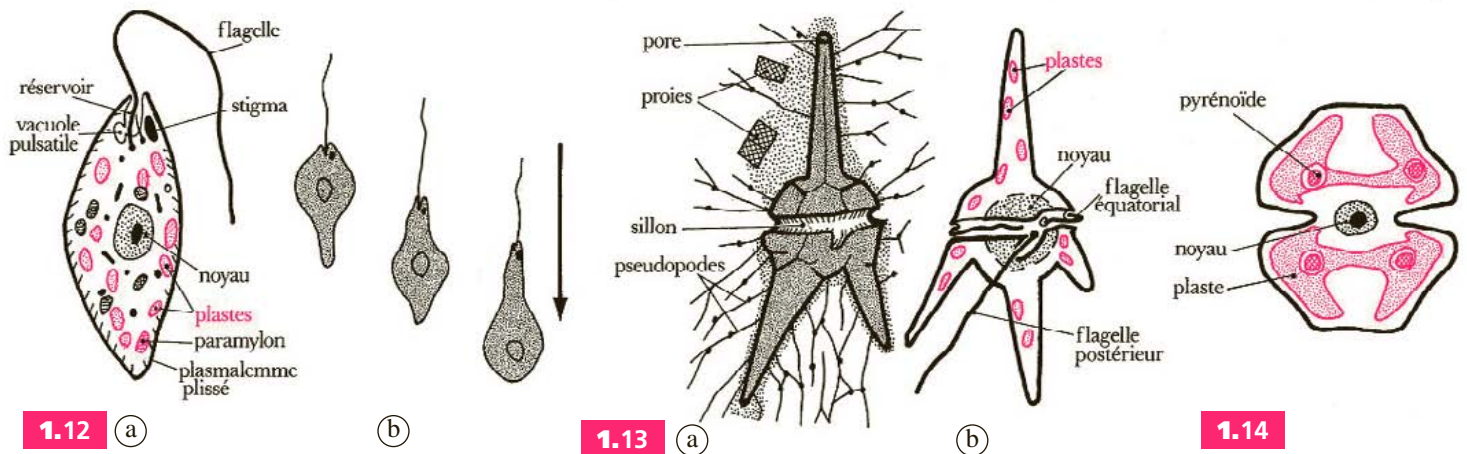
Exemples d'algues unicellulaires

Les algues unicellulaires, ou *Protophytes*, sont très nombreuses et variées. Elles vivent soit en pleine eau, soit fixées sur des substrats divers (rochers, coquillages...).

La chlorelle est une espèce *non flagellée* d'eau douce, souvent cultivée au laboratoire en particulier pour des études fines de photosynthèse. À l'appareil cinétique près, ici absent, elle présente de grandes similitudes avec le *Chlamydomonas*. *Cosmarium* et *Micrasterias* sont également des cellules dépourvues de moyens de locomotion. Par contre, un nombre élevé d'espèces unicellulaires est capable de déplacements actifs. On regroupe sous le nom de *Phytoflagellés* les espèces qui, comme l'euglène et le *Ceratium* ont un appareil locomoteur comportant des fouets ou flagelles locomoteurs. L'euglène est en outre capable de mouvements amiboïdes car son corps n'est pas limité par une paroi continue.



1-11. Chlorelle. (Clichés G. Giraud).

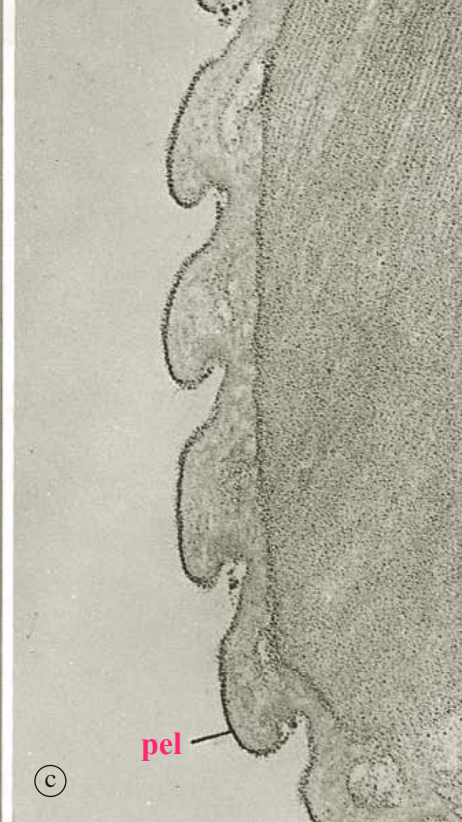
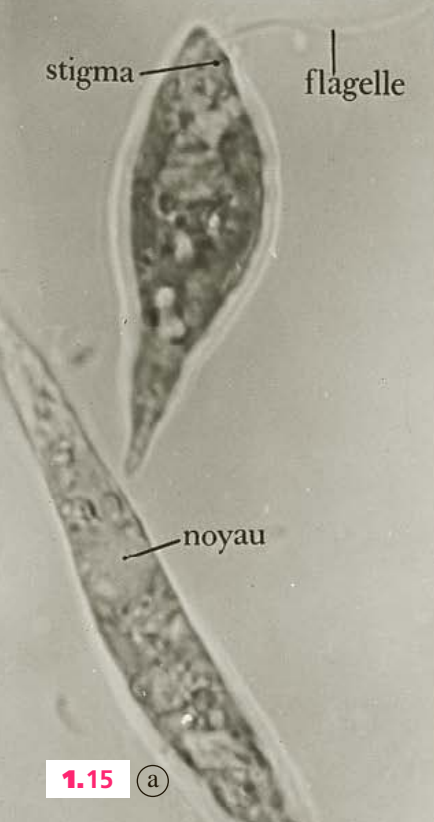


1-12 à 1-14. Schémas d'exemples photographiés sur la page ci-contre.

1-12. Euglène. **a.** organisation de la cellule ; **b.** mouvement amiboïde.

1-13. *Ceratium*. **a.** aspect externe avec projections de pseudopodes ; **b.** structure cellulaire avec position des deux flagelles.

1-14. *Cosmarium*. Cellule en deux moitiés symétriques ; absence de flagelle.



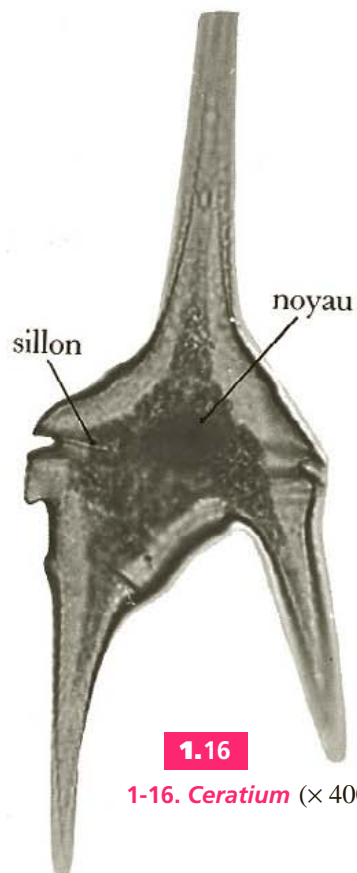
1-15. Euglène.

a. Deux individus ($\times 1\,000$).

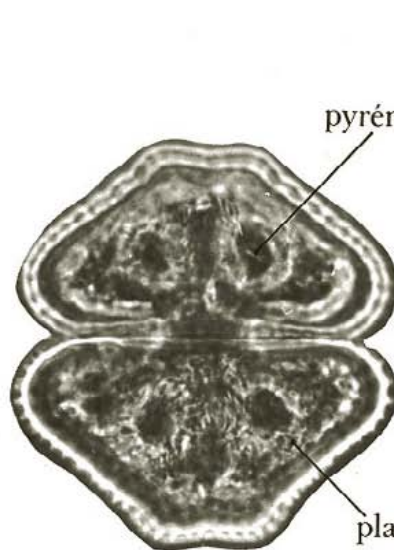
b. Faible grossissement montrant les changements de forme ($\times 200$).

L'euglène est capable de ramper sur les fonds grâce à des déformations du corps.

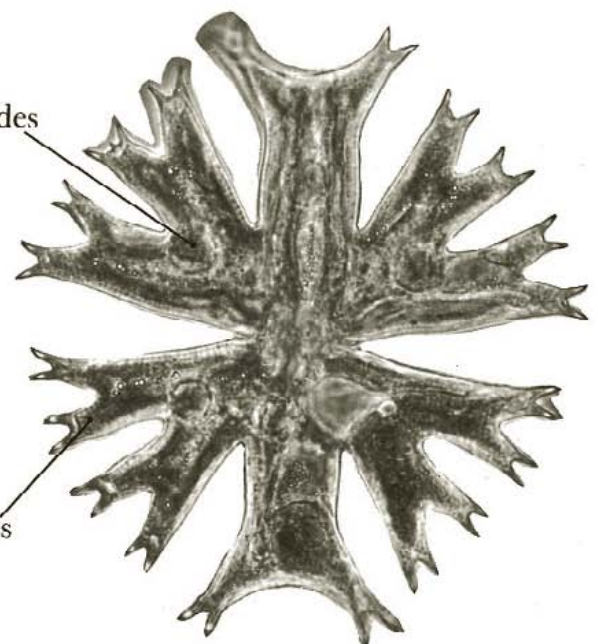
c. Ultracoupe de la surface cellulaire. Le corps est limité par une pellicule souple, pel (absence de paroi rigide) ($\times 42\,000$).



1-16. *Ceratium* ($\times 400$).



1-17. *Cosmarium* ($\times 700$).



1-18. *Micrasterias* ($\times 600$).

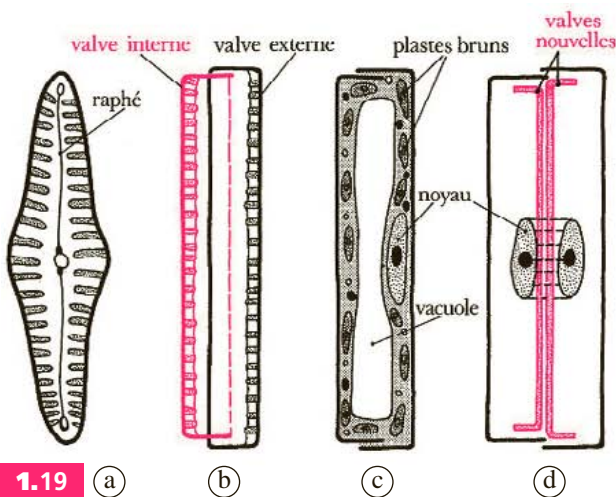
Diatomées

Largement répandues en eau douce et en eau salée, les diatomées sont présentes dans toutes les mers du monde. Elles peuvent être libres entre deux eaux ou fixées à d'autres algues, à des plantes submergées, aux rochers, etc. Ce sont les organismes prédominants dans le phytoplancton des mers froides ou tempérées où l'on dénombre plusieurs millions d'individus par litre d'eau.

Les Diatomées constituent un groupe très diversifié et *majoritaire dans le phytoplancton*. À titre d'exemple, elles sont responsables, à elles seules, de 20 à 25 % de la production primaire nette océanique mondiale. Elles sont représentées par 10 000 à 12 000 espèces.

La cellule est entourée par une paroi faite de couches de silice hydratée (opale) associée à des matériaux organiques. Cette *paroi siliceuse*, ou *frustule*, est constituée de deux valves inégales qui s'emboîtent l'une dans l'autre comme les deux parties d'une boîte de Pétri. Les ornements du frustule sont très géométriques et spécifiques. Suivant la forme du frustule, on distingue les *Diatomées Centrales*, à symétrie axiale et ornementation rayonnante autour d'un centre, et les *Diatomées Pennales* à symétrie bilatérale et ornements disposés de part et d'autre d'une fente médiane, le *raphé*. Le cytoplasme situé autour d'une grande vacuole centrale contient des plastes lenticulaires bruns pourvus d'un pyrénoïde. La forme de réserve habituelle est constituée de gouttelettes lipidiques s'accumulant dans le cytoplasme.

La formation des nouvelles valves se produit dans de longues vésicules limitées par une différenciation du plasmalemme, le *silicalemme*. La pénétration du silicium du milieu fait intervenir des pompes membranaires qui consomment de l'ATP.



1.19 (a)

(b)

(c)

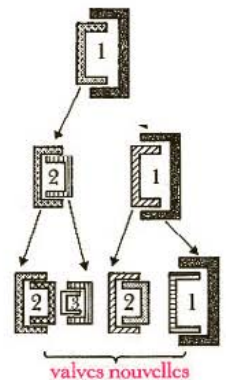
(d)

◀ 1-19. Organisation d'une cellule de diatomée pennale.

- a. Valve du frustule.
- b. Profil montrant l'emboîtement des valves.
- c. Contenu protoplasmique.
- d. Formation des nouvelles valves lors d'une division.

1-20. Divisions successives. ▶

Les valves régénérées étant les valves internes, les descendants ont des tailles variables, et la population est hétérogène (les chiffres indiquent des individus de dimensions identiques).



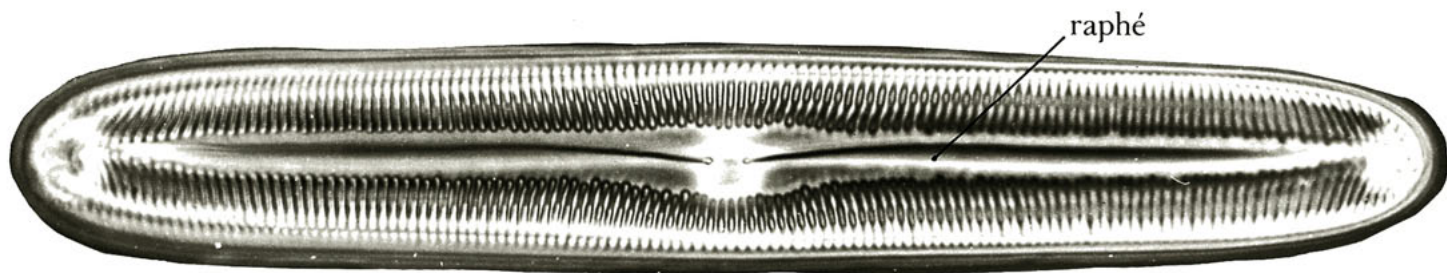
1.20

Le frustule siliceux, inextensible, impose aux cellules un mode de division particulier. À la fin de la mitose, le protoplasme se sépare en deux, chaque moitié entraînant une des valves de la paroi et régénérant la seconde. C'est toujours la valve interne, la plus petite, qui est régénérée de sorte qu'au cours des divisions successives, des individus ont une taille de plus en plus réduite (le mécanisme compensateur qui permet un retour à des cellules de grande taille passe par la reproduction sexuée, au cours de laquelle les gamètes se débarrassent du frustule ; la cellule issue de la fécondation augmente de taille avant de régénérer une paroi).

Les cellules de diatomées vivent soit sous forme indépendante soit associées au moyen d'un mucilage en chaînettes plus ou moins longues.

Après la mort des cellules, les frustules résistent à la putréfaction et leur accumulation forme les « boues siliceuses » fréquentes au fond des océans.

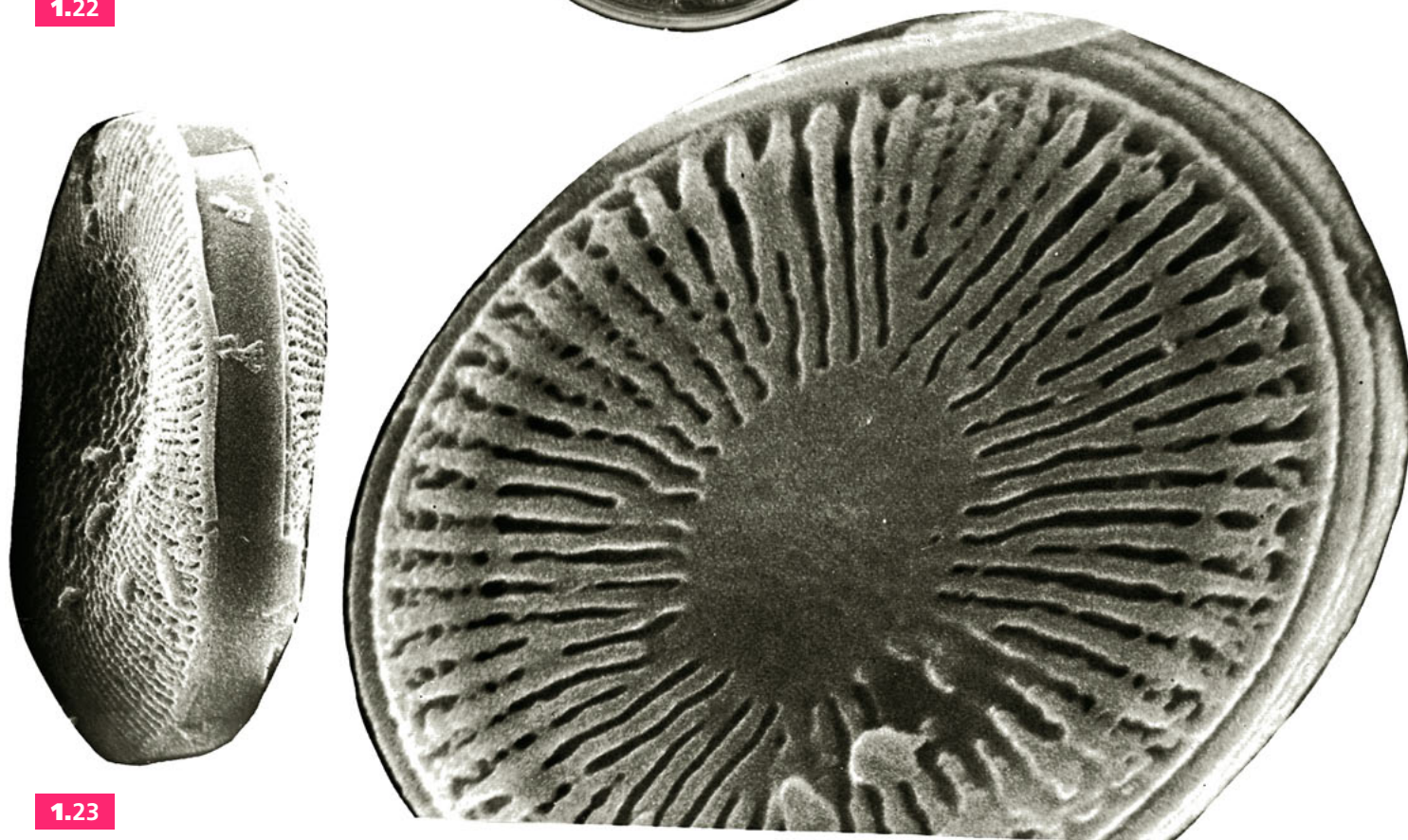
Les roches siliceuses comme les *diatomites* de Californie, d'origine marine, constituent des dépôts imposants qui atteignent 1 000 mètres d'épaisseur ; de texture très fine, elles sont utilisées comme abrasifs dans l'industrie mécanique de précision.



1.21



1.22



1.23

1-21 à 1-23. Frustules de diatomées.

1-21. Pennale. ($\times 700$). 1-22. Centrales. ($\times 250$).

1-23. Diatomées Centrales observées au microscope électronique à balayage, de profil et de face. ($\times 1\,200$ et $3\,000$).

Colonies et groupements cellulaires

Les végétaux dont l'organisme est formé de cellules associées constituent les *Métaphytes*. Ils dérivent des *Proto-phytes* et s'y rattachent par des formes intermédiaires dont le nombre de cellules est réduit et le mode de groupement lâche. Les Métaphytes les plus primitifs sont de simples agrégats où toutes les unités sont semblables (colonies isocellulaires) et, à la limite, peuvent retrouver leur indépendance. Une vie pluricellulaire plus élaborée impose aux éléments unis une certaine coordination. Il s'installe une *polarité* permettant par exemple une orientation des déplacements. Lorsque le nombre des unités augmente et que l'intégration devient plus grande, la vie sociale impose une *différenciation cellulaire* : une séparation de certaines fonctions se produit, qui se marque par des différences structurales entre les cellules (colonies hétérocellulaires).

Les *cénobes* (*koinos* = commun) sont des colonies cellulaires constituées de cellules nées les unes des autres par divisions. Ils sont en général adaptés à la vie aquatique. La pandorine est une masse globuleuse de quatre à seize cellules maintenues ensemble par une enveloppe mucilagineuse commune. Chaque cellule est semblable à un *Chlamydomonas*. Le cénobe du *Scenedesmus* n'est pas flagellé. Chez *Pediastrum*, la colonie, également non flagellée, a la forme d'un disque plat. Les cénobes de *Volvox* sont des associations globuleuses de 10-20 000 cellules biflagellées se déplaçant de façon coordonnée (orientée) en eau douce.

Les pleurocoques sont aériens. Ils forment la poussière verte commune sur les faces les plus exposées à la pluie des troncs d'arbre. Cette poussière est constituée de cellules ressemblant à des chlorelles mais restant après division groupées par deux, quatre, huit ou plus. Certaines forment des agrégats massifs ou de courts filaments ramifiés. Ces amas se dissocient par simple action mécanique. Il s'agit d'une forme rudimentaire de vie pluricellulaire d'où le nom d'*archéthalle* donné à de tels groupements peu structurés.

Les algues présentent des sociétés cellulaires qui vont de *l'interdépendance à la complexité et à l'intégration progressive*. Cela révèle une plasticité et une capacité d'auto-organisation évolutive qui permet au programme de développement de se dérouler à des niveaux différents et d'aboutir à des macro-algues complexes.

Les fucus, les laminaires ou les sargasses montrent une division du travail physiologique très poussée (cellules assimilatrices, cellules conductrices, initiales, crampons de fixation, flotteurs...) (cf p. 10 et planche 2, cahier couleur). Il se développe des systèmes d'échanges et de signaux de reconnaissance intercellulaire et une structuration spécifique résultant de l'expression différentielle des génomes.

Phytoplancton

La répartition des écosystèmes océaniques est totalement différente de celle observée en milieu continental. Elle y est avant tout conditionnée par la teneur en sels nutritifs, en particulier en phosphates. Les zones les plus productives se rencontrent sur les plateaux continentaux des mers sud-arctiques et les récifs de coraux. À l'opposé, les étendues pélagiques tropicales ont une production primaire très faible, ne dépassant pas 30 g de C par m² et par an : elles constituent de véritables déserts océaniques.

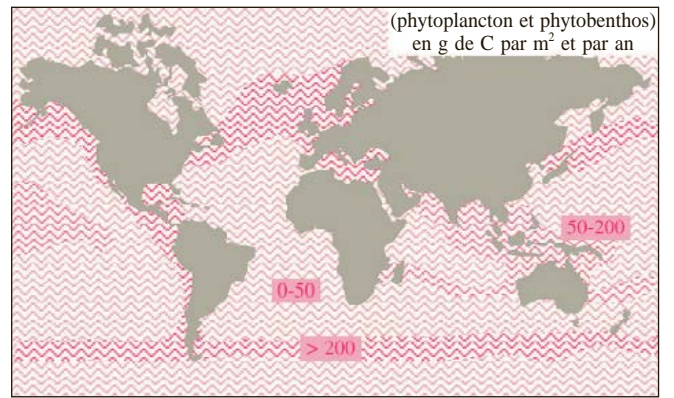
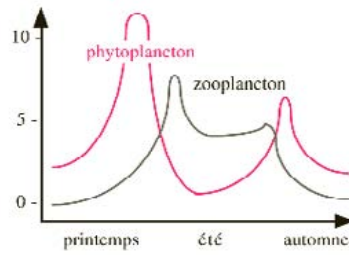
Quelques écosystèmes de surface en général peu étendue, riches en éléments biogènes, atteignent des **productivités primaires** nettes qui approchent celles des cultures terrestres à hauts rendements. C'est le cas de certains marécages, de zones d'estuaires et de régions où des courants font remonter les sels minéraux des eaux profondes (phénomène d'*upwelling*, dans le Pacifique, au large du Mexique, par exemple).

La densité n'est pas uniforme en surface des mers. Il y a des zones de concentration du *phytoplancton*, des taches dont la formation est liée au broutage par le *zooplancton* et aussi des variations dues à des facteurs physiques. Enfin, il existe des variations saisonnières du phytoplancton avec poussées printanières, chute en été due à la diminution des facteurs minéraux et remontées en automne ; le zooplancton consommateur a une évolution semblable, décalée dans le temps.

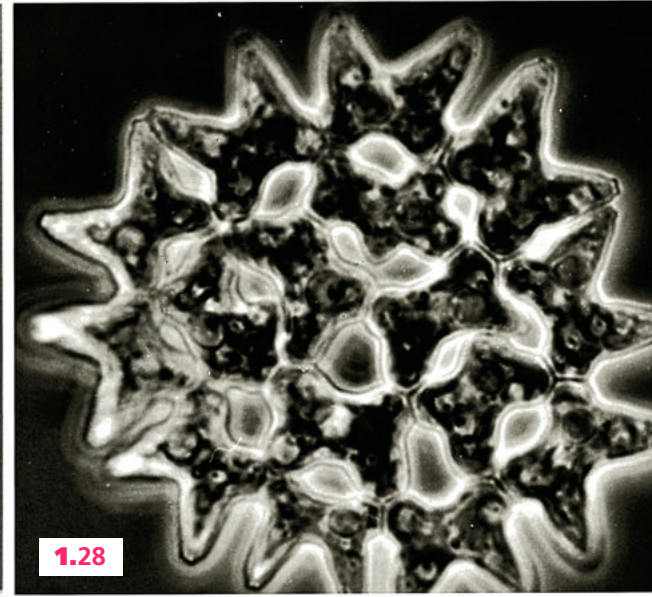
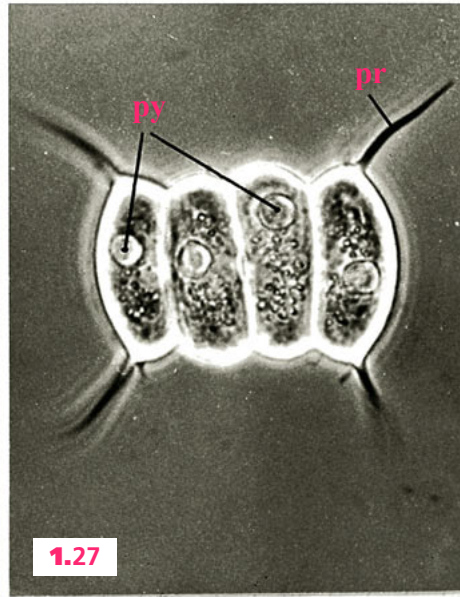
La majorité des *micro-algues* appartient au *phytoplancton* marin ou d'eau douce ; la plupart des *macro-algues* sont fixées au fond du littoral (*phytobenthos*), sauf les sargasses qui sont flottantes (voir p. 10).

1-24. Variations saisonnières du plancton en Manche.

matières organiques sèches en g sous 1 m² de surface



1-25. Productivité primaire des océans.

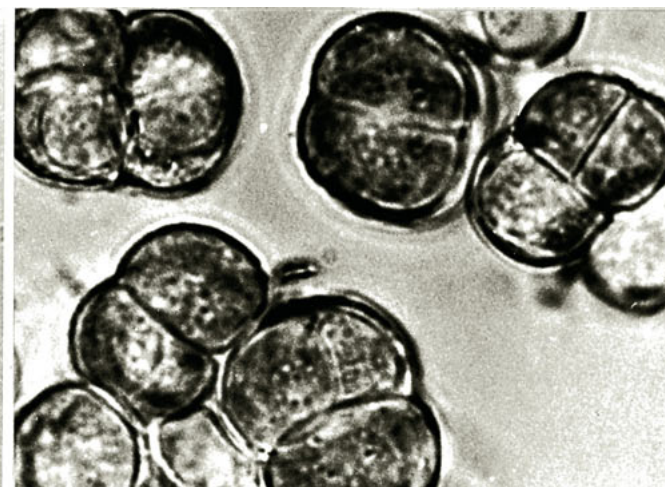
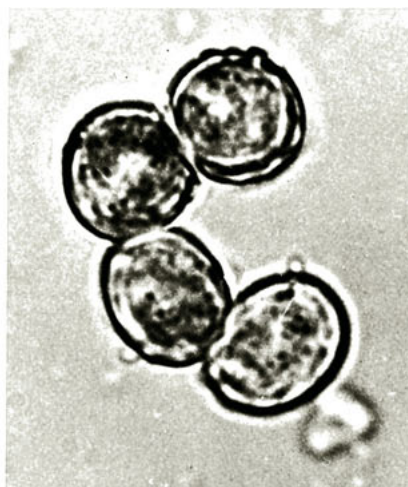


1-26 à 1-28. Colonies cellulaires. Algues vertes d'eau douce.

1-26. **Pandorine**. gm, enveloppe mucilagineuse maintenant unies les cellules (× 1 200).

1-27. **Scenedesmus**. 4 cellules unies : pr, prolongements en épine des parois des cellules latérales. py pyrénoïde. (× 1 000).

1-28. **Pediastrum**. Disque plat et fenestré de 16 cellules. 10 en couronne périphérique et 6 au centre. (× 800).

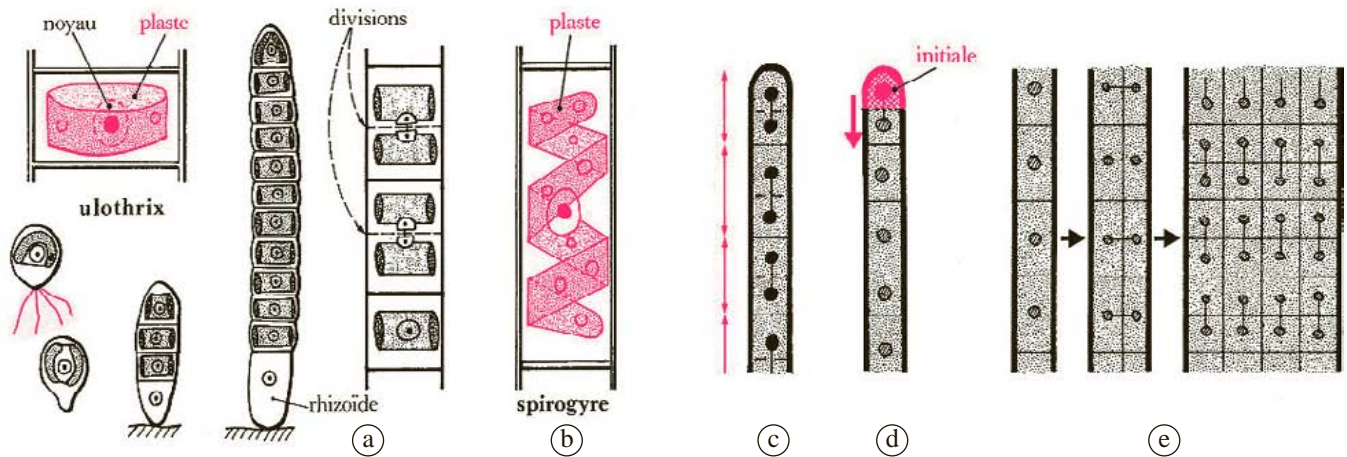


1-29. Pleurococcus, algue aérienne formant la poussière verte des troncs d'arbre. (× 1 000).

Thalles filamenteux et thalles membraneux

La structure filamenteuse est une construction pluricellulaire simple fréquente chez les algues. Elle résulte du double fait que les cellules issues d'une division ne se séparent pas et que les plans de mitoses sont toujours orientés dans la même direction. Ainsi, l'*Ulothrix* produit des spores flagellées qui nagent puis se fixent au substrat. Par des cloisonnements successifs, régulièrement perpendiculaires à l'axe, il se forme une file de cellules cylindriques pourvues chacune d'un chloroplaste unique et circulaire. Une cellule basale ou rhizoïde ancre le filament au sol. La spirogyre forme des lacs dispersés dans l'eau des mares. Elle est reconnaissable à ses chloroplastes rubannés hélicoïdaux. Chez l'*Ulothrix* comme chez la spirogyre, les cellules, le long du filament, restent équivalentes et en principe, capables de se diviser. La croissance est du type diffus. Avec l'évolution, la capacité de division se restreint à certaines cellules, les *cellules initiales*, souvent localisées à l'apex du thalle.

Certains thalles d'algues ont l'aspect d'une fine membrane qui dérive directement d'une structure filamenteuse. C'est le cas de *Prasiola* dont la forme de jeunesse est un filament cellulaire. Par des mitoses alternativement transverses et longitudinales, le thalle s'élargit en éventail. Les divisions se produisant ici dans deux plans de l'espace, la lame reste constituée par une unique assise cellulaire. Chez l'ulve ou laitue de mer, très commune sur le littoral (cf. fig. 1.1), des recloisonnements se produisent en outre tangentielllement à la surface et le thalle adulte est une large lame formée de deux assises cellulaires (cf planche 2, cahier couleur). Chez certaines algues comme l'entéromorphe, également très fréquente, ces deux assises cellulaires s'écartent en formant un tube creux. Dans d'autres espèces, ces tubes se remplissent ou se recouvrent de mucilage, ce qui les rend particulièrement glissants sur les rochers ou les marches des quais des ports.

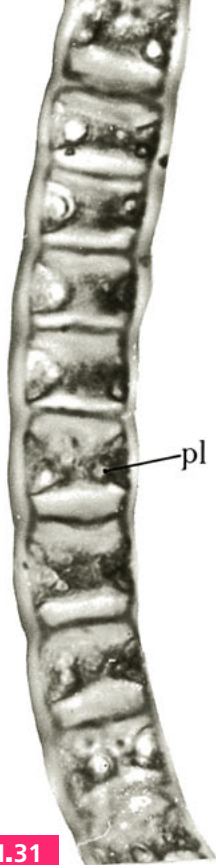


1-30. Filaments et nappes cellulaires.

- a. *Ulothrix* ;
- b. Spirogyre ;
- c. filament dont toutes les cellules se divisent (croissance diffuse) ;
- d. filament à croissance apicale ;
- e. formation d'une lame par recloisonnement des cellules d'un filament (ex : *Prasiola*).

Algues encroûtantes (voir planche 1, cahier couleur)

Il existe des algues qui s'étalent à la surface du substrat. Certaines sécrètent du calcaire qui se dépose sur ou dans les parois cellulaires, allant jusqu'à donner au thalle un aspect minéral (*Corallina*). Le lithothamne, connu sous le nom de maërl, sert, en Bretagne, pour amender des terrains trop pauvres en chaux.



1.31

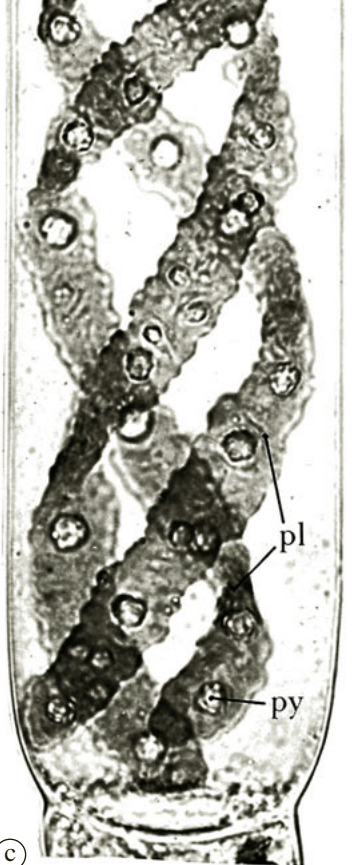


1.32

(a)



(b)



(c)

1-31 et 1-32. Filaments cellulaires.

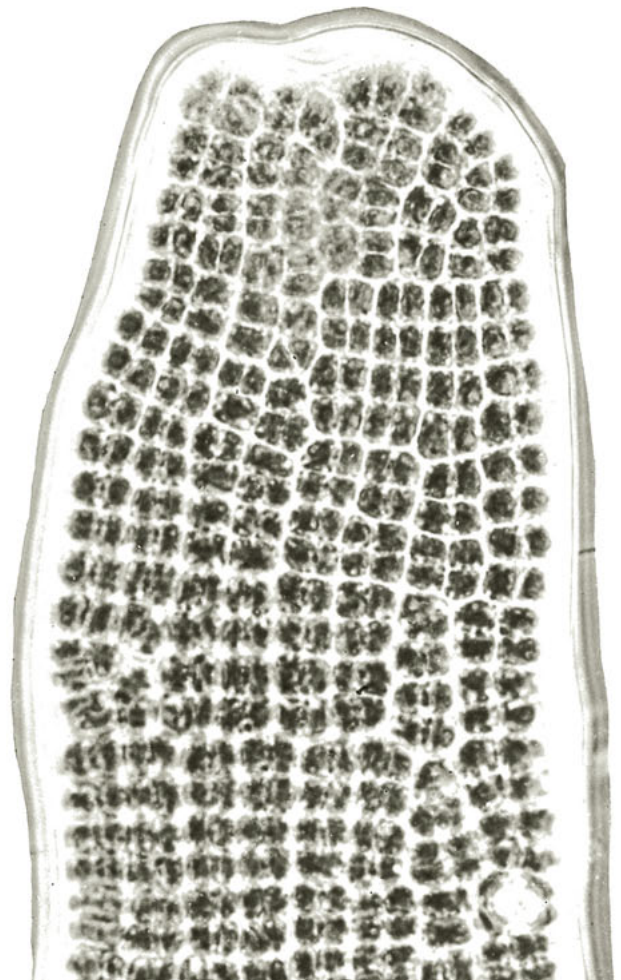
1-31. *Ulothrix*. 1-32. *Spirogyre*. n, noyau : pl, plaste ; py : pyrénioïde.



1.33



1.34



1.35

1-33 à 1-35. Thalle membraneux de *Prasiola*.

1-33 et 1-34. Élargissement en éventail du thalle par recloisonnements cellulaires ($\times 10$).

1-35. Détail. Le quadrillage cellulaire indique les recloisonnements transverses et longitudinaux ($\times 400$).

Thalles cladomiens

Un degré plus élevé d'évolution est représenté par une structure très caractéristique des algues, le *cladome*. Un cladome est une association de deux sortes de filaments : un *axe* engendré par une cellule initiale apicale dont la croissance est indéfinie, et des rameaux latéraux, ou *pleuridies* (*pleuros* = côté), formées de cellules riches en plastes issues d'une cellule initiale dont le fonctionnement est temporaire.

Les pleuridies ont donc une croissance limitée. Elles sont en général d'autant plus développées qu'elles sont loin de l'apex des axes, ce qui donne à l'ensemble un port approximativement pyramidal ou en « arbre de Noël » et suggère l'existence de phénomènes de dominance apicale. Sur ce cladome qualifié de *cladome primaire*, des cladomes *secondaires*, puis *tertiaires*, etc. peuvent se développer ensuite.

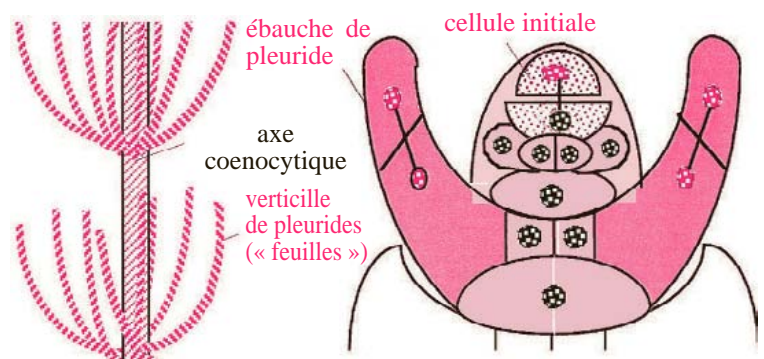
Le thalle cladomien est une structure qui met en jeu des relations intercellulaires hiérarchisées. Une telle organisation évoque (préfigure ?) sous une forme rudimentaire celle d'un rameau feuillé de plante supérieure : l'axe et les pleuridies ressemblant respectivement à la tige, dont la croissance est indéfinie, et aux feuilles, dont la croissance est limitée et le rôle assimilateur.

L'organisation cladomienne produit des formes élégantes et très découpées, bien représentées en particulier chez les Algues Rouges (utilisées pour cette raison comme élément de décoration en collage et sous-verres). L'évolution a apporté des modifications aux cladomes typiques. De nombreuses espèces édifient des thalles dans lesquels des *condensations* d'axes et des *soudures* des pleuridies transforment plus ou moins profondément l'organisation cladomienne de base. Il en résulte des lames diversement profilées, des cordons plus ou moins massifs qu'on observe chez les algues les plus évoluées.

Les characées

Les Characées constituent une famille d'algues vertes d'eau douce, formant un groupe isolé, remarquable à la fois par son ancienneté (apparu dès le silurien) et le degré relativement évolué de son organisation. Le thalle est un cladome qui s'accroît par une *cellule initiale apicale*. Elle engendre une file de segments formés par une alternance de nœuds très courts et d'entre-nœuds constitués par une très longue cellule à plusieurs noyaux. Le cloisonnement des cellules nodales produit des axes secondaires semblables à ceux des axes primaires et des rameaux latéraux courts, verticillés, à croissance définie, les *pleuridies*, parfois appelées « feuilles ». Les genres les plus communs sont les charas et les nitelles fréquents dans les mares.

L'analyse moléculaire indique que ce groupe serait à l'origine des plantes terrestres vasculaires qui ont émergées il y a environ 480 millions d'années. Les séquences d'ADN et des sous-unités du rARN montrent que les plantes vasculaires et les Characées forment un groupe monophyllétique (voir figure 5-24).



1-36. Cladome de Chara. ►

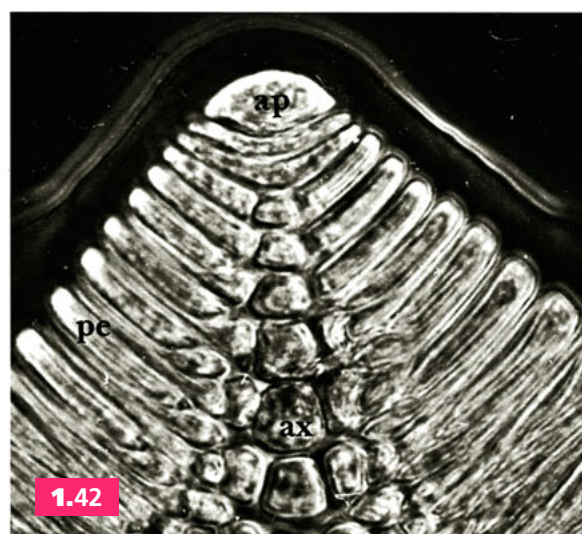
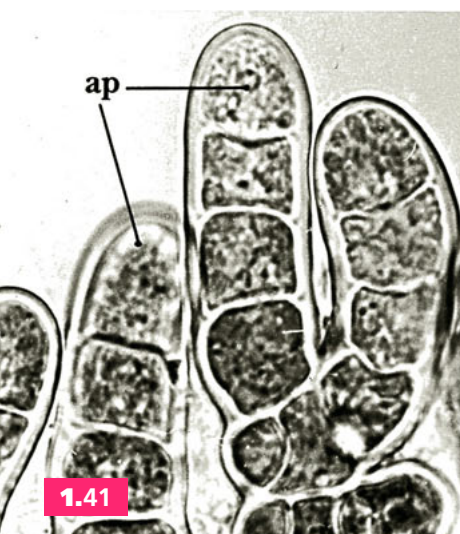
Port d'un segment de plante et coupe longitudinale d'un apex.



1-37. Cladomes. a. Algue Rouge, *Plumaria*. b. Algue Brune, *Halopteris*.



1-38 à 1-40. Algues Rouges à thalles cladomiens. De gauche à droite : *Plumaria* ($\times 10$) ; *Plocamium* ($\times 3$) ; *Delesseria*, aspect massif résultant de la soudure des pleuridies et des axes des cladomes primaires et secondaires. Les axes des cladomes miment les nervures principales et latérales d'une feuille de plante supérieure ($\times 2$).



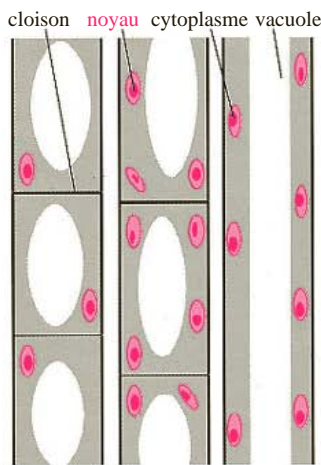
1-41 à 1-43. Apex de cladomes d'Algues Rouges. De gauche à droite : *Plumaria* ($\times 700$) ; *Delesseria*, la soudure latérale des pleuridies est bien apparente ($\times 600$) ; *Polysiphonia* ($\times 600$), **ap**, cellule initiale apicale ; **ax**, axe du cladome ; **dr**, cellule dérivée ; **pe**, pleuridie.

Structure siphonnée ou cœnocytique

Toutes les algues n'ont pas une structure cellulaire. Certaines sont constituées d'articles plurinucléés, d'autres sont formées de tubes continus ou *siphons* contenant une masse cytoplasmique non-cloisonnée dans laquelle sont dispersés les noyaux. Une telle organisation cœnocytique n'est pas incompatible avec une morphogénèse définie et complexe des thalles.

Cette structure se rencontre typiquement dans une lignée d'Algues Vertes, les *Siphonales*, à laquelle appartient le *Codium* dont le thalle forme des cordons spongieux fixés aux rochers dans la zone de balancement des marées. Les cordons sont constitués par l'association de longs siphons qui viennent s'épanouir en surface sous forme d'ampoules riches en chloroplastes.

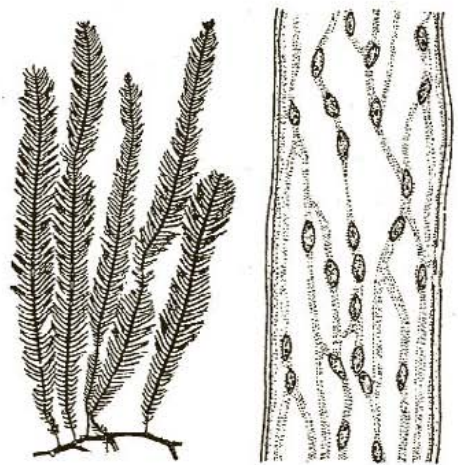
Les *Bryopsis* ont un thalle finement découpé qui rappelle l'aspect des mousses. Les caulerpes ont un appareil végétatif qui est un vaste cœnocyte. D'origine tropicale, une souche s'est installée en Méditerranée, au large de Monaco, où elle a formé rapidement des prairies sous-marines envahissantes. Elle élimine les autres producteurs et sécrète des toxines qui réduisent la faune, perturbant les écosystèmes littoraux. Elle forme de vigoureux stolons rampants, fixés par des rhizoïdes, et des parties chlorophylliennes en forme de rameaux feuillés atteignant 50-60 cm de long. La théorie cellulaire semble ici prise en défaut et une morphogénèse diversifiée n'est pas liée à une orientation des plans de cloisonnement comme elle l'est généralement chez les plantes.



1.44 (a) (b) (c)



1.45



1.46

1-44. Cellule (a), article (b), siphon (c).

1-45. *Bryopsis* : aspect et structure multinucléée.

1-46. *Caulerpa taxifolia*. (× 1/5, document Lab. Env. Marin Littoral Nice) et détail interne non-cellularisé.

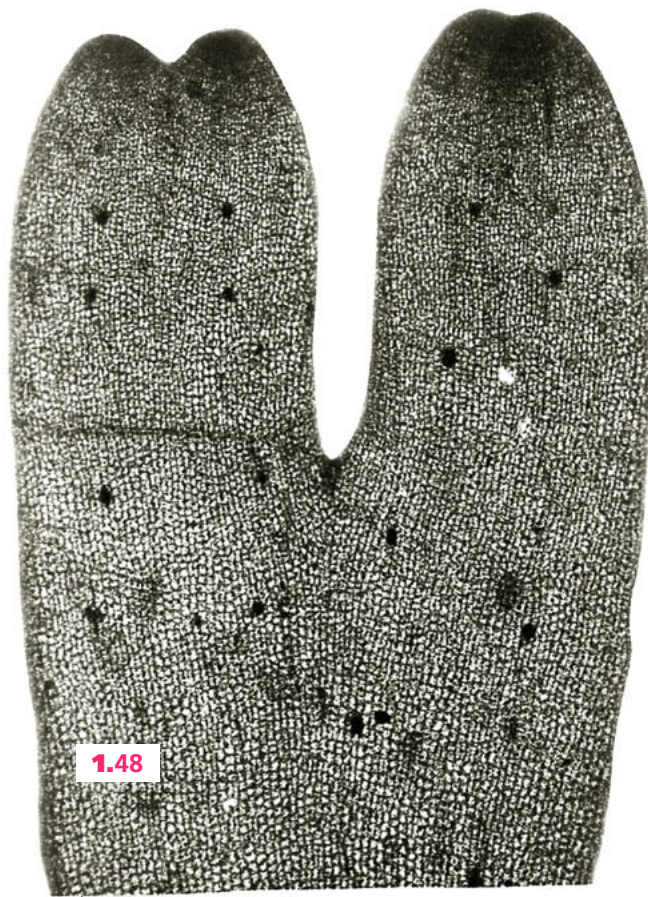
Dichotomie

La dichotomie est un mode de ramification produisant deux rameaux égaux et symétriques qui donnent un aspect régulièrement fourchu au thalle. Elle est visible aussi bien chez les formes filamenteuses que chez les formes plus élaborées.

La dichotomie résulte d'un dédoublement de la cellule initiale apicale produisant deux cellules initiales filles semblables. Celles-ci initient à leur tour deux portions de thalle rigoureusement identiques (« rameaux jumeaux »). Le même phénomène se répète en général plusieurs fois aux cours du temps. Il est bien observable par exemple chez une Algue Brune côtière, le *Dictyota*, qui doit précisément son nom d'espèce (*dichotoma*) à la fréquence de ses dédoublements apicaux.



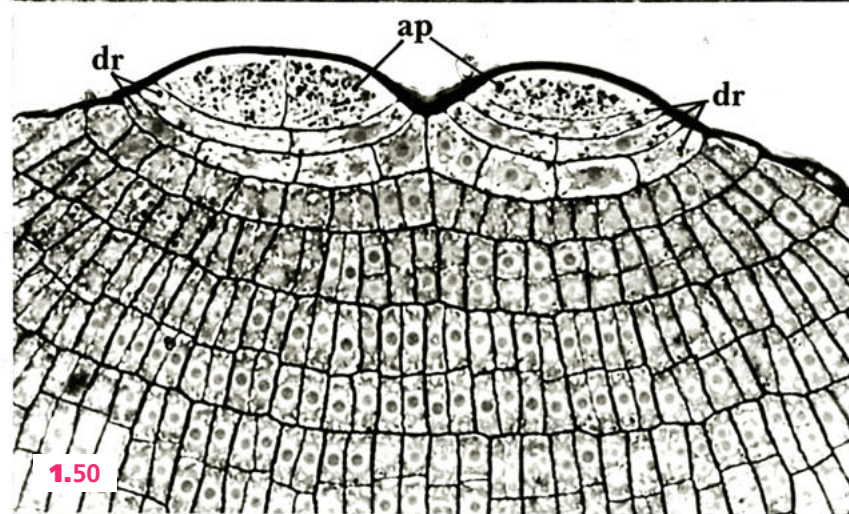
1.47



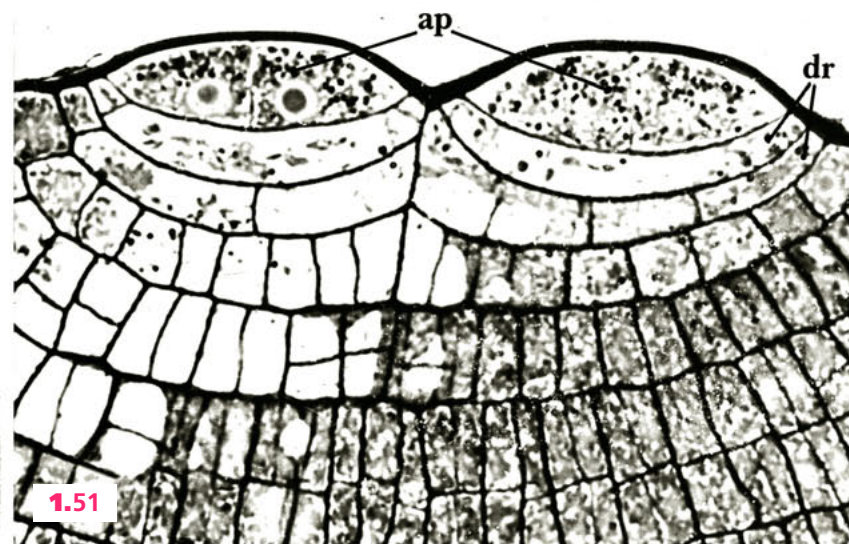
1.48



1.49



1.50



1.51

1-47 à 1-51. Cellule initiale et dichotomie chez une Algue Brune, *Dictyota dichotoma*.

1-47. Aspect fourchu résultant des dichotomies successives ($\times 2$).

1-48. Portion d'une fourche ($\times 18$).

1-49. Région apicale avec la cellule initiale apicale, **ap**, en forme de verre de montre et ses dérivées sous-jacentes ($\times 180$).

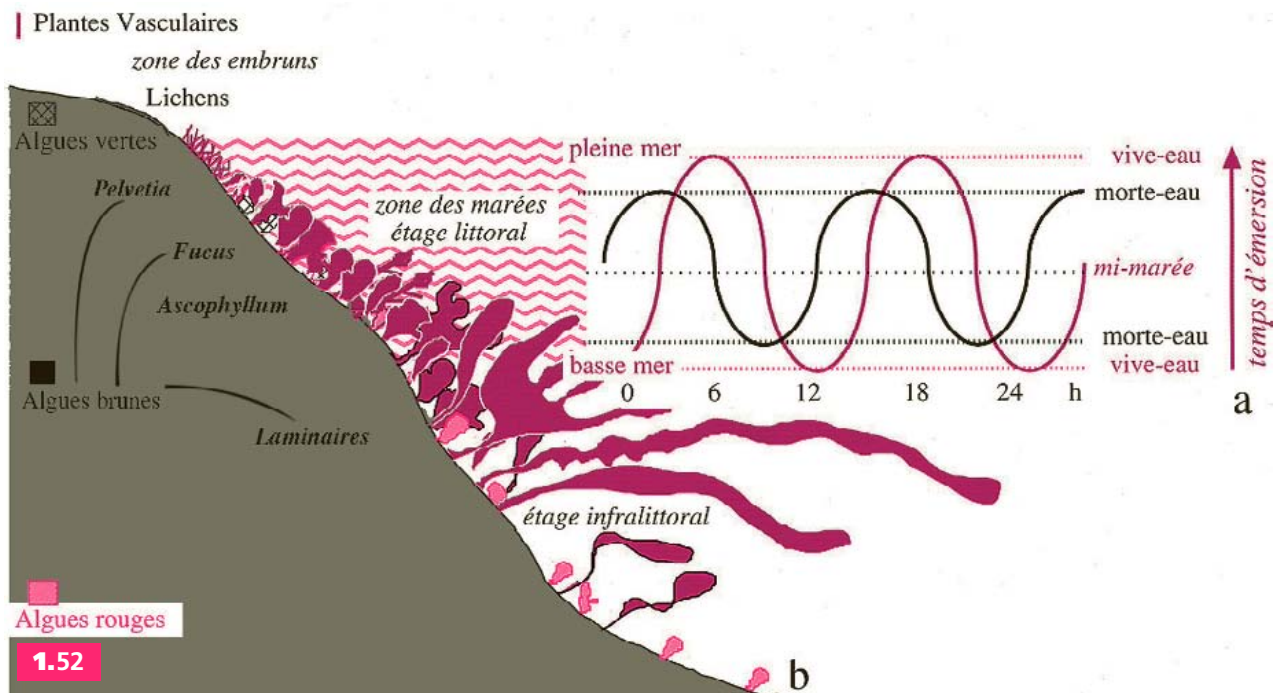
1-50 et 1-51. Détails en coupes semi-fines au moment du dédoublement des cellules initiales, **ap**, **dr**, cellules dérivées (Clichés J. N. Hallet) ($\times 470$ et 600).

Varech et goémon de la zone de balancement des marées

La flore algale du littoral marin est particulièrement abondante et variée. La biomasse principale de cette frange végétale est constituée par des espèces fixées appartenant aux Algues Brunes de la famille des *Phéophycées* (*Dicetyota*, *Pelvetia*, *Ascophyllum*, *Fucus*, *Laminaria*,...) , auxquelles se mêlent des Algues Vertes (*Ulva*, *Codium*...) et Rouges (*Chondrus*, *Delesseria*, *Polysiphonia*...).

Cette population n'est pas homogène. Elle montre un *étagement* qui reflète le rythme des marées et traduit la capacité plus ou moins forte de résistance des espèces à la dessiccation lors de l'exondation. L'amplitude du mouvement de la mer change cycliquement et les niveaux hauts du rivage sont émergés plus souvent et longtemps que les niveaux bas. Les *ceintures algales* successives sont reconnaissables aux espèces de Phéophycées qui y dominent. On distingue ainsi sur le bord de l'Atlantique ou de la Manche, du haut du rivage vers le bas : a) le *niveau à Pelvetia*, recouvert seulement par les grandes marées : b) les *niveaux à Fucus* dans la zone moyenne, c'est-à-dire découverts et recouverts régulièrement deux fois par jour. Cette frange, souvent imposante, renferme plusieurs espèces de fucus, elles-mêmes étagées (de haut en bas : *F. spiralis*, puis *F. vesiculosus* et enfin *F. serratus*). Les *Ascophyllum* y sont souvent abondants dans les endroits abrités ; c) les *niveaux à laminaires* découverts, partiellement, aux grandes marées.

Un autre facteur d'étagement est l'absorption de la lumière par l'eau (en quantité et en qualité) comme il a été vu page 12. Les Algues Vertes se rencontrent donc seulement dans les niveaux les plus hauts. Des Algues Brunes sont présentes plus profondément et des Algues Rouges vivent jusqu'à 30-50 m grâce à leurs pigments surnuméraires.



1-52. Étagement de la végétation sur le littoral marin dans la zone de balancement des marées (Manche, Atlantique).

a. Variation cyclique de l'amplitude des marées.

b. Ceintures d'Algues : niveaux à *Pelvetia*, *Fucus* et laminaires.



1.53



1.54



1.55



1.56

1-53 à 1-56. Phéophycées du littoral marin.

1-53 *Pelvetia canaliculata* ($\times 1$).

1-54 *Fucus spiralis*, espèces sans flotteurs ($\times 1/2$).

1-55 *Himanthalia elongata* ($\times 1$).

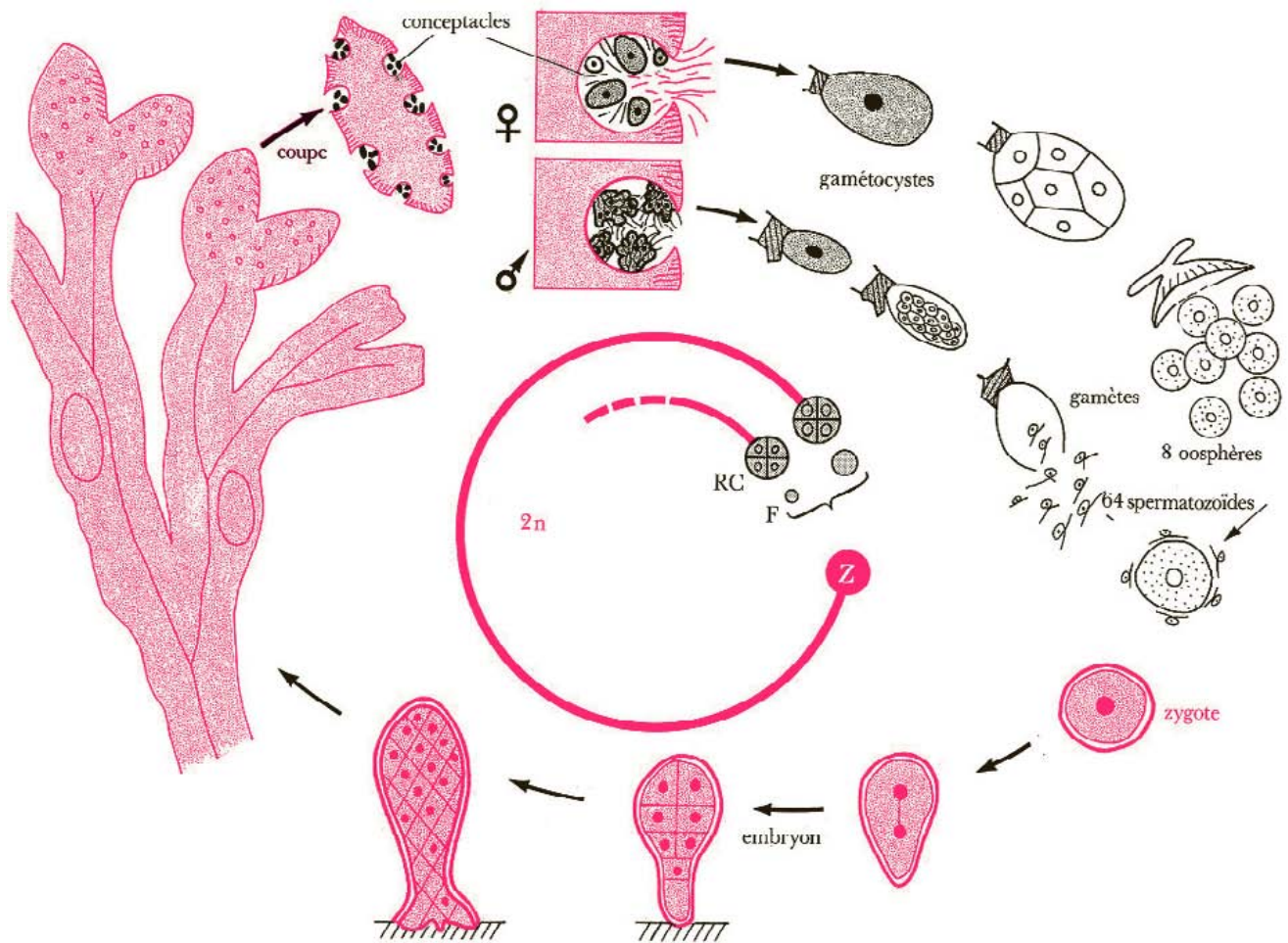
1-56 Niveau à Laminaires émergé en basse mer de vive-eau.

Gamétocystes et reproduction sexuée

Le fucus vésiculeux est un matériel classique pour étudier la reproduction sexuée. C'est précisément sur cet exemple que G. Thuret, en 1853, a pour la première fois, observé au microscope la copulation de deux gamètes.

La maturité sexuelle se reconnaît à l'apparition de renflements à l'extrémité des thalles. Ces renflements contiennent des *conceptacles*, sortes de cryptes pilifères fertiles dont certaines cellules, les *gamétocystes*, produisent les gamètes. Dans cette espèce, les gamètes mâles (spermatozoïdes) et femelles (oosphères) sont produits par des thalles différents. Les gamétocystes sont le siège de la réduction chromatique à laquelle succède la gamétogénèse. Dans chaque *gamétocyste mâle* quatre divisions succèdent à la méiose et 64 spermatozoïdes sont différenciés. Ils sont petits, pourvus d'un stigma et très mobiles grâce à un appareil cinétique à deux flagelles insérés latéralement. Dans les *gamétocystes femelles* une division succède à la méiose et 8 oosphères sont produites. Elles sont volumineuses, chargées de réserves et dépourvues d'appareil locomoteur.

La gamétogénèse représente la seule période haploïde. Le cycle comporte ici une seule génération pluricellulaire. Elle est diploïde.



1-57. Cycle de développement du fucus vésiculeux. F, fécondation ; RC, réduction chromatique ; Z, zygote.



1.58

1-58 à 1-62. Organes reproducteurs du fucus vésiculeux

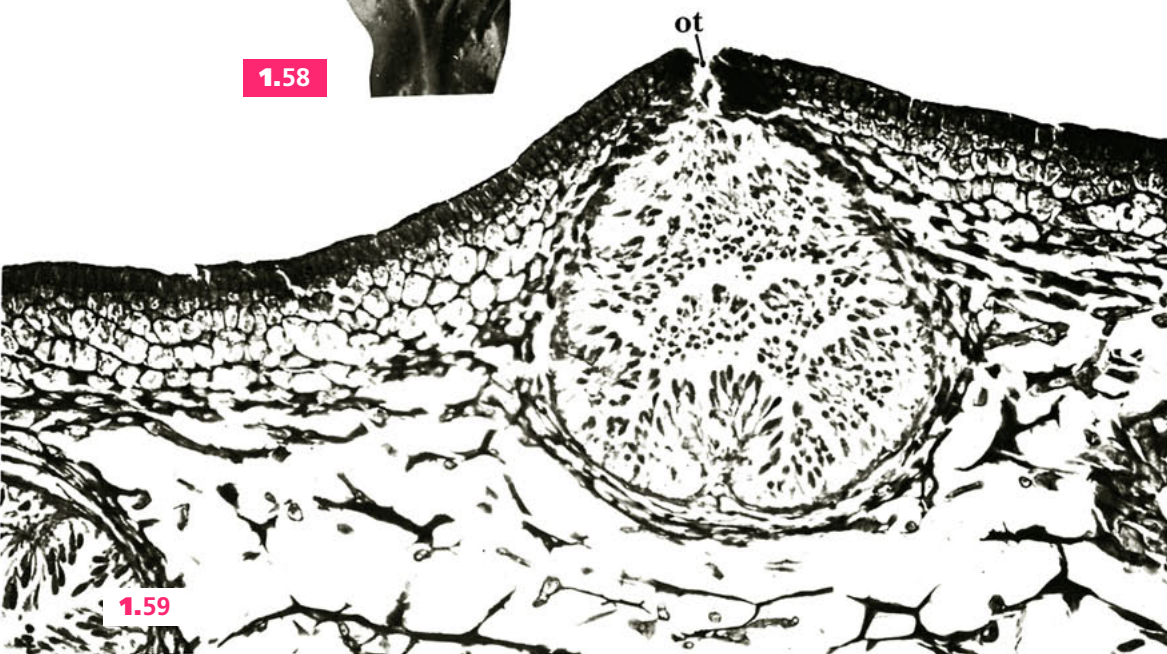
1-58. Extrémités renflées du thalle. **rf**. Elles contiennent les conceptacles ($\times 1$).

1-59. Coupe dans un conceptacle mâle montrant des arbuscules de gamétocystes produisant les spermatozoïdes ($\times 60$). **ot**, ostiole par où sortent les gamètes.

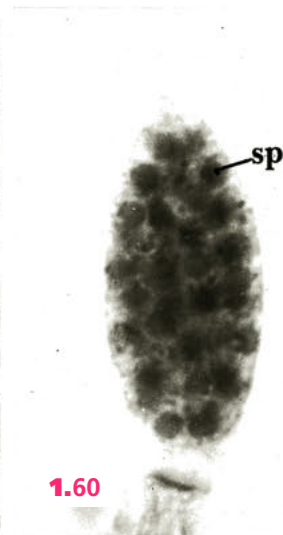
1-60. Un gamétocyste mâle. On distingue à l'intérieur la masse des spermatozoïdes, **sp**, en formation ($\times 800$).

1-61. Coupe dans un conceptacle montrant les gamétocystes femelles, **gf**. ($\times 40$).

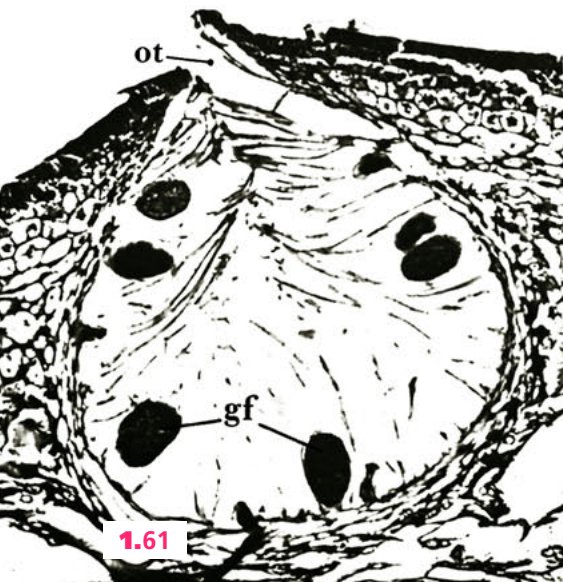
1-62. Deux oosphères libérées dans le milieu ($\times 400$).



1.59

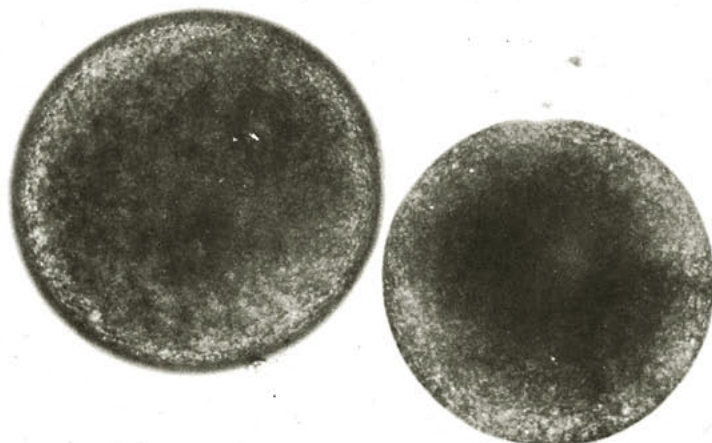


1.60



1.61

1.62



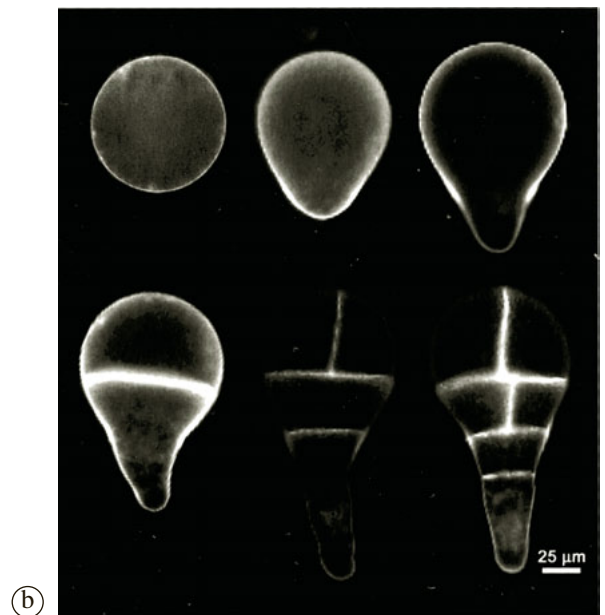
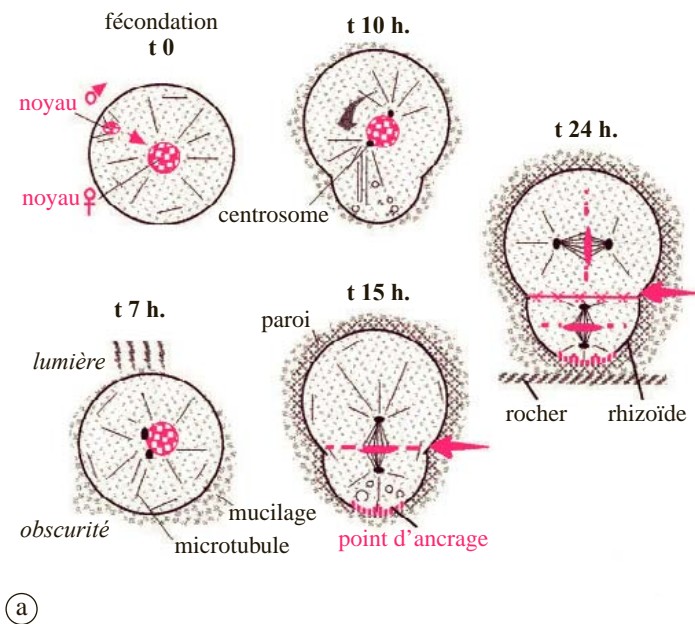
Gamètes et fécondation

Chez les algues, les gamètes présentent une grande diversité de structure, de comportement et d'origine. Dans les espèces primitives, ils sont morphologiquement identiques (*isogamie*). C'est le cas du *Chlamydomonas* dont les gamètes sont semblables entre eux et semblables aux cellules parentales. L'évolution tend à établir une ségrégation entre gamètes mâles, petits et mobiles, et gamètes femelles chargés de réserves, et progressivement immobiles. Dans l'*anisogamie*, les deux cellules sexuelles conservent la même organisation mais sont de tailles différentes (ulve). La forme la plus achevée de cette évolution est l'*oogamie* dans laquelle des spermatozoïdes petits, nageurs, nombreux, s'opposent aux oosphères, volumineuses, riches en réserves, immobiles et produites en nombre plus restreint (*Dictyota*, fucus, laminaires).

Dans les types précédents, au moins un des gamètes est flagellé et actif : on parle de planogamètes et la fécondation est une *planogamie*. Il est des cas où aucun des deux gamètes n'est mobile et leur rencontre se fait passivement : la fécondation est une *aplanogamie*. Elle se rencontre par exemple chez les Algues Rouges où le gamète femelle est une cellule située à l'extrémité de certains rameaux des thalles et le gamète mâle, ou spermatie, est une petite masse protoplasmique sphérique entraînée passivement par le courant d'eau.

La *cystogamie* est un mode de fécondation particulier ne mettant pas en jeu de gamètes libres : ce sont les gamétocystes eux-mêmes qui fusionnent. Elle se produit par exemple chez la spirogyre où les cellules de deux filaments voisins établissent des *tubes de copulation* dans lesquels passe le protoplasme d'une des cellules. La répétition des tubes de copulation donne un aspect « en échelle » très caractéristique des filaments en reproduction.

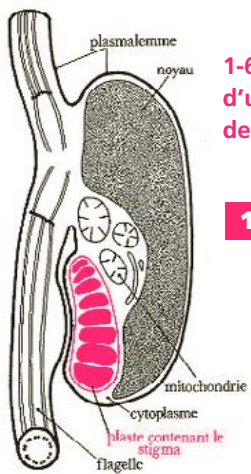
Planogamie et aplanogamie sont des formes de fécondation bien adaptées au milieu *aquatique*. La cystogamie, elle, n'impose pas l'existence d'une phase liquide et peut s'adapter à un mode de vie *aérien*. Rare chez les algues, elle est très répandue chez les champignons où, plus ou moins modifiée, elle devient la règle chez les espèces terrestres.



1-63. Embryogénèse du fucus.

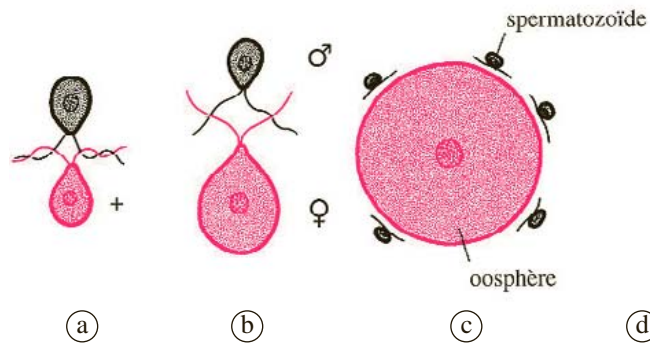
a. Schémas montrant que l'œuf a une symétrie radiale et développe une croissance polarisée due à la fixation sur le substrat par des rhizoïdes ;

b. Mise en évidence des premières divisions et des parois cellulaires par l'utilisation de calcofluor (d'après S.B. Bisgrove et D.L. Kropf).



1-64. Schéma d'un spermatozoïde de fucus.

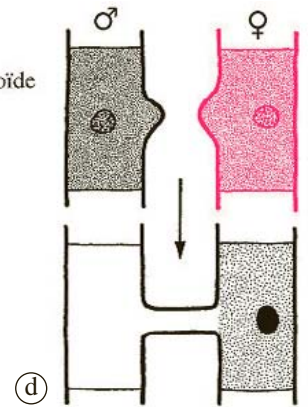
1.64



Isogamie

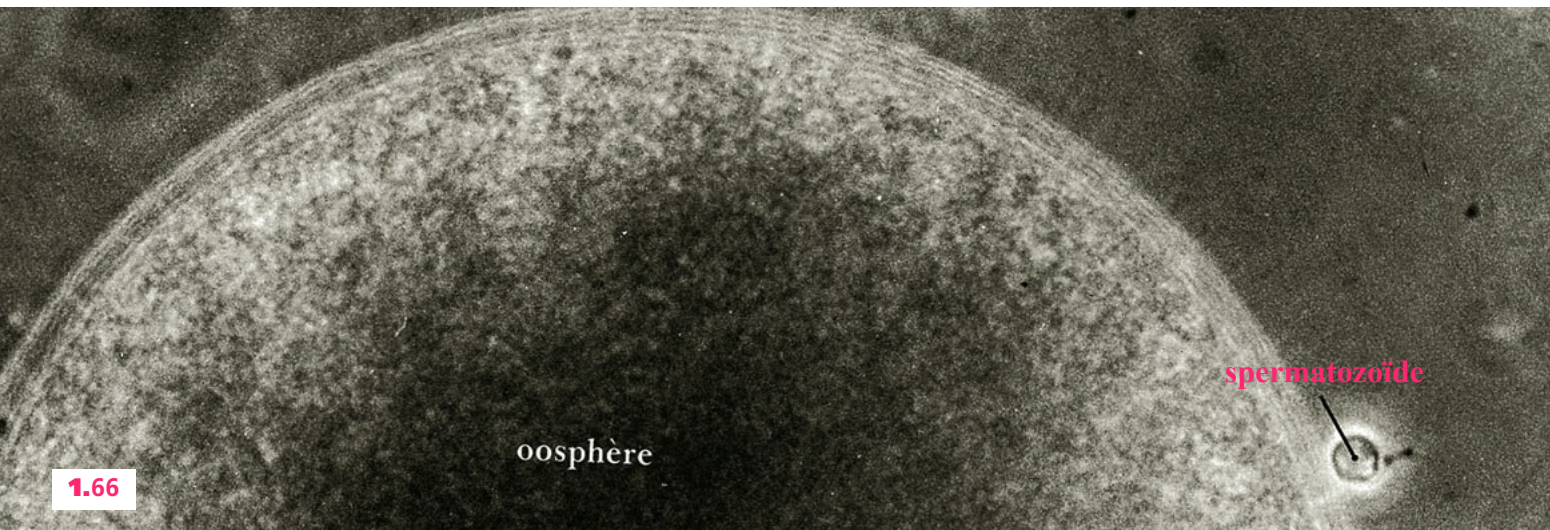
Anisogamie

Oogamie



Cystogamie

1.65



1.66



1.67

1-65 à 1-67. Fécondation chez les Algues.

1-65. Principaux types.

1-66. Oogamie du fucus.

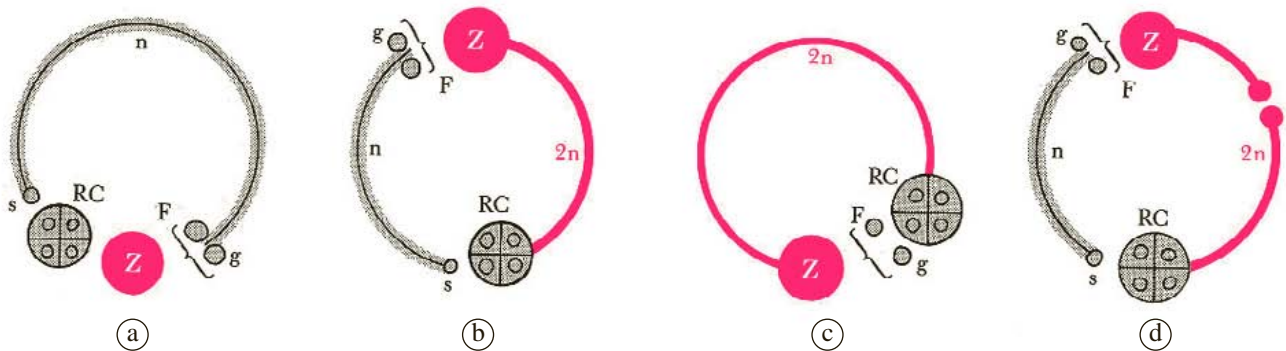
1-67. Cystogamie de la spirogyre. Deux cellules, C1 et C2, n'ont pas copulé et dégénèrent. Encart : hernie à l'origine d'un futur tube de conjugaison. zg. zygote.

Cycles de développement

La fécondation fait doubler le stock chromosomique. La méiose est le mécanisme compensateur qui ramène l'équilibre nucléaire au niveau initial. Il s'établit ainsi un cycle sexué au cours duquel alternent une phase haploïde ou *haplophase* (n chromosomes) et une phase diploïde ou *diplophase* ($2n$ chromosomes).

Le fucus vésiculeux a montré un exemple dont les gamètes représentent la seule phase haploïde et le thalle pluricellulaire est toujours diploïde : le cycle est dit *diplophasique*. Ce mode de développement est familier car il est habituel chez les animaux. En fait chez les plantes, et en particulier chez les algues, la méiose se produit à des moments variés et ne précède pas nécessairement la gamétogénèse. Lorsque la réduction chromatique intervient dès la germination du zygote, celui-ci constitue seul la diplophase et le thalle est haploïde (*cycle haplophasique*). Dans d'autres cas, le zygote est à l'origine d'un thalle diploïde. Il produit par méiose des spores haploïdes (*tétraspores* ou *spores réductionnelles*) qui initient une génération haploïde portant les gamètes. Il y a donc *alternance de deux générations*, l'une haploïde, l'autre diploïde (*cycle haplodiplophasique*).

On appelle *gamétophyte* ou *sporophyte* la génération produisant respectivement les gamètes ou les spores.



1-68. Cycles de développement.

a. Cycle haplophasique (*Chlamydomonas*, *Ulothrix*, spirogyre).

b. Cycle haplo-diplophasique (ulve, *Dictyota*).

c. Cycle diplophasique (fucus, *Codium*, Diatomées).

d. Cycle à trois générations successives (Algues Rouges).

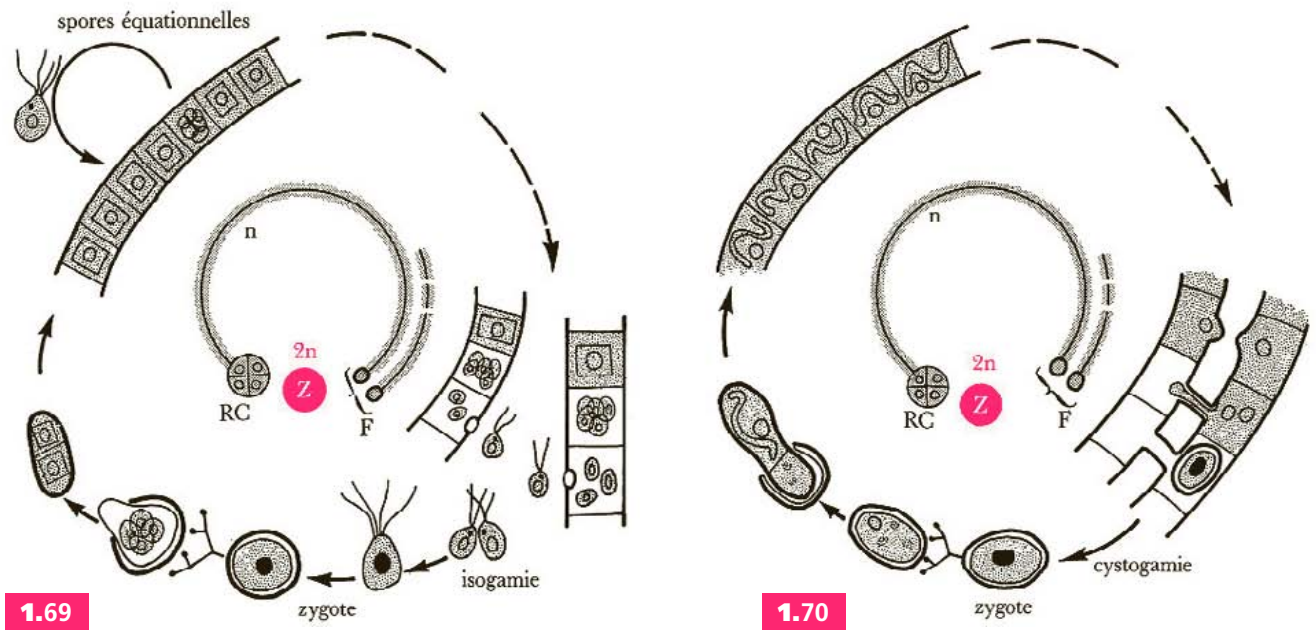
F, fécondation ; **g**, gamètes ; **RC**, réduction chromatique ; **s**, spore ; **Z**, zygote.

L'importance relative des phases est très variable selon les espèces. Chez l'ulve ou le *Dictyota*, les deux générations sont morphologiquement semblables ; dans d'autres espèces elles sont différentes. Par exemple, les grands thalles des laminaires représentent la diplophase très dominante sur une haplophase microscopique réduite à quelques cellules portant les gamétocystes (cf planche 3, cahier couleur).

Des complications supplémentaires peuvent intervenir. Ainsi, les Algues Rouges ont un cycle où se succèdent trois générations car la phase diploïde se déroule en deux périodes distinctes (la première, issue du zygote, se développe en parasite des rameaux porteurs des gamètes femelles : elle dissémine des spores donnant des thalles diploïdes indépendants où se fera la méiose) (cf planche 3, cahier couleur).

De nombreuses espèces (*Ulothrix*, par exemple) produisent des *spores directes* ou *équationnelles* (non produites par méiose) qui assurent une multiplication végétative des thalles se situant en marge du cycle sexué.

La diversité des cycles de développement traduit la multiplicité des tentatives évolutives réalisées au sein du groupe. D'une façon globale, on remarque que les organismes haploïdes sont primitifs et que *l'évolution a privilégié la phase diploïde*, plus stable génétiquement et plus favorable à la réalisation d'organismes différenciés dans lesquels la vie pluricellulaire est bien intégrée.

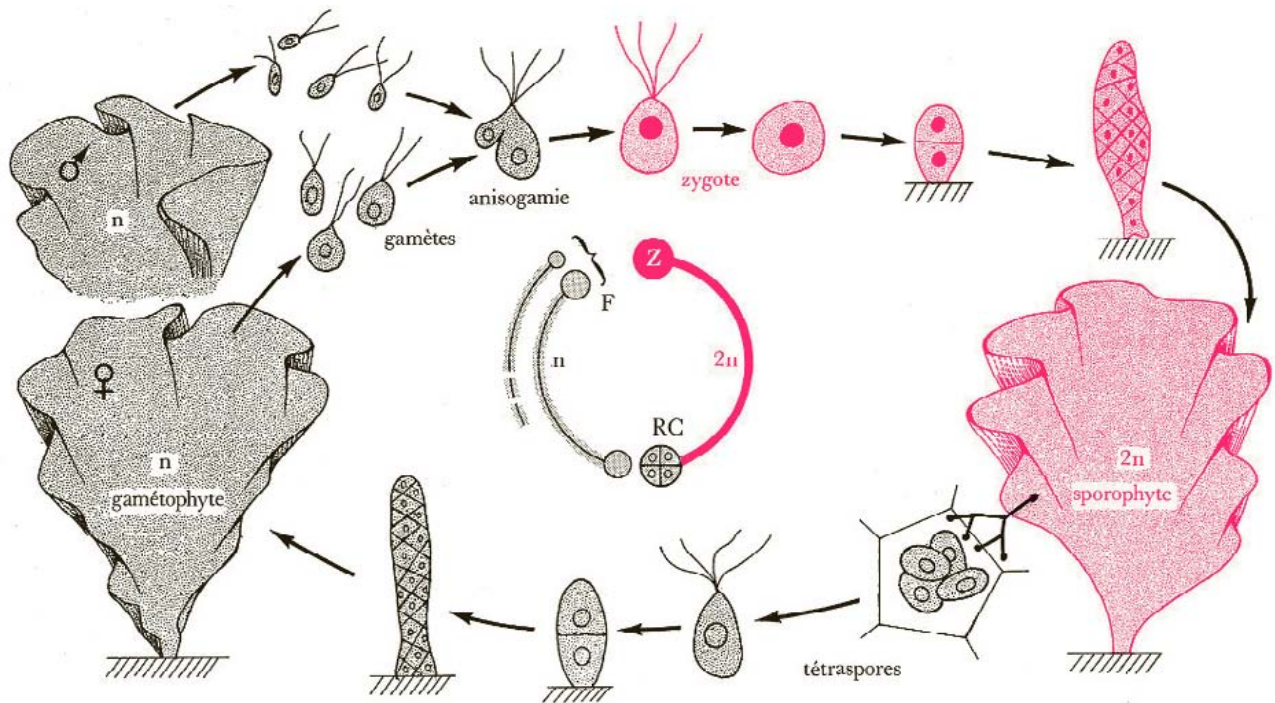


1-69 et 1-70. Cycles haplophasiques.

1-69. *Ulothrix*. 1-70. *Spirogyre*.

Les cycles sont comparables à ceci près que la première espèce produit des gamètes libres (isogamie), alors que dans la seconde, la fécondation résulte d'une cystogamie.

En marge du cycle sexué, l'*Ulothrix* se multiplie par des spores équationnelles.



1-71. Cycle haplo-diplophasique. Ulve ou laitue de mer.

Alternance de deux générations d'aspect identique, l'une produisant les gamètes (gamétophyte), l'autre les tétraspores (sporophyte).

2 Champignons

Les Champignons ou *Mycophytes* (*myco* = champignon, leur étude constitue la **mycologie**) sont des **Thallophytes** qui se distinguent fondamentalement des Algues par l'absence de chlorophylle et de toute ébauche de plastides. Incapables de photosynthèse, ils sont **hétérotrophes** et doivent consommer des molécules organiques déjà élaborées. Ils se classent parmi les *consommateurs* comme les animaux. Typiquement, le thalle est une structure filamenteuse : c'est un *mycélium* étroitement lié au substrat dont il se nourrit. Parmi les caractéristiques biochimiques qui les distinguent des Végétaux il faut citer la synthèse fréquente de *chitine* au lieu de cellulose – qui existe également chez les Arthropodes : insectes et crustacés – dans les parois et la mise en réserves de glucides sous forme de *glycogène* (glucane) qui est stocké dans le cytoplasme comme dans les cellules animales (hépatocytes, par exemple).

Du point de vue écologique, ils sont essentiels pour le recyclage de la matière. Avec les bactéries ce sont les grands destructeurs des molécules complexes. On distingue trois modes de vie :

- 1) Certains sont *saprophytes* et se nourrissent de matières organiques mortes ; ce sont des *détritivores* qui dégradent des substrats très variés. Ils participent à l'élaboration de l'humus et des sols.
- 2) Les *parasites* s'accroissent aux dépens d'autres cellules vivantes. Ils causent des dégâts considérables notamment aux plantes cultivées.
- 3) Une dernière catégorie est *symbiotique*, c'est-à-dire qu'elle établit avec une autre espèce un équilibre à bénéfices réciproques.

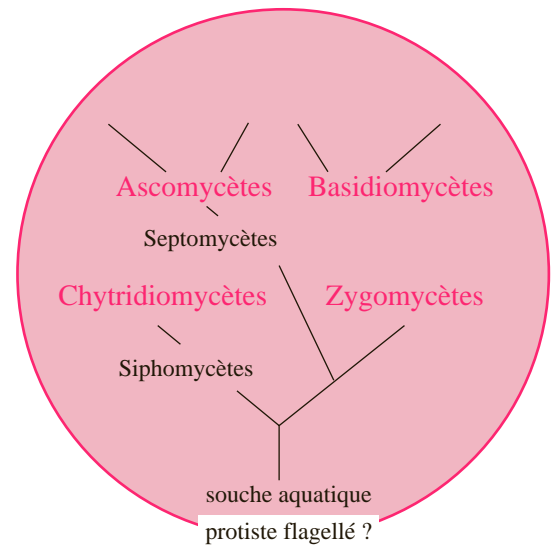
Le groupe est très vaste et montre une grande diversité d'aspects, de tailles, de structures et d'activités métaboliques. L'origine des champignons est ancienne – ils sont connus depuis l'ère primaire – et leur filiation est discutée. Longtemps classé avec les végétaux *s. s.*, ils sont actuellement considérés comme une lignée à part, distincte à la fois des animaux et des végétaux. La biologie moléculaire confirme que leur individualisation s'est produite très tôt au cours de l'évolution. Les formes les plus primitives passent par des stades aquatiques mobiles avec un flagelle (zoospores, gamètes) ce qui suggère une parenté avec des Protistes.

Dans leur grande majorité, les champignons actuels sont aériens. Ils pratiquent une fécondation sans émission de gamètes libres (*cystogamie*). Ils produisent souvent en marge de la reproduction sexuée, une multiplication végétative avec production de quantité de spores aériennes qui assurent un ensemencement très efficace.

La classification la plus simple sépare :

- 1) Les champignons siphonés comportant les *Chytridiomycètes* encore aquatiques et les *Zygomycètes* dont la plupart vivent sur le sol – certains sont parasites – la croissance de leur mycélium est rapide et la reproduction sexuée se fait par fusion de gamétocytes.
- 2) Les champignons septés ont un mycélium formé de filaments cloisonnés et sont appelés *Septomycètes* (*septum* = cloison). Ils comportent deux classes, les *Ascomycètes* et les *Basidiomycètes* dont les formes les plus évoluées élaborent des appareils de fructifications massifs de formes caractéristiques constituant les « champignons » au sens courant du terme.

Dans l'économie humaine, ils ont des rôles positifs (agroalimentaires notamment avec les levures), médicaux (en particulier avec les antibiotiques) ou négatifs (phytopathologie...).





◀ **a. Saprophytes.** Les veinures d'un fromage de type « Bleu » sont dues au développement de *Penicillium* ($\times 1/2$). Du pain humide se couvre d'une moisissure, le rhizope ($\times 3$).

◀ **b. Parasites.** *Rhytisme de l'érable.* Les zones nécrosées de la feuille de l'arbre correspondent à des régions où se produit la reproduction du champignon ($\times 1/2$).

Ergot du seigle. Un grain de l'épi est ici remplacé par un sclérote, forme de conservation du champignon ($\times 1/2$). Très toxique (il contient des alcaloïdes proches du LSD...), il était cause du « mal des ardents », et redouté lorsqu'on faisait des farines à partir de blé et de seigle cultivés ensemble (le traditionnel « pain de meteil »).

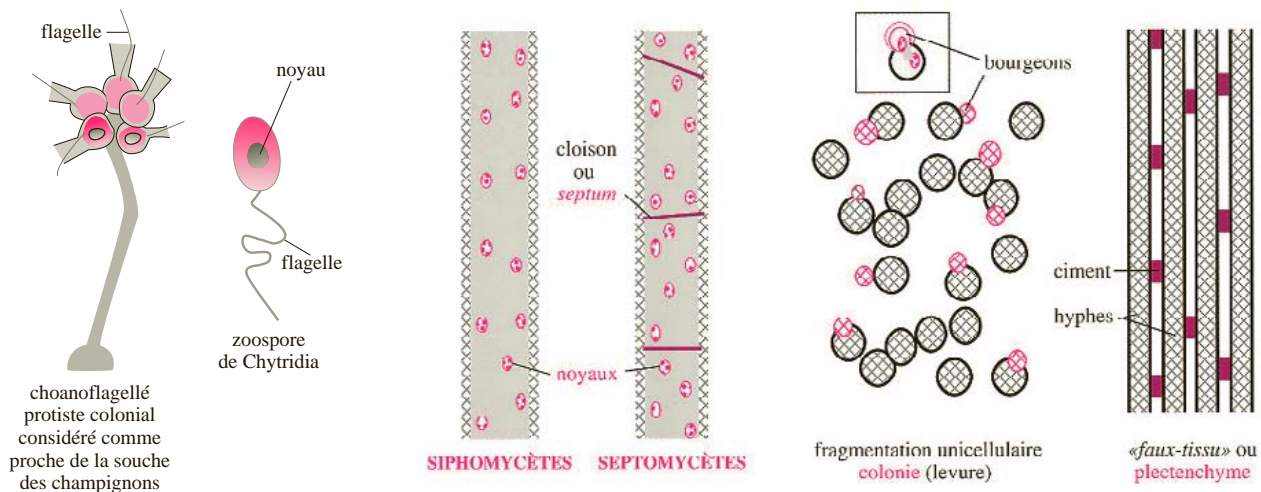
◀ **c. Symbiotiques.** Les *Lichens* constituent un exemple typique d'association à bénéfice réciproque entre une Algue et un Champignon. Ici thalle foliacé d'une parmélie, fréquente sur les rochers ($\times 1$). Beaucoup de Champignons Supérieurs vivent en symbiose avec des racines de Plantes Vasculaires (*mycorhizes*).

2-1. Exemples illustrant trois modes de vie hétérotrophes des champignons.

Le thalle ou mycélium

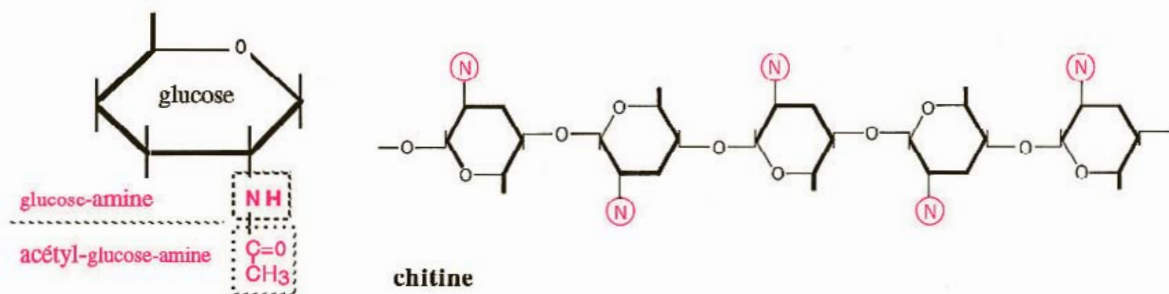
Il présente une structure relativement simple comparée à la diversité des constructions cellulaires réalisées par les algues. C'est un appareil végétatif bien adapté aux divers modes de vie hétérotrophe des champignons. Les filaments microscopiques qui le constituent excrètent dans le milieu une grande variété d'enzymes lytiques (protéases, amylases, RNases, phosphatases, etc.) qui hydrolysent et scindent les macromolécules et permettent l'absorption des produits de dégradation. Les formes les plus usuelles de mycélium sont les « moisissures », feutrage de *siphons* ou d'*hyphes* qui recouvre les matières organiques en décomposition. Les siphons s'allongent et se ramifient sans se cloisonner : les hyphes sont constitués de cellules ou d'articles plurinucléés. Les cloisons transversales sont percées de pores permettant les échanges. Lorsque les hyphes s'agrègent entre eux, ils peuvent donner naissance, notamment au moment de la reproduction, à des constructions agglomérées plus ou moins massives appelées faux-tissus ou *plectenchyme*.

Inversement, certaines espèces ont un mycélium qui se morcelle et, notamment en milieu organique riche, font retour à l'état unicellulaire. C'est le cas des levures qui s'accroissent par bourgeonnement. Lorsque le bourgeon a atteint une certaine taille, il se sépare de la cellule-mère. On parle alors de *mycélium dissocié*.



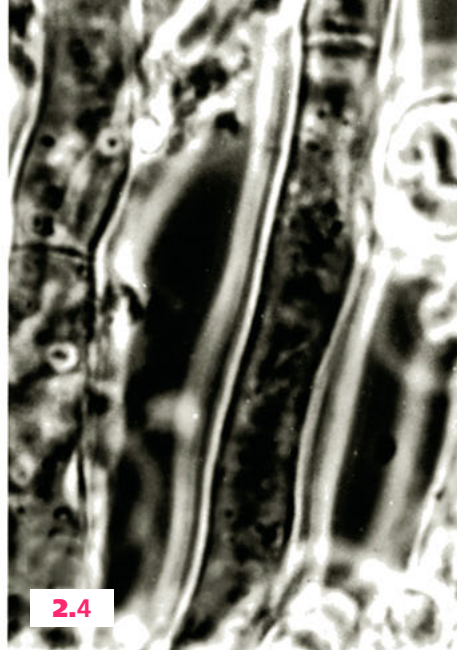
2-2. Types de mycéliums.

L'organisation tubulaire du mycélium résulte du fait que le protoplasme est canalisé dans des parois rigides pourvues d'une charpente fibrillaire résistante qui s'oppose à l'élargissement. Cette paroi présente souvent, notamment dans les formes évoluées, des composés particuliers, comme la *chitine*, qui forment des microfibrilles se substituant à la cellulose. Les microfibrilles de chitine sont formées d'acétylglucosamine polymérisée en chaînes non ramifiées de la façon suivante ((N) représente la fonction amine estérifiée par l'acide acétique : NH-CO-CH_3) :





2.3



2.4



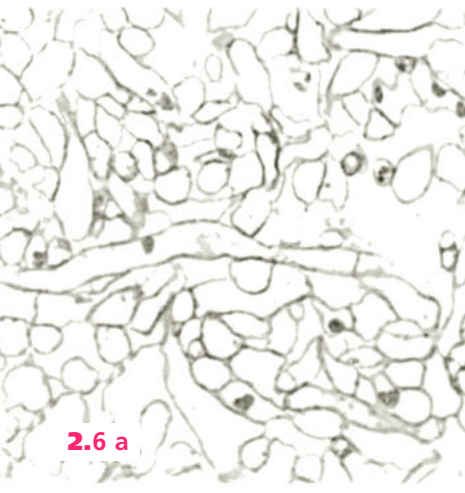
2.5

2-3 à 2-5. Mycéliums observés vivants (microscopie en contraste de phase).

2-3. Siphon. *Mucor*. ($\times 1\,100$).

2-4. Mycélium cloisonné par des septums transverses. *Penicillium*. ($\times 1\,100$).

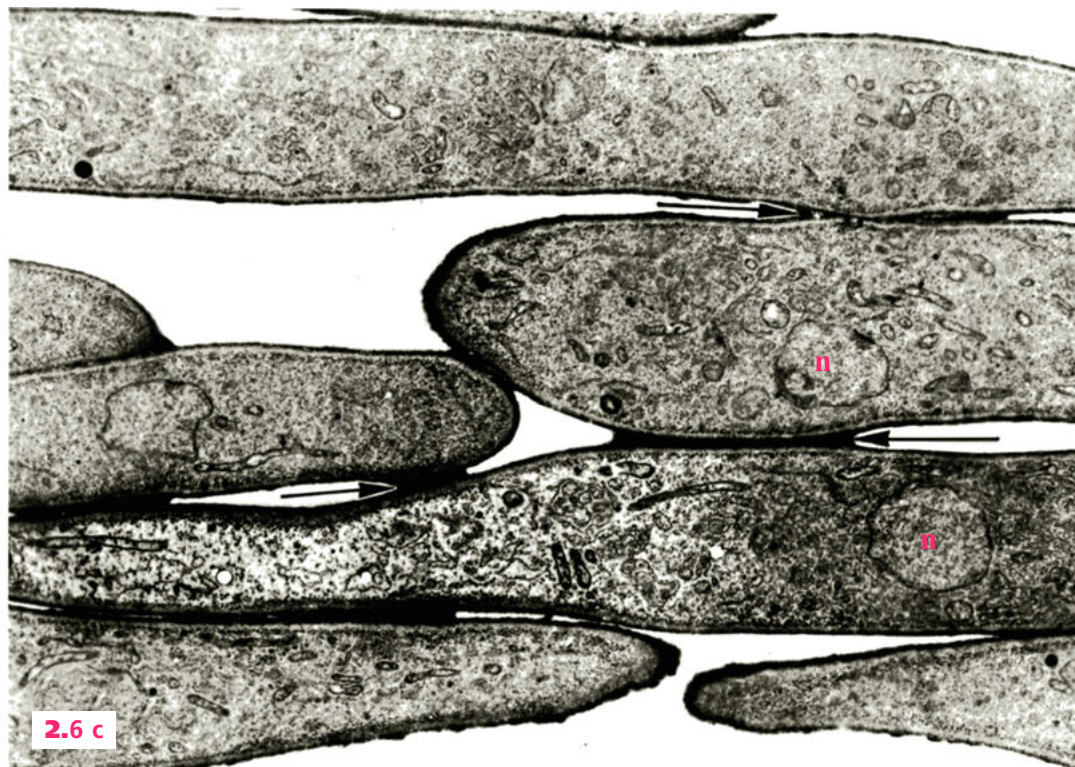
2-5. Levure (unicellulaire) en bourgeonnement ($\times 900$).



2.6 a



2.6 b



2.6 c

2-6. Plectenchyme.

a. Coupe semi-fine dans un pied de bolet montrant l'enchevêtrement des hyphes. ($\times 500$).

b. Microfibrilles de **chitine** (vue en microscopie électronique après ombrage) dans la paroi d'un champignon de couche. ($\times 30\,000$).

c. Agrégation d'hyphes avec soudure par un **ciment interstitiel** (flèches). **n** : noyaux. (*Sphaenostilbe repens*, Ascomycètes) (Cliché J. Dexheimer et B. Botton). ($\times 5\,000$).

Croissance apicale des filaments

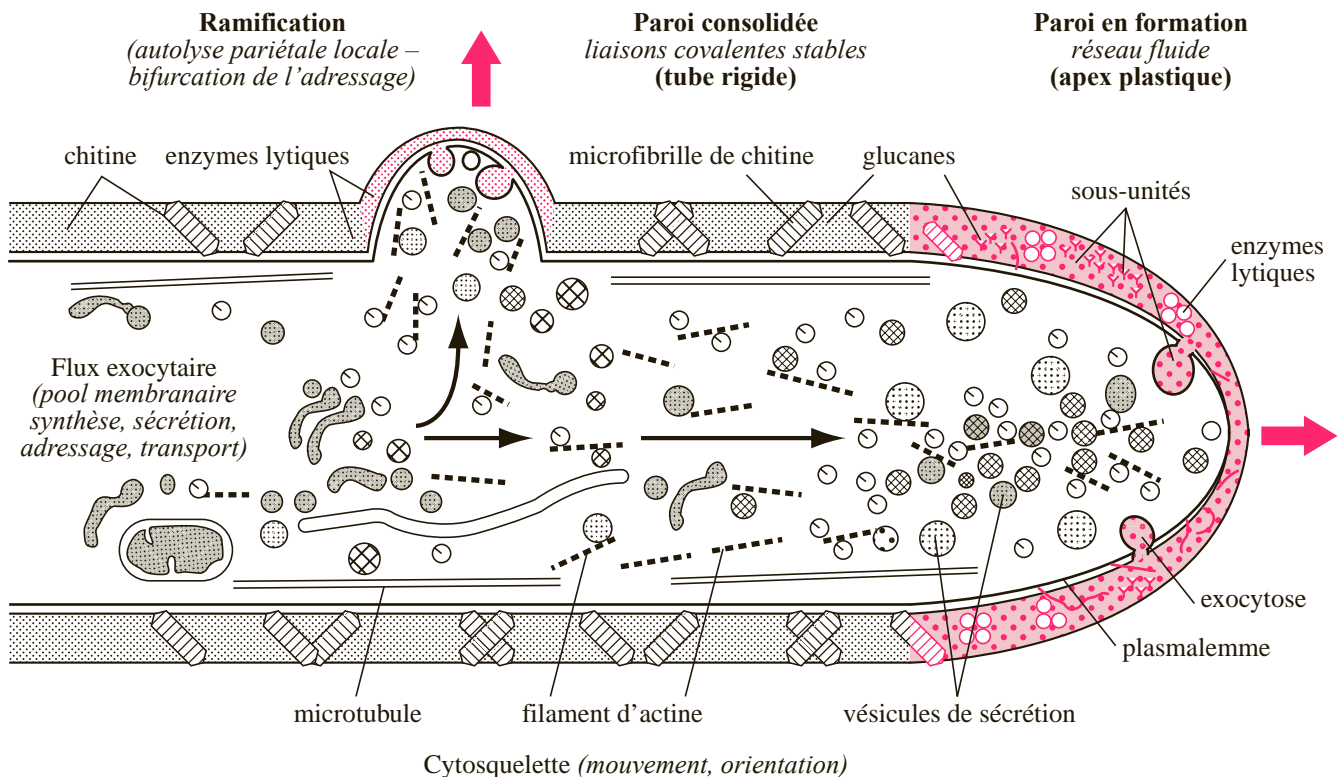
Les filaments des mycéliums s'accroissent par leurs extrémités. La croissance peut être relativement rapide et atteindre plusieurs millimètres à l'heure lorsque les conditions sont favorables.

L'élongation résulte d'un flux cytoplasmique orienté de vésicules sécrétrices. Ces vésicules contiennent des précurseurs de parois et lorsque leur membrane s'anastomose avec le plasmalemme, elles déversent leur contenu à l'extérieur du cytoplasme. Ainsi, en même temps et au même lieu sont assurés l'extension de la membrane cytoplasmique et celle de la paroi. Celle-ci est d'abord fluide et plastique. Elle forme un dôme apical qui se distend puis se rigidifie. L'accroissement en diamètre est ainsi limité et le cytoplasme se trouve canalisé dans une structure tubulaire.

Le mycélium se ramifie soit par dichotomie de l'apex, soit par bourgeonnement de filaments latéraux qui s'accroissent de la même façon par leur extrémité.



2-7. Ramification latérale d'un hyphé
(*Penicillium*).

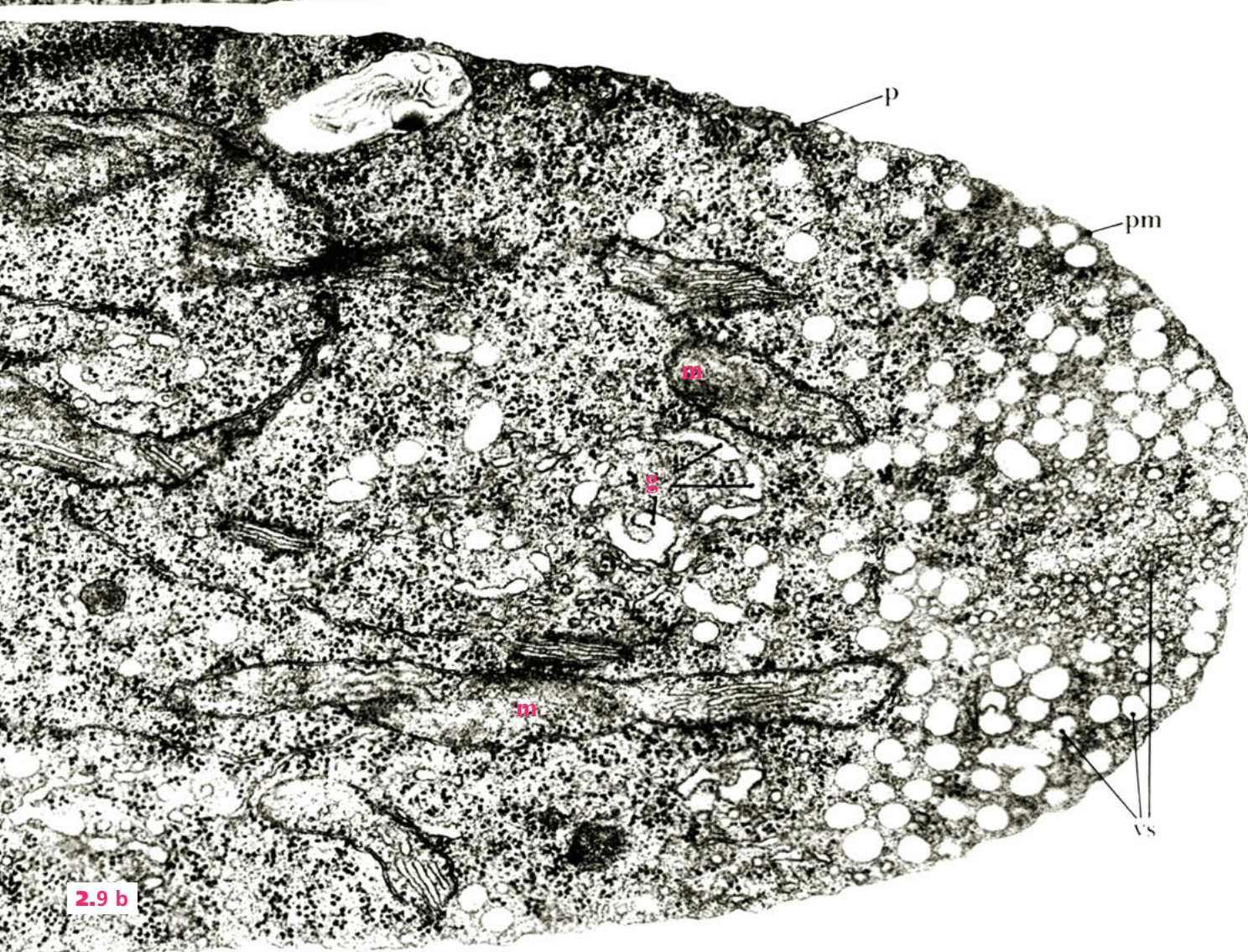
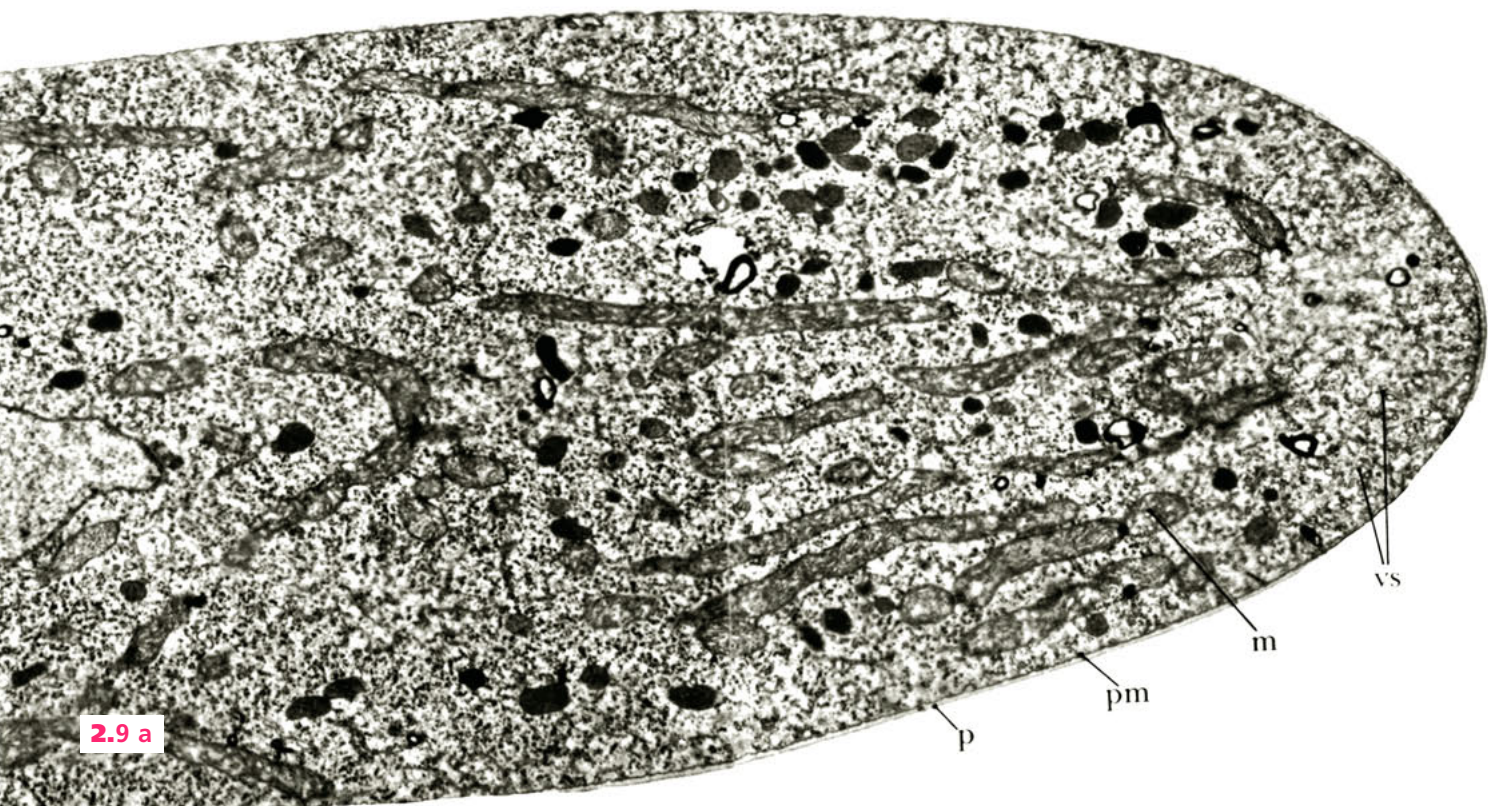


2-8. Flux apical.

2-9. Ultrastructure de l'extrémité en croissance de filaments mycéliens. Coupes longitudinales. ►

a. *Allomyces arbuscula*. (Siphomycète aquatique vivant sur les débris végétaux). (Cliché U.P. Roos et G. Turian). (× 15 000).

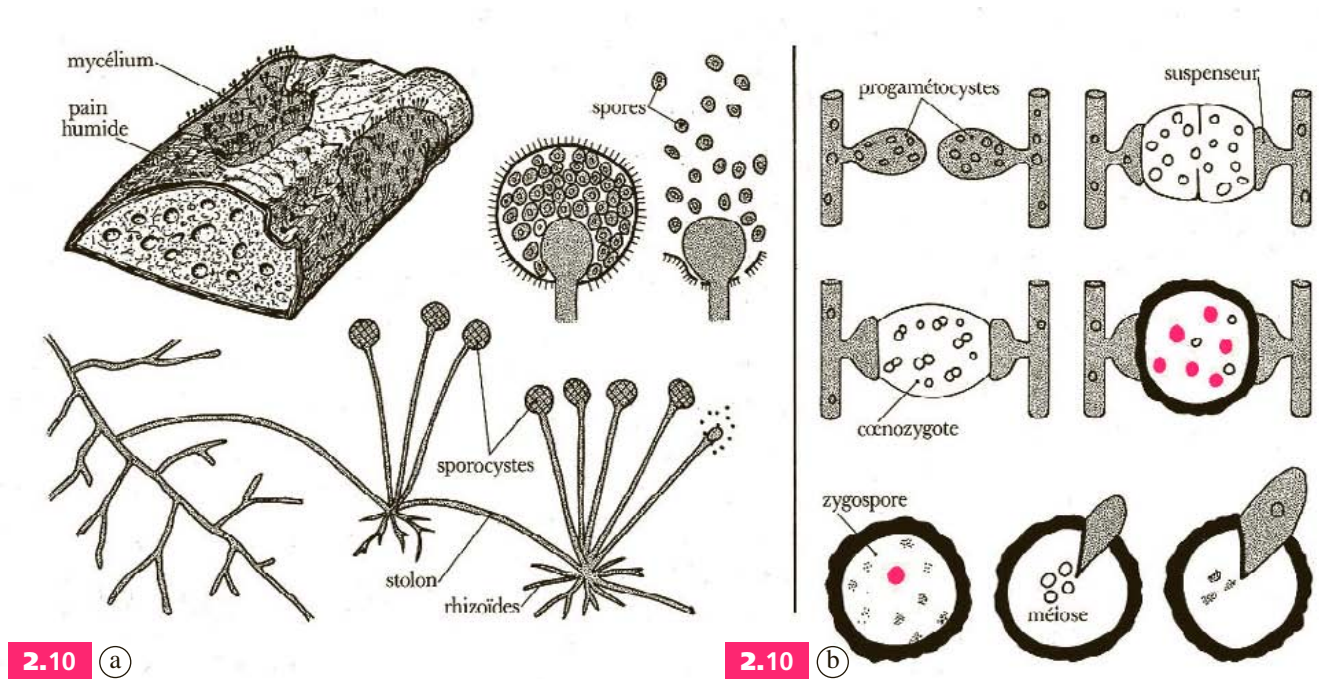
b. *Aspergillus niger*. (Septomycète). (Cliché S.N. Grove et C. E. Bracker). (× 45 000). **m**, mitochondrie ; **n**, noyau ; **p**, paroi ; **pm**, plasmalemme ; **vs**, vésicule de sécrétion ; **g**, appareil de Golgi.



Exemple de mycélium saprophyte • Mucorales

Les Mucorales sont une importante famille de Siphomycètes. Elles sont fréquentes dans les moisissures qui se développent sur les aliments, les fruits, les fumiers, les litières de feuilles mortes et tous milieux riches en substances nutritives. Ainsi, le rhizope forme la « moisissure blanche » qui recouvre le pain humide abandonné quelques jours à l'air. C'est un genre qui permet d'observer facilement l'extension du mycélium et sa *multiplication végétative* très efficace au moyen de *spores aériennes*. Celles-ci sont produites dans des bouquets de *sporocystes* émergeant de place en place sur certains siphons progressant à la manière de stolons. Une très grande quantité de spores est ainsi produite. Elles sont disséminées dans l'atmosphère par éclatement des sporocystes.

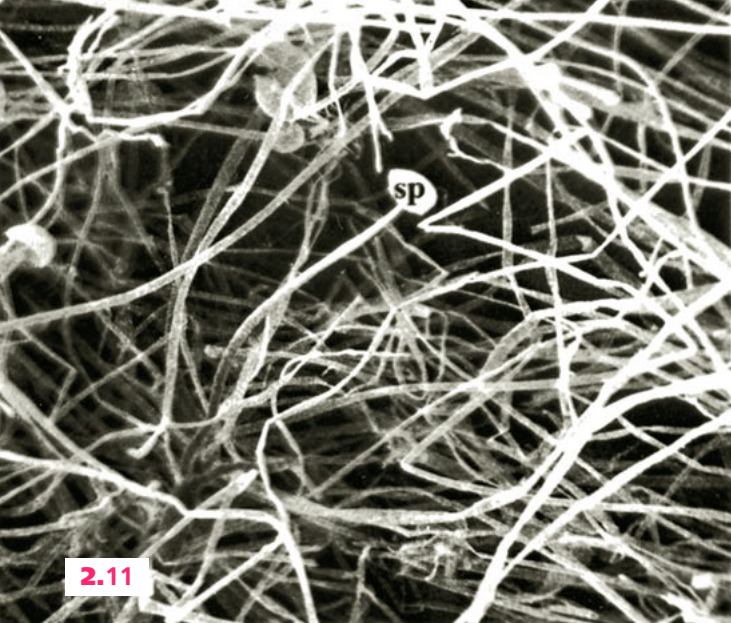
La *reproduction sexuée* des Mucorales fait intervenir une cystogamie typique avec rapprochement de bourgeons latéraux qui entrent en contact et fusionnent. Certaines espèces sont homothalliques (un mycélium issu d'une spore conduit à la cystogamie) ; d'autres espèces sont hétérothalliques (la reproduction sexuée n'intervient que lorsqu'il y a rencontre de mycéliums issus de spores de signes complémentaires). La fusion des gamétocystes conduit à une copulation de nombreux noyaux (zygote coenocytique). Le zygote s'enkyste ; il s'entoure d'une paroi épaisse et résistante et constitue une volumineuse *zygospore*. Un seul noyau persiste et il subit une réduction chromatique dès sa germination. Le cycle est donc haplophasique.



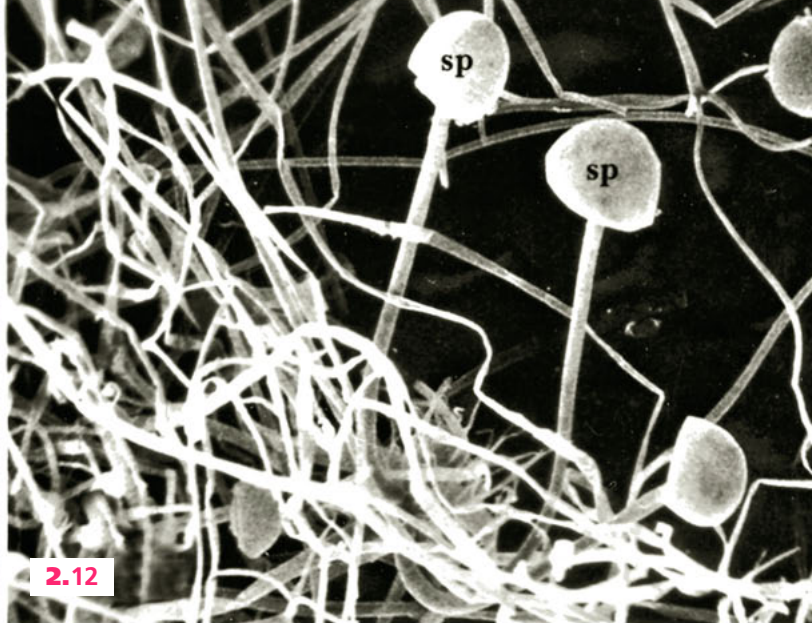
2-10. Mucorales.

a. Multiplication végétative. Rhizope (moisissure blanche du pain). Formation de bouquets de sporocystes et dispersion aérienne des spores.

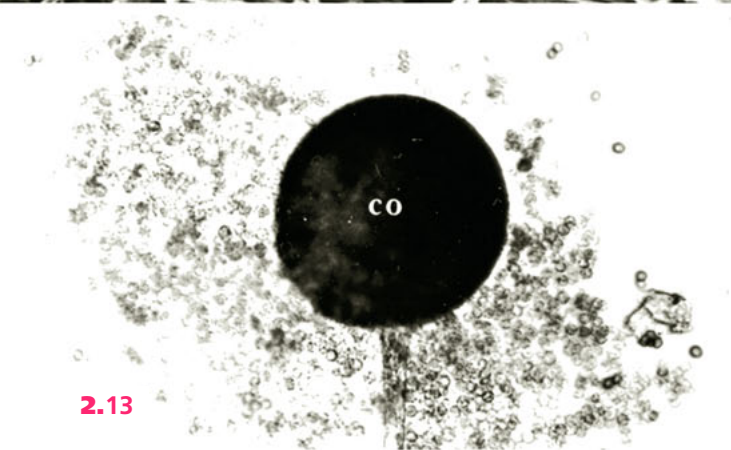
b. Reproduction sexuée par cystogamie. Stades successifs depuis l'approche des progamétocystes jusqu'à la formation d'une zygospore et sa germination.



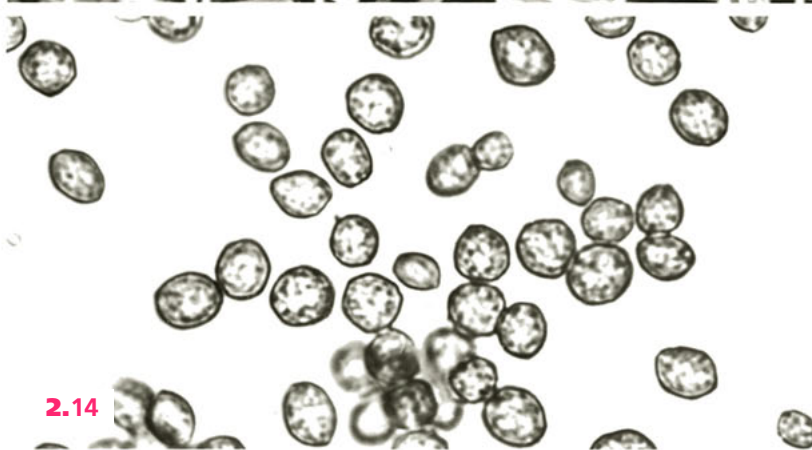
2.11



2.12



2.13



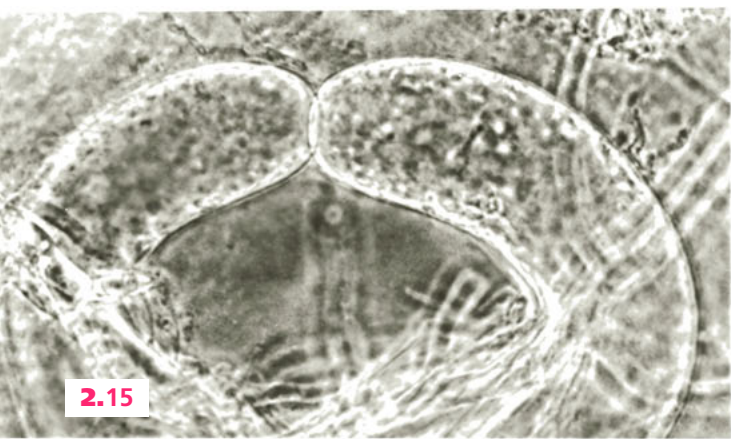
2.14

2-11 à 2-14. Multiplication végétative. Rhizope (*Rhizopus nigricans*).

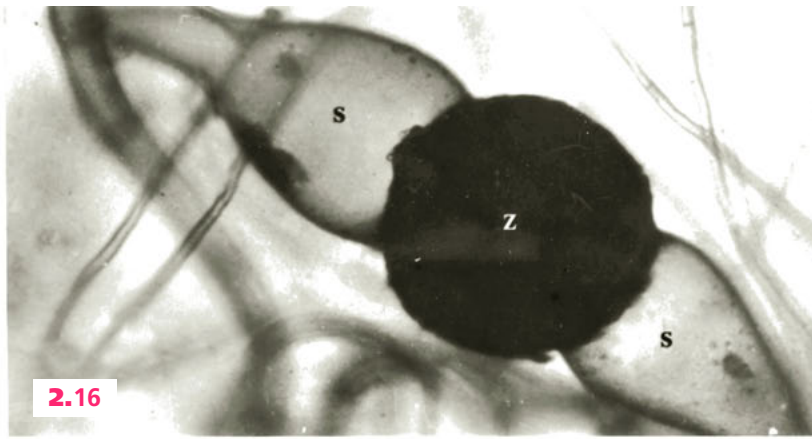
2-11 et 2-12. Aspect du mycélium sur le pain. **sp**, sporocyste. (× 150 et × 220).

2-13. Sporocyste libérant ses spores. **co**, columelle. (× 400).

2-14. Spores (× 2 000).



2.15



2.16

2-15 et 2-16. Reproduction sexuée. *Sporodinia grandis*. Mucorale homothallique.

2-15. Progamétocystes en contact. (× 900).

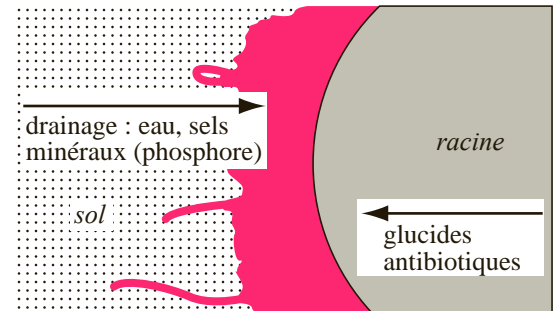
2-16. Zygote enkysté (zygospore), **z**, entre deux suspenseurs, **s**, restes des progamétocystes. (× 450).

Mycélium symbiotique • mycorhizes

Une mycorhize est une association entre un mycélium et une racine (*myco* = champignon ; *rhiza* = racine). Le phénomène affecte les 3/4 des plantes vasculaires. On distingue : a) les *mycorhizes ectotrophes* dont le champignon forme un manchon autour des racines qui sont plus ou moins déformées. Cette association s'observe sur la plupart des arbres (cf planche cahier couleur) ; b) les *mycorhizes endotrophes* dont le mycélium non seulement s'immisce entre les cellules de racine mais pénètre à l'intérieur de celles-ci. Ces invaginations s'enfoncent profondément en édifiant des pelotons ou en se ramifiant en arbuscules dans la cellule de racine (cf planche 6, cahier couleur). Malgré sa situation intracellulaire, le champignon n'est pas véritablement intracytoplasmique comme le révèlent les coupes ultrafines. Il reste entouré par le plasmalemme de la cellule qui l'héberge. Cette association est typiquement observée chez les orchidées et certaines plantes ligneuses comme les bruyères et quelques arbres comme l'if.

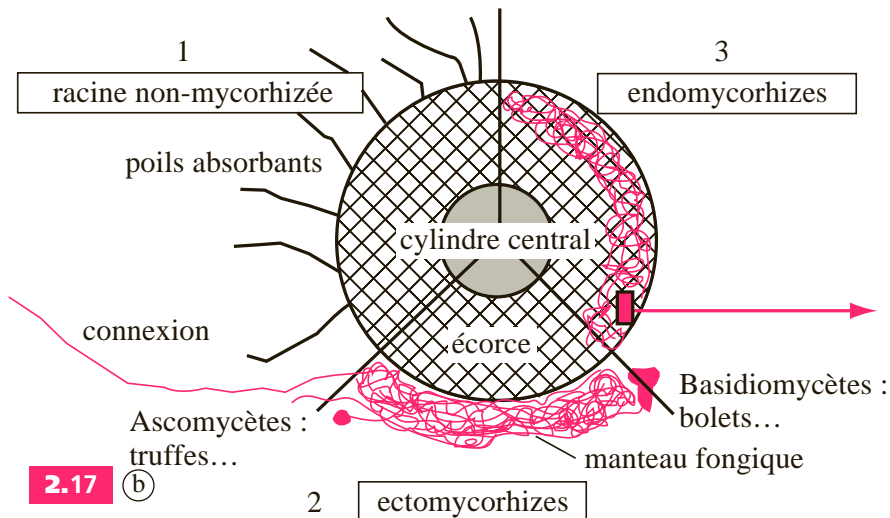
Les champignons associés produisent souvent des appareils de fructification comestibles recherchés (truffes, bolets, lactaires...) ce qui explique qu'ils se trouvent au voisinage d'espèces d'arbres précises (chênes truffiers, cèpes des pins, ...)

Dans cette symbiose, le champignon bénéficie de l'apport trophique d'une plante autotrophe (glucides issus de la photosynthèse). Réciproquement, les hyphes, qui se substituent plus ou moins aux poils absorbants de la racine, facilitent l'approvisionnement en eau et le drainage du sol en sels minéraux, en particulier ceux qui sont peu mobiles comme le phosphore. La croissance des Plantes Vasculaires, en particulier celle des jeunes plants d'arbres, est fortement stimulée (elle peut être doublée) quand les individus sont mycorhizés. La mycorhization est maintenant très utilisée en horticulture et arboriculture.



2.17 (a) manteau fongique

2-17. a. Localisation de mycorhizes.
Échanges réciproques.



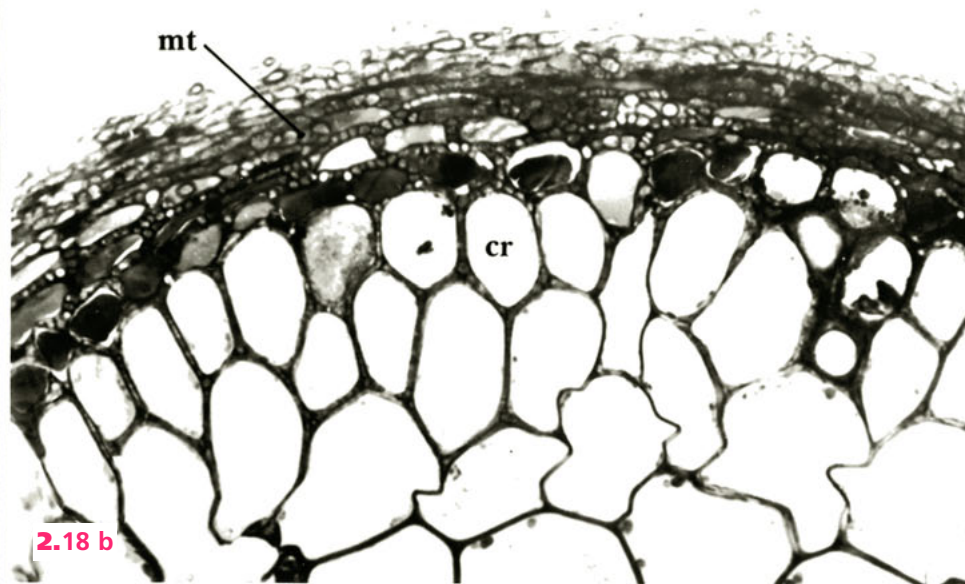
2.17 (b)



2.17 c

2-17. b. Coupe transversale de racine avec 2 un manteau fongique associé à la formation de fructifications (**mycorhize ectotrophe** ou **ectomycorhize**) et 3 hyphes pénétrant dans les cellules du parenchyme cortical (**mycorhize endotrophe** ou **endomycorhize**).

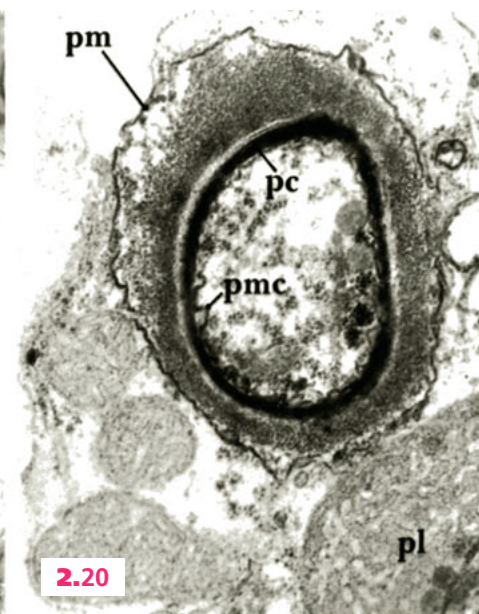
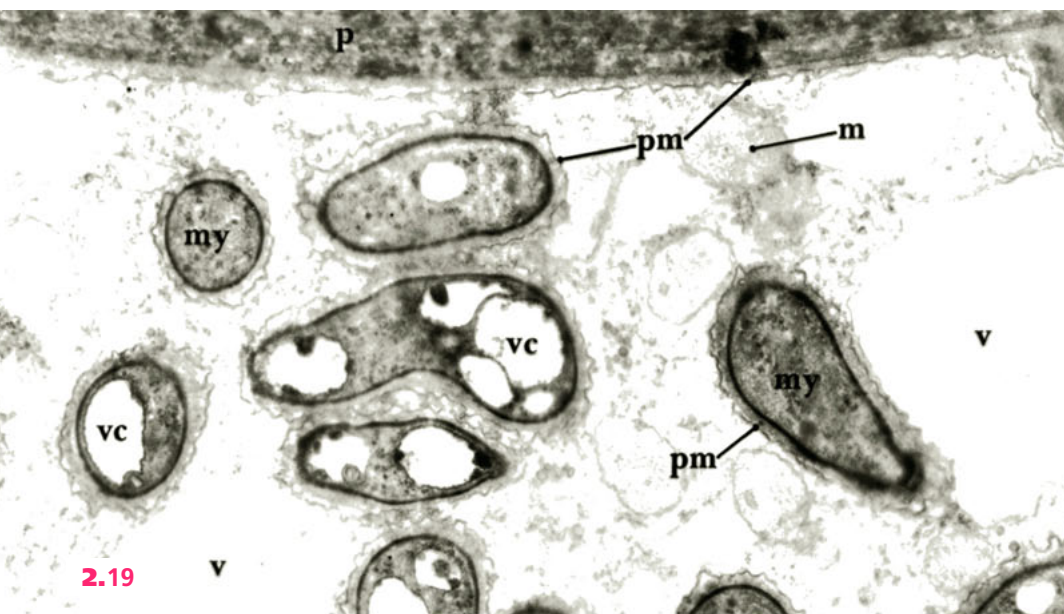
2-17. c. Détail d'une endomycorhize. Cellule corticale de racine d'orchidée (néotie) envahie par les hyphes du champignon (*Rhizoctonia*) (× 400).



2-18. Mycorhizes ectotrophes de Conifères. (Clichés D.G. Strullu).

a. Aspect court et fourchu d'une racine mycorhizée de pin. Microscopie électronique à balayage. ($\times 4$).

b. Coupe dans une racine de *Pseudotsuga*. Le champignon forme un manteau externe, **mt**, et s'insinue entre les cellules périphériques de la racine, **cr**. ($\times 250$).



2.19 et 2.20. Mycorhizes endotrophes. Aspects ultrastructuraux. (Clichés D.J. Strullu et J.P. Gourret).

2.19. Racine d'un if mycorhizé. Le peloton de mycélium, **my**, est coupé par places. Chaque fragment est entouré par le plasmalemme, **pm**, de la cellule-hébergeante. **p**, paroi ; **m**, mitochondrie et **v**, vacuole de l'if ; **vc**, vacuole du champignon. ($\times 1\,500$).

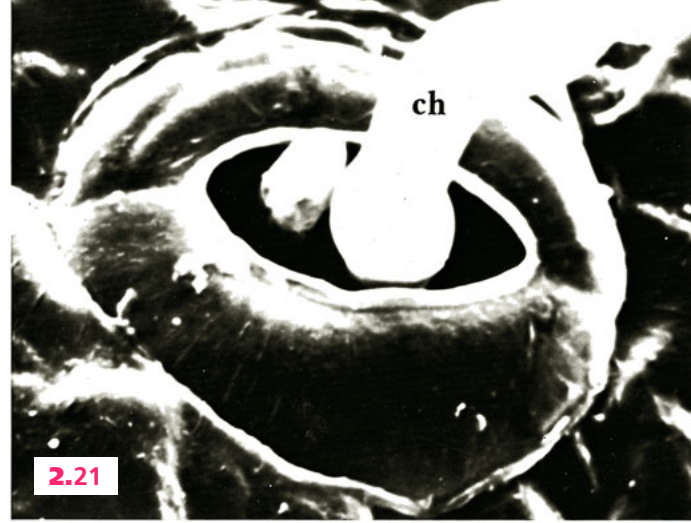
2.20. Racine d'une orchidée mycorhizée (*Dactylorhiza maculata*). Détail d'une section de mycélium. Il forme une enclave limitée par le plasmalemme, **pm**, de l'orchidée et par un matériel dense (« couche d'isolement »). **pmc**, plasmalemme du champignon et **pc**, paroi du champignon ; **m**, mitochondrie et **pl**, plaste de la racine. ($\times 24\,000$).

Mycélium parasite • suçoir ou haustorium

Le thalle des champignons parasites s'introduit dans les tissus de l'hôte ; il atteint les cellules dont il détourne à son profit les produits du métabolisme. Dans le cas d'un parasitisme de plante vasculaire les filaments mycéliens profitent d'une ouverture naturelle (stomate de l'épiderme), d'une blessure, ou digèrent une portion de la paroi de l'hôte. Ils cheminent ensuite dans l'organe à travers les méats et s'immiscent entre les cellules en digérant les lamelles pectiques au moyen d'enzymes pectinolytiques. Beaucoup d'espèces deviennent des parasites *intracellulaires* en produisant des *suçoirs* caractéristiques ou *haustoria*. Par places, en effet, les filaments digèrent complètement la paroi des cellules-hôtes en sécrétant des cellulases et des hémicellulases. Par le trou réalisé, ils pénètrent dans la cellule parasitée en repoussant plasmalemme et cytoplasme. Il se produit ainsi de multiples invaginations en doigts de gant dans lesquelles le parasite envoie noyaux, mitochondries, réticulum endoplasmique...

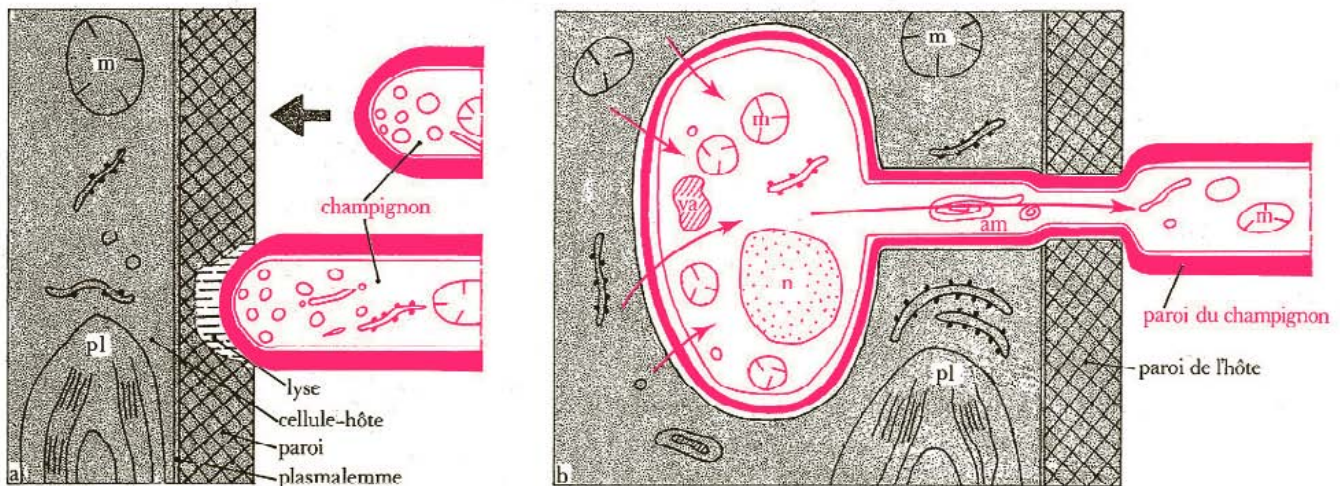
Les vacuoles autophagiques y sont fréquentes.

Les suçoirs assurent une **large surface d'absorption** et un contact très intime avec le protoplasme de l'hôte sans toutefois détruire, au moins pendant un certain temps, les cellules infestées mais affaiblissent, plus ou moins, l'hôte.



2-21. Pénétration d'un champignon dans une feuille par l'ouverture d'un stomate.

Phytophthora infestans, parasite de la pomme de terre. **ch**, filament de champignon. Microscopie électronique à balayage (Cliché H.R. Hohl et E. Sutter).

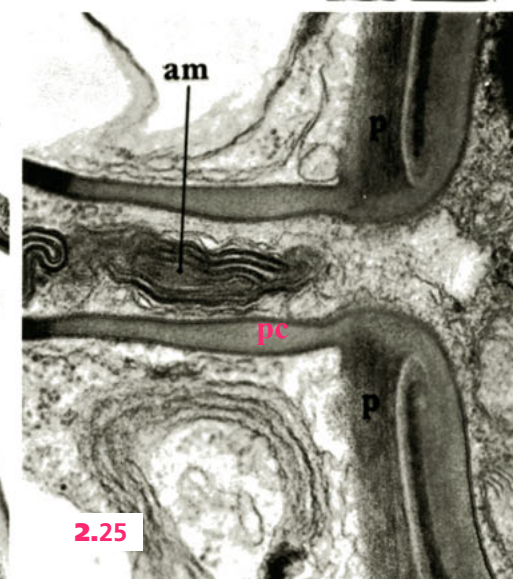
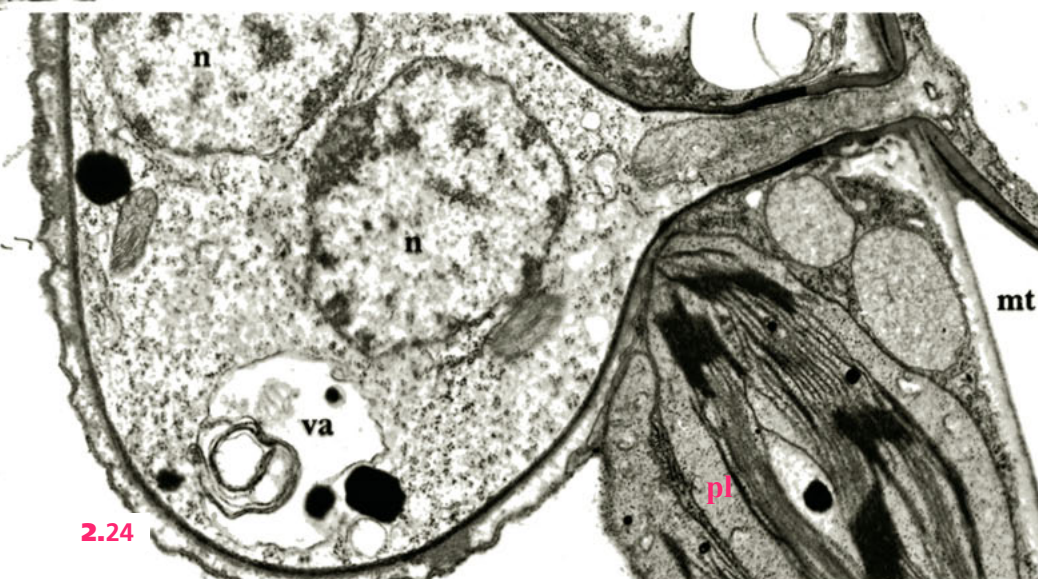
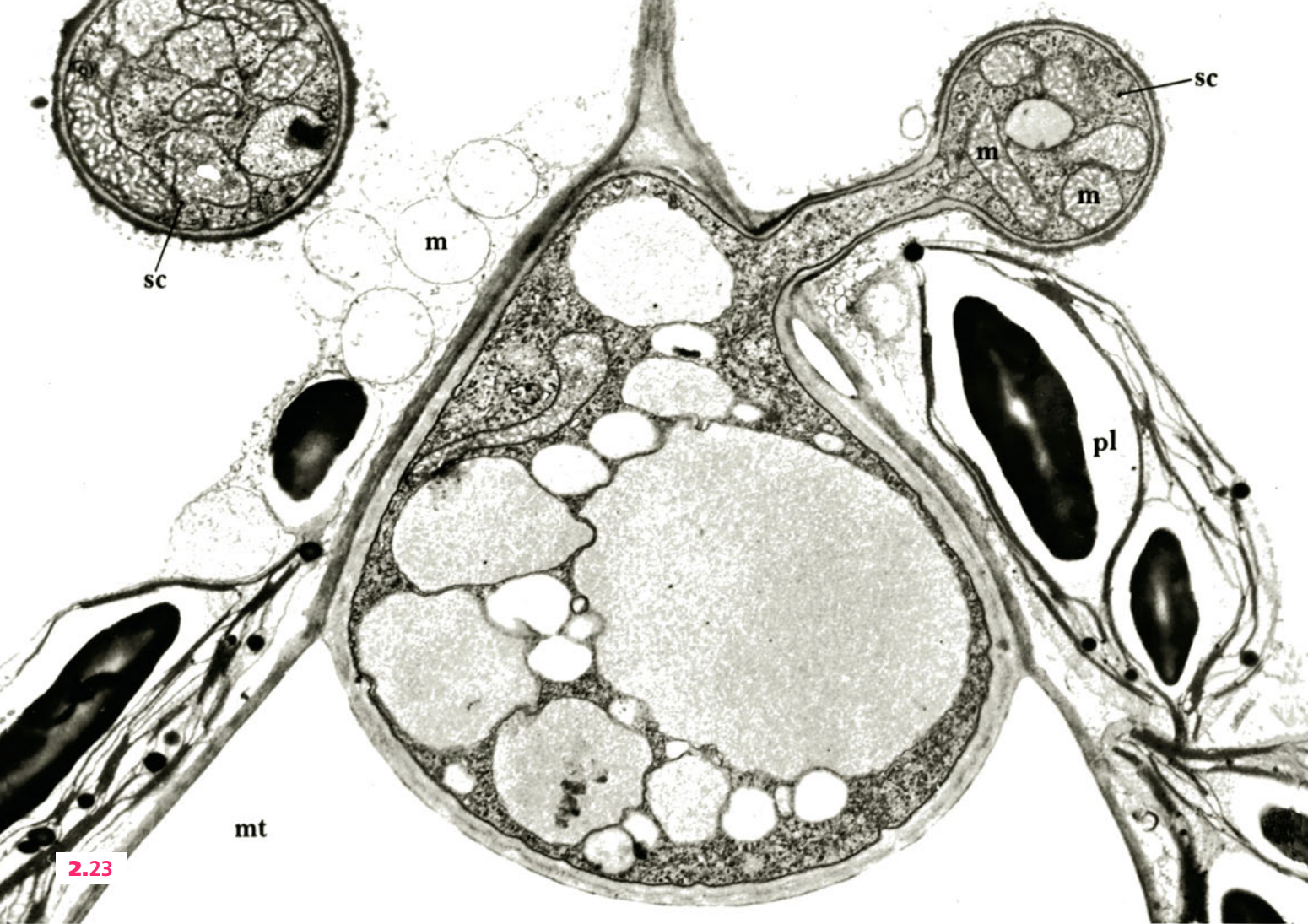


2-22. Formation d'un suçoir intracellulaire.

a. Approche du champignon et lyse locale de la paroi de la cellule-hôte.

b. Suçoir achevé. Les flèches indiquent le sens des prélèvements nutritifs vers le mycélium.

am, accumulation membranaire ; **m**, mitochondrie ; **n**, noyau ; **pl**, chloroplaste.



2-23 à 2-25. Suçoirs intracellulaires (haustoria). (Clichés M.D. Coffey).

2-23. Cheminement intercellulaire d'un filament mycélien à travers un méat, **mt**, et pénétration d'un suçoir, **sc**, dans une cellule. *Albugo candida* infestant une feuille de chou. ($\times 20\,000$).

2-24 et 2-25. Détail de l'ultrastructure des suçoirs. Rouille (*Melampsora lini*) dans des feuilles de lin. **am**, accumulation membranaire ; **m**, mitochondrie ; **n**, noyau ; **pl**, chloroplaste, **p**, paroi de la cellule-hôte ; **pc**, paroi du champignon ; **va**, vacuole autophagique.

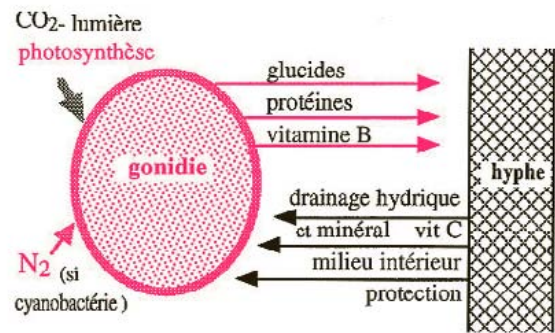
Des « organismes doubles » • Les lichens

Un lichen est une association permanente et stable établie entre un *champignon* et une *algue* (cf planche 6, cahier couleur). Celle-ci, appelée *gonidie*, est soit une cyanobactérie, soit une Algue Verte unicellulaire proche des chlorelles. Le mycélium du champignon est cloisonné : c'est un *Septomycète* dont les filaments donnent au thalle une anatomie définie.

Un lichen joint les éléments de support et de protection (mycélium du champignon) à des cellules autotrophes (algue) ce qui leur confère une autonomie nutritionnelle et leur permet de s'installer sur des milieux neufs ou arides. À ce titre ce sont des *pionniers de végétation*. En revanche ils sont très sensibles à certains gaz, comme le SO_2 , produits en milieu urbain ; leur disparition est le signe d'une atmosphère viciée : ce sont des *indicateurs de pollution*.

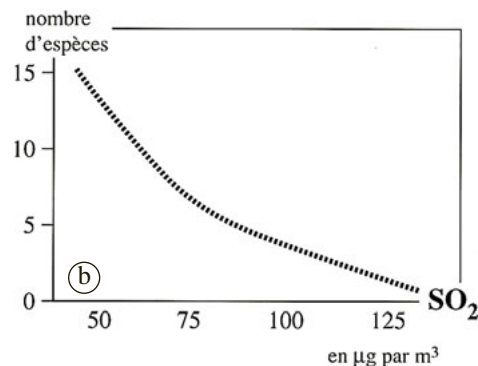
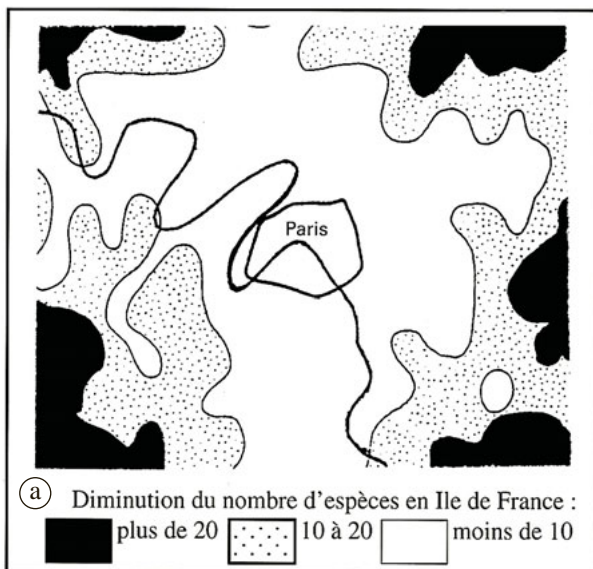
Cette association symbiotique constitue des organismes stables (que l'on caractérise de façon imagée par l'équation $1 + 1 = 1$) considérés comme des espèces individualisées. Elles sont très nombreuses et certaines très anciennes, sans doute parmi les premières à avoir colonisé le milieu terrestre.

Dépourvus de système circulatoire ou de régulateurs d'échanges gazeux (absence d'épiderme à cuticule et stomates), les lichens ont un fort pouvoir d'accumulation des substances toxiques. Ce pouvoir de concentration exceptionnel est lié à l'abondance des structures spongieuses : les hyphes très disjoints baignent dans un milieu mucilagineux et acide qui stocke les polluants avant leur absorption par les cellules du champignon ou de l'algue. L'accumulation de plomb, par exemple, a été étudiée dans la forêt de Fontainebleau, le long de l'autoroute A6, dans la *parmélie*, lichen foliacé très commun et très sensible aux gaz émis par les automobiles. À 8 m de l'autoroute, le thalle contient jusqu'à 1 000 mg de Pb par g de matière sèche. La photosynthèse est alors diminuée de moitié. À 500 m, la valeur tombe à 90 mg et à 70 mg, 200 m plus loin.



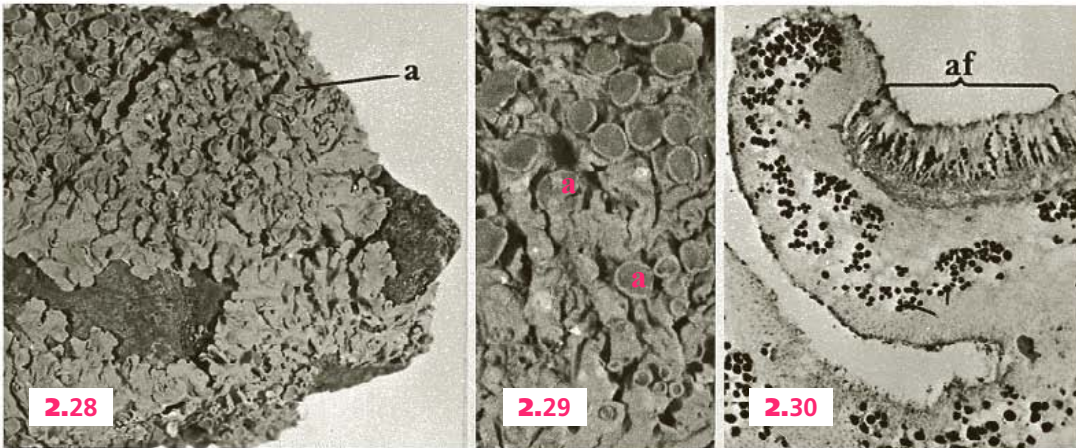
2-26. Bénéfice réciproque algue-champignon.

Apports des partenaires.



2-27. Les lichens indicateurs de pollution urbaine.

a. Chute de la flore lichénique autour de Paris (d'après S. Deruelle).
 b. Relation négative entre teneur en dioxyde de soufre de l'atmosphère et nombre d'espèces de lichens. Chacune présente un seuil d'élimination spécifique (vers 70 µg par m³ pour la xanthorie des murailles par exemple).

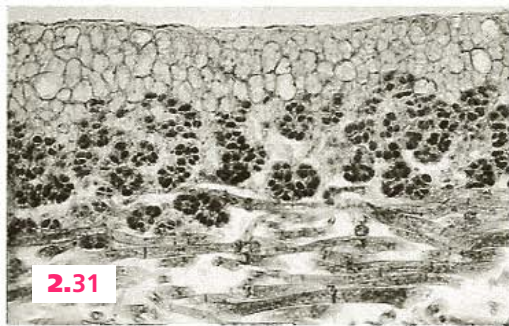


2-28 à 2-30. Un lichen « foliacé » : la xanthorie des murailles.

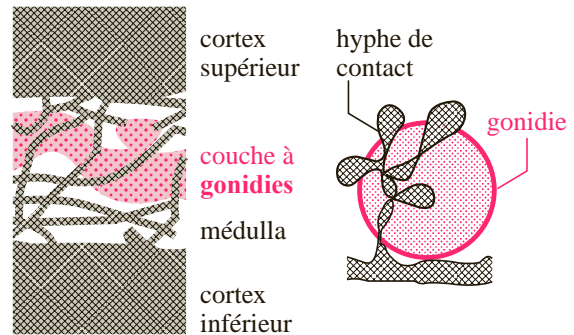
2-28. Thalles sur un rocher. **a** : apothécie. (× 1).

2-29. Détail montrant les apothécies, **a**, du champignon (Ascomycètes). (× 3).

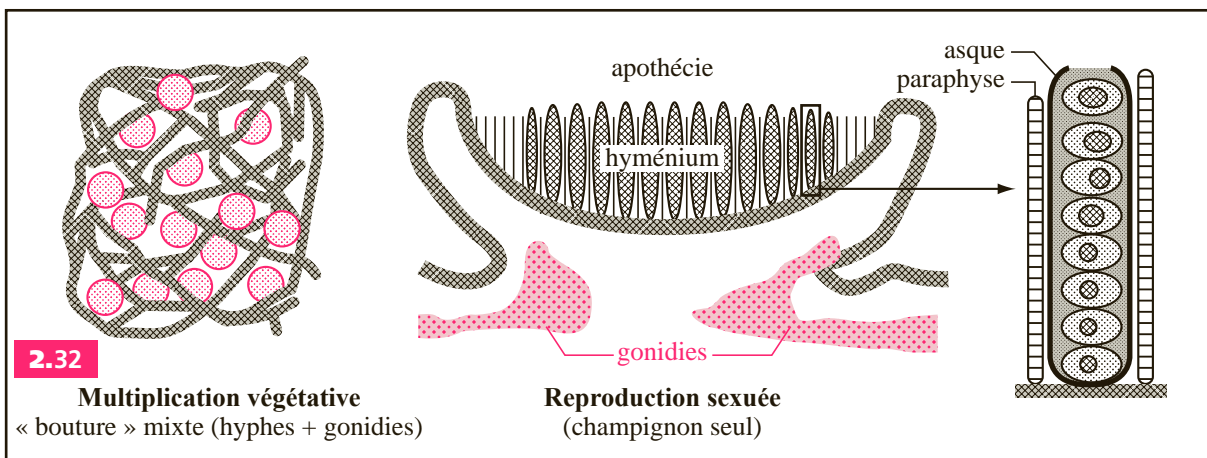
2-30. Section à la périphérie d'une apothécie. Les points denses correspondent aux gonidies, **g**, dispersées entre les filaments du champignon. **af**, assise fertile (hyménium). (× 80).



Coupe dans un thalle « foliacé » (parmélie)



Connexion directe



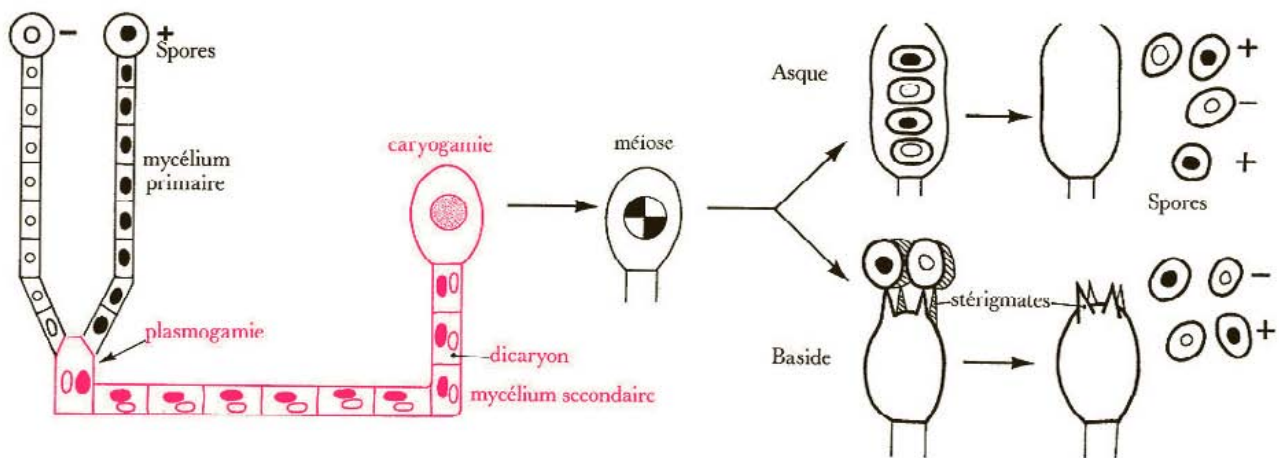
2-31 et 2-32. Organisation de lichens.

2-31. Structure d'un thalle de parmélie (× 200), fréquente sur branches d'arbres (fruitiers...) et schéma interprétatif avec figure de contact étroit entre champignon et gonidie.

2-32. Multiplication végétative et reproduction sexuée.

Ascomycètes

Les Champignons Supérieurs ont un cycle sexué original où la fécondation se réalise en deux temps : la fusion des noyaux (*caryogamie*) ne suit pas immédiatement la fusion des cytoplasmes (*plasmogamie*). Entre les deux s'intercale une phase diploïde particulière durant laquelle le mycélium est constitué de cellules à deux noyaux complémentaires qui se divisent de façon simultanée (*dicaryophase*). Ces cellules, ou *dicaryons*, constituent le mycélium dit *secondaire* par opposition au mycélium haploïde qui est dit *primaire*. La méiose suit la caryogamie et produit des spores haploïdes (*tétraspores*) dans des *sporocystes* dont la forme est caractéristique. Chez les Ascomycètes, ces sont des *asques* dans lesquels les spores sont internes ; chez les Basidiomycètes ce sont des *basides* qui portent les spores à l'extrémité de courts pédoncules ou stérigmates.

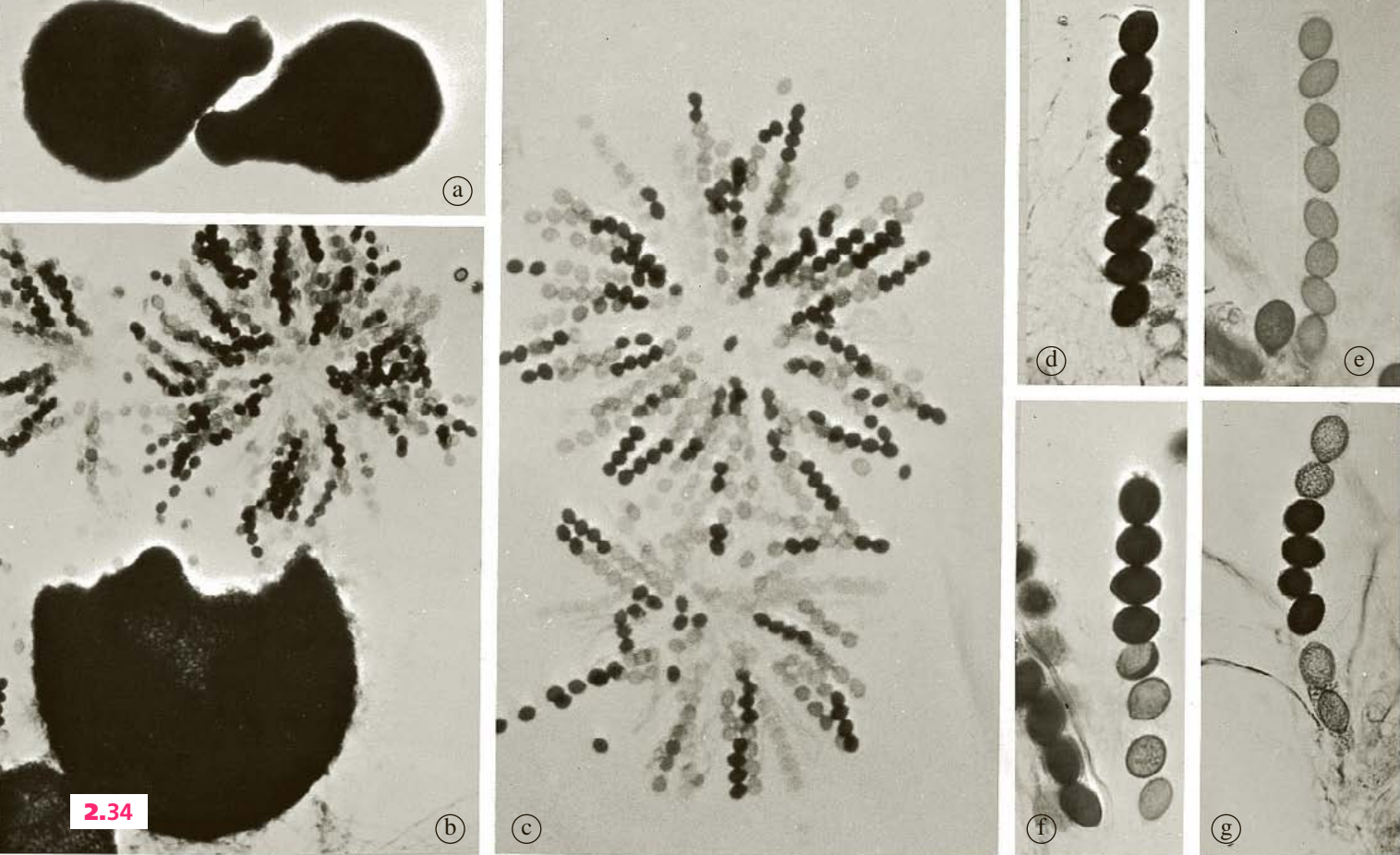


2-33. Champignon septé.

Développement simplifié d'une espèce hétérothallique (spores + et -) avec succession de *mycélium primaire haploïde* et de *mycélium secondaire à dicaryons*, suivie par la production d'asques (Ascomycètes) ou de basides (Basidiomycètes).

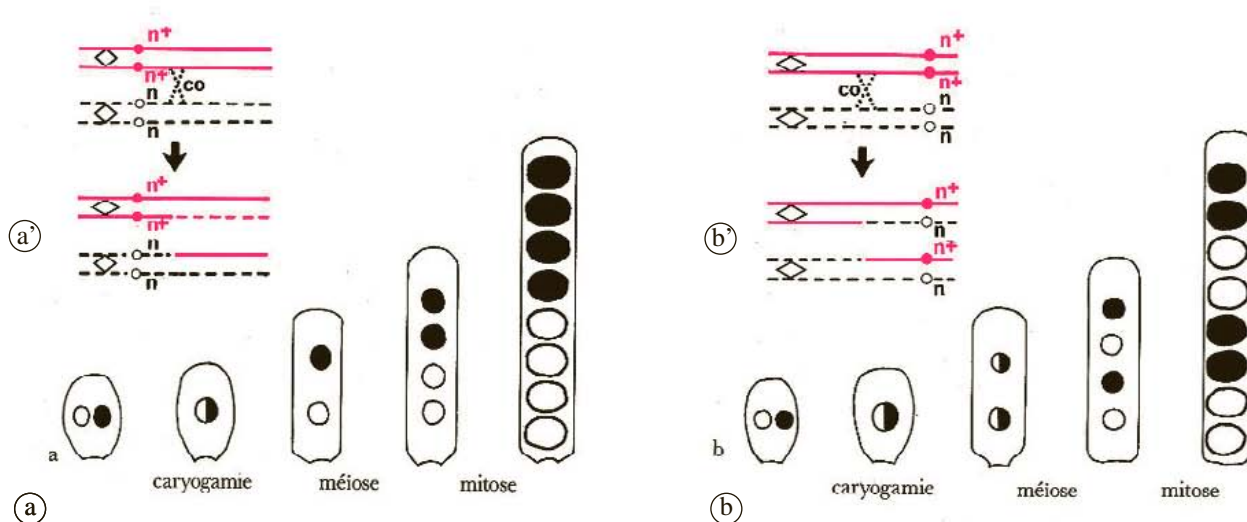
Dans les asques une mitose succède souvent à la méiose. Il y a alors 8 ascospores alignées. L'alignement, l'origine méiotique et le caractère haploïde des ascospores en font un matériel de choix pour les analyses génétiques. Elles permettent en effet de reconstituer les modalités de disjonction des caractères intervenant pendant la méiose et de détecter l'intervention éventuelle de crossing-over entre les chromatides (établissement de cartes factorielles).

Parmi les Ascomycètes se trouvent des champignons très utilisés par l'homme dans différents domaines. Les *Aspergillus* servent à la fabrication de fromages dont les « bleus » comme le roquefort (p. 37) et ont conduit à la découverte fondamentale des antibiotiques (pénicilline par Sir Alexander Fleming). Les levures sont des Ascomycètes redevenus unicellulaires ; elles forment des colonies par bourgeonnements végétatifs (pp. 38-39). Elles sont exploitées pour leur capacité de fermentation alcoolique des sucres (alternative respiration/fermentation suivant la teneur du milieu en oxygène ou effet Pasteur). La production de CO₂ intervient dans la levée de la pâte en panification ; l'éthanol est utilisé en vinification, brasserie... Ce sont des *biotechnologies* avant la lettre. Les levures sont très étudiées pour les expériences de transgénèse. Des cultures de mycéliums d'Ascomycètes servent pour la production d'enzymes (« enzymage industriel »).



2-34. Appareil de fructification d'un Ascomycète. *Sordaria*.

a. Fructification (périthèce) entière ($\times 30$) ; **b.** Périthèce dont l'éclatement a été provoqué pour libérer les asques ; **c.** Bouquets d'asques dont les spores sont diversement pigmentées et réparties ; **d et e.** Asques homogènes noir ou clair ; **f et g.** Asques mixtes ($\times 500$).



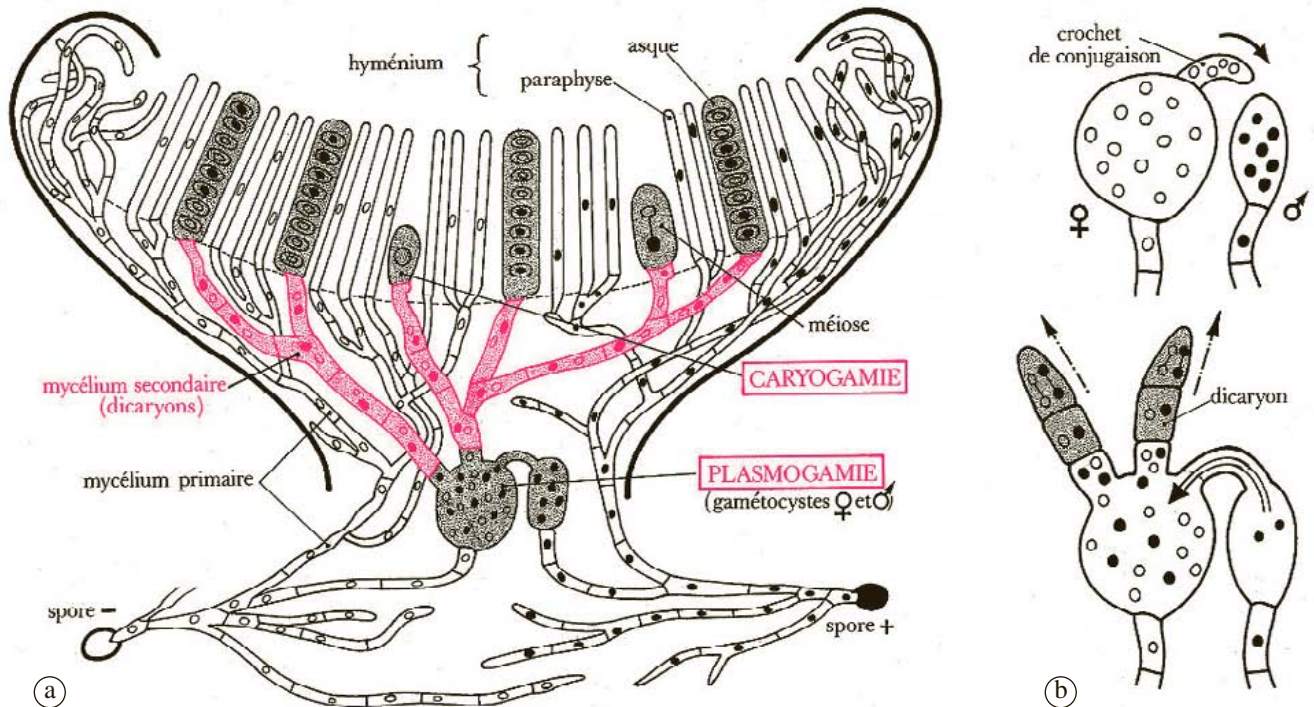
2-35. Analyse des produits de la méiose dans l'asque.

Mise en évidence de deux modalités de disjonction des gènes responsables de la pigmentation des spores chez *Sordaria*. **a.** Disjonction à la 1^{re} division de méiose. **b.** Disjonction à la 2^e division. **a', b'.** Interprétation au niveau de la tétrade de chromatides ; n^+ n : locus des gènes responsables respectivement de la couleur noire ou claire ; **co** : crossing-over ; \diamond : centromère.

Ascomycètes • Appareil de fructification (ascocarpe)

Les Ascomycètes forment un groupe immense. Si certaines espèces comme les levures produisent leurs ascospores sans différenciation particulière, de très nombreux représentants construisent un appareil sporifère ou ascocarpe (= « fruit à asques ») plus ou moins complexe et volumineux. Certains sont clos (*Penicillium*) ; d'autres appelés *périthèces* (*Sordaria*) s'ouvrent à maturité au moyen d'un canal par où sortent les ascospores. Un dernier groupe édifie des ascocarpes très typiques ayant l'aspect d'une coupe largement ouverte nommée *apothécie* (pézize). Seules quelques espèces sont comestibles. Il s'agit des morilles, dont chaque alvéole de la fructification est tapissée par l'hyménium (cf planche 4, cahier couleur), et des truffes qui présentent un ascocarpe, très modifié par un mode de vie souterrain, en forme de tubercule.

Les appareils de fructification des Ascomycètes sont des structures complexes dans lesquelles se produit la plasmogamie, la caryogamie, la réduction chromatique puis la différenciation des ascospores. Ils associent des hyphes haploïdes (*mycélium primaire* représentant le *gamétophyte*) et des hyphes à dicaryons (*mycélium secondaire* représentant le *sporophyte*). L'hyménium est formé par la juxtaposition d'éléments mycéliens stériles (paraphyses) et fertiles (asques) (cf planche 4, cahier couleur). Il forme une large assise tapissant le fond des apothécies.



2-36. Développement d'une pézize hétérothallique et organisation de l'apothécie.

- Intrication d'hyphes haploïdes (mycélium primaire) et d'hyphes à dicaryons (mycélium secondaire).
- Détail d'une plasmogamie. Le gamétocyste mâle fusionne avec le gamétocyste femelle d'où ensuite émergent les filaments à dicaryons. Les gamétocystes sont plus ou moins différenciés suivant les espèces.



2.37



2.38



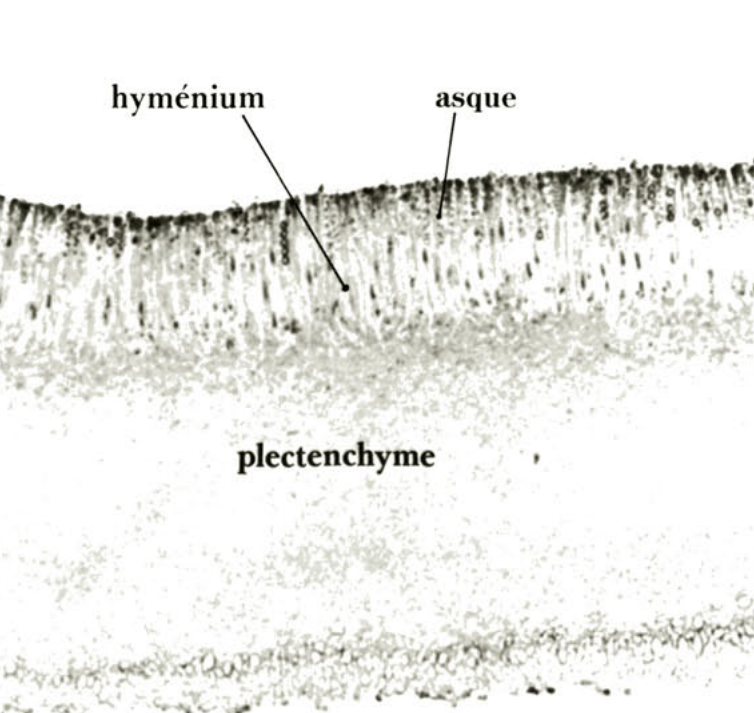
2.39

2-37 à 2-39. Ascomycètes à fructification bien développée.

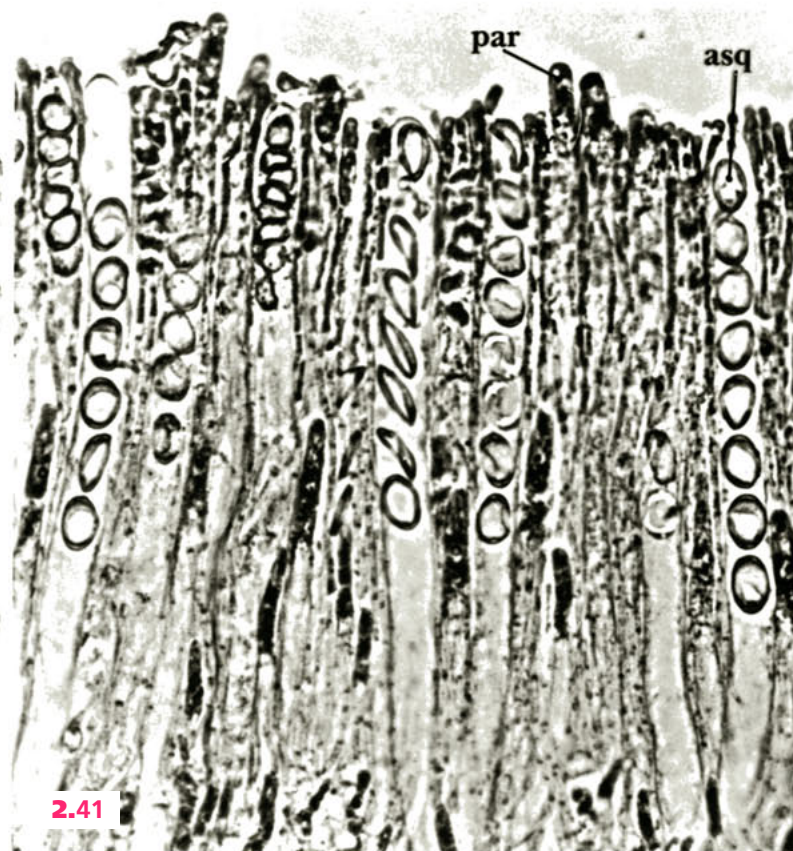
2-37. Morille. Les alvéoles de la tête sont tapissées par l'hyménium ($\times 1/2$).

2-38. Pézize. Fructification en forme de coupe (apothécie) dont l'intérieur est revêtu par l'hyménium ($\times 1$).

2-39. Truffe. Fructification souterraine (elle est ici déterrée) ($\times 1$).



2.40



2.41

2-40 à 2-41. Asques et ascospores.

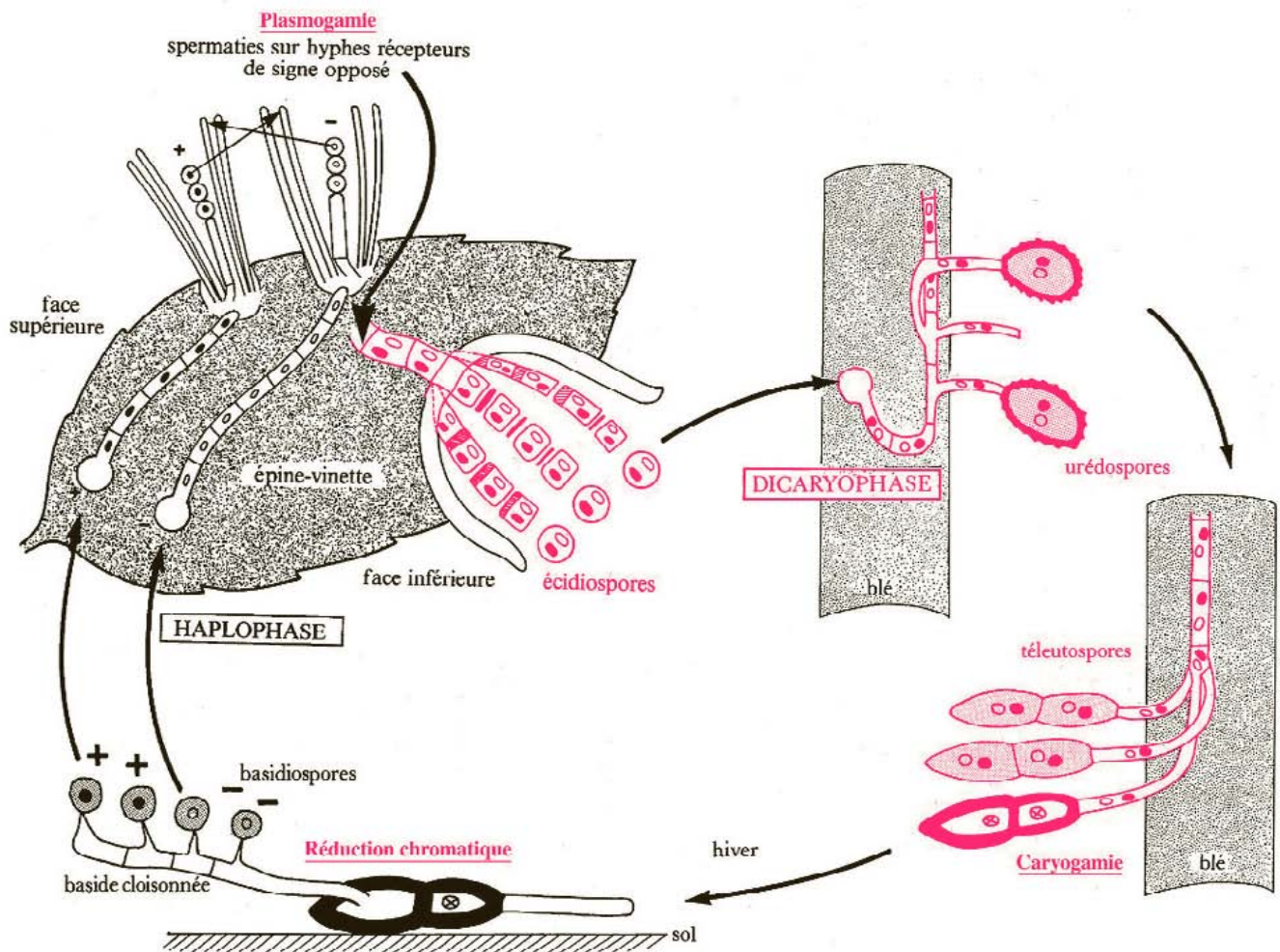
2-40. Coupe dans une pézize (*Peziza coccinea*). Large hyménium formé par la juxtaposition d'un très grand nombre d'asques, asq, et de paraphyses. ($\times 120$).

2-41. Détail montrant paraphyses, par, et asques, asq, à 8 ascospores. ($\times 800$).

Basidiomycètes • Rouille du blé

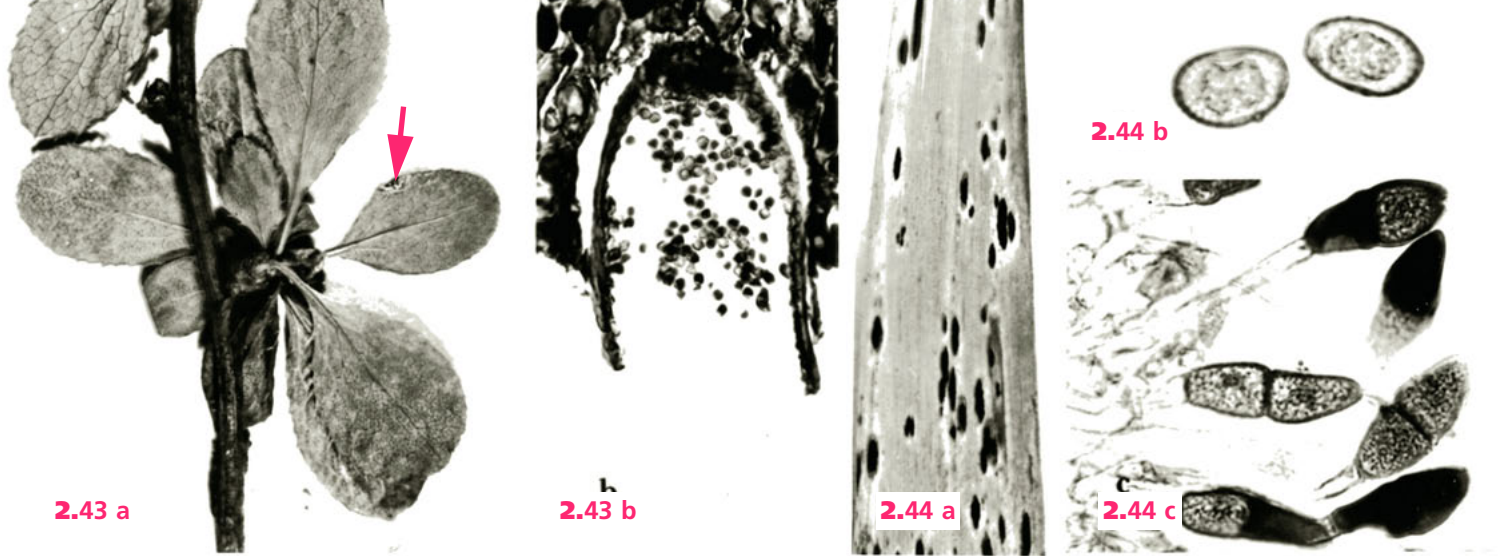
C'est le groupe de champignons le plus familier car il comporte des espèces dont l'appareil de fructification, ou *carpophore*, est massif et de formes très caractéristiques : les plus typiques sont les « champignons à chapeau ». Toutefois, les Basidiomycètes primitifs n'élaborent pas de carpophores. Ce sont des parasites, agents des *charbons* et des *rouilles* qui frappent certains végétaux vasculaires, les céréales notamment. La rouille du blé en est un exemple dont le cycle s'effectue sur deux hôtes successifs : un arbuste, l'épine-vinette, et le blé. Le repos hivernal s'effectue sur le sol. Ces changements d'hôtes et de milieu se font grâce à la production de plusieurs types de spores disséminées par le vent. Les basides sont cloisonnées (cf planche 6, cahier couleur).

Le cycle de développement est donc complexe, mais il peut être incomplet. On a préconisé, par exemple, l'arrachage des épines-vinettes (souvent cultivées comme haies) pour éradiquer la maladie. Mais la dicaryophase survit sur le blé, grâce à la longévité des urédospores.



2-42. Développement du *Puccinia graminis*, agent de la rouille du blé.

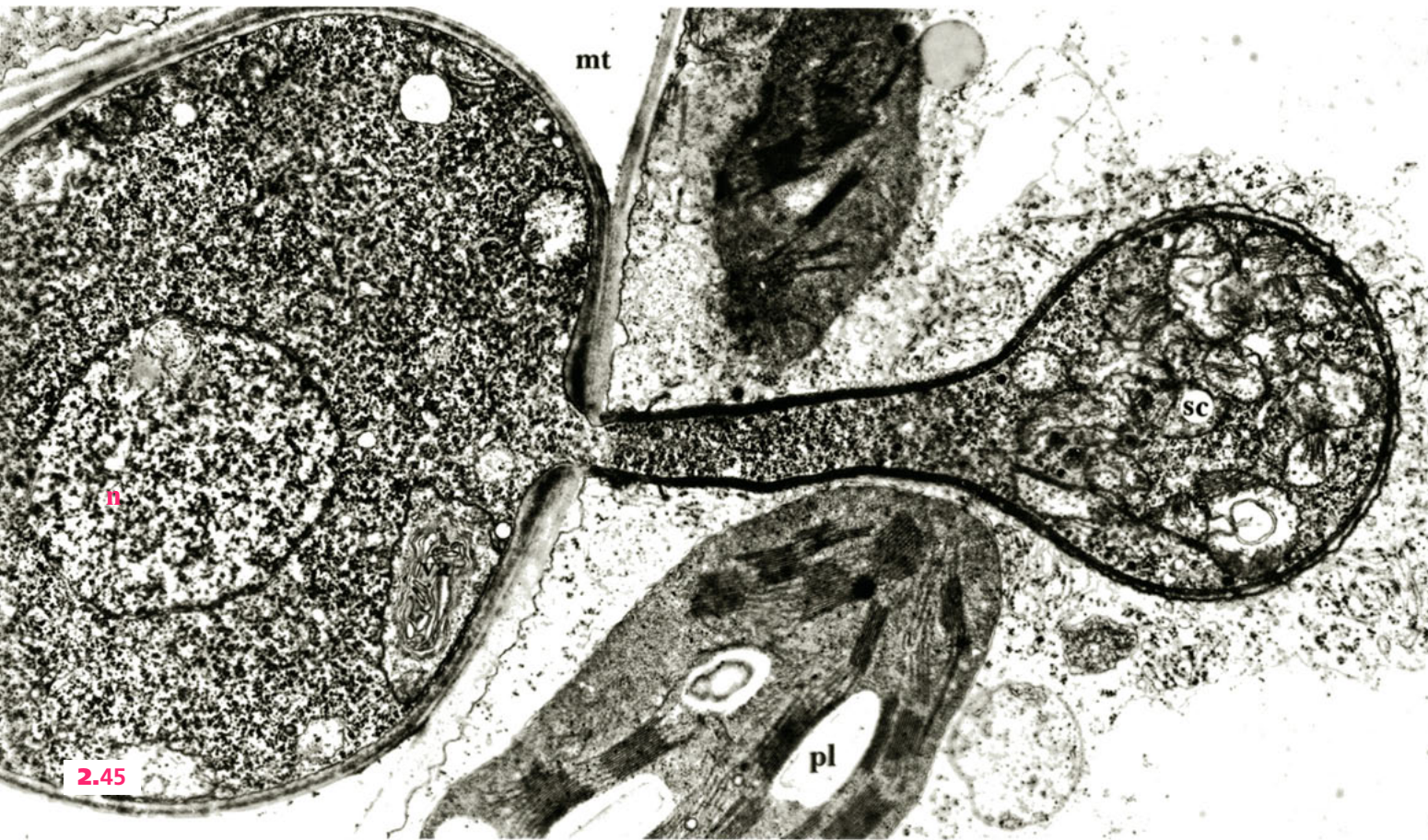
Malgré la complexité de ce cycle comportant plusieurs types de spores favorisant la propagation, l'alternance entre mycélium haploïde, sur épine-vinette, et mycélium à dicaryons, sur blé, est bien typique des Champignons Supérieurs.



2-43 et 2-44. Rouille du blé.

2-43. Épine-vinette. **a.** Rameau parasité (flèche) ($\times 1$) ; **b.** Coupe d'une feuille au niveau d'une crypte à écidiospores ($\times 80$).

2-44. Blé. **a.** Feuille parasitée ; **b.** Urédospores ($\times 300$) ; **c.** Téléutospores ($\times 400$).



2-45. Rouille du blé.

Ultrastructure d'un suçoir ; **sc**, pénétrant une cellule de la feuille du blé (Cliché D. E. Harder et coll.) ($\times 19\,400$).
pl, chloroplaste ; **mt**, méat ; **n**, noyau.

Basidiomycètes • Appareil de fructification (carpophore)

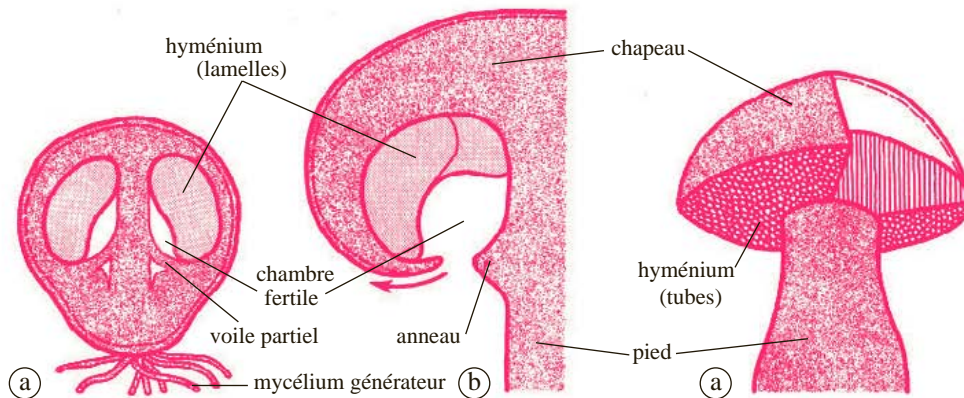
Les caractères morphologiques et le développement du « fruit à basides » ou carpophore peut être observé facilement sur le champignon de couche, espèce cultivée de psalliote (ou agaric). À maturité, le carpophore comporte un *pied* et un *chapeau* sous lequel se trouve l'*hyménium* producteur des basides et des basidiospores. L'hyménium est ici disposé en lamelles rayonnantes (chez d'autres genres, les bolets par exemple, il a la forme de tubes juxtaposés).

Les stades jeunes montrent que le carpophore du champignon de couche est d'abord relié au pied par un *voile partiel*. Il a alors l'aspect d'un œuf. C'est une espèce cultivée : traditionnellement, le mycélium ou « blanc de champignon » est ensemencé sur du fumier de cheval, dans des carrières souterraines désaffectées d'Île de France. Il est produit donc à l'obscurité et à température constante, en présence de matières organiques, ce qui satisfait à son caractère hétérotrophe saprophyte.

L'hyménium est donc initialement enfermé dans une *chambre fertile* close. L'épanouissement du chapeau provoque la rupture du voile partiel dont les vestiges sur le pied constituent l'*anneau*.

Les modalités du développement permettent de reconnaître trois types principaux de Basidiomycètes à carpophores. Ceux qui ont un épanouissement comparable à celui du champignon de couche (hyménium d'abord clos puis en contact avec l'atmosphère) sont qualifiés d'*Hémiangiocarpes* (*hemi* = moitié ; *angios* = clos ; *karpos* = fruit) (amanites, coprins, lépiotes). D'autres espèces ont des fructifications dont l'hyménium est *nu* dès l'origine ; la distinction entre pied et chapeau y est peu nette : ce sont des *Gymnocarpes* (*gumnos* = nu) (girolles) (cf. planche 4, cahier couleur). Dans la troisième catégorie, les carpophores ne s'épanouissent pas et la chambre fertile reste close : ce sont des *Angiocarpes* (lycoperdons ou vesses de loup) (cf. fig. 2.67).

Le carpophore est la seule partie visible et souvent considéré, à tort, comme le champignon tout entier. Ce n'est que la partie sexuée temporaire et saisonnière (son abondance dépend beaucoup des conditions atmosphériques – humidité, température – et donc variable avec les années). Dans le sol, persiste le mycélium. Parfois, les appareils de fructification se forment aux extrémités des hyphes à croissance rayonnante, produisant les spectaculaires « ronds de sorcières ».



2.46

2.47



2-46. Épanouissement du carpophore du champignon de couche. Hyménium en lamelles rayonnantes.

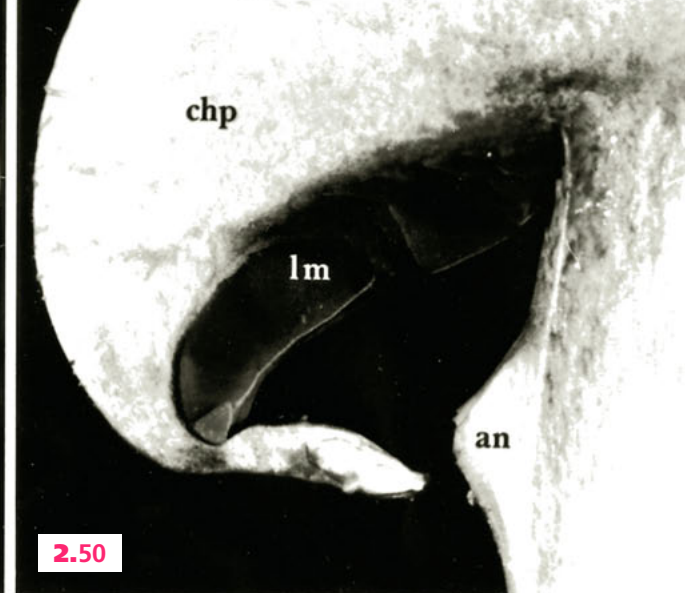
2-47. Bolet. Hyménium en tubes parallèles.



2.48



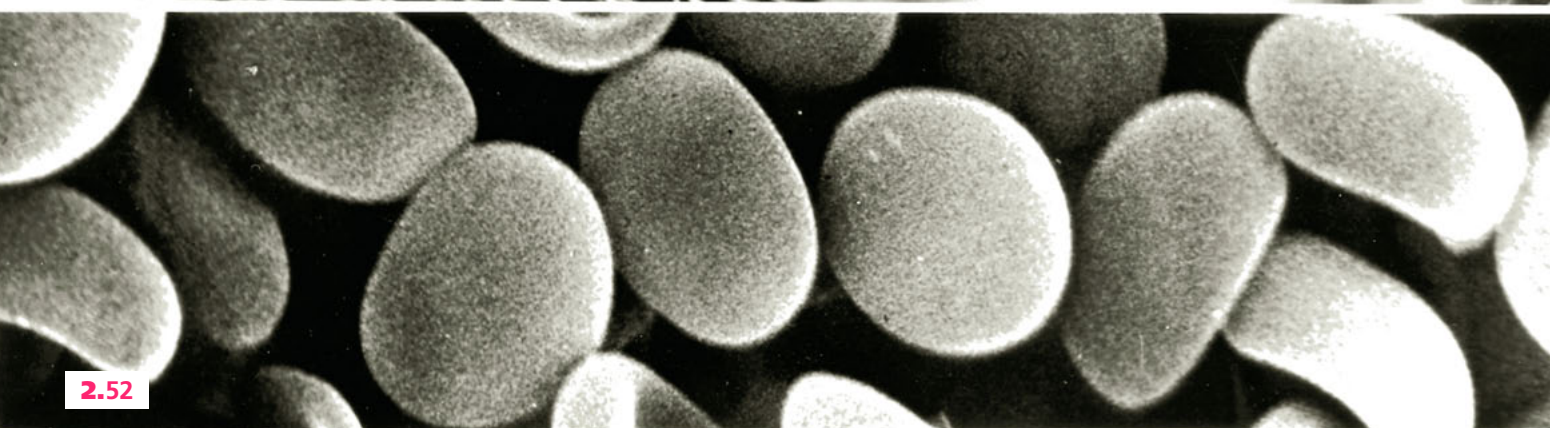
2.49



2.50



2.51



2.52

2-48 à 2-52. Champignon de couche. (*Psalliota* ou *Agaricus bisporus*).

2-48 et 2-49. Ouverture du chapeau et formation de l'anneau sur le pied (flèche) ($\times 1$).

2-50. Coupe longitudinale au moment de la séparation du bord du chapeau, **chp**, et du pied. **an**, anneau ; **lm**, lamelles. ($\times 5$).

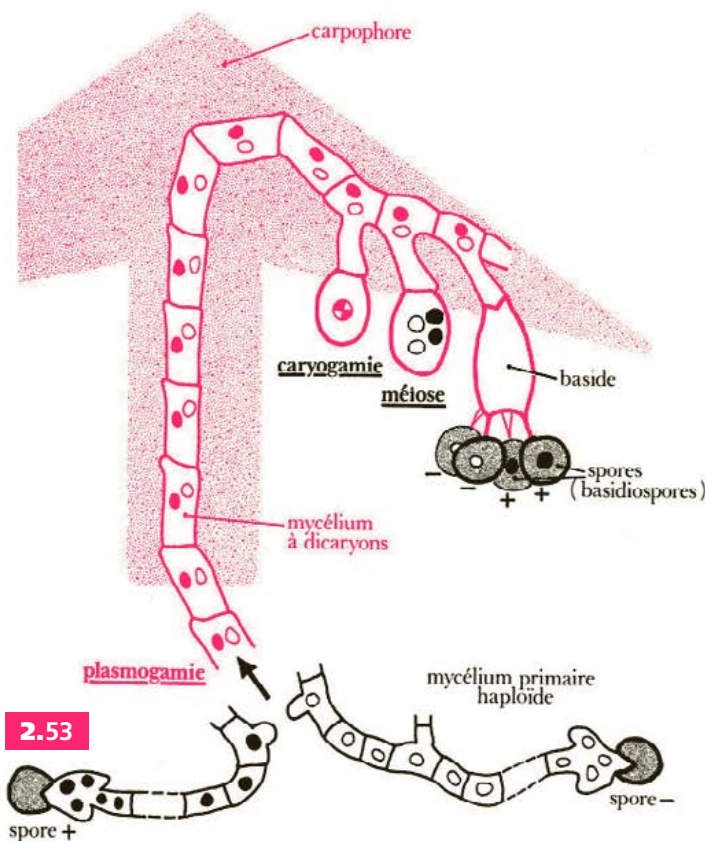
2-51. Aspect des lamelles rayonnant sous le chapeau (hyménium) ($\times 10$).

2-52. Spores (basidiospores) produites par l'hyménium ($\times 5\ 000$).

Basidiomycètes • Cycle de développement

Le cycle de reproduction des Basidiomycètes à carpophores apparaît simplifié (évolution régressive) par rapport aux groupes précédents. La sexualité ne met pas en jeu de gamétocystes différenciés. À la différence des fructifications des Ascomycètes (constituées par une masse de mycéliums haploïdes associée aux filaments à dicaryons), les carpophores sont formés de plectenchyme résultant de l'*agglomération uniquement de filaments à dicaryons*.

Les coprins fournissent plusieurs espèces hétérothalliques illustrant typiquement le cycle des Basidiomycètes à carpophores. Toutefois dans le détail, le déroulement du cycle est variable d'une espèce à l'autre. Le champignon de couche par exemple a un cycle dégradé homothallique ; au contraire certains Basidiomycètes ont un hétérothallisme faisant intervenir plusieurs types de spores et de mycéliums (hétérothallisme multipolaire).

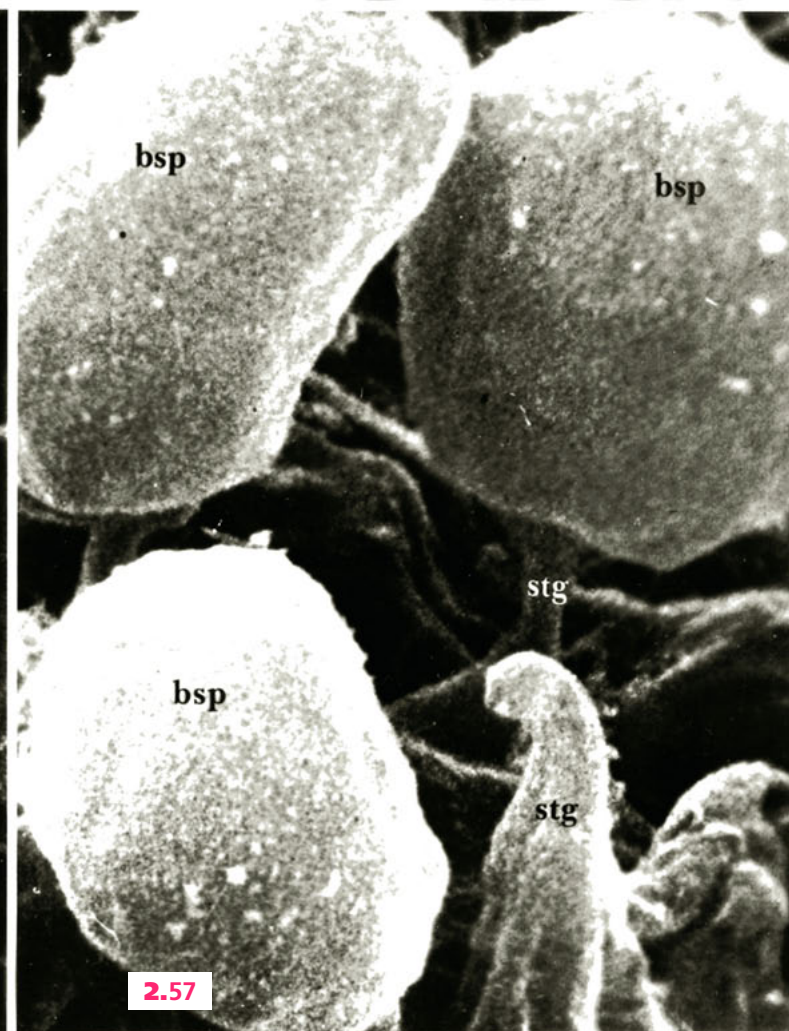
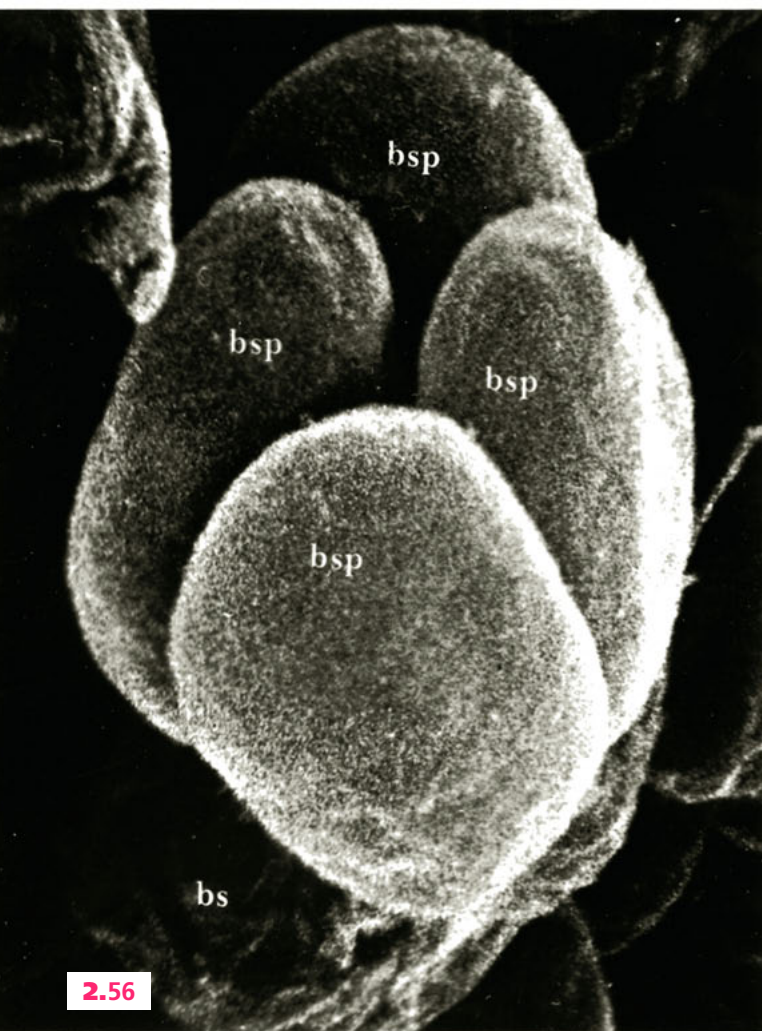
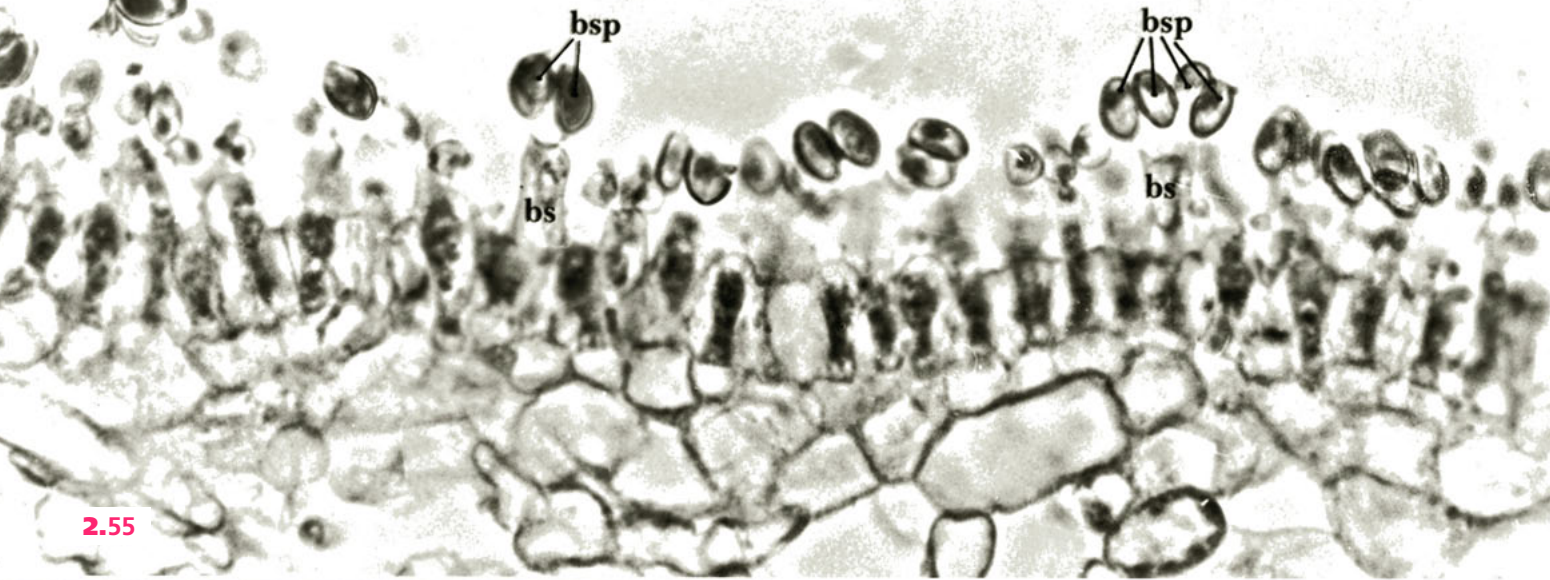


2-53. Développement simplifié d'un coprin hétérothallique.



2-54. Le coprin chevelu (*Coprinus comatus*), Basidiomycète hétérothallique.

Aspect des carpophores, dont l'un est coupé pour montrer les lamelles.



2-55 à 2-57. Basides et basidiospores. *Coprin (Coprinus comatus)*.

2-55. Coupe dans une lamelle. ($\times 1\ 000$). Nombreuses basides, **bs**, surmontées des basidiospores, **bsp**.

2-56. Une baside, **bs**, avec ses 4 basidiospores, **bsp**, vue par-dessus en microscopie électronique à balayage. ($\times 7\ 000$).

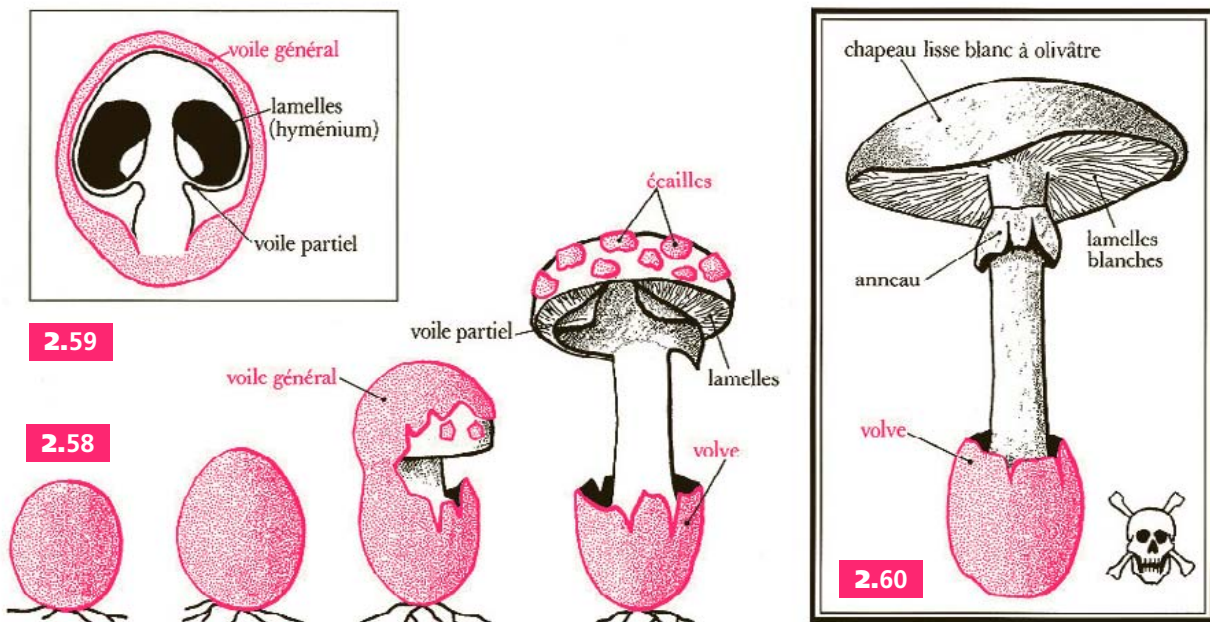
2-57. Baside plus âgée dont une basidiospore est tombée, ce qui permet de voir le stérigmate, **stg**. ($\times 10\ 000$).

Basidiomycètes • Le genre amanite

Les amanites forment un genre de champignons à chapeau bien développé, fréquent dans la nature et important car il comporte à la fois des espèces comestibles recherchées (*A. des Césars* ou oronge ; *A. rougissante* ou golmotte) et des espèces toxiques dangereuses (*A. muscarine* ; *A. panthère*) voire mortelles (*A. phalloïde* ; *A. vireuse* ; *A. printanière*).

Le carpophore est caractérisé par un *voile général* qui enveloppe entièrement les stades jeunes. Avec la croissance, ce voile est étiré puis déchiré laissant habituellement une *volve* membraneuse autour de la base du pied et des verrues ou *écailles* plus ou moins persistantes sur le chapeau. Le pied garde le plus souvent un *anneau*, reste du *voile partiel*.

L'amanite phalloïde est responsable de la grande majorité (90 à 95 %) des empoisonnements mortels causés par les champignons. Elle contient plusieurs principes toxiques dont des polypeptides cycliques qui altèrent profondément le fonctionnement cellulaire (foie et rein en particulier) : la *phalloïdine* d'une part, qui fragilise les membranes (destruction des lysosomes) et l'*amanitine*, d'autre part, qui perturbe les synthèses d'ARN (destruction des nucléoles). La phalloïdine est la plus utilisée en biologie cellulaire pour sa capacité de se lier aux filaments d'actine, qu'elle stabilise. Un remède contre l'empoisonnement par l'amanite est de consommer beaucoup de viande crue ; la phalloïdine se lie aux très nombreux filaments d'actine ingérée et sa toxicité est ainsi diminuée. L'empoisonnement est d'autant plus grave que les signes cliniques (vertiges, douleurs abdominales, vomissements puis hémorragies et déshydratation aiguë) se manifestent longtemps (24-48 h) après l'ingestion, c'est-à-dire alors que le poison est dans le sang et que les lavages d'estomac sont devenus inutiles. Le traitement efficace fait intervenir une sérothérapie (sérum antiamanite).



2-58 à 2-60. Amanite.

2-58. Développement du carpophore d'une amanite.

2-59. Coupe longitudinale très jeune.

2-60. Caractères de l'amanite phalloïde (l'amanite printanière, *A. verna*, également **mortelle**, est entièrement blanche).



2.61



2.62



2.63



2.64

2-61 à 2-64. Espèces appartenant au genre amanite.

2-61. Amanite citrine (*Amanita citrina*) au chapeau jaune clair. Non ou peu toxique, elle est surtout dangereuse par risque de confusion avec les amanites vénéneuses ($\times 2/3$).

2-62. Amanite muscarine ou amanite tue-mouche (*Amanita muscaria*) au chapeau rouge vif couvert, au moins dans les stades jeunes, d'écailles blanches ; amère et toxique (hallucinogène) ($\times 1/2$).

2-63. Amanite phalloïde (*Amanita phalloïdes*) . Commune du printemps à l'automne, en particulier dans les sous-bois de feuillus. **Mortelle** ($\times 1/2$).

2-64. Amanite rougissante ou a. vineuse, ou golmotte (*Amanita rubescens*) à la chair rosée et aux écailles blanches. Comestible mais peut se confondre avec l'amanite panthère qui, elle, est très toxique ($\times 1$).

Basidiomycètes • Diversité



2.65



2.66



2.67

2-65 à 2-67. Trois aspects caractéristiques du carpophore des Basidiomycètes ($\times 1/2$).

2-65. Girolle ou chanterelle (*Cantharellus cibarius*). Hyménium nu dès le début du développement (*Gymnocarpe*). Comestible et facilement reconnaissable.

2-66. Lépiote élevée (*Lepiota procera*) ou coulemelle. Chapeau d'abord fermé en massue puis étalé en parasol (hyménium clos puis libre : *Hémiangiocarpe*).

2-67. Vesse de loup ou lycoperdon (*Lycoperdon saccharum*). Le chapeau ne s'épanouit pas (*Angiocarpe*). (cliché Decobecq)



2.68



2.69



2.70

2-68 à 2-70. Basidiomycètes dont le carpophore ne présente pas l'aspect familier avec pied et chapeau.

2-68. Fistuline (*Fistulina hepatica*) ou langue de bœuf sur un tronc de chêne. Carpophore sans pied ($\times 1/3$). (cliché D. Decobecq)

2-69. Phallus (*Phallus impudicus*) ou satyre puant. Forme jeune « en œuf », et aspect plus âgé ($\times 1/2$).

2-70. Calocère (*Calocera viscosa*). Carpophore ramifié ($\times 1$).

3 Bryophytes

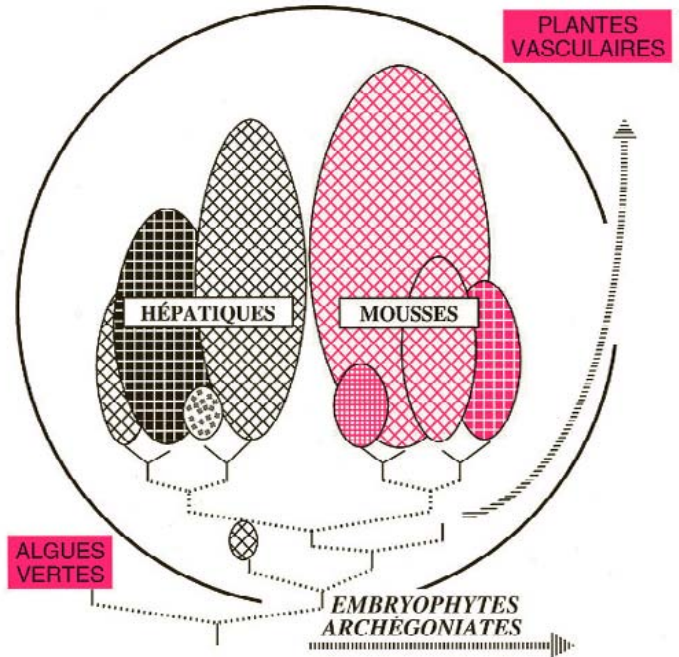
Malgré leur structure simple et une affinité nette avec certaines Algues Vertes, les Bryophytes (du gr. *bruon* = mousse) constituent déjà le début d'un monde nouveau, celui des **Embryophytes** ou **Archégoniates**, progressivement adapté au milieu terrestre. La plupart vivent en colonies et couvrent le sol d'un tapis plus ou moins continu dans les sous-bois riches en humus : elles y constituent l'essentiel de la strate végétale basse ou *strate muscinale*. Certaines s'établissent sur les murs et les rochers, c'est-à-dire sur des milieux arides. D'une façon générale, l'écologie des Bryophytes est très dépendante de l'eau, et des mécanismes biologiques ou des dispositifs particuliers permettent son économie. Les représentants du groupe sont souvent considérés comme de bons indicateurs de conditions microclimatiques et de la nature du sol.

Les Bryophytes comprennent principalement les *Mousses* et les *Hépatiques*. Quoiqu'il y ait une certaine variabilité dans l'aspect morphologique, les hépatiques ne possédant notamment pas de stomates, il s'agit d'un groupe présentant un *cycle de développement caractéristique*. La génération haploïde issue de la spore, porte les organes reproducteurs sexués : c'est le *gamétophyte*. La génération diploïde résulte de la fécondation et produit par méiose les spores : c'est le sporophyte, appelé ici *sporangone*. Ce dernier se développe en parasite sur le gamétophyte et n'est jamais autonome (cf planche 7, cahier couleur).

L'appareil végétatif feuillé des Mousses ne s'édifie pas d'emblée lors de la germination des spores mais après la formation d'un élément transitoire d'apparence algale, le *protonéma* (*protos* = primitif ; *nema* = filament). La plante feuillée s'édifie ensuite sur le protonéma. Elle comporte un axe et des feuilles simples ; elle est dépourvue de racines. L'anatomie reste fruste comparée à celle des Plantes Vasculaires. En particulier il n'y a pas de vaisseaux ni de tissus lignifiés.

Contrairement à ce qui se produisait dans les groupes précédents (Thallophytes), les gamètes ne se forment plus dans une simple cellule, le gamétocyste, mais dans un ensemble pluricellulaire pourvu d'une enveloppe protectrice : ce sont des *gamétanges*. Les gamétanges mâles sont appelés *anthéridies* et produisent des spermatozoïdes flagellés mobiles. Les gamétanges femelles sont des **archégonies** renfermant une unique oosphère (cf planche 7, cahier couleur). Malgré l'habitat terrestre la fécondation reste aquatique.

Dépourvues de fleurs, de racines et de tissus lignifiés, les Bryophytes sont définies comme des **Cryptogames cellulaires**. Selon l'importance accordée à tel ou tel caractère végétatif ou reproducteur, elles apparaissent soit comme des *Cryptogames évolués*, soit comme des *Embryophytes* ou *Archégoniates primitifs*. Il s'agit donc d'un groupe particulièrement intéressant du point de vue évolutif, mais dans lequel il n'est pas toujours aisé de reconnaître ce qui est réellement archaïque de ce qui pourrait résulter d'une évolution régressive.



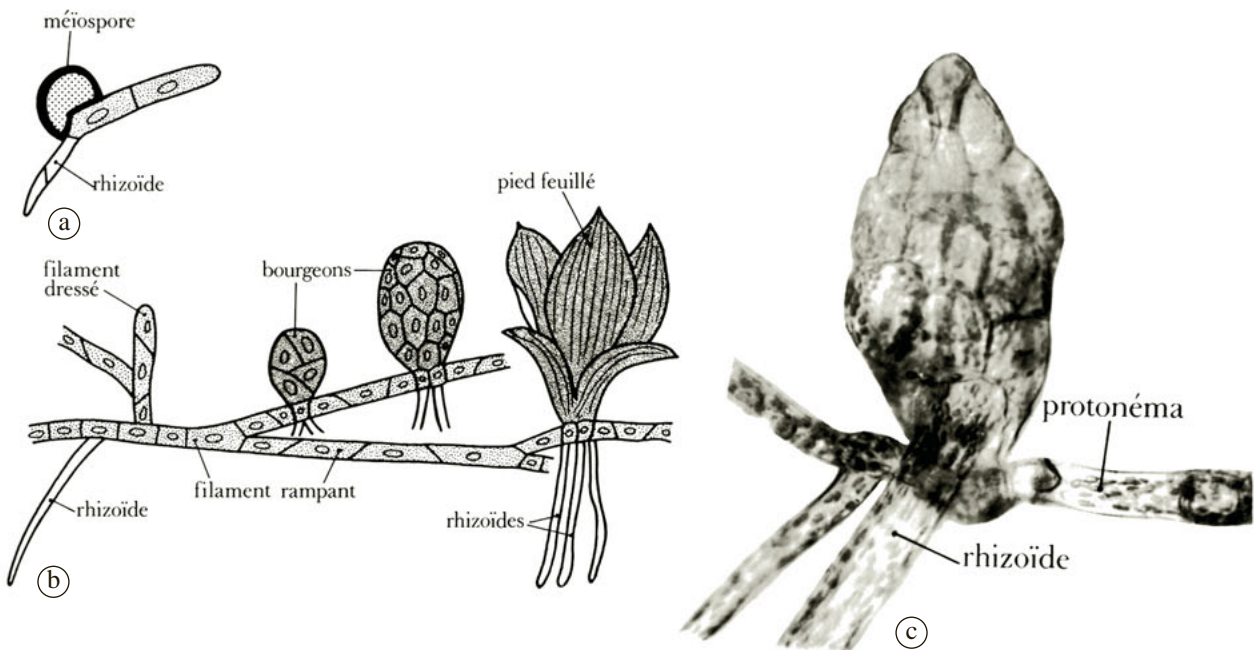
Germination de la spore, protonéma et formation du « pied feuillé »

La spore des mousses et des hépatiques est une *méiospore* résultant d'une méiose à partir d'une cellule mère diploïde (*spore réductionnelle*). Elle est donc haploïde. C'est une *cellule spécialisée*, vacuolisée, qui contient des réserves comme l'amidon localisé dans des plastides et des lipides cytoplasmiques.

Lors de la germination, la spore gonfle progressivement par absorption d'eau, ce qui provoque la déchirure de la paroi sporale. La cellule qui émerge est riche en chloroplastes souvent localisés à l'extrémité. Chez certaines Bryophytes, en particulier de nombreuses hépatiques, les premières divisions initient rapidement une forme massive dans laquelle se différencient des *cellules assimilatrices* vertes, et des *cellules absorbantes* non chlorophylliennes, les *rhizoïdes*. Chez la plupart des mousses un *protonéma temporaire* est mis en place, qui rappelle par son organisation le thalle des algues filamenteuses. La funaïre en offre un exemple bien typique. Deux étapes successives caractérisent ainsi l'édification de la jeune plante feuillée :

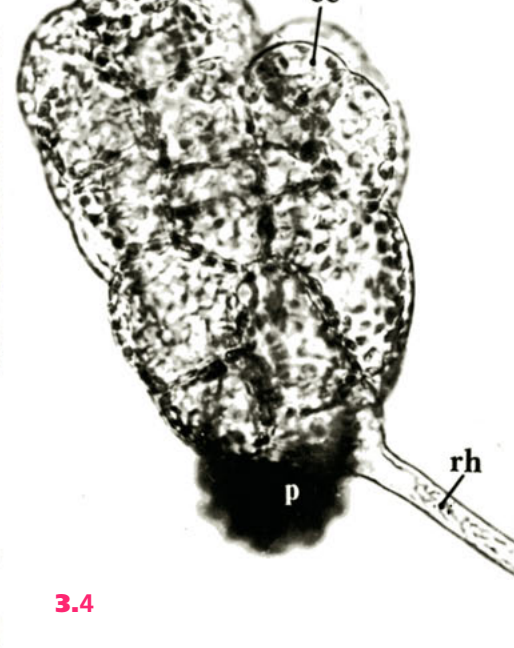
a) D'abord, se forme le *protonéma* proprement dit, file de cellules chlorophylliennes à cloisons perpendiculaires à l'axe. L'élongation du protonéma se fait principalement par l'extrémité. Des rhizoïdes se différencient à la face inférieure.

b) Localement, des *bourgeons* naissent à partir des cellules du protonéma. Celui-ci devient alors plus complexe et acquiert une organisation dans les trois dimensions de l'espace à la suite de changements d'orientation des mitoses. Le développement des bourgeons conduit aux *jeunes plantes feuillées*. Le phénomène se répétant en de nombreux points sur le même protonéma, une véritable colonie de pieds feuillés est mise en place constituant un tapis serré. Le protonéma se désorganise alors. L'ensemble est haploïde.



3-1. Premières étapes du développement du gamétophyte de mousse. Funaïre.

- a. Germination de la méiospore.
- b. Stade filamenteux (protonéma) et initiation des premiers bourgeons feuillés.
- c. Détail d'un bourgeon feuillé (× 900).

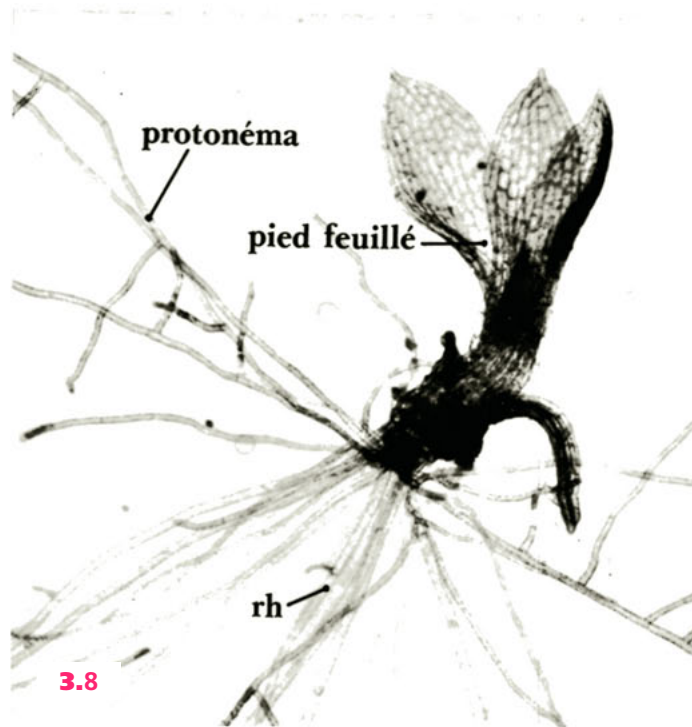


3-2 à 3-4. Germination d'une spore d'hépatique. *Fossombronia*.

3-2. Vue externe. Ornementation de la paroi à l'état de repos ($\times 3\,000$).

3-3. Stade à 2 cellules ; **p**, paroi de la spore ($\times 1\,500$).

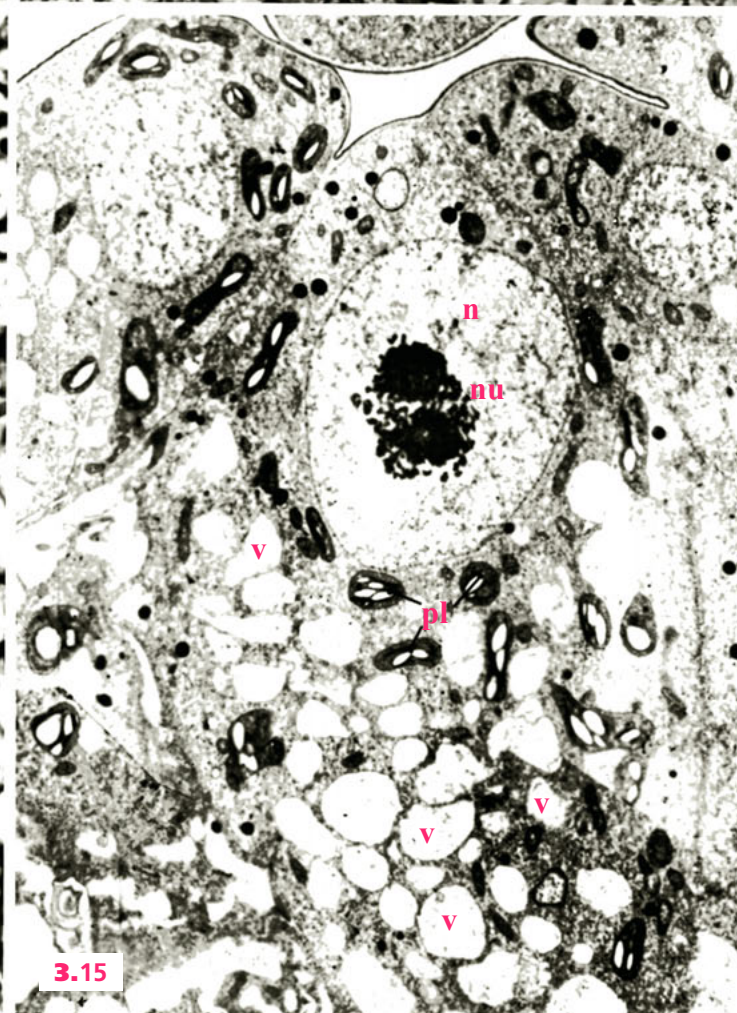
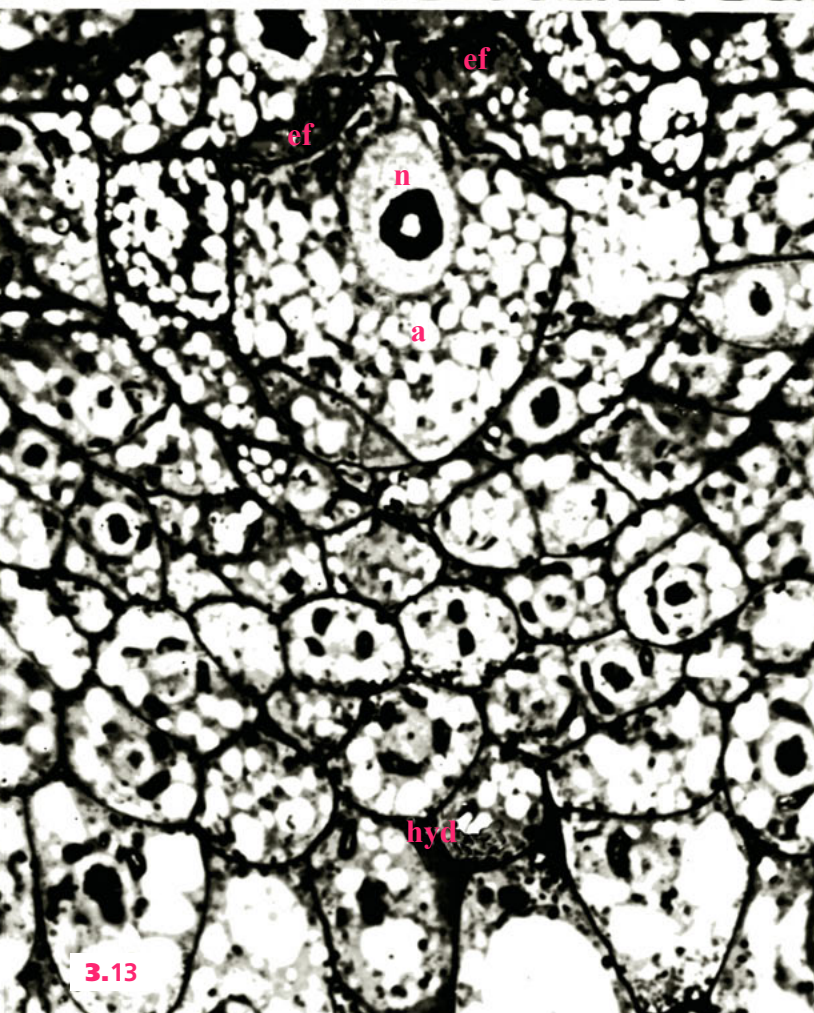
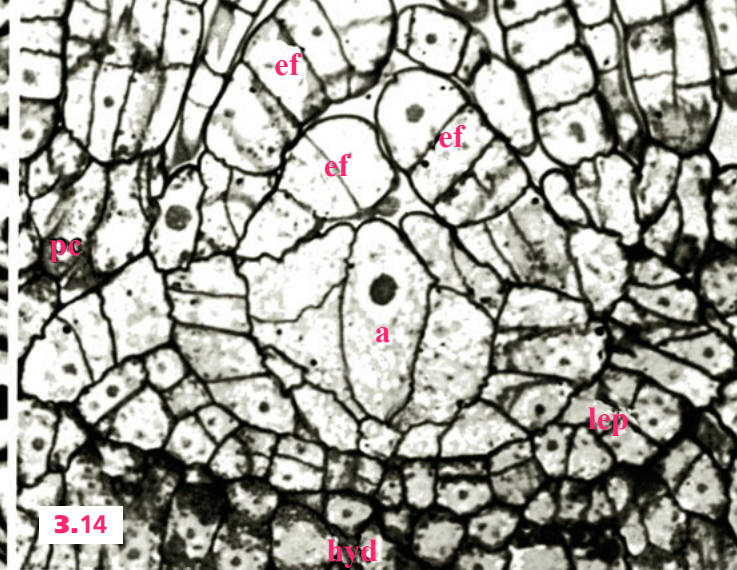
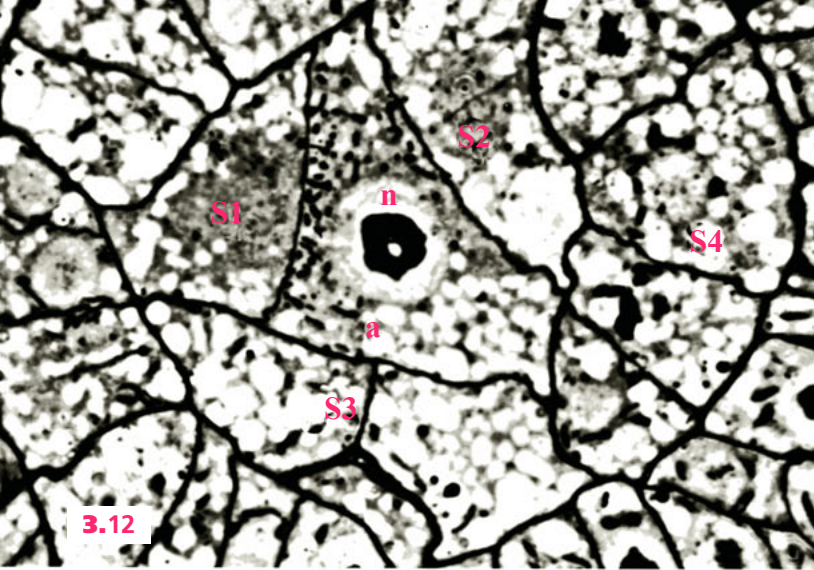
3-4. Début de la différenciation du gamétophyte ; **cc**, cellules chlorophylliennes assimilatrices ; **rh**, cellule absorbante ou rhizoïde. **p**, paroi sporale ($\times 500$).



3-5 à 3-8. Germination d'une spore de mousse. *Funaire*.

3-5 à 3-7. Stade filamenteux ; **rh**, rhizoïdes ; **p**, spore (3-5 : $\times 400$; 3-6 et 3-7 : $\times 900$).

3-8. Initiation d'un pied feuillé sur le protonéma. Il est ancré au sol par de nombreux rhizoïdes, **rh** ($\times 100$).



3-12 à 3-15. Structure et ultrastructure de la cellule apicale d'une tige feuillée de mousse. *Polytric*.

3-12 et 3-13. Coupes transversale et longitudinale du *Polytrichum commune* (Clichés C. Hébant) ($\times 1\,500$).

3-14 et 3-15. Coupes longitudinales du *Polytrichum formosum* (Clichés J. N. Hallet) ($\times 1\,200$ et $\times 7\,500$).

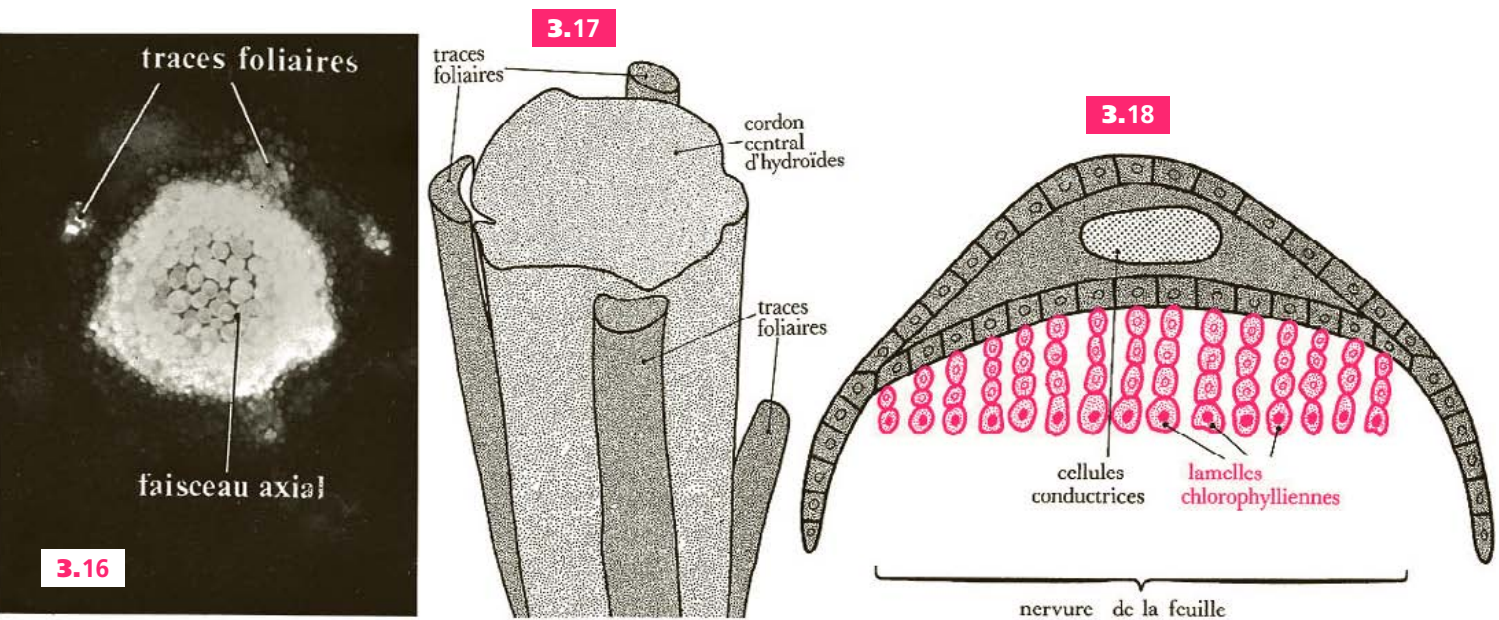
La cellule apicale, **a**, montre une polarisation visible surtout au niveau des vacuoles, **v** ; **pl**, plaste amylofère ; **ef**, ébauche foliaire ; **hyd**, hydroïde (voir page suivante) ; **lep**, leptoïde ; **n**, noyau ; **nu**, nucléole ; **pc**, parenchyme cortical ; **S1** à **S4**, segments successifs produits par l'apicale.

Différenciation cellulaire • Ébauches de tissus

La différenciation chez les Bryophytes ne va pas jusqu'à la mise en place de tissus lignifiés. Cependant des différences et spécialisations caractéristiques s'installent entre les diverses populations cellulaires. Chez le polytric par exemple, la tige comporte deux régions : a) une *région corticale* faite de cellules parenchymateuses avec en périphérie des cellules à parois épaisses et rôle de soutien, les *stéréides* ; b) une région axiale, le *cordon central* comportant des cellules allongées dépourvues de contenu cytoplasmique à la fin de leur différenciation. Ce sont des *hydroïdes* qui interviennent dans la conduction de l'eau. En périphérie du cordon central sont localisés des massifs de cellules, les *leptoïdes* dont les caractéristiques structurales – régression du protoplasme, organisation simplifiée des plastes, accumulation de réticulum endoplasmique, nombreux plasmodesmes sur les parois terminales – leur donnent un caractère de cellules phloémiennes.

Les feuilles de polytric sont particulièrement riches en cellules assimilatrices disposées en lamelles chlorophylliennes. Elles sont irriguées par des éléments conducteurs qui se prolongent dans le cordon central en constituant les *traces foliaires*.

Bien que les Bryophytes n'aient pas de système conducteur identique à celui des Plantes Vasculaires (absence de vaisseaux et trachéïdes), certaines sont capables d'élaborer en faible quantité des précurseurs de lignine. La limite entre Bryophytes et Plantes Vasculaires (Trachéophytes) ne serait pas aussi tranchée qu'il est admis traditionnellement.



3-16 à 3-18. Tige feuillée de polytric. Éléments conducteurs et assimilateurs.

3-16. Coupe transversale d'une tige montrant le transport d'une solution fluorescente dans le faisceau axial d'hydroïdes et les traces foliaires (Cliché C. Hébant) (× 100).

3-17. Diagramme du raccordement de traces foliaires au faisceau conducteur axial.

3-18. Coupe transversale d'une feuille

3-19 à 3-21. Différenciation cellulaire dans la tige feuillée. ►

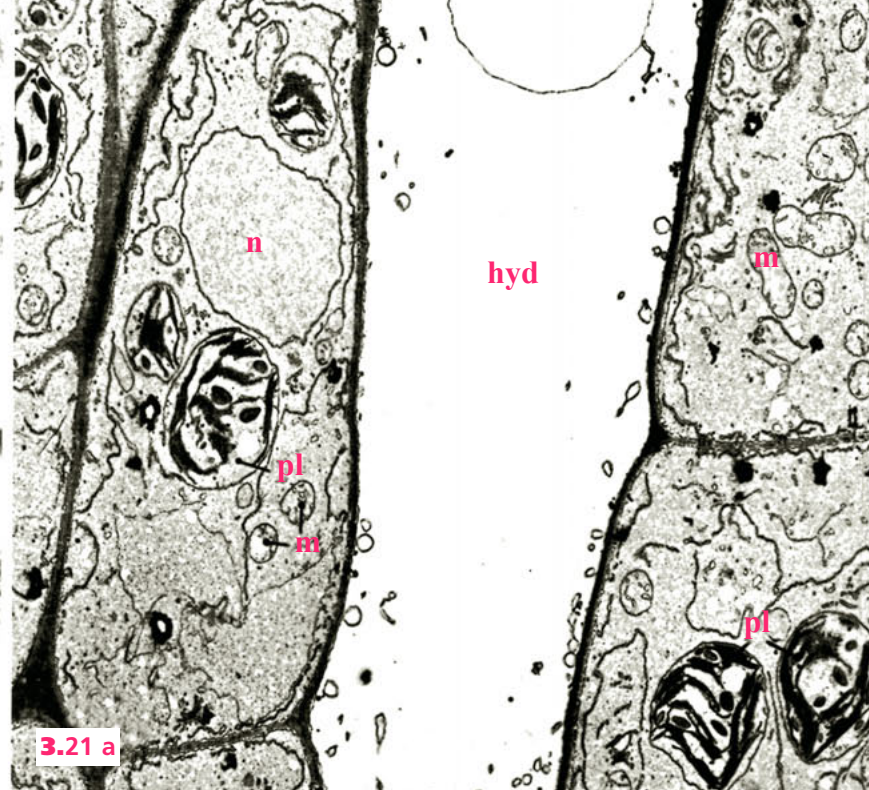
3-19. Coupe transversale dans les jeunes feuilles. **fa**, faisceau axial conducteur ; **lm**, lamelle chlorophyllienne (× 300).

3-20. Coupe transversale dans la tige. **hyd**, hydroïdes ; **in**, insertion d'une feuille ; **lep**, leptoïdes ; **pc**, parenchyme cortical ; **st**, stéréïdes ; **tf**, trace foliaire (× 350).

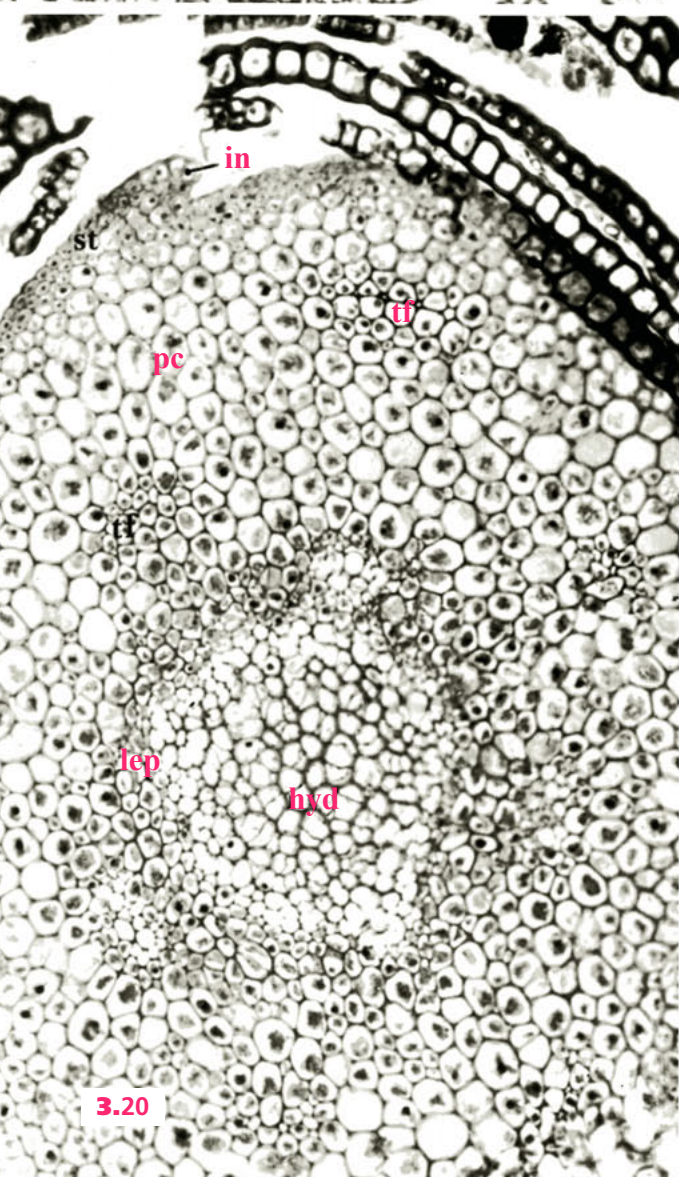
3-21 a et b. Détails ultrastructuraux. (Clichés C. Hébant). **a.** Coupe longitudinale d'un hydroïde (× 8 000). **b.** Détail d'un leptoïde (× 22 000). **pl**, chloroplaste ; **m**, mitochondrie ; **n**, noyau ; **ps**, plasmodesme ; **re**, réticulum endoplasmique.



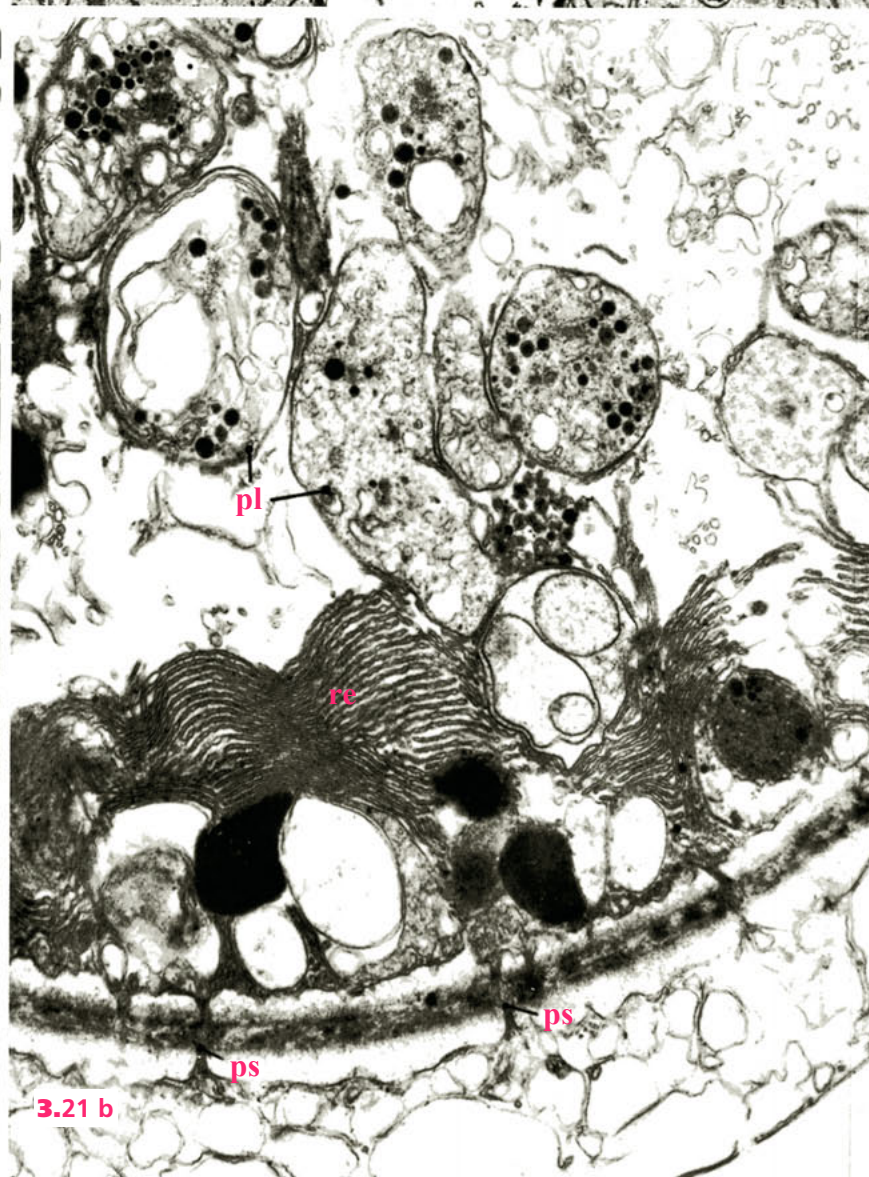
3.19



3.21 a



3.20



3.21 b

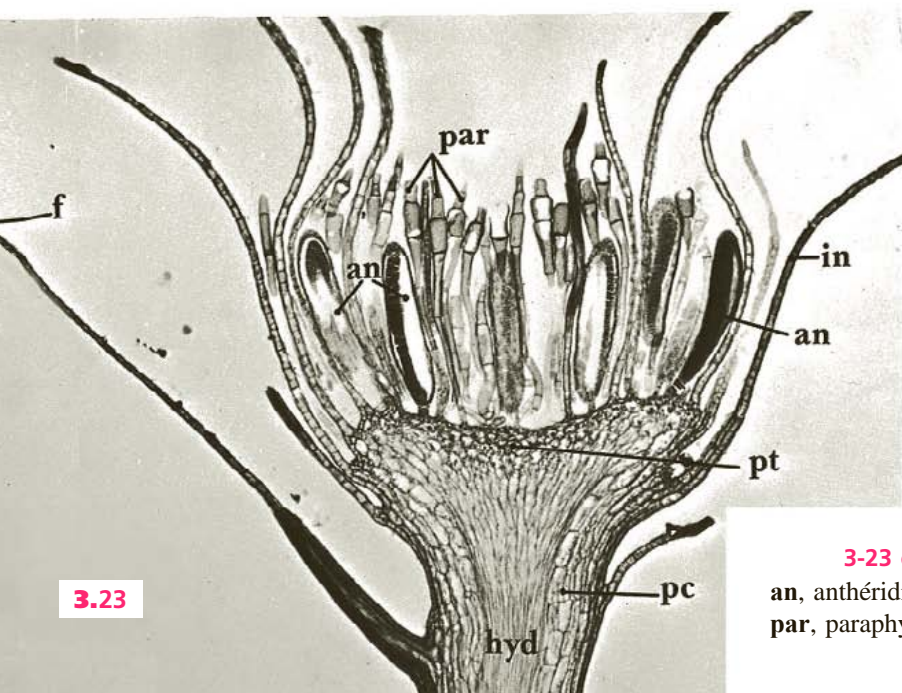
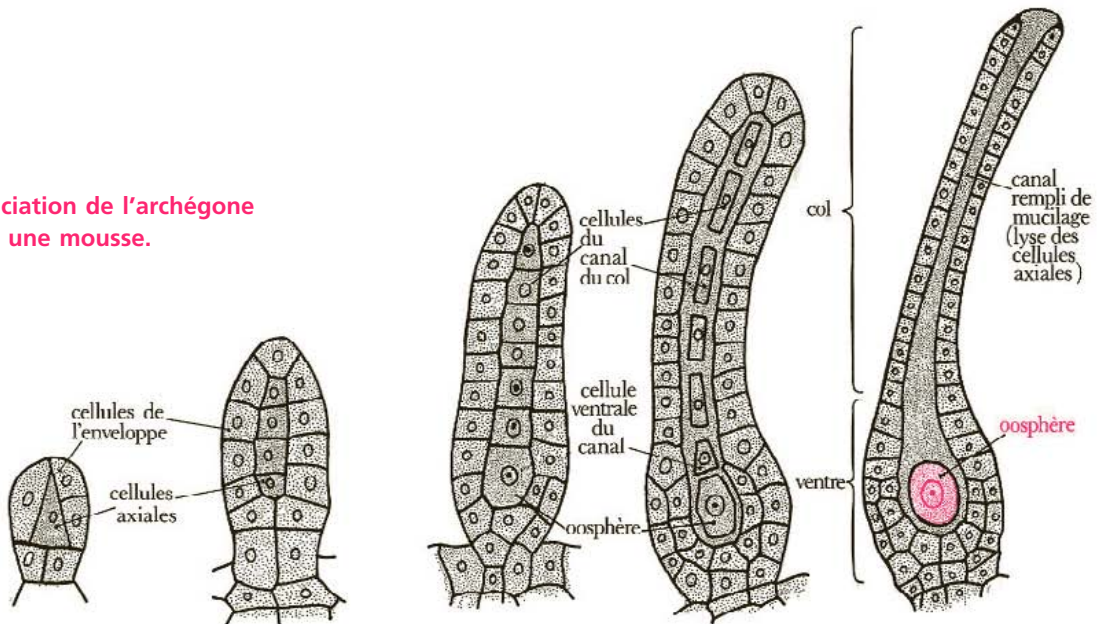
Gamétanges et gamètes

Les organes reproducteurs des mousses se forment habituellement à l'extrémité de certains axes feuillés : chez le *Mnium*, par exemple, le sommet de la tige s'évase en un plateau sur lequel se développent des *gamétanges*. Les gamétanges mêlés d'éléments stériles, les *paraphyses*, sont entourés par une rosette de feuilles qui constituent l'*involucre*.

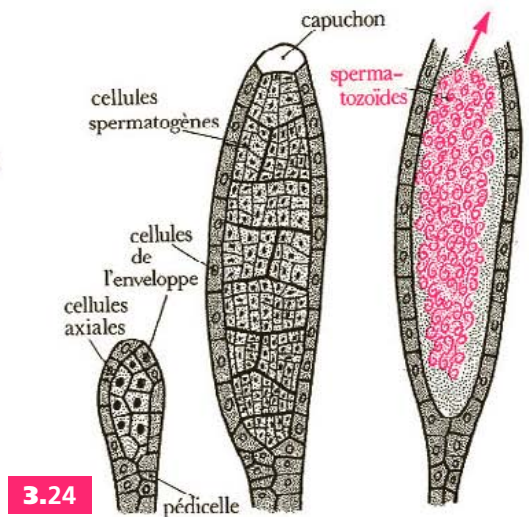
a) Les *gamétanges femelles* sont des *archégones* typiques ayant la forme d'une bouteille effilée. Le *gamète femelle* ou *oosphère* s'édifie au niveau du ventre. À maturité les cellules qui le surmontent sont lysées progressivement et un mucilage remplit le canal du col. L'oosphère est une cellule volumineuse, à cytoplasme dense ayant une grande activité de synthèse qui conduit à l'accumulation de réserves lipidiques, glucidiques et protéiques.

b) Les *gamétanges mâles* ou *anthéridies* ont la forme de massues portées par un court pédicelle. Ils produisent des spermatozoïdes à deux flagelles.

3-22. Différenciation de l'archégone chez une mousse.



3.23



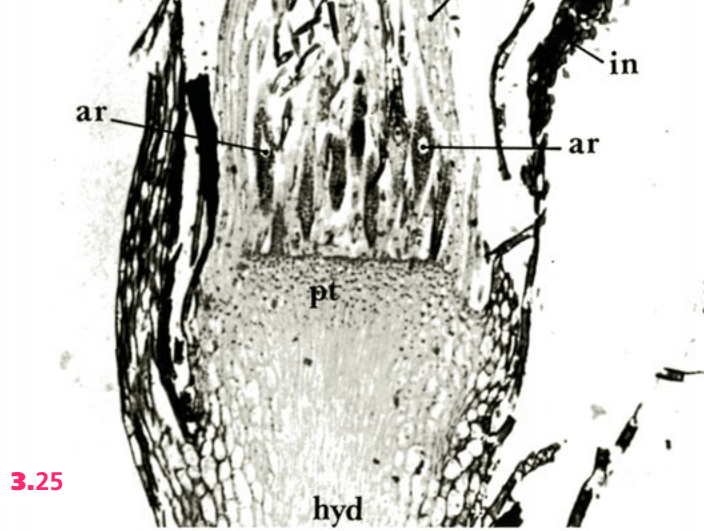
3.24

3-23 et 3-24. Corbeille à anthéridies. *Mnium*.

an, anthéridie ; hyd, hydroïdes ; in, involucre ; par, paraphyse ; pc, parenchyme cortical ; pt, plateau.



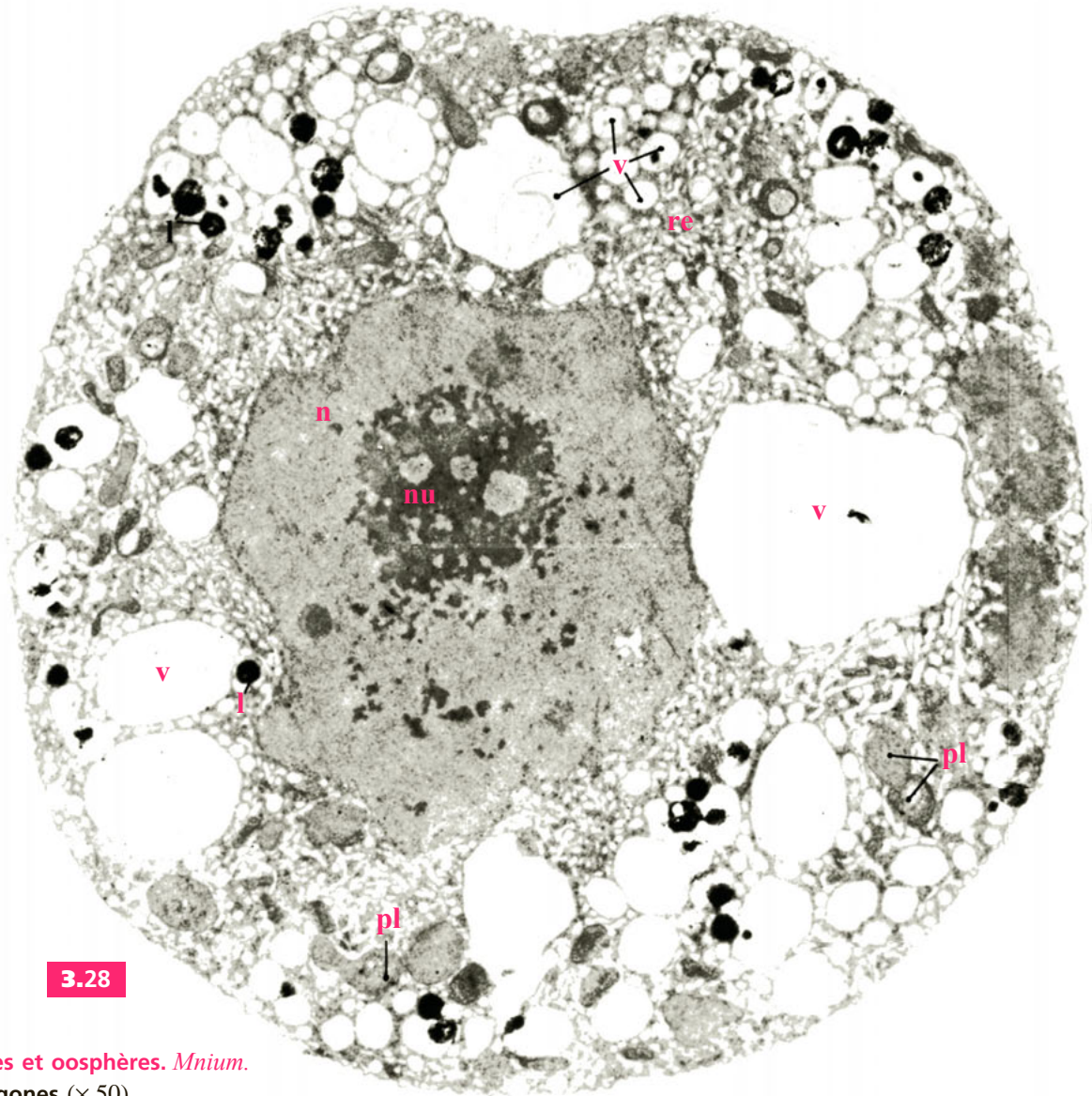
3.27



3.25



3.26



3.28

3-25 à 3-28. Archégones et oosphères. *Mnium*.

3-25. Corbeille à archégones ($\times 50$).

3-26. Oosphère ($\times 1\,000$).

3-27. Archégone à maturité ($\times 200$).

3-28. Ultrastructure de l'oosphère en coupe longitudinale axiale (Cliché C. Bajon). ($\times 7\,100$).

ar, archégone ; c, col ; cc, canal du col ; cv, cellule ventrale du canal ; f, feuille ; hyd, hydroïdes ; in, involucre ; l, inclusion lipidique ; n, noyau ; nu, nucléole ; oo, oosphère ; pl, plaste ; pt, plateau ; re, réticulum endoplasmique ; v, vacuole ; ve, ventre.

Planche 1 : Diversité morphologique des algues rouges, Rhodophycées.

1. *Asparagopsis armata*, algue rouge dont le thalle fin présente des ramifications en forme de harpon (X 1).
2. *Porphyra officinalis*, algue rouge dont le thalle est une mince lame formée d'une seule assise cellulaire (X 0,2).
3. *Gastroclonium ovatum*, algue rouge dont le thalle cylindrique et ramifié porte des ramifications de dernier ordre en forme d'œuf (X 1).
4. *Jania rubens*, algue rouge dont le thalle forme des pompons. Ce thalle est cylindrique divisé de façon régulièrement dichotome et est imprégné de calcaire (X 1).
5. *Corallina* sp. (C), algue rouge dont le thalle articulé est imprégné de calcaire. *Litophyllum incrustans* (L), algue rouge dont le thalle incrustant et imprégné de calcaire épouse le relief de son support. *Verrucaria maura* (V), algue brune au thalle incrustant (X 1).

Planche 2 : Cytologie et structure de quelques algues benthiques.

6. Thalle en filament haplostique de *Rhodothamniella floridula* (Rhodophycées). c, travée cytoplasmique ; v, vacuole ; p, paroi ; b, bouchon synaptique ; r, rhodoplaste ; py, pyrénioïde (X400).
7. Thalle en filament haplostique d'*Ectocarpus* sp. (Phéophycées). c, travée cytoplasmique ; v, vacuole ; p, paroi ; ph, phéoplaste (X400).
8. Thalle en lame d'*Ulva* sp. (Chlorophycées). v, vacuole ; p, paroi ; Ch, chloroplaste unique en cloche ; py, pyrénioïde (X400).
9. Structure complexe d'une laminaire (Phéophycées). Cellules du méristoderme, assise la plus externe assurant principalement la photosynthèse (X400).
10. Structure complexe d'une laminaire (Phéophycées). Cellule du cortex, situées en dessous du méristoderme, stockant les réserves polysaccharidiques sous forme de laminarine (X400).
11. Structure complexe d'une laminaire (Phéophycées). Cellules d'hyphe (h), cellules allongées connectées entre elles et formant un continuum situé au centre de la fronde permettant le transport de photosynthétats. ht, hyphe en trompette (X400).

Planche 3 : Structures de reproduction chez un Polysiphonia (Rhodophycées, Floridées) et une laminaire (Phéophycées, Phéosporées).

12. Cycle trigénétique des Floridées. Anthéridie (a), contenant les spermatocystes, portée par un gamétophyte mâle haploïde (gp) (X200).
13. Cycle trigénétique des Floridées. Cystocarpe (cy), contenant un carposporophyte (génération parasite diploïde issue de la gamie), portée par un gamétophyte femelle haploïde (gp). c, carpospore libérée d'un carposporocyste porté par le carposporophyte dans le cystocarpe (X100).
14. Cycle trigénétique des Floridées. Sporocyste (sp), contenant les spores méiotiques, dans un rameau du tétrasporophyte diploïde (tsp) (X200).
15. Cycle digénétique des Laminaires. Sporocystes (sp), contenant les spores méiotiques et paraphyse (p) cellules protectrices des sporocystes constituant ensemble les sores portés par la génération sporophytiques diploïdes (fronde a structure complexe cf. fig. 9, 10, 11) (X400).
16. Cycle digénétique des Laminaires. Filaments haplostiques constituant les gamétophytes femelles (gpf) et mâles (gpm) haploïdes issus de la germination des spores méiotiques (X400).
17. Cycle digénétique des Laminaires. Jeune sporophyte diploïde (spp) issu de la gamie et encore fixé à l'extrémité de l'oocyste (ooc) formé par le gamétophyte femelle (gpf) (X400).

Planche 4 : Structure et diversité des champignons.

18. Moisissure sur pomme . m, mycélium. (X 0,5)
19. Moisissure sur boîte de gélose . m, mycélium ; sp, sporocyste de multiplication végétative. (X 2)
20. Hyphe septé de moisissure. h, hyphe ; s, septum. (X 400)
21. Sporocyste de multiplication végétative. se, spore exogène. (X 600)
22. Rhizomorphe : cordons mycéliens ressemblants aux racines : structures de résistance et de propagation souterraines de certains Basidiomycètes. (X 1).
23. Hyménium en lamelle d'une girolle (Basidiomycètes). hym, hymenium. (X 1).
24. Hyménium en cuvette d'une morille (Ascomycètes). hym, hymenium. (X 1).
25. Détail de l'hyménium d'un ascomycète. p, paraphyse ; a, asque. (X 600).

Planche 5 : Champignons pathogènes.

26. Etape du cycle de vie de *Puccinia graminis* (Basidiomycètes), agent de la rouille du blé. Feuille infectée de l'épine vinette. sp, spermogonie; e, écidie; es, épiderme supérieur; ei, épiderme inférieur, pl, parenchyme lacuneux; pp, parenchyme palissadique. (X 400).
27. Détail d'une spermogonie. f, filament récepteur. (X 600).
28. Détail d'une écidie. es, écidiospore; m, mycélium. (X 600).
29. Téléutospores de *Puccinia graminis* dans une feuille de blé. t, téléutospores; m, mésophylle; c, collenchyme. (X 400).
30. Multiplication végétative de l'agent de l'oïdium, *Erysiphe graminis* (Ascomycète) sur feuille de graminée. m, mésophylle; o, oïdie; sp, sporocyste. (X 400).
31. Reproduction sexuée de *Erysiphe graminis*. f, feuille; p, périthèce; a, asques. (X 400).

Planche 6 : Champignons symbiotiques.

32. Arbuscule (a) d'un champignon endomycorhizien dans une cellule racinaire (c). (X 600).
33. Vésicule (v) d'un champignon endomycorhizien. v, vésicule; h, hyphe. (X 400).
34. Racines courtes ectomycorhizées. (X 0.5).
35. Coupe transversale d'une racine ectomycorhizée. m, manteau; h, réseau de Hartig; c, cellule du cortex. (X 600).
36. Lichen fruticuleux, présentant des apothécies (a). (X 0.5).
37. Lichen incrustant. *Lichina pygmaea*. (X 0.5).
38. Lichen foliacé. *Xanthoria parietina*. (X 0.5).
39. Coupe transversal dans un lichen. zc, zone du cortex constituée d'hyphes serrés; a, couche algale; md, médulle constituée d'hyphes moins compactés. (X 200).
40. Coupe transversal dans un lichen passant par une apothécie. a, asque. (X 600).

Planche 7 : Bryophytes.

41. Mousse constituée de gamétophytes mâles et femelles haploïdes (gp), ces derniers pourtant des sporophytes (ou sporogones) diploïdes (sp). c, capsule du sporophyte. (X 0.5).
42. Thalle gamétophytique haploïde de *Marchantia*. es, épiderme supérieur; c, chambre chlorophyllienne sous épidermique; p, parenchyme; ei, épiderme inférieur. (X 200).
43. Anthéridiophore de *Marchantia*. at, anthéridie dans une cavité qui donnera les anthérozoïdes, gamètes mâles flagellés. (X 200).
44. Archégone de *Marchantia*. oo, oosphère ou gamète femelle. (X 400).
45. Pied (p) et capsule (c) du sporophyte (ou sporogone) diploïde issu, après fécondation, du développement du zygote sur le gamétophyte. (X 200).
46. Spores tétraédriques (st) issues de la méiose, donc haploïdes, contenues dans la capsule (ou sporange) du sporophyte. (X 400).

Planche 8 : Ptéridophytes.

47. Sores (s) sur la face inférieure d'une feuille de Polypode. (X 0.3).
48. Coupe transversale d'une tige de ptéridophyte montrant la présence de tissus conducteurs. x, xylème; ph, phloème; c, collenchyme (X 400).
49. Coupe transversale d'une tige de lycopode. x, xylème; ph, phloème (X 200).
50. Détail de l'apex d'un épi de lycopode (X 200).
51. Epi d'*Equisetum* (X 5).
52. Détail d'un strobile de lycopode. sp, sporange; spl, sporophylle (X 400).

Planche 1 : Diversité morphologique des algues rouges, Rhodophycées.

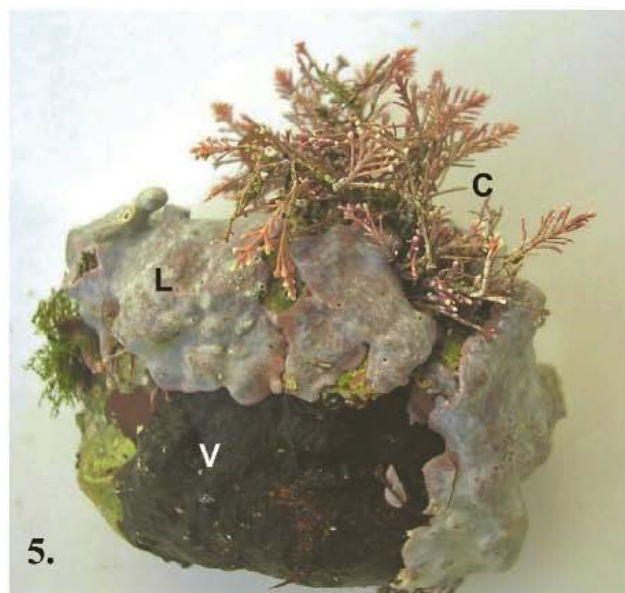


Planche 2 : Cytologie et structure de quelques algues benthiques.

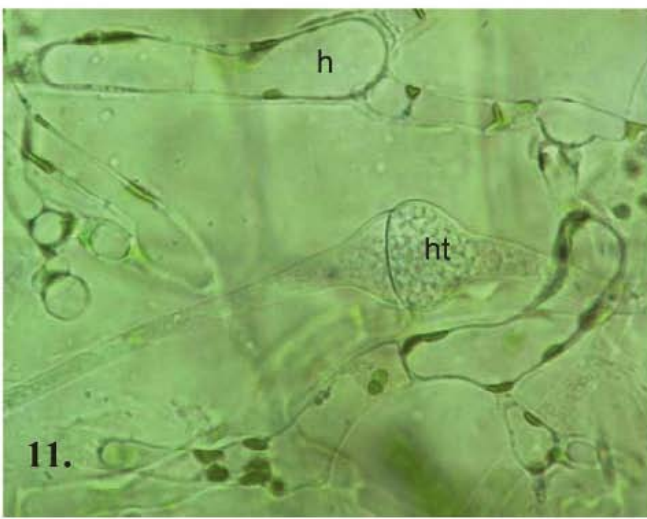
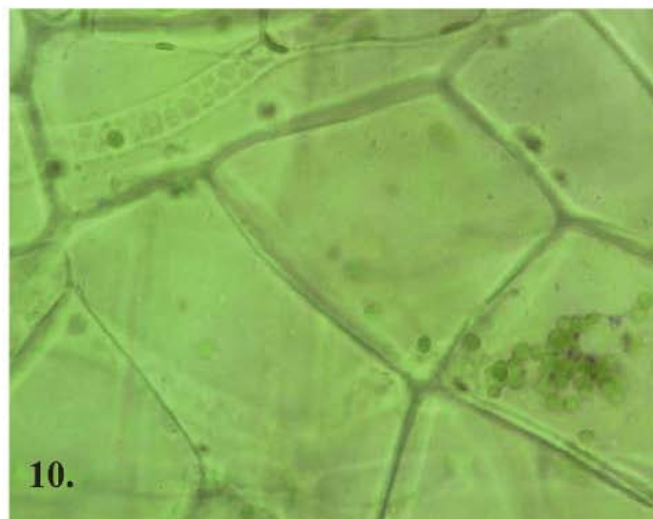
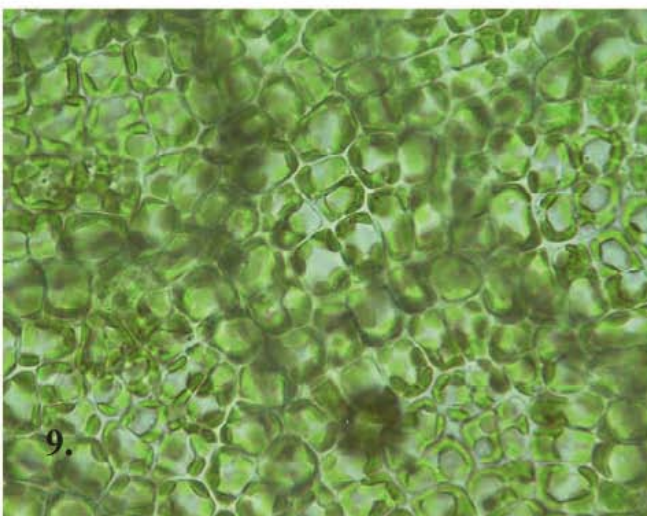
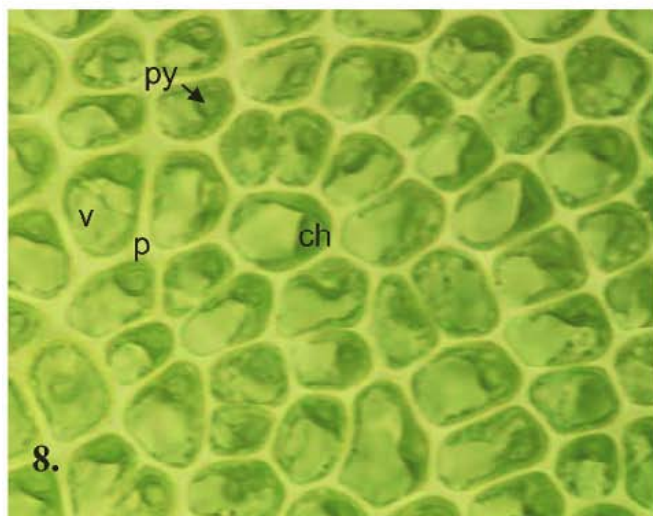
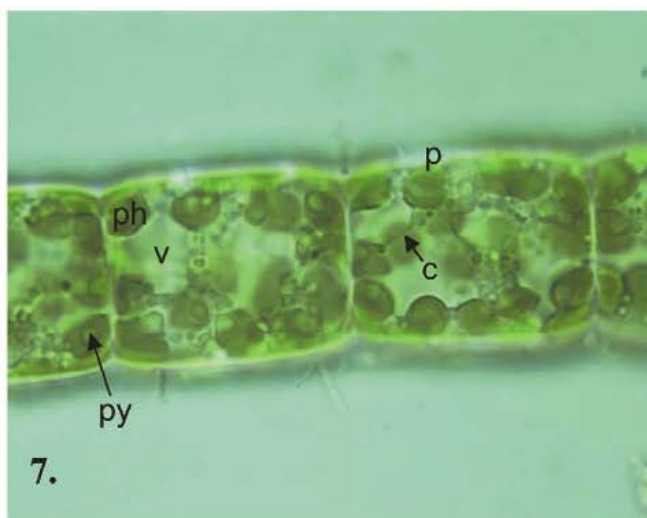
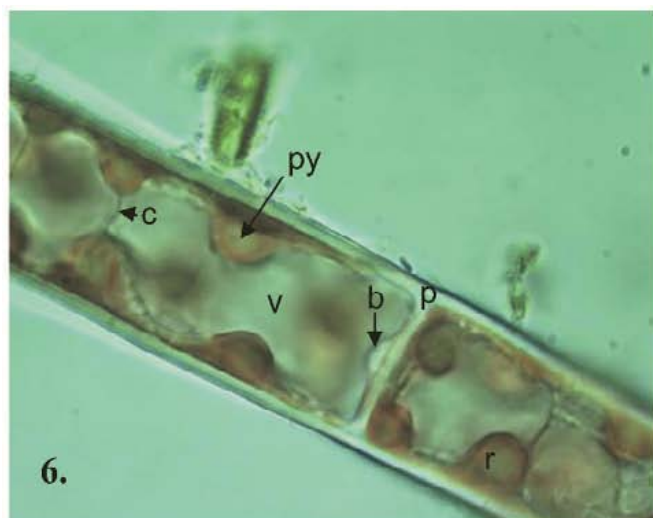


Planche 3 : Structures de reproduction chez un Polysiphonia (*Rhodophycées, Floridées*)
et une laminaire (*Phéophycées, Phéosporées*).

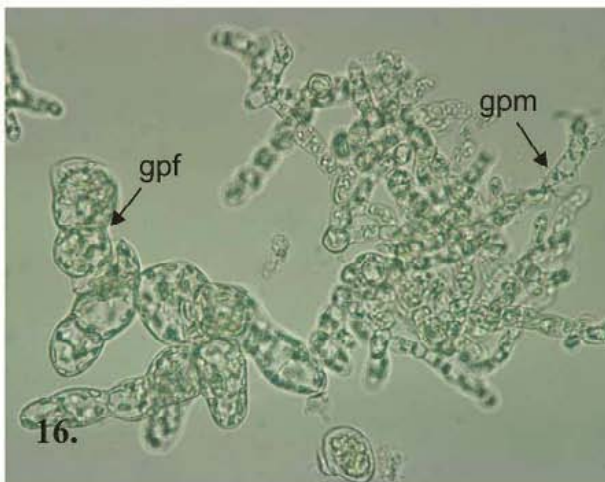
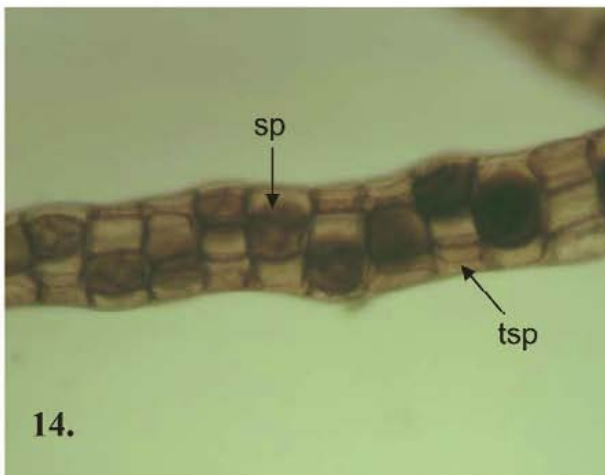
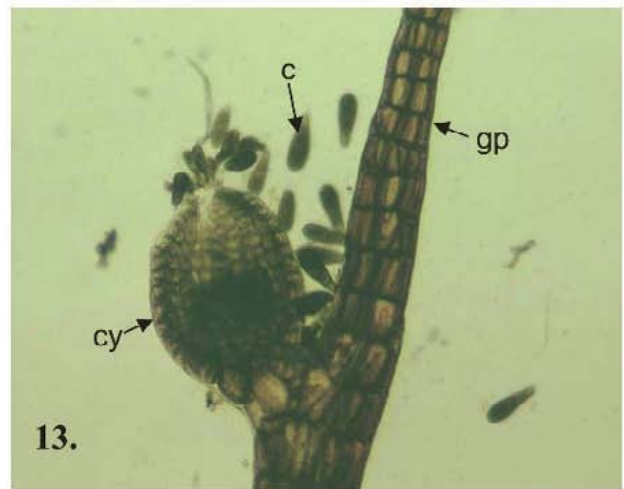


Planche 4 : Structure et diversité des champignons.

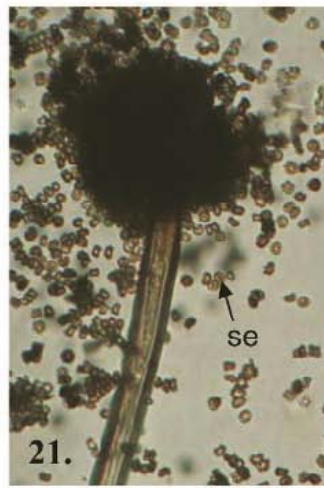
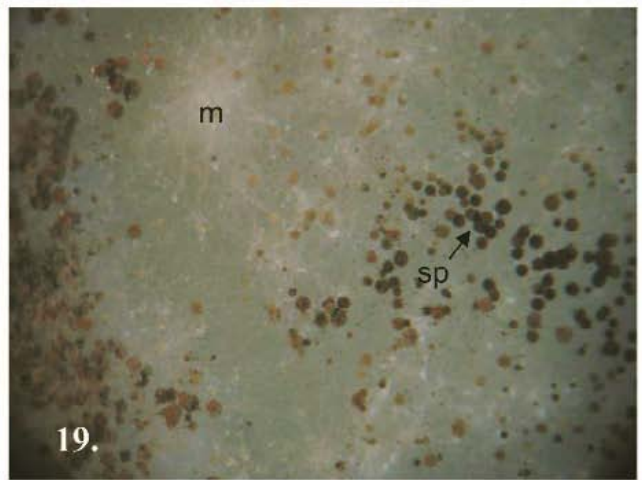
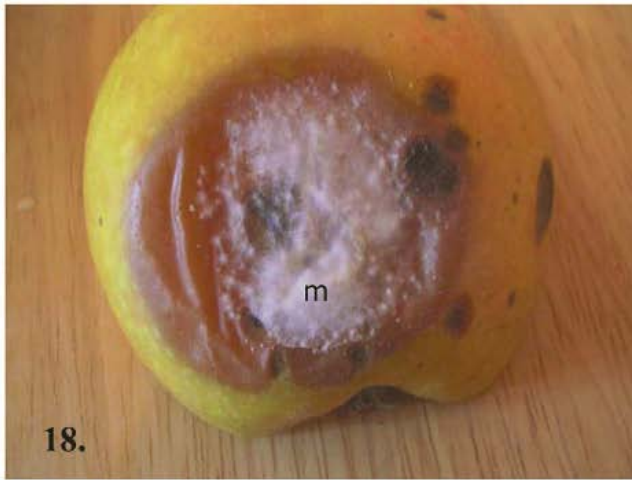


Planche 5 : Champignons pathogènes.

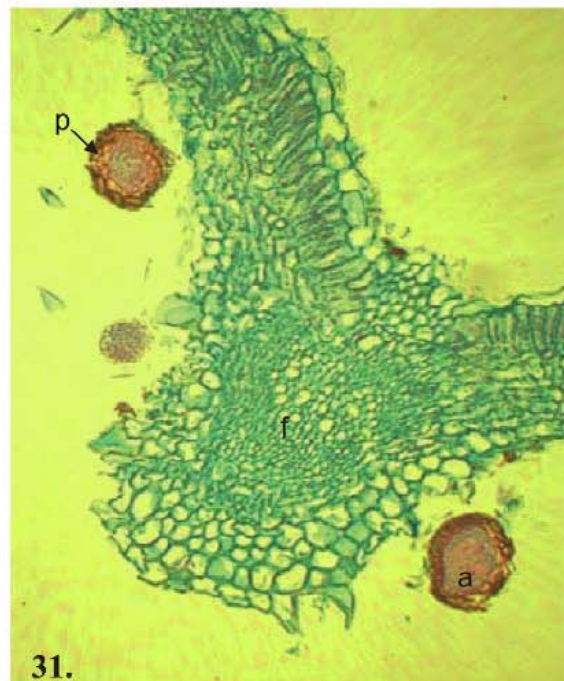
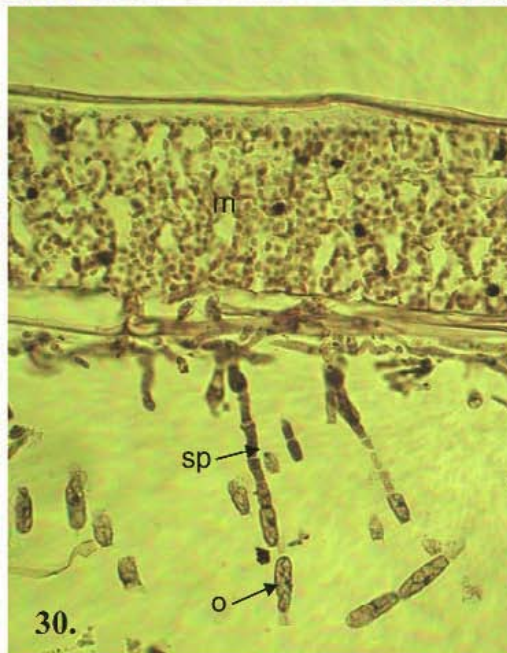
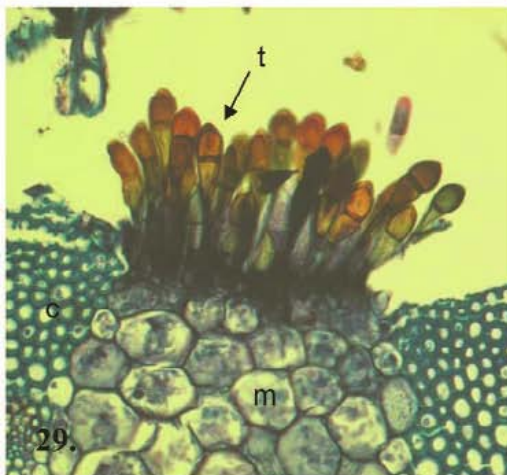
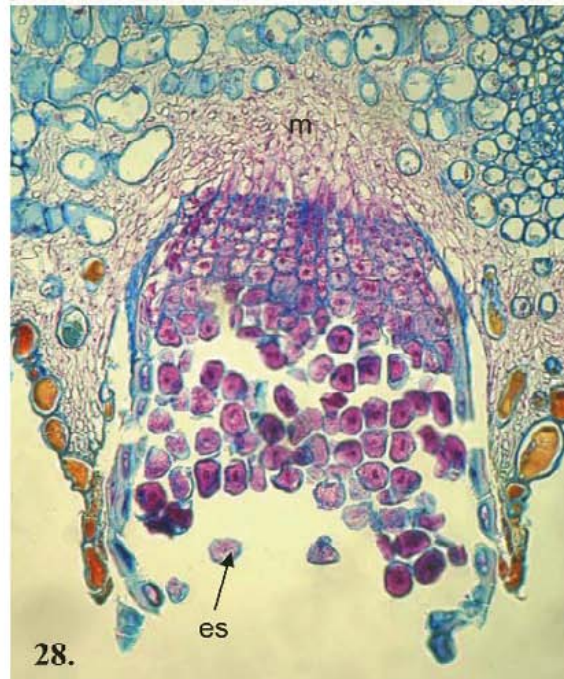
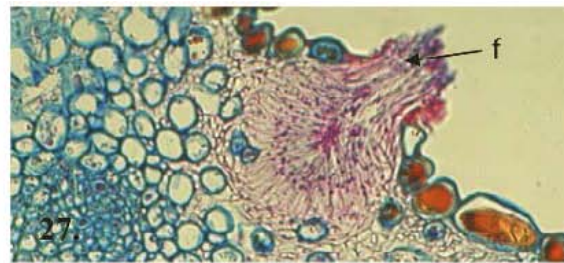
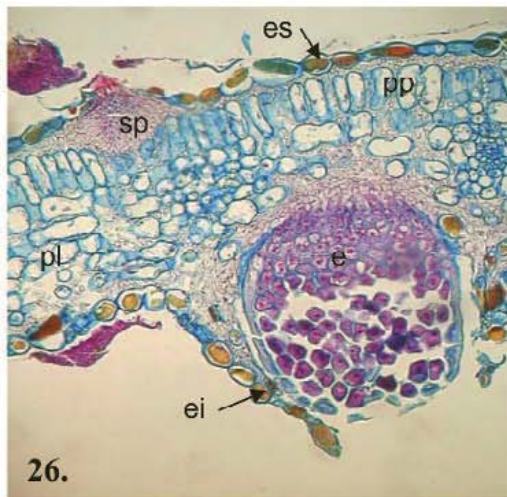


Planche 6 : Champignons symbiotiques.

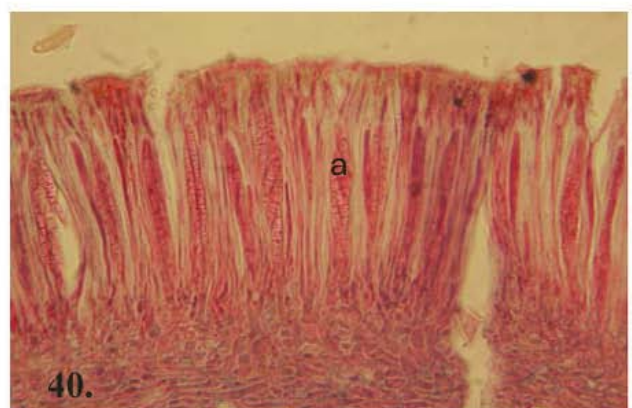
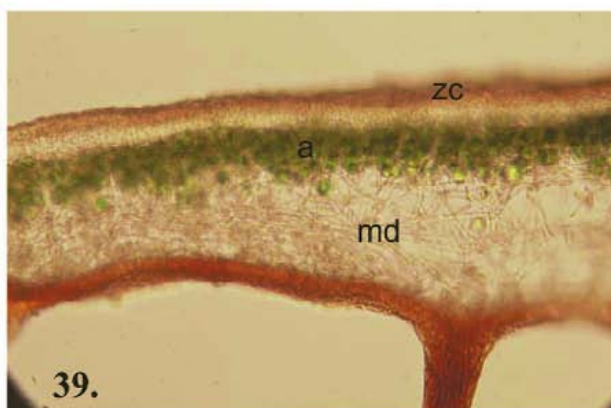
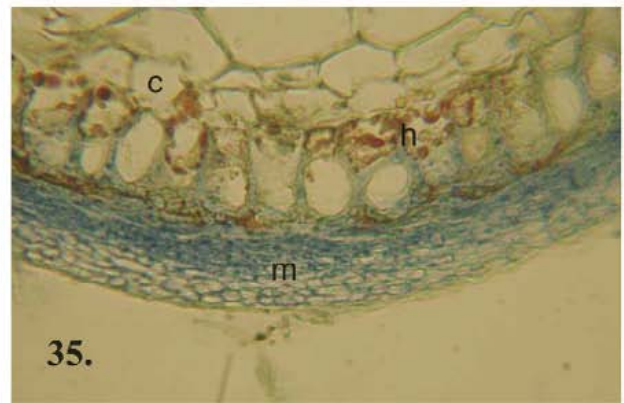
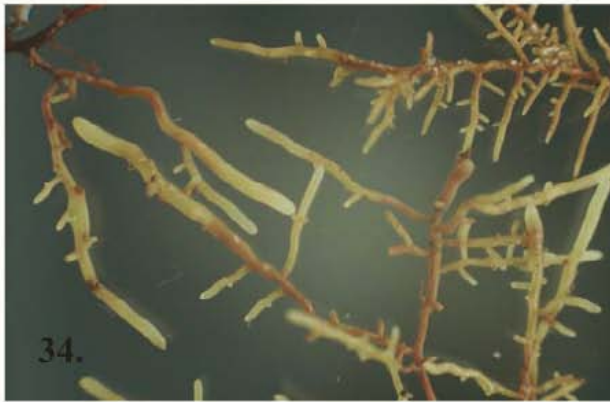
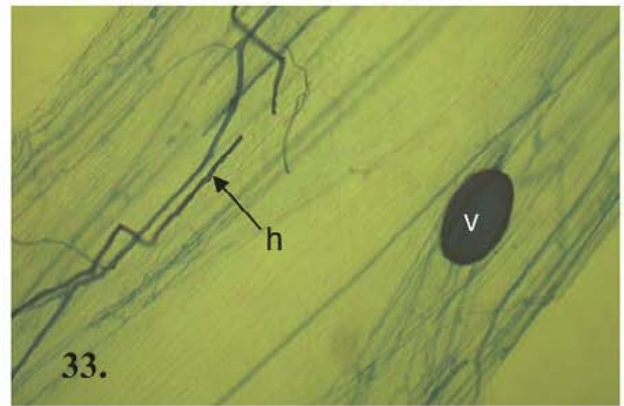
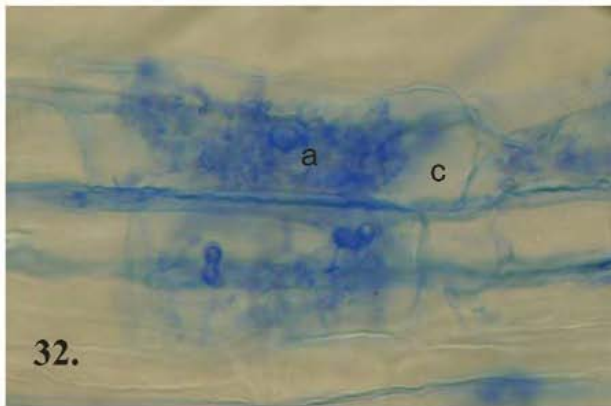


Planche 7 : Bryophytes.

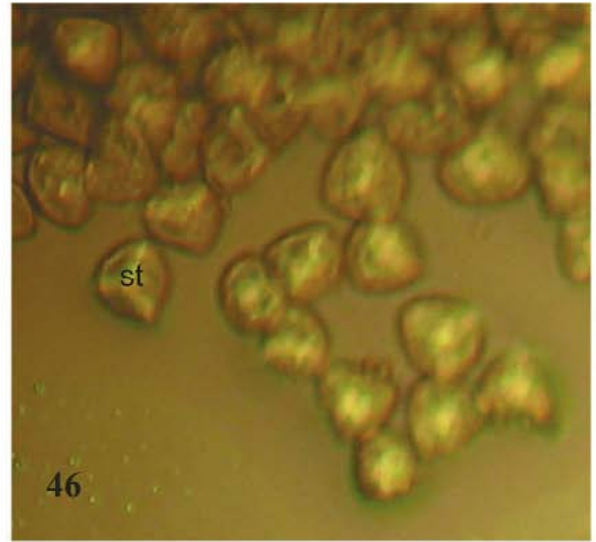
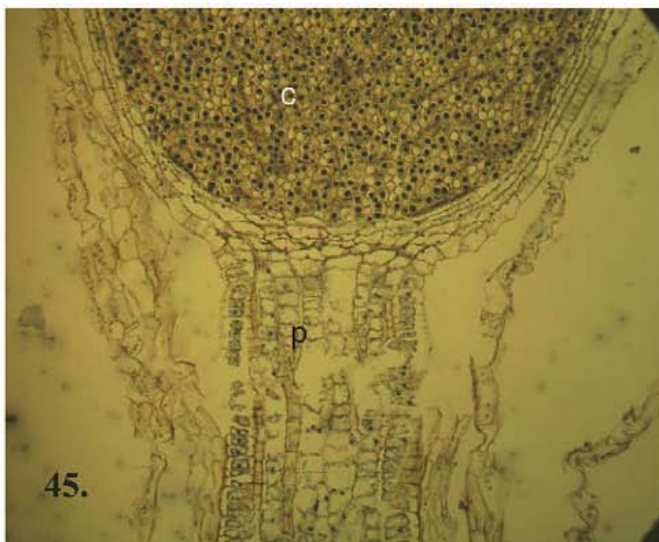
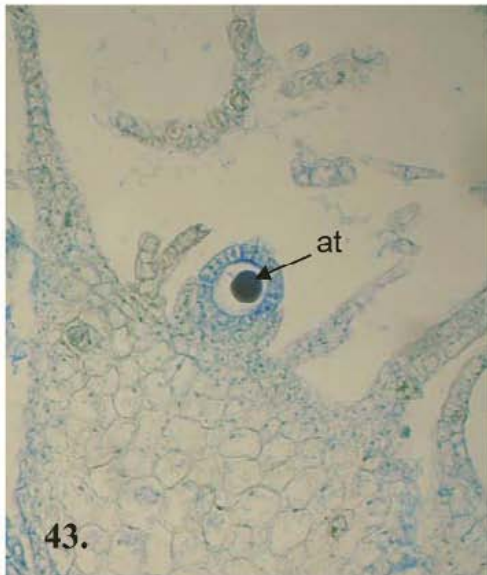
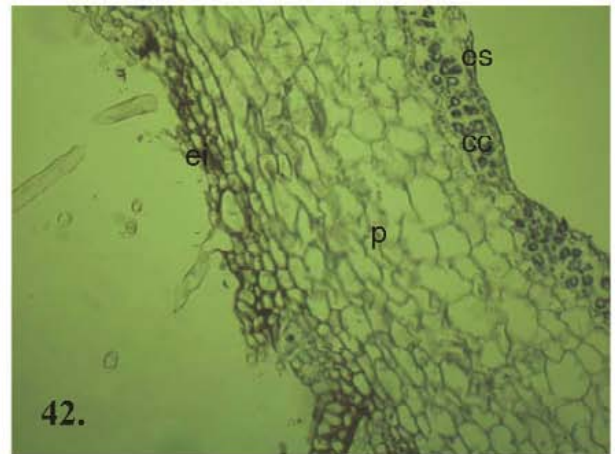
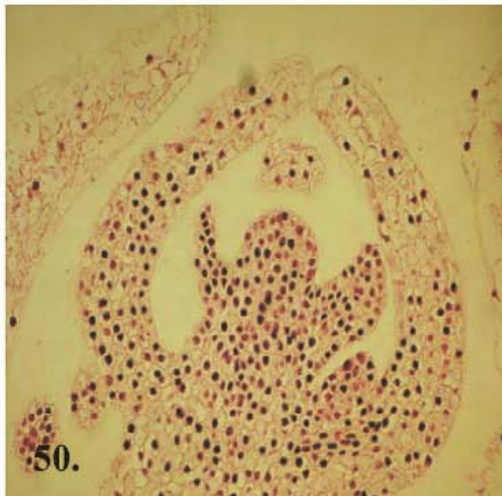
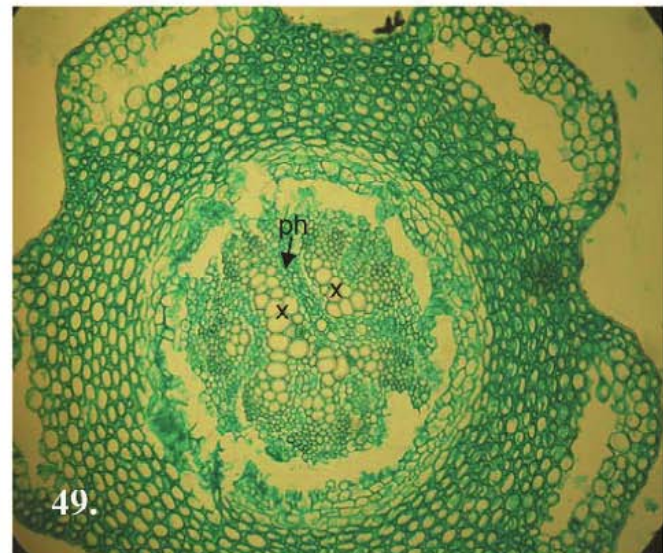
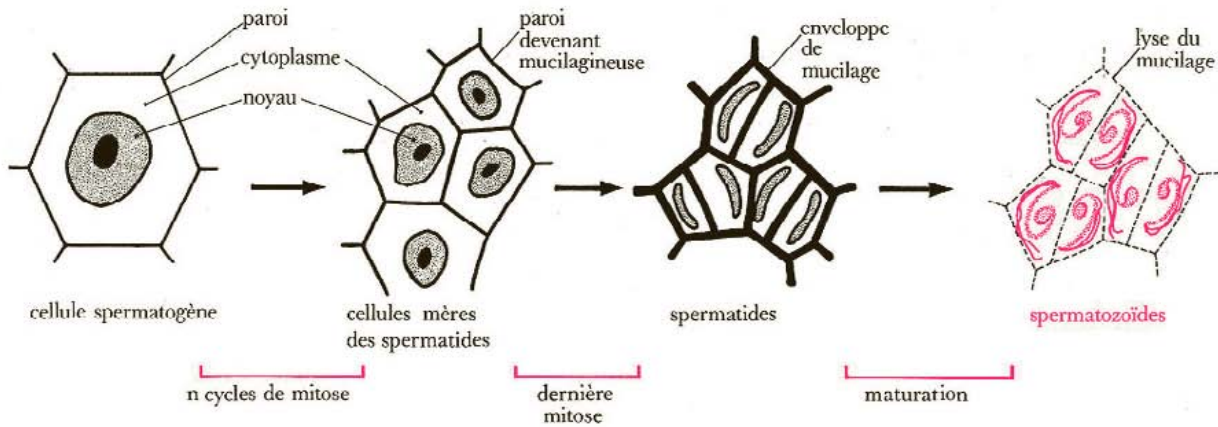


Planche 8 : Ptéridophytes.

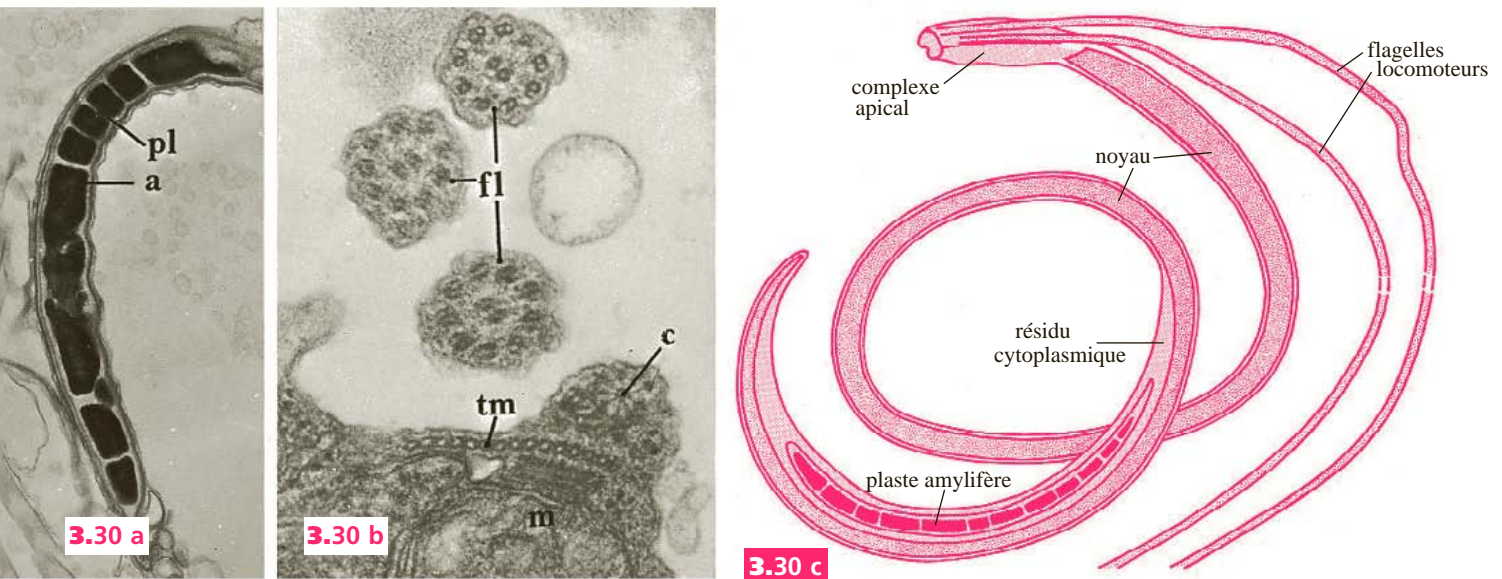


Gamètes (suite)

La *gamétogénèse mâle* est d'abord marquée par une série de mitoses qui sont synchrones dans des secteurs de l'antheridie. À la fin de ces cycles de division, les *spermatides* sont encloses dans une enveloppe mucilagineuse hydrophile formée aux dépens de la paroi des cellules spermatogènes. C'est là qu'elles subissent leur maturation en *spermatozoïdes*. Lorsque les gamètes sont mûrs, le mucilage se gonfle d'eau et permet leur libération. Les spermatozoïdes mûrs ont une forme spiralée typique. Ils sont caractérisés par un noyau très condensé qui traduit un arrêt de l'activité de la chromatine. Le cytoplasme est très réduit. Il renferme de l'amidon localisé dans un seul plaste. L'appareil locomoteur biflagellé s'édifie à partir des centrioles apparus dans les spermatides. Il possède des ARN messagers à longue vie (mis en évidence par la technique d'hybridation moléculaire) qui permettent une reprise des synthèses dès la pénétration dans l'ovule, à la fécondation, avant même que le noyau mâle se déconcentre dans le cytoplasme femelle.



3-29. Évolution des cellules spermatogènes.

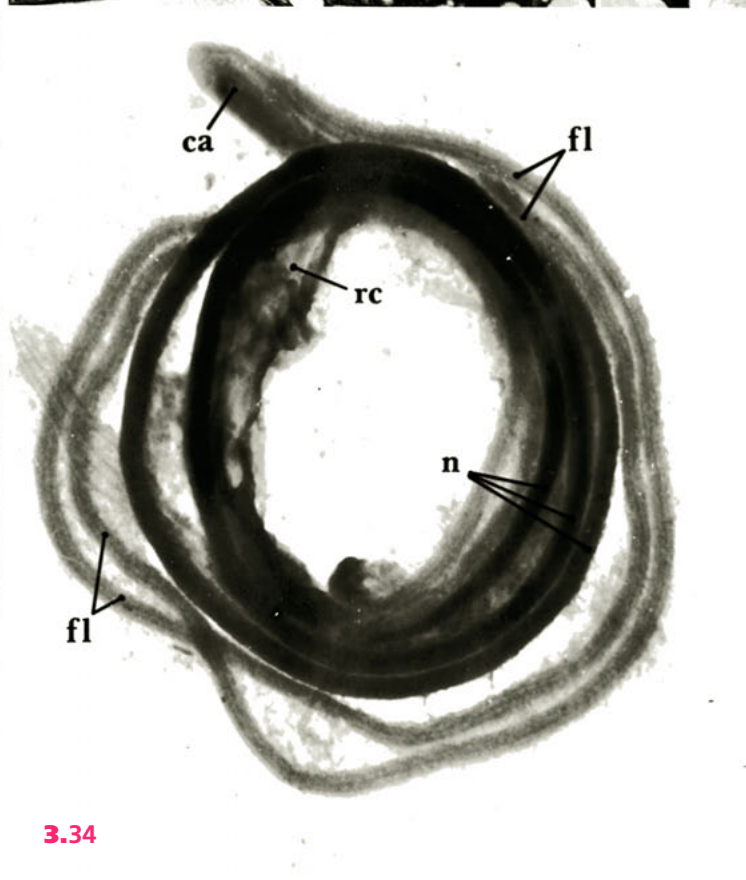
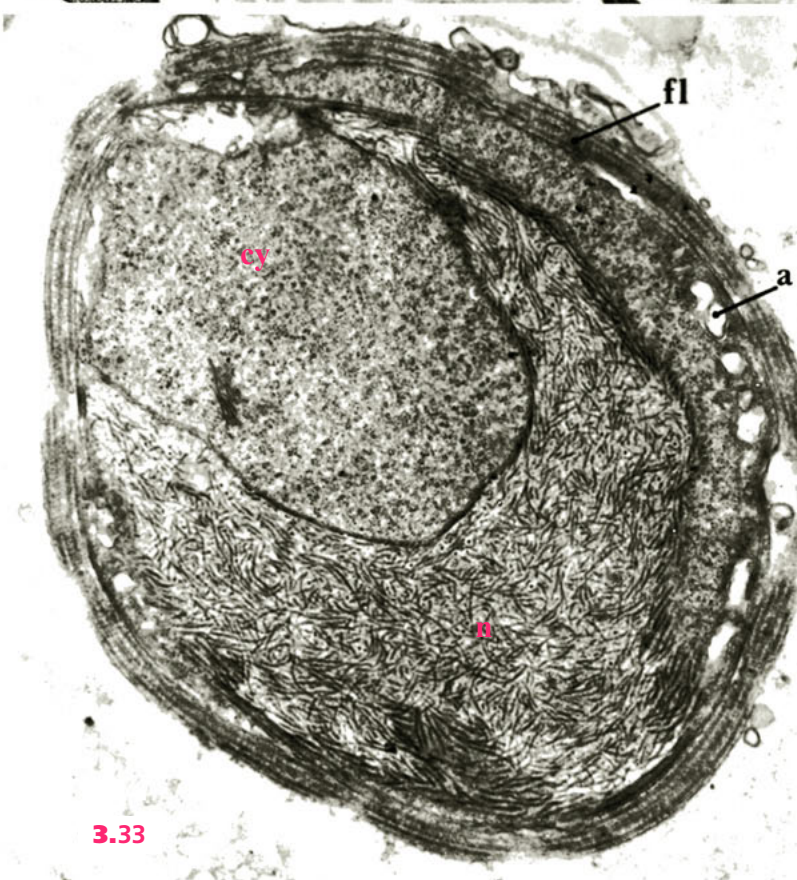
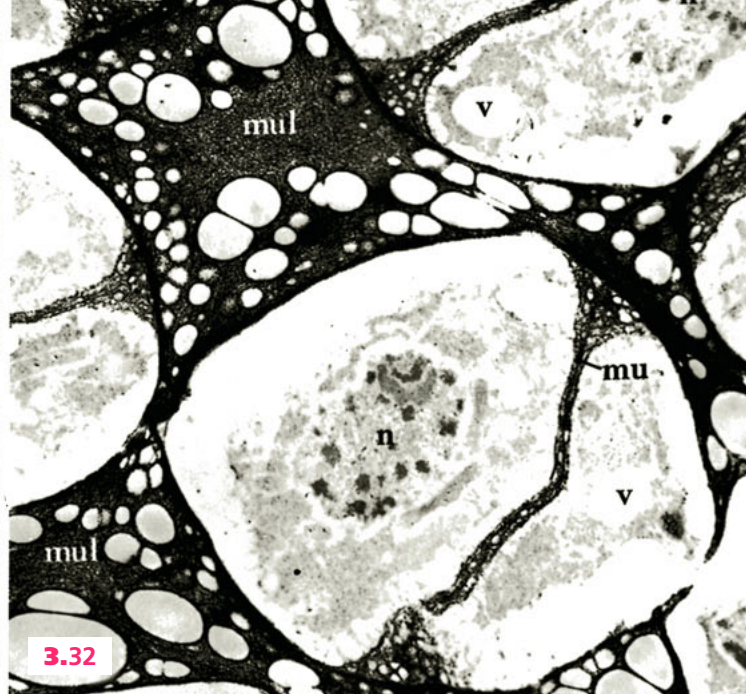
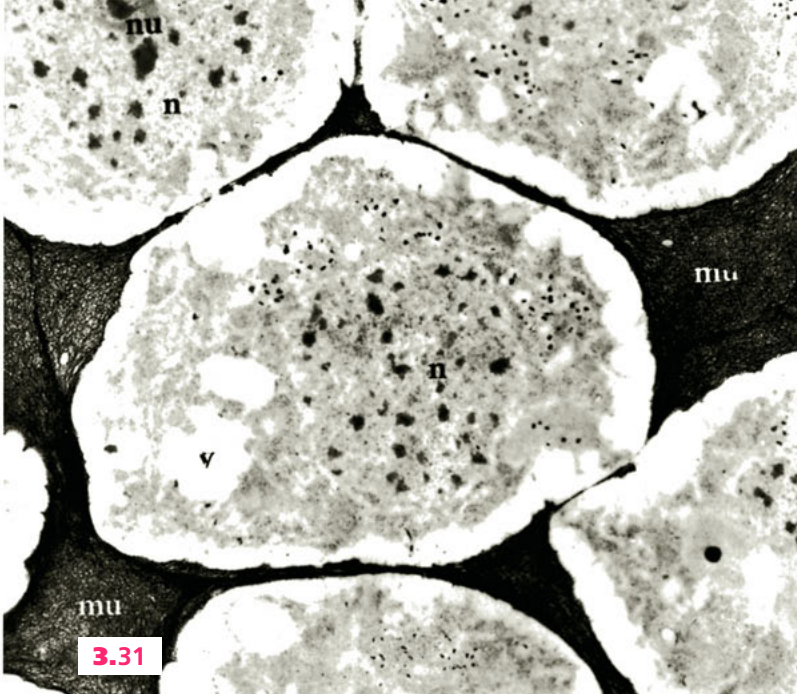


3-30. Caractère du gamète mâle. *Fossombronina* (hépatique).

a. Plaste, **pl**, allongé avec grains d'amidon, **a**. ($\times 20\,000$).

b. Appareil cinétique, **c**, centriole ; **fl**, flagelle ; **m**, mitochondrie ; **tm**, microtubules ($\times 85\,000$).

c. Spermatozoïde à maturité.



3-31 à 3-34. Gamétogénèse mâle. *Fossombronina* (hépatique).

3-31 et 3-32. Cellules-mères des spermatides et spermatides après un test des polysaccharides ; **mu**, mucilage ; **mul**, mucilage en cours de lyse ; **n**, noyau ; **nu**, nucléole ; **v**, vacuoles. (× 16 000).

3-33. Spermatide pendant la phase de maturation. Le noyau, **n**, commence à se spiraler et se condense sous forme de fibrilles chromatiniennes. **a**, amidon du plaste ; **cy**, cytoplasme ; **fl**, flagelle locomoteur ; **v**, vacuole. (× 19 000).

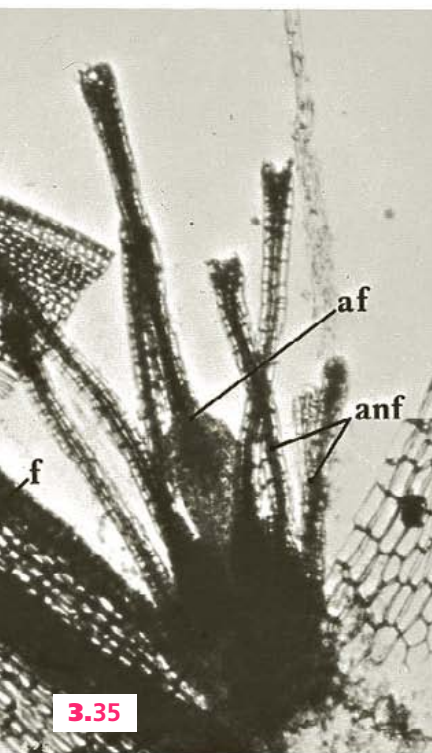
3-34. Spermatozoïde mûr après ombrage métallique. Noyau, **n**, condensé formant 3 tours de spire. **ca**, complexe apical contenant centrioles, microtubules et mitochondries. **fl**, flagelles ; **rc**, résidu cytoplasmique. (× 15 000)

Sporogone

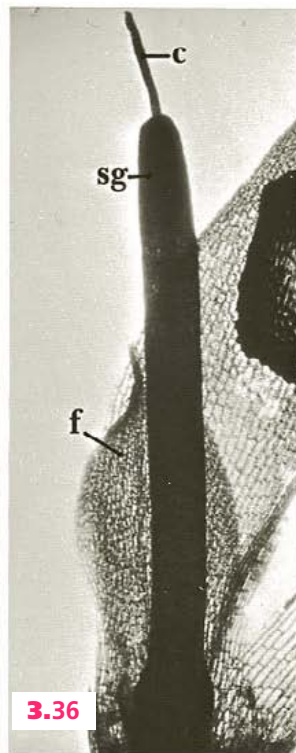
Bien que les Bryophytes soient des organismes en général terrestres, la fécondation est aquatique. Elle est donc dépendante de la présence d'un film d'eau à la surface des gamétophytes qui permet le mouvement des spermatozoïdes. Ceux-ci sont attirés vers l'oosphère par chimiotactisme à travers le canal du col de l'archégone.

Le sporophyte, ou *sporogone*, qui se développe après la fécondation n'est jamais libre. *Il demeure fixé sur le gamétophyte femelle*. Sa base s'enfonce en déchirant la cavité ventrale de l'archégone. Il se constitue ainsi un *ped* ou *suçoir*. La partie médiane du sporogone ou *soie* s'allonge fortement. Au sommet se trouve une *capsule* dans laquelle se font réduction chromatique et sporogénèse. La capsule est dans les stades jeunes recouverte par la coiffe, reste de l'archégone. L'ouverture de la capsule est bordée par une série de dents constituant le *péristome* (*péri* = autour, *stoma* = bouche).

Ainsi, après la fécondation, le pied feuillé femelle se spécialise dans un rôle de support et de nutrition du sporophyte. Au contraire, les tiges feuillées mâles peuvent reprendre une croissance végétative après la phase reproductrice. Il n'est pas rare de rencontrer dans la nature, par exemple chez le polytrich, des tiges mâles avec plusieurs pousses successives correspondant chacune à une production annuelle.

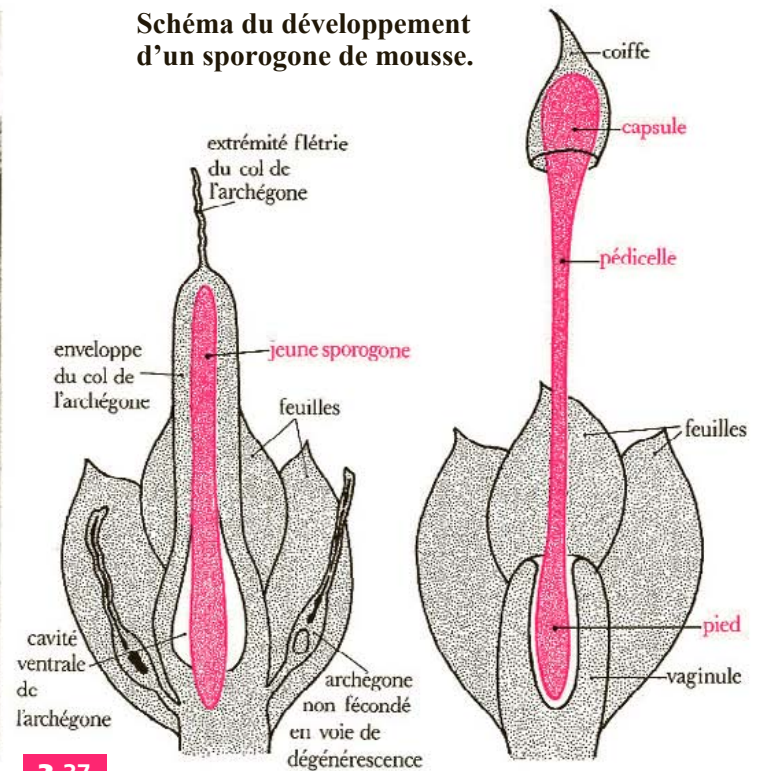


3.35



3.36

Schéma du développement d'un sporogone de mousse.



3.37

3-35 à 3-37. Dissection d'une corbeille femelle après la fécondation. Funaire.

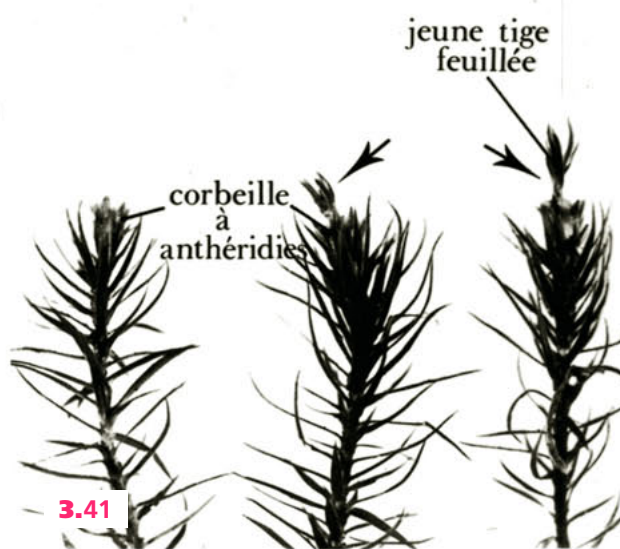
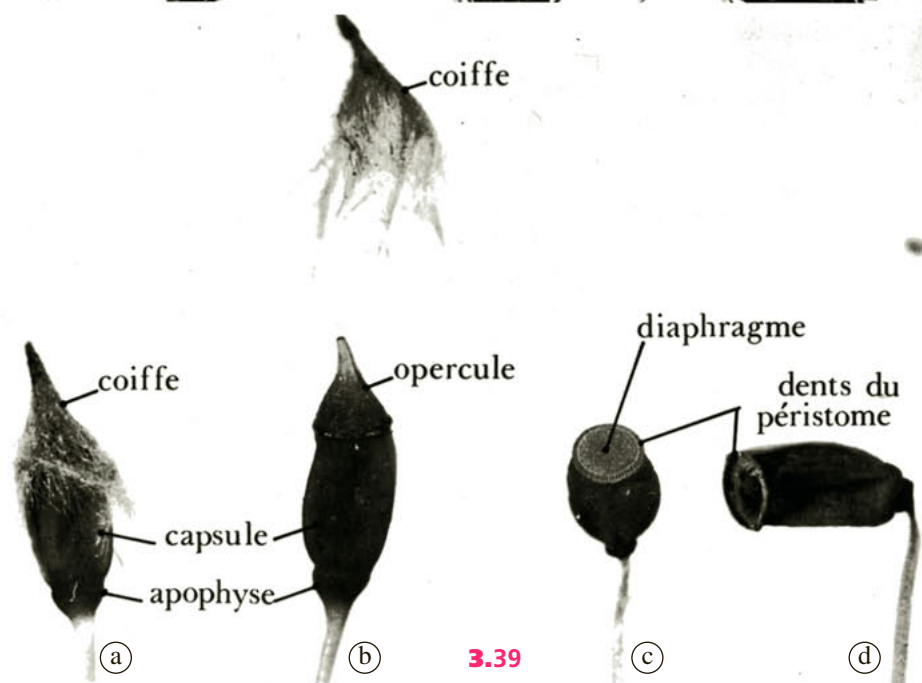
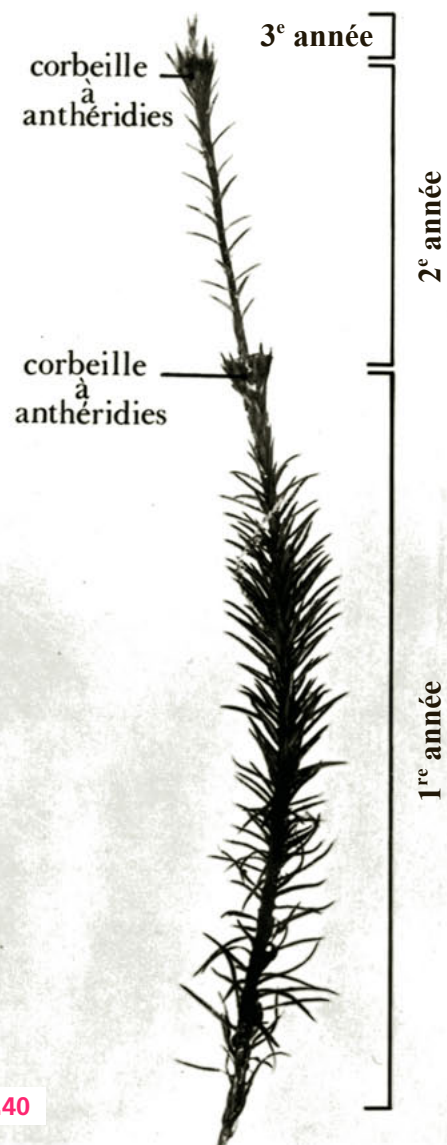
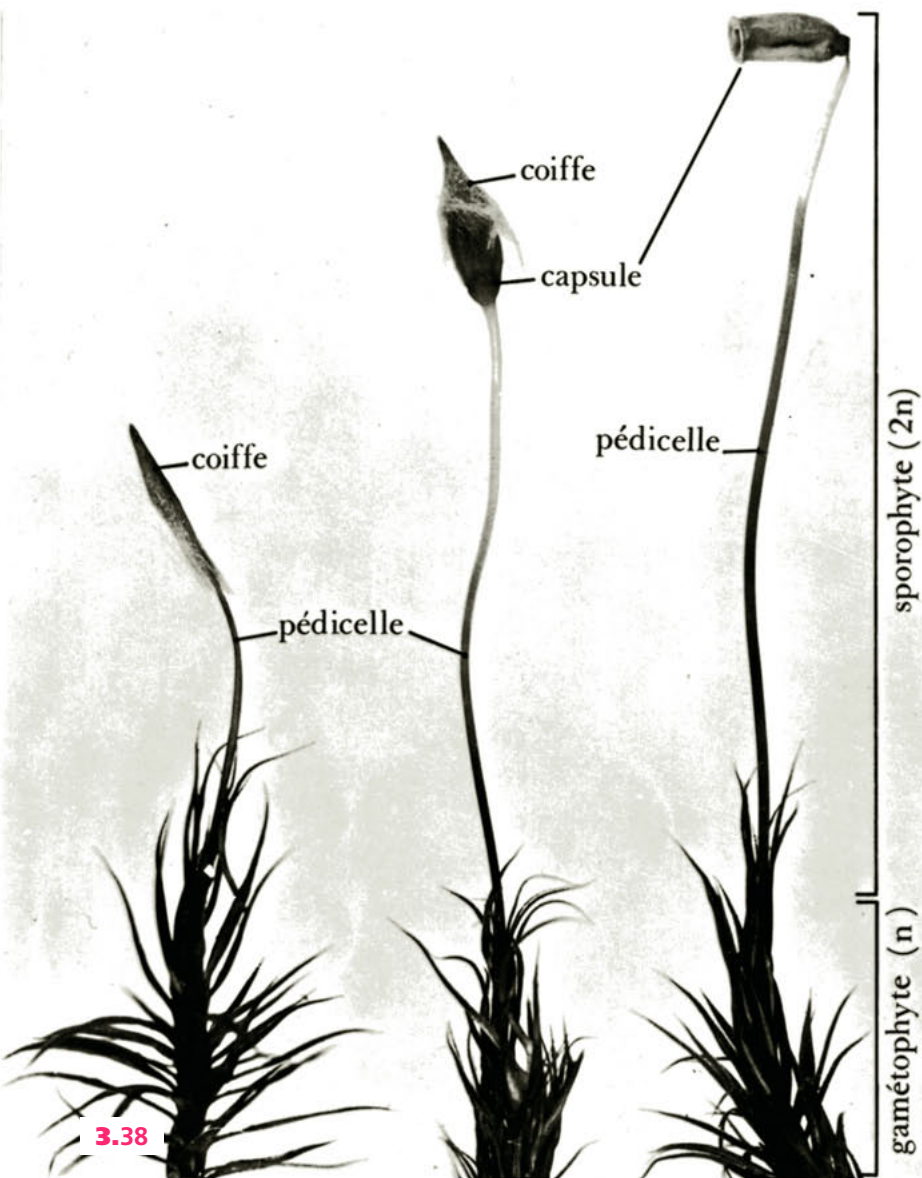
Archégone, **af**, fécondé : le développement de l'embryon provoque un renflement du ventre. Les archégones non fécondés, **anf**, commencent à se flétrir. **f**, feuille (× 50).

Jeune sporogone, **sg**, **c**, reste du col (× 25).

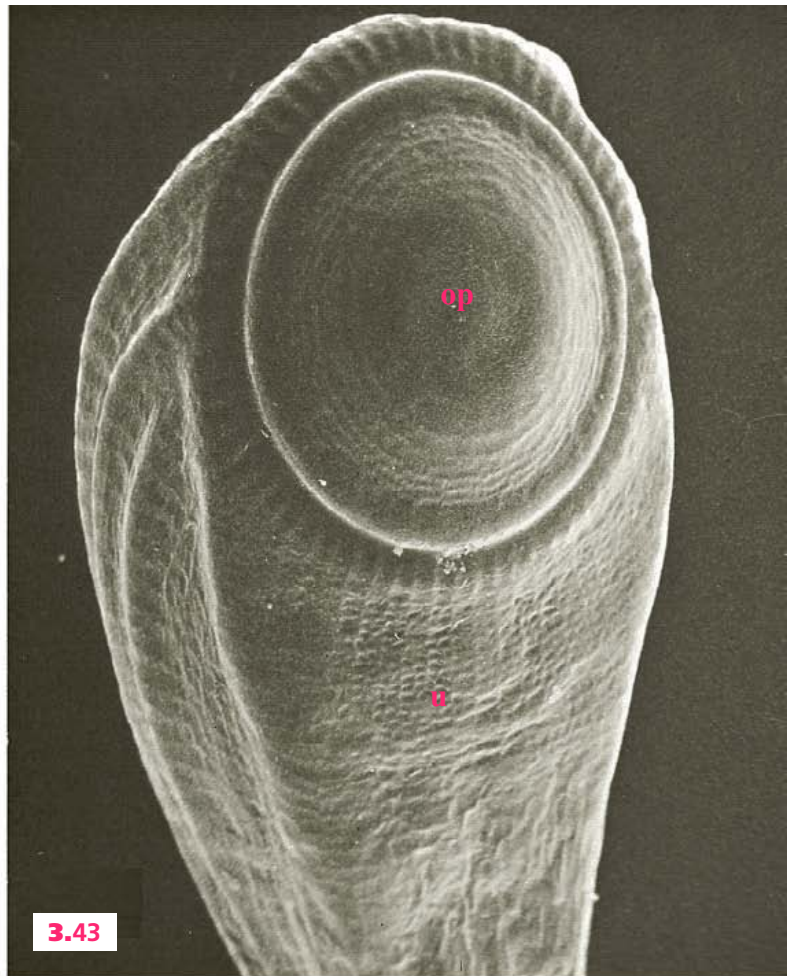
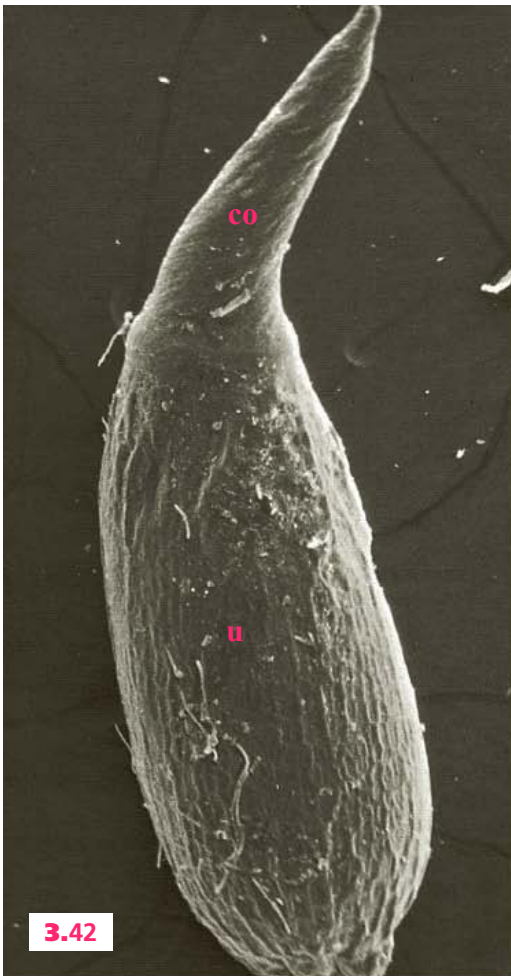
3-38 à 3-41. Transformation des pieds femelles et mâles après la fécondation. Polytrich ►

3-38 et 3-39. Pied femelle : développement du sporogone et de sa capsule.

3-40 et 3-41. Pied mâle : reprise de la croissance végétative.



Ouverture de la capsule et libération des spores

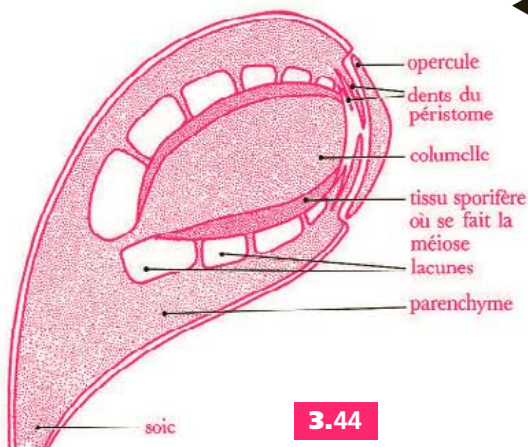


3-42 à 3-46. Capsule du sporogone de funaie. Observation au microscope électronique à balayage.

3-42. Jeune capsule encore munie de sa coiffe.

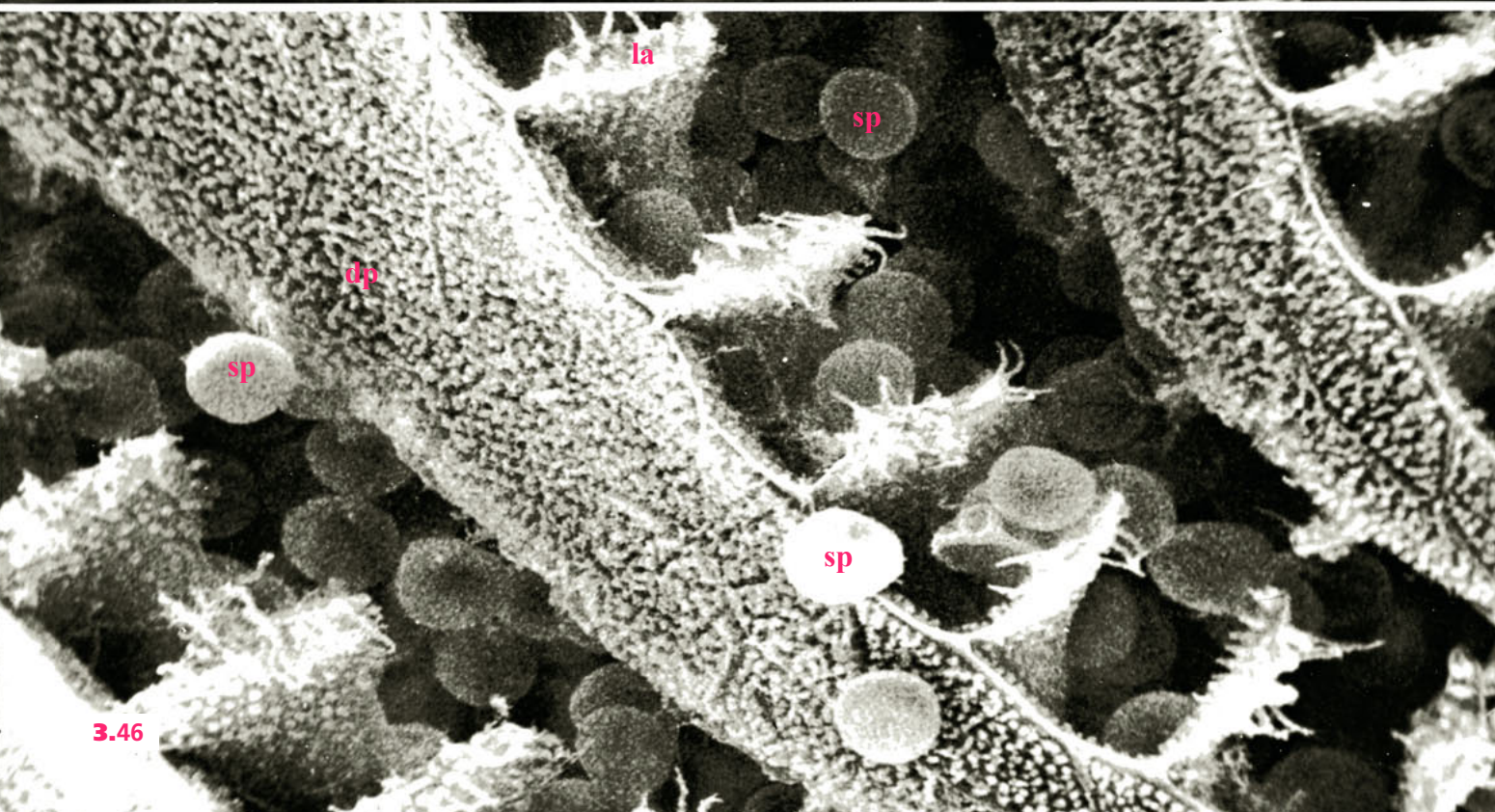
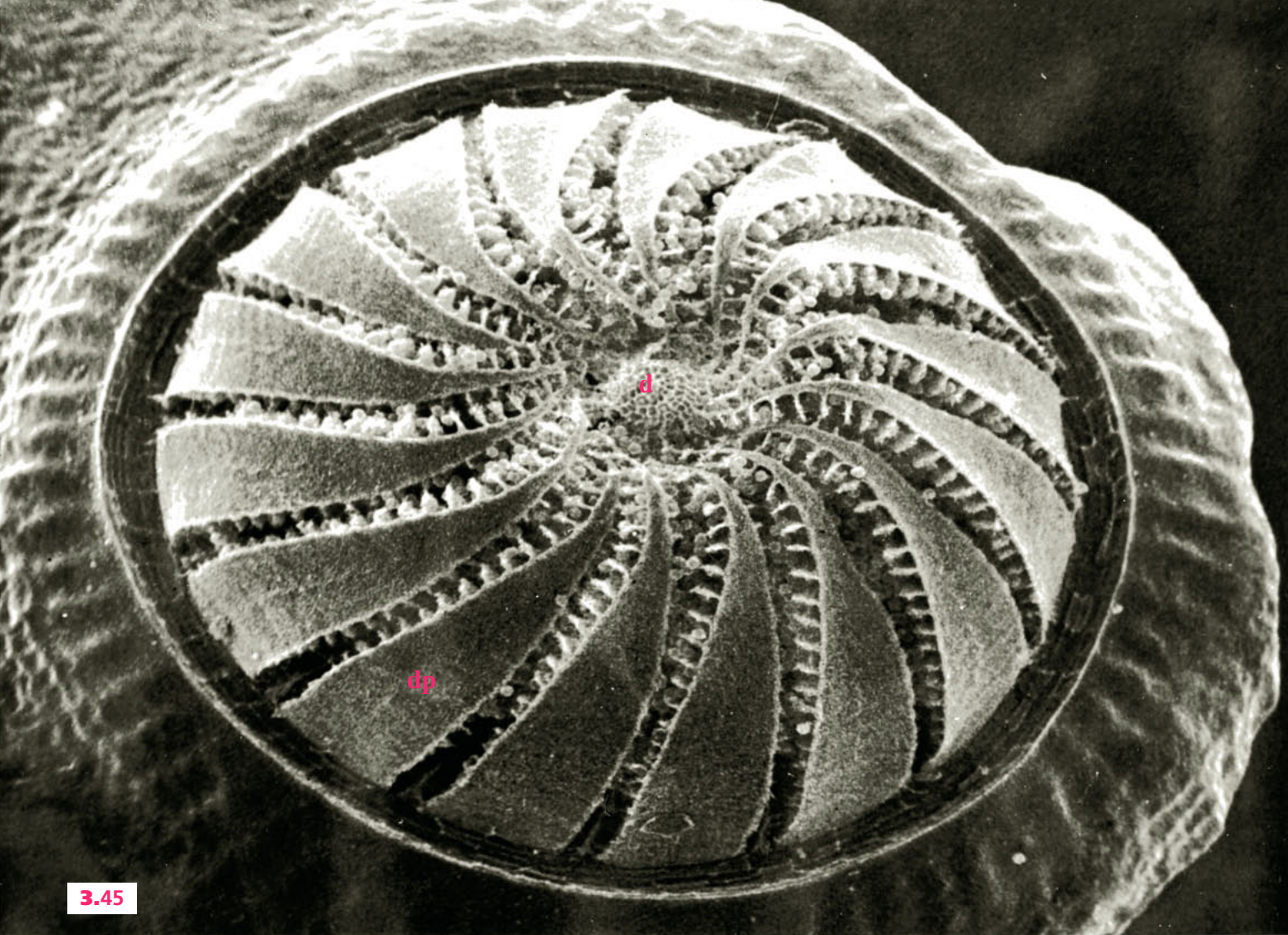
3-43. Capsule plus âgée dont la coiffe est tombée. **co**, coiffe ; **op**, opercule ; **u**, urne ($\times 100$).

◀ **3-44.** Coupe schématique longitudinale.



3-45. Ouverture de la capsule à maturité, après chute de l'opercule. **d**, disque central réunissant les dents ; **dp**, dents du péristome ($\times 350$). ▶

3-46. Spores, **sp**, vues à travers les dents du péristome. **la**, languette disposée sur le bord des dents ($\times 2\,400$).



Cycle de développement

Le cycle de développement des Bryophytes comporte ainsi 2 phases successives :

- La *phase gamétophytique*, haploïde, correspond aux protonémas et aux tiges feuillées (ou aux thalles des hépatiques). Les tiges feuillées sont porteuses des organes sexuels : ce sont des *gamétophores* (*phoros* = qui porte). Suivant les espèces, les gamètes de deux sexes sont portés soit sur le même pied (barbule des murs), soit sur des pieds issus d'une même protonéma (funaire), soit sur des pieds différents issus de protonémas différents (polytric).
- La *phase sporophytique*, diploïde, correspond au sporogone. Il y a donc *alternance de deux générations avec dominance de la phase haploïde*.

Le cycle est saisonnier ; il dépend des conditions climatiques, en particulier du rythme de température et d'éclairement. Sa chronologie dans la nature est assez précise.

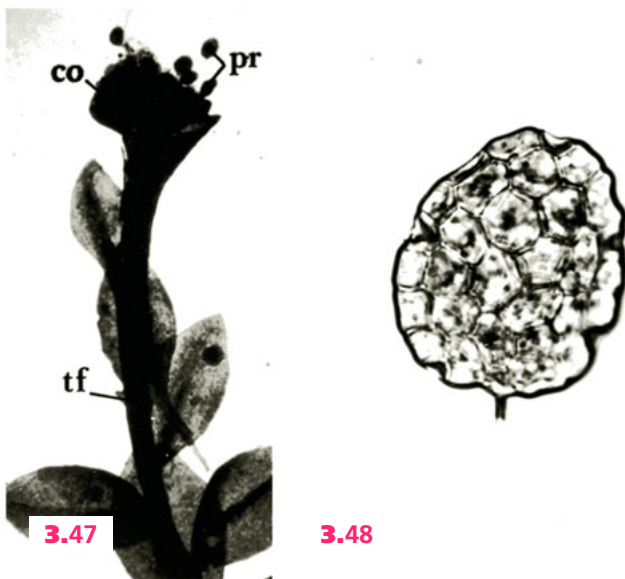
a) Multiplication végétative

En marge du cycle sexué, très fréquemment les Bryophytes se multiplient par voie végétative, c'est-à-dire sans fécondation ni réduction chromatique. Les processus sont variables. Dans les cas les plus simples il s'agit d'une simple fragmentation, sorte de bouturage naturel, soit de l'extrémité des feuilles ou du thalle, soit même du protonéma. Parfois des structures de dissémination spécialisées uni ou pluricellulaires, les *propagules*, sont mises en jeu. La multiplication végétative est très générale chez les hépatiques. Dans certaines conditions écologiques, elle est assurée uniquement par cette voie : tout le développement est alors effectué en phase haploïde.

Les « tapis de mousses » sont formés par intense bourgeonnement des pieds feuillus. L'envahissement des pelouses et gazons qui demandent des scarifications régulières est dû à la prolifération végétative d'Hypnobryales à tiges ramifiées, rampantes. Dans les tourbières, les immenses accumulations de sphaignes (p. 83) résultent en grande partie des capacités de néoformation de points végétatifs.

b) Mousses diploïdes et tétraploïdes

Des expériences classiques ont établi que des fragments de soie ou de capsule (sporophyte) mises en culture, *in vitro*, pouvaient régénérer des cellules qui s'organisent en protonémas donc ici à $2n$. Ces protonémas produisent des tiges feuillées également à $2n$. Ils sont fertiles et la fécondation conduit à un œuf puis à un sporogone qui est exceptionnellement à $4n$. Le cycle de développement peut donc s'accomplir avec un doublement du stock chromosomique ($2n/4n$). Les tiges feuillées à $4n$ ne sont pas fertiles.

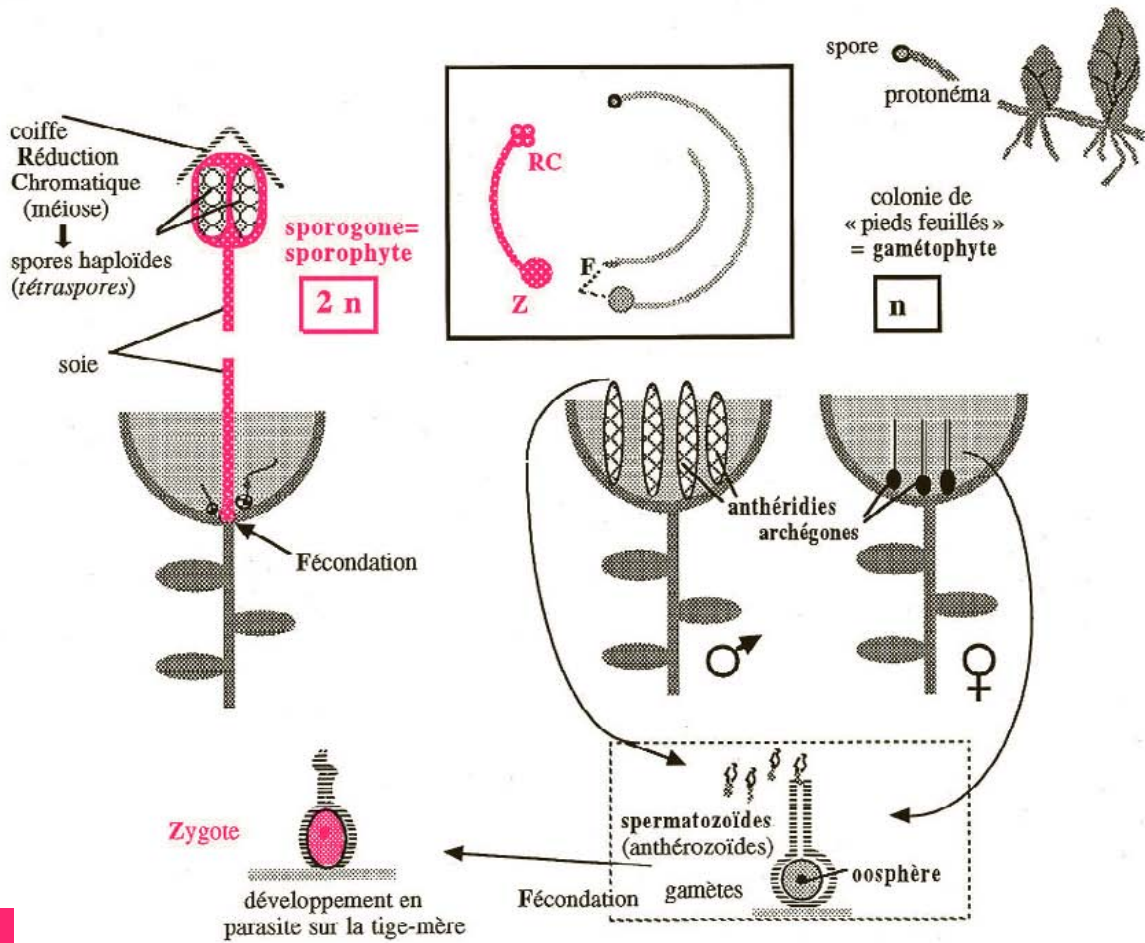


3-47 et 3-48. Multiplication végétative par propagules.

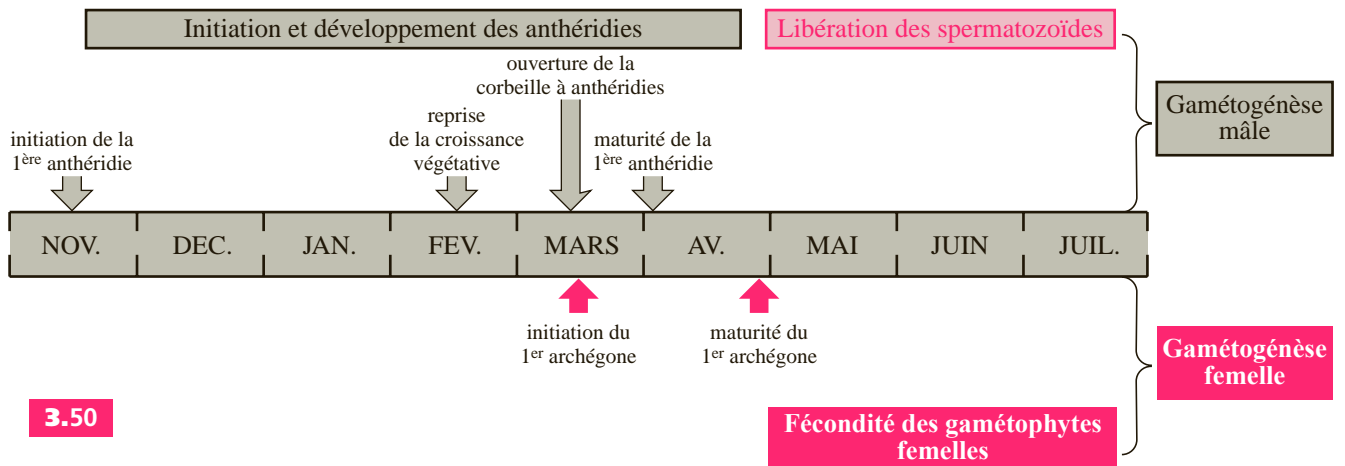
Tetraphis, mousse.

3-47. Corbeille, **co**, développée au sommet d'une tige feuillée stérile, **tf**. Des propagules, **pr**, s'en détachent ($\times 10$).

3-48. Détail d'une propagule, massif de cellules chlorophylliennes capables de régénérer un nouvel individu ($\times 180$).



3.49



3.50

3-49 et 3-50. Cycle de développement.

3-49. Cycle d'un polytrich, mousse dioïque.

3-50. Chronologie du développement d'un polytrich en forêt de Fontainebleau (D'après J.N. Hallet).

Économie de l'eau

Les Bryophytes sont très dépendantes de l'eau à cause notamment de l'absence de véritables racines et du faible développement des tissus conducteurs. L'absorption de l'eau se fait par les rhizoïdes mais aussi par capillarité sur toute la surface de la plante. Elle est donc rapide mais peu durable.

L'apparente contradiction entre les exigences hydriques des mousses et leur présence dans des stations extrêmement sèches (murs, toits, rochers exposés au soleil) est due à plusieurs types d'adaptation biologique. Ainsi, elles ont la propriété de pouvoir entrer en vie ralentie pendant les périodes de sécheresse et d'être ensuite *reviviscentes*. Pendant la vie ralentie, la teneur en eau chute de 90 % à 5-10 %. Cet état d'anhydrobiose peut se maintenir longtemps : des mousses, en herbier, ont repris leur activité après 60 ans... La disposition fréquente des colonies en coussinets (barbules des murs et des pierres sèches, *Leucobryum* des sous-bois) est un autre moyen d'empêcher une déshydratation trop rapide. Avec les lichens, les mousses apparaissent en pionnières sur des rochers dénudés et contribuent à y former une première couche d'humus.



3-51. Reviviscence.

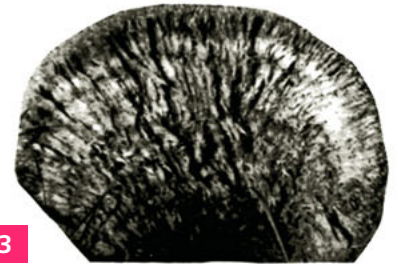
Atrichum undulatum

Les feuilles cripées à l'état sec sont déployées après retour à l'état hydraté (× 1).



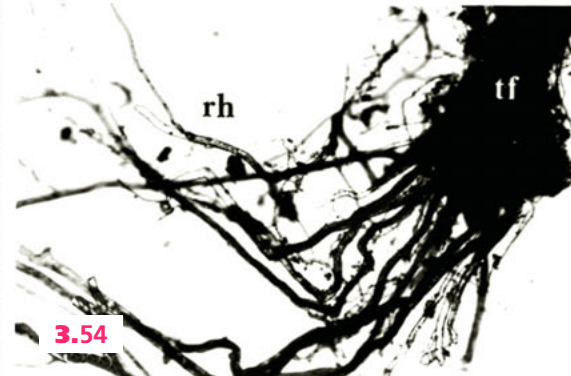
3-52

3-52. Coussins dans la strate muscinale. *Leucobryum glaucum*.



3-53

3-53. Coupe dans un coussin de *Leucobryum glaucum*. La disposition en boule favorise la rétention de l'eau au centre.



3-54

3-54. Cellules absorbantes. Funaire. Base d'une tige feuillée **tf**. Absence de racine mais nombreux rhizoïdes, **rh**. (× 10)

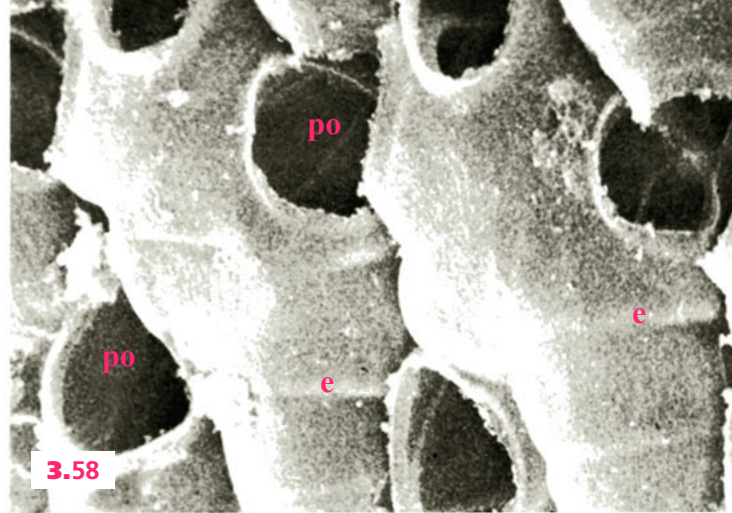
Les sphaignes forment parmi les mousses un groupe particulier se développant dans des tourbières. À ce mode de vie aquatique est liée la réduction des cellules assimilatrices constituant dans les feuilles un réseau très étroit enserrant des cellules mortes béantes et gorgées d'eau, les hyalocytes. Les tourbières peuvent constituer de larges étendues, notamment en montagne et dans les pays nordiques. Se développant en milieu acide où la putréfaction est peu active, les accumulations des parties mortes de sphaignes constituent la *tourbe*.



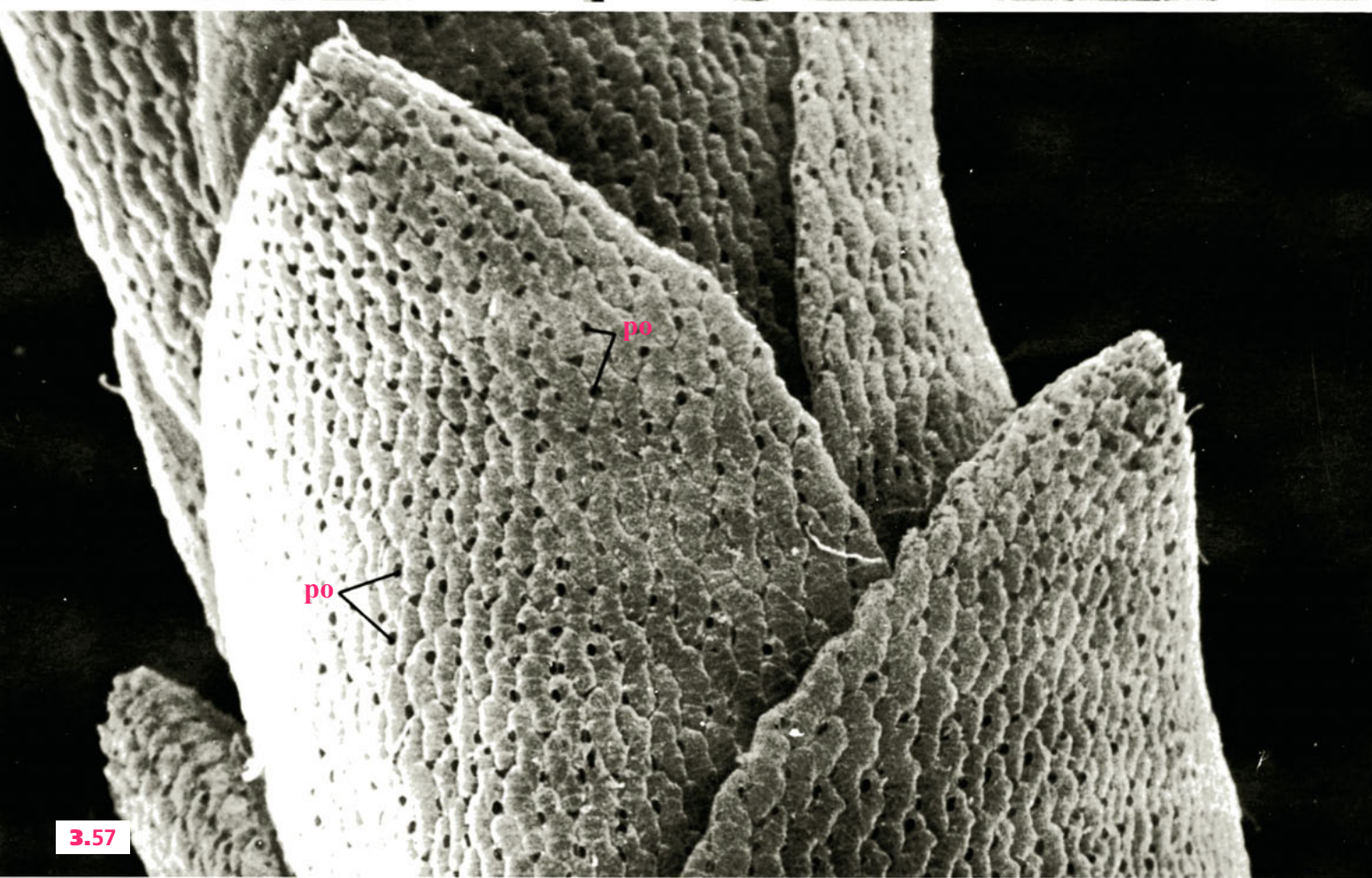
3.55



3.56



3.58



3.57

3-55 à 3-58. Sphaignes.

3-55. Sphaignes dans une tourbière.

3-56. Pied feuillé. Il porte ici deux sporogones **sp** ($\times 1,5$).

3-57. Rameau vu en microscopie électronique à balayage. On distingue de grandes cellules hyalines, ou hyalocytes, qui communiquent avec l'extérieur par des pores et sont spécialisées pour la retenue de l'eau. Lorsqu'on presse une touffe de sphaignes, on en exprime une grande quantité comme avec une éponge. ($\times 270$).

3-58. Détail. Les hyalocytes sont maintenus béants par des épaissements annulaires, **e**, de leur paroi. ($\times 2\,700$). **po**, pore.

Principaux types

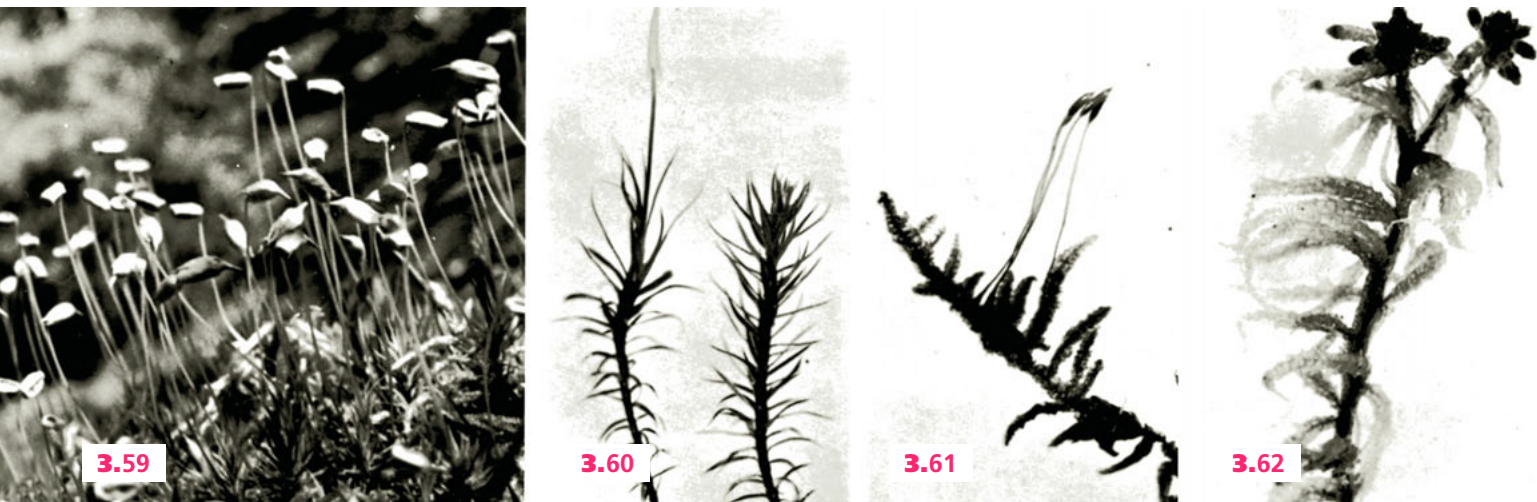
a) Mousses et Sphaignes

La majorité des mousses appartient au groupe des Bryales. Elles ont un protonéma filamenteux, une tige feuillée à symétrie radiale et une capsule typique. D'après la disposition du sporogone sur le gamétophyte, on distingue : a) les *mousses acrocarpes* (*akros* = sommet, *carpos* = fruit) dont les sporogones sont terminaux (polytric, funaire, *Mnium*, *Leucobryum*) ; b) les *mousses pleurocarpes* (*pleuros* = côté) dont les sporogones sont latéraux. Il s'agit de mousses d'assez grande taille, à tiges ramifiées, appartenant au groupe des *Hypnum* dans lequel la plus commune est la mousse des jardinières utilisée par les fleuristes.

Les sphaignes se distinguent des précédentes par leur biologie et leur structure particulières.

b) Hépatiques

Caractérisées par un protonéma souvent réduit et massif, un appareil végétatif et des capsules simples, elles comprennent deux groupes : les *hépatiques à feuilles* (*Diplophyllum*, *Fossombronia*) et les *hépatiques à thalle* dont l'appareil végétatif est une lame aplatie (lunulaire, *Marchantia*) (cf planche 7, cahier couleur).



3-59 à 3-62. Mousses et Sphaignes.

3-59 et 3-60. Mousse acrocarpe, *Polytrichum*.

3-61. Mousse pleurocarpe, *Hypnum*. Remarquer la situation latérale du sporogone. – 3-62. Sphaigne.



3-63 à 3-65. Hépatiques.

3-63. Hépatique à thalle, *Lunularia* (elle développe souvent des corbeilles à propagules en croissant de lune, d'où son nom).

3-64. Hépatique à thalle, *Marchantia*. Le thalle porte des chapeaux où se développent les gamétanges. Ici chapeau femelle à archégone. – 3-65. Hépatique à feuille, *Diplophyllum*.

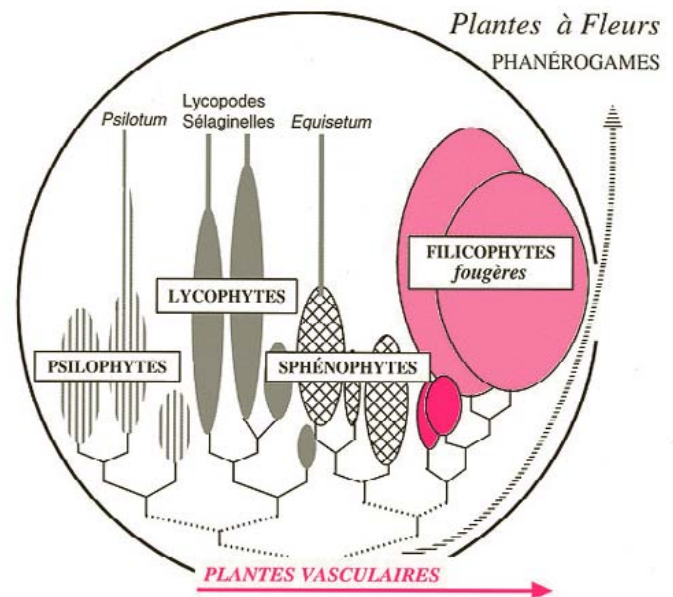
4 Ptéridophytes

Par comparaison avec les Bryophytes, les Ptéridophytes (du gr. *ptēris* = fougère) montrent un appareil végétatif plus différencié et adapté à la vie aérienne. Trois organes sont désormais mis en place : *feuilles* et *tiges* sont bien individualisées et des *racines*, rencontrées ici pour la première fois, permettent absorption et fixation. Ces trois organes constituent le *cormus*, c'est-à-dire l'appareil végétatif caractéristique des embryophytes. La différenciation cellulaire aboutit à des *tissus conducteurs* (phloème et xylème avec éléments lignifiés typiques : les trachéides à ponctuations scalariformes) : les Ptéridophytes sont des **Plantes Vasculaires** ou **Trachéophytes**. Les tissus conducteurs assurent des corrélations à longue distance et permettent l'individualisation d'organismes de plus grandes dimensions. La lignine est un composé aromatique dont la formation résulte d'une voie métabolique nouvelle. Elle incruste certaines parois en leur donnant une dureté et une capacité de résistance accrues. Ces parois jouent le rôle d'une sorte de squelette qui permet de lutter contre la gravité et d'acquiescer un port érigé en milieu terrestre. Les tissus conducteurs sont disposés en *stèles* (*stèle* = colonne) et l'*anatomie* des organes devient très caractéristique. La morphogénèse résulte de l'activité des *cellules initiales* situées à l'extrémité des tiges et des racines.

Les différenciations affectent le sporophyte qui devient beaucoup plus développé que le gamétophyte qui, lui, est microscopique (*prothalle*). Par rapport au cycle de développement des Bryophytes, il y a donc *inversion de l'importance des phases haploïdes et diploïdes*. Les modalités de la reproduction sexuée, en revanche, restent proches des groupes précédents dans la mesure où la fécondation est encore tributaire du milieu aquatique, les spermatozoïdes ciliés et mobiles étant libérés dans le milieu extérieur.

Il n'y a pas de fleur et les appareils reproducteurs restent peu apparents : les Ptéridophytes sont des **Cryptogames Vasculaires**. Cependant, les feuilles fertiles ou *sporophylles* qui portent les sporanges, siège de la réduction chromatique, montrent d'un groupe à l'autre des tendances vers un groupement qui annonce les Phanérogames.

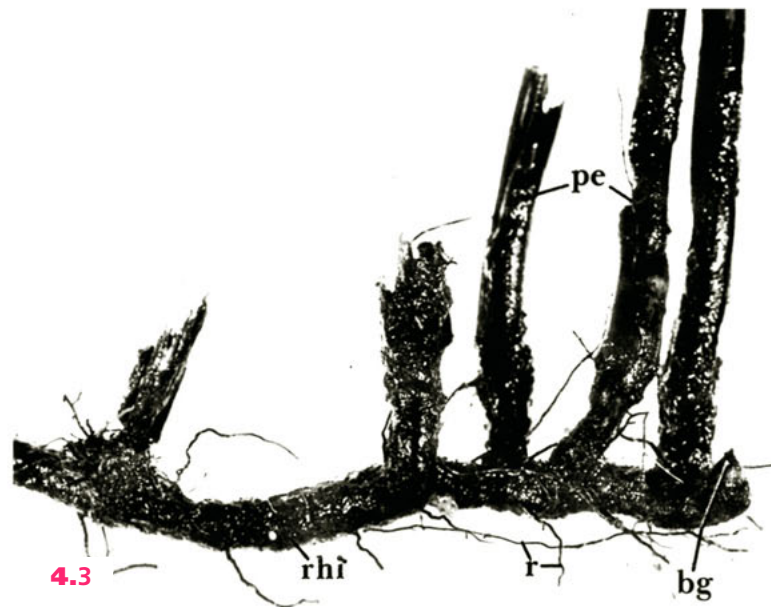
Les représentants *actuels* du groupe constituent quatre classes d'importance inégale : les Fougères ou *Filicinées*, les plus communes et bien reconnaissables à leur grandes feuilles ou *frondes*, les *Lycophytes* (lycopodes, sélaginelles), les *Sphénophytes* (*Equisetum* ou prêle), les *Psilophytes* (*Psilotum*). Ce sont les témoins de longues séries phylétiques dont les premiers éléments *ont réalisé la conquête du milieu terrestre à l'ère primaire*. Ils attestent de *tentatives multiples* : si les Ptéridophytes occupent une place relativement modeste à présent dans la nature, elles doivent leur intérêt à leur situation-clef « intermédiaire » dans les transformations évolutives des végétaux et l'extension de la biosphère.



La Fougère Aigle

De grande taille, la fougère aigle (*Pteris aquilinum*) occupe de grandes surfaces en sous-bois, sur terrains siliceux. Elle est vivace par sa tige souterraine, le *rhizome*, qui porte les racines. Les pousses qui émergent chaque printemps correspondent aux grandes feuilles ou *frondes*. D'abord repliées en forme de crosse, elles s'épanouissent largement et on y reconnaît un pétiole, haut de plus d'un mètre et un limbe très découpé.

Les tissus conducteurs et les tissus de soutien sont bien développés et visibles à l'œil nu sur les coupes d'organes. Le trajet des *stèles* est défini et constant pour chaque niveau. Ainsi, cette fougère doit son nom au fait qu'en coupe oblique la base du pétiole montre des tissus lignifiés dont la disposition évoque un aigle héraldique bicéphale.



4-1 à 4-3. Fougère aigle.

4-1. Fronde en sous-bois.

4-2. a. Coupe oblique à la base du pétiole. La disposition des tissus conducteurs et de soutien dessine un aigle à deux têtes ($\times 3$) ;

b. Comparaison avec l'aigle bicéphale d'un blason.

4-3. Rhizome, **rhi**, et base des pétioles, **pe**, successifs ; **r**, racines ; **bg**, bourgeon de la future pousse annuelle ($\times 1/2$).



4.4

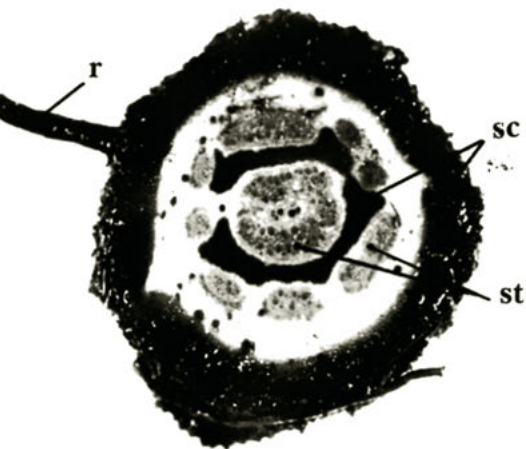


4.5

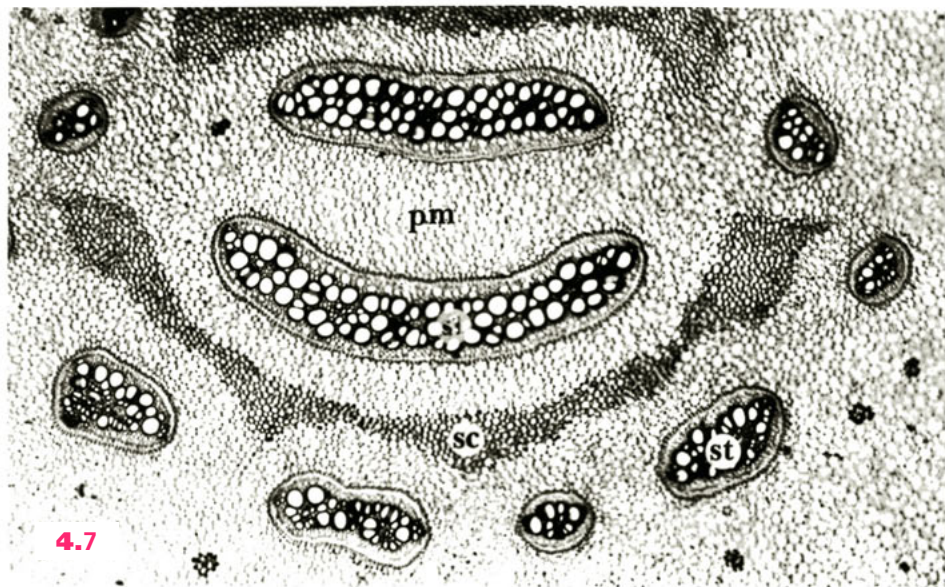
4-4 et 4-5. Développement de la fronde.

4-4. Jeune crosse au printemps.

4-5. Limbe épanoui.



4.6



4.7

4-6 et 4-7. Anatomie du rhizome.

4-6. Section transversale vue à l'œil nu ; **sc**, anneau de tissu de soutien ou sclérenchyme ; **st**, stèles avec tissus conducteurs ; **r**, départ d'une racine ($\times 3$).

4-7. Coupe du rhizome vue au microscope photonique (préparation anatomique pour la mise en évidence des tissus lignifiés ; colorant : carmin-vert d'iode), **st**, stèle conductrice. Le xylème, constitué de trachéides de fort diamètre, forme une bande médiane ; le phloème est situé de part et d'autre, **sc**, sclérenchyme ; **pm**, parenchyme de réserves (amidon). Il servait, au Moyen Âge, à faire le « pain de fougère », en cas de disette. ($\times 20$).

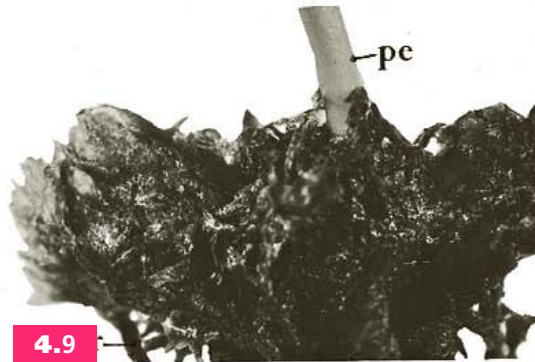
Le Polypode

Le polypode (*Polypodium vulgare*) est une autre fougère commune, tant sur le sol en sous-bois que sur les rochers et les vieux murs. Sa fronde est plus modeste et moins découpée que celle de la fougère aigle.

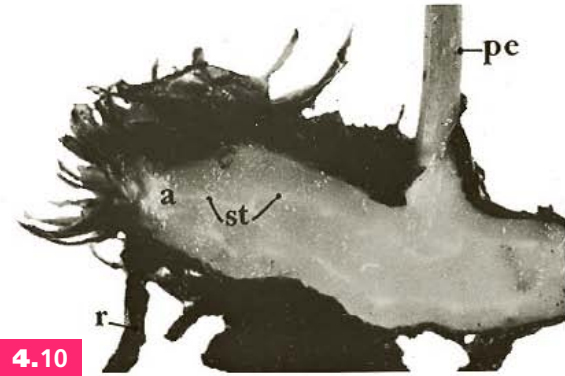
Quoique l'appareil végétatif des fougères différencie des organes et des tissus complexes, il n'y a pas encore de méristèmes aussi typiques que chez les Phanérogames. L'apex du rhizome, qui est le territoire organogène, comporte une région axiale, avec une grande cellule pyramidale vacuolisée, la *cellule apicale*, et une *zone latérale* où de nombreux cloisonnements périclinales (parallèles à la surface) initient les feuilles.



4.9



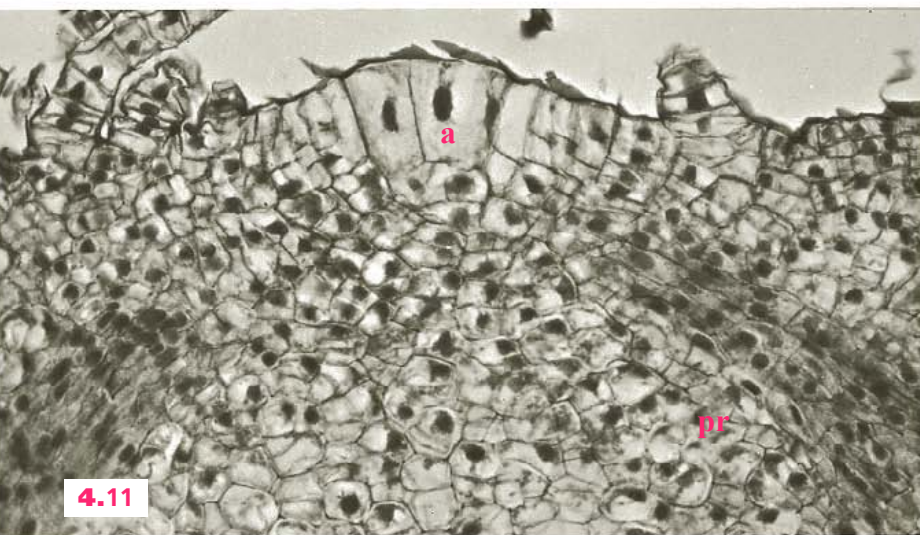
4.10



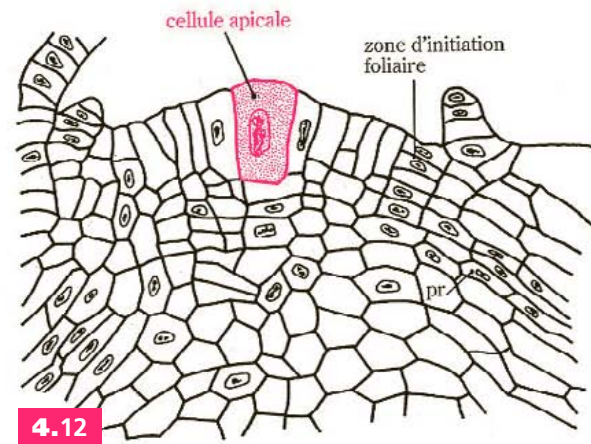
4-9 et 4-10. Rhizome entier couvert d'écailles et coupé longitudinalement (× 1).
a, région apicale organogène ; pc, départ d'un pétiole ; r, racine ; st, stèle.

◀ 4-8. Aspect d'ensemble (× 1/3).

4.8



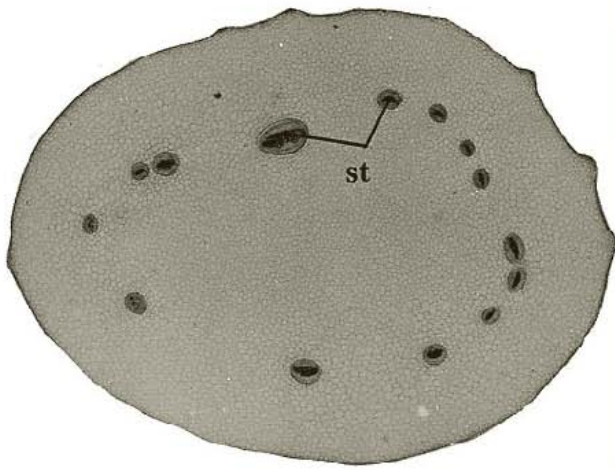
4.11



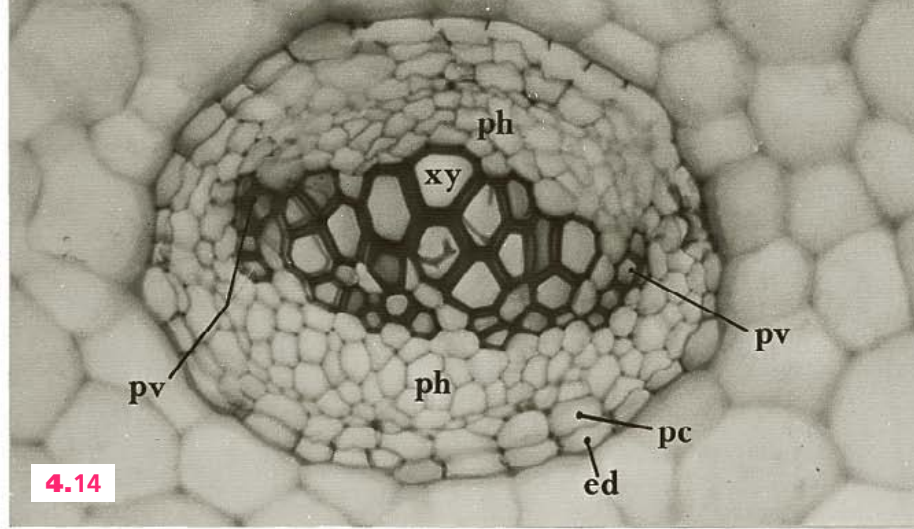
4.12

4-11 et 4-12. Détail de la région apicale (× 300).

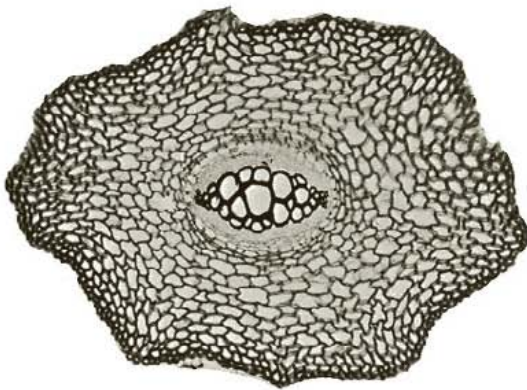
a, cellule apicale ; pr, procambium, ébauche du système conducteur.



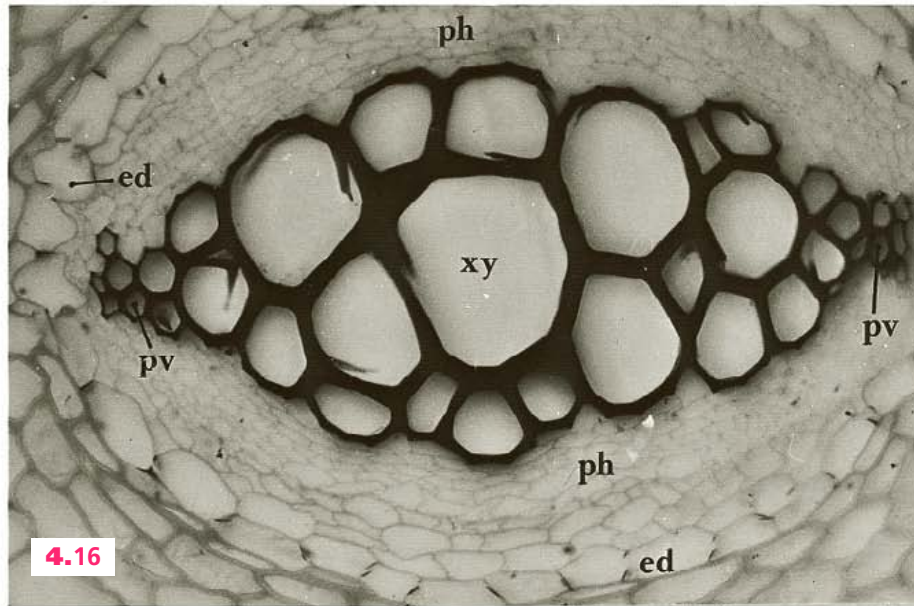
4.13



4.14



4.15



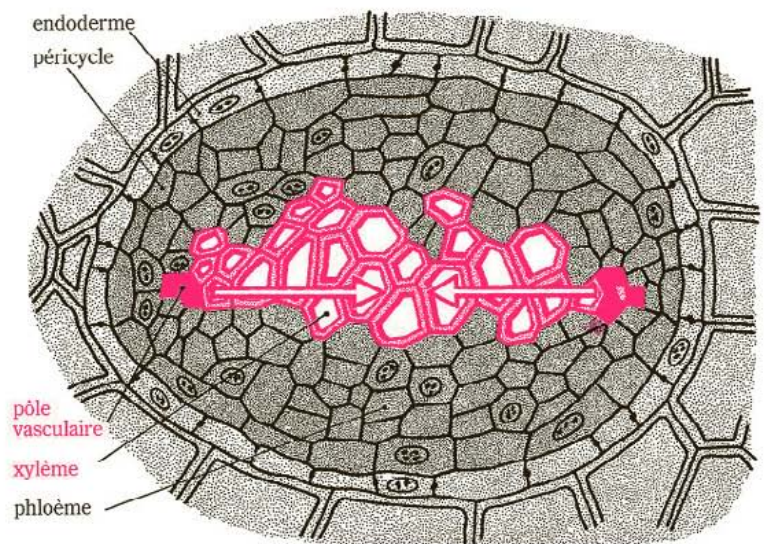
4.16

4-13 à 4-17. Caractères anatomiques. Stèles.

4-13 et 4-14. Rhizome. Vue d'ensemble et détail. Plusieurs stèles parcourent l'organe (*structure polystélisque*) ($\times 20$ et $\times 110$).

4-15 et 4-16. Racine. Vue d'ensemble et détail. Une seule stèle est présente (*structure monostélisque*). ($\times 50$ et $\times 400$).

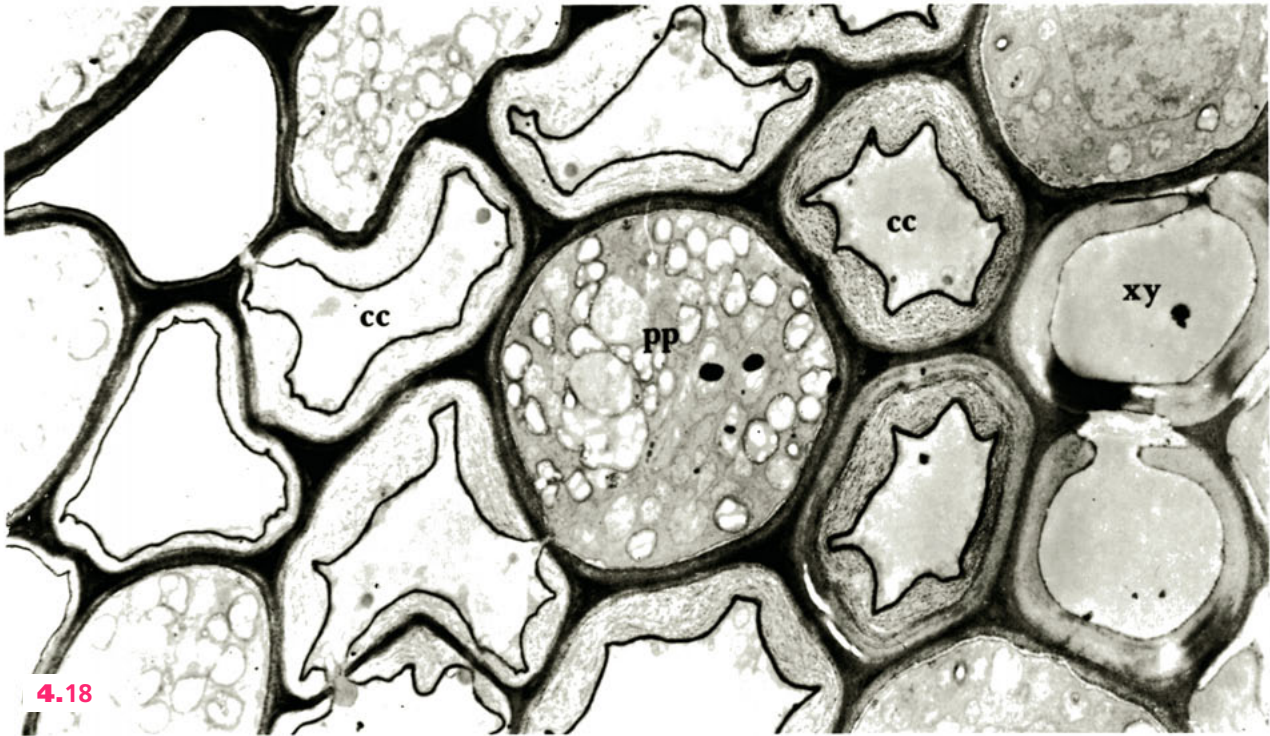
4-17. Schéma d'une stèle ébauche de cylindre central d'Angiospermes (voir tome 2). Chacune est limitée par un endoderme, **ed**, et un péricycle, **pc** ; le sens de la différenciation des trachéides est *centripète* (flèches) (les pôles vasculaires, **pv**, représentent les éléments les plus anciens) ; xylème, **xy**, et phloème, **ph**, sont en position *alterne*.



4.17

Tissus conducteurs

Xylème et *phloème* constituent deux tissus spécialisés dans le *transport des sèves* (sève brute ou minérale pour le premier, sève élaborée ou organique pour le second) et l'établissement de *corrélations* entre les différentes parties de la plante. Ce sont des tissus hétérogènes, constitués de plusieurs types cellulaires (cf planche 8, cahier couleur). Le phloème des fougères comporte des cellules de parenchyme et des cellules criblées spécialisées dans la conduction des éléments organiques (sève élaborée). Au cours de sa différenciation, les cellules subissent des modifications structurales profondes avec lyse complète du noyau (autophagie nucléaire), disparition des vacuoles, hydratation du hyaloplasme et accumulation de réticulum endoplasmique sous le plasmalemme. Les parois se modifient et s'hypertrophient. Elles prennent un aspect nacré résultant d'une accumulation de polysaccharides hydrophiles élaborés par l'appareil de Golgi. Des *pores* se percent à l'emplacement de certains plasmodesmes. Ils permettent un large passage entre les cellules conductrices. L'ensemble des pores sur les parois transversales forme une plaque criblée ou crible.



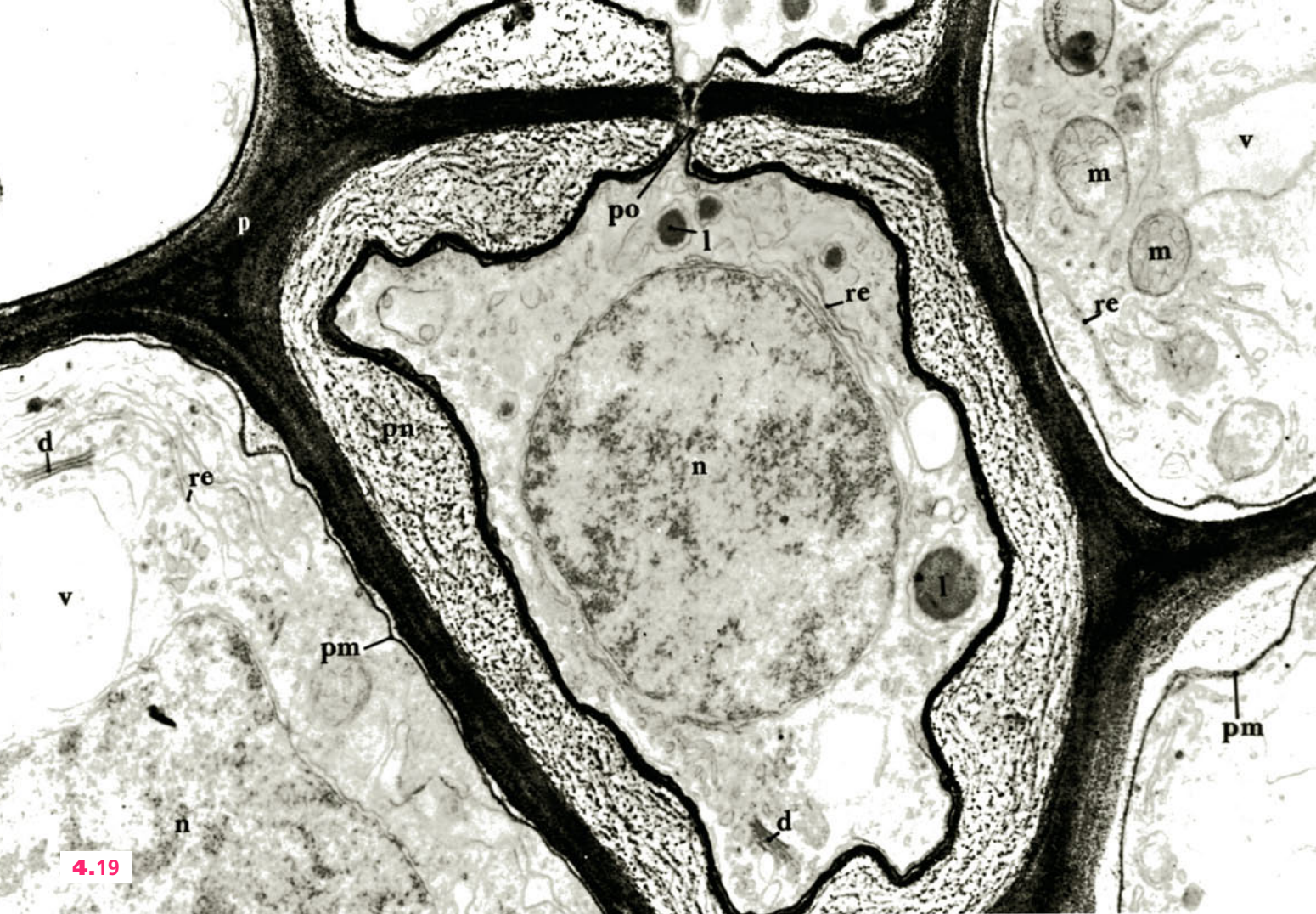
4-18 à 4-21. Ultrastructure du phloème. Pétiole de polypode. Test des polysaccharides
(Clichés M. Liberman-Maxe).

4-18. Portion de stèle. **cc**, cellules criblées ; **pp**, parenchyme phloémien ; **xy**, trachéide du xylème. (× 10 000).

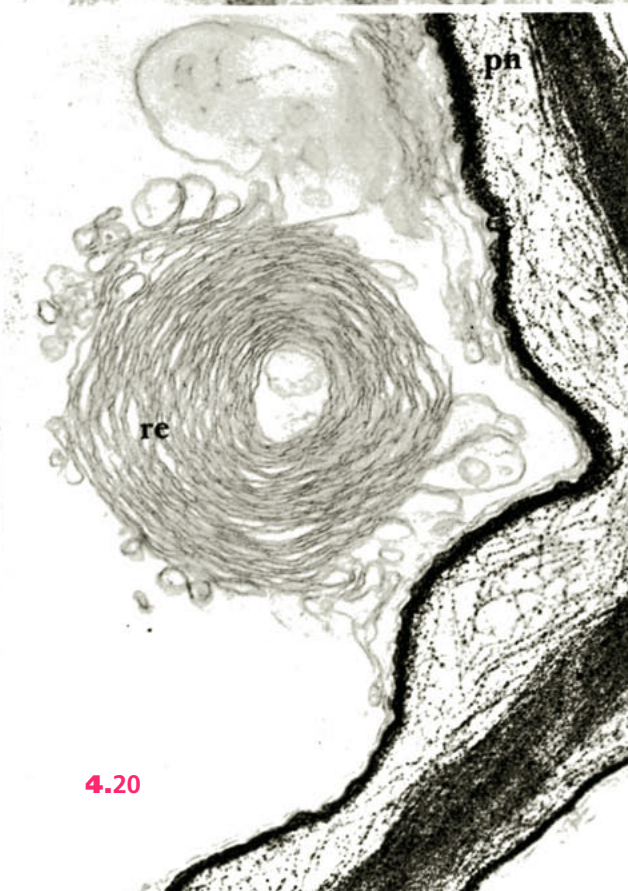
4-19. Cellule criblée jeune (× 20 000). Le noyau, **n**, est encore présent et les pores intercellulaires, **po**, réduits. La paroi est déjà modifiée par apport de polysaccharides hydrophiles (« paroi nacrée », **pn**).

4-20. Détail montrant un peloton de réticulum endoplasmique proche d'une paroi nacrée en cours d'élaboration (× 24 000).

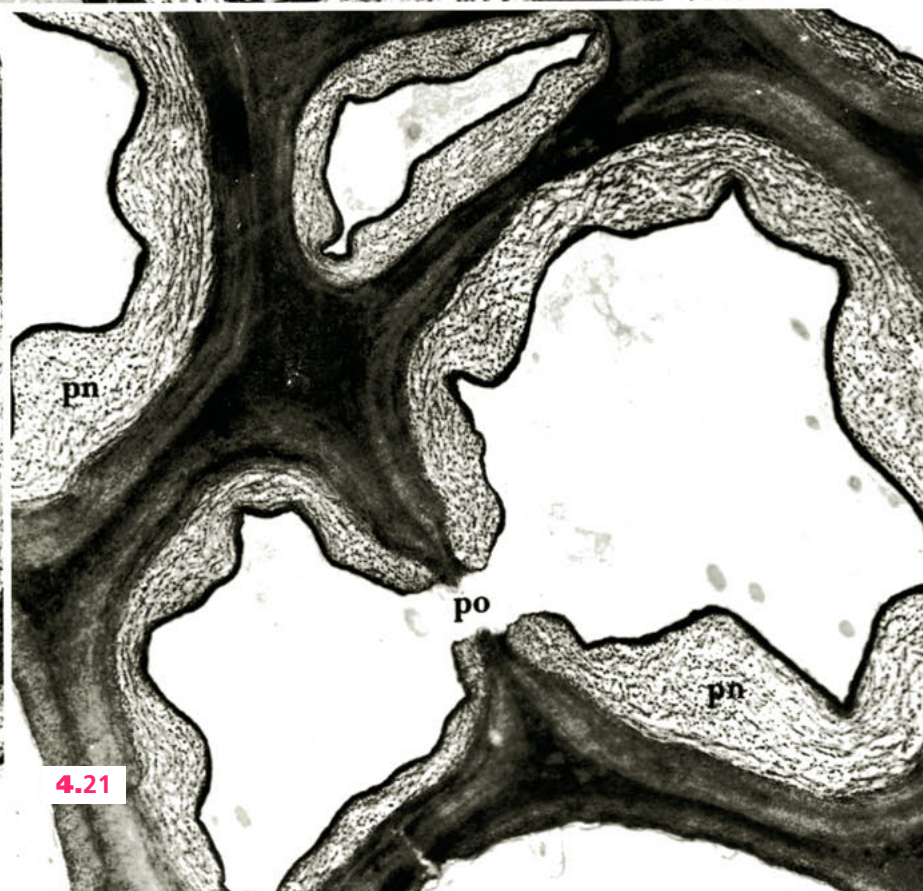
4-21. Cellule criblée plus âgée (× 14 000). Elle est devenue une cellule anucléée, au cytoplasme très dilué ; **po**, pore, ouvert entre deux cellules conductrices, **d**, dictyosome ; **l**, lipide ; **m**, mitochondrie ; **p**, paroi initiale ; **pm**, plasmalemme ; **pn**, paroi nacrée ; **re**, réticulum endoplasmique ; **v**, vacuole.



4.19



4.20



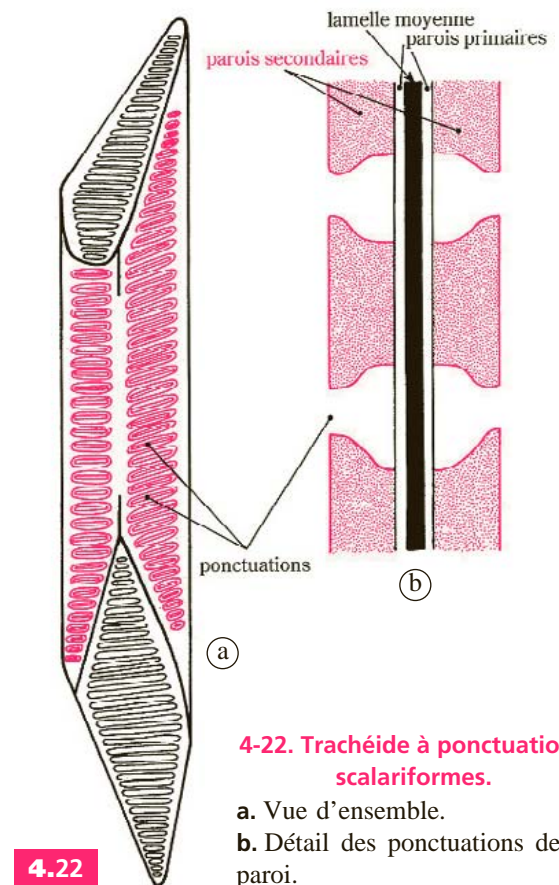
4.21

Xylème et lignines • Trachéides scalariformes

Le xylème comporte des cellules de parenchyme et des cellules lignifiées assurant le transport de la sève brute. Les Ptéridophytes différencient des éléments conducteurs caractéristiques, les *trachéides*, dont les parois secondaires ménagent des ponctuations larges et régulièrement disposées comme les barreaux d'une échelle : on les qualifie de *trachéides à ponctuations scalariformes* (du lat. *scalaris* : échelle, escalier).

Ces parois sont incrustées de lignines, résultant de la polymérisation en réseaux d'unités de type phénylpropane (C_6-C_3). Elle imprègne la paroi et enrobe les polysaccharides, les fibrilles de cellulose en particulier. L'ensemble constitue une structure compacte et dure résistant aux tractions comme aux compressions.

Lorsque les parois sont élaborées, le protoplasme dégénère entièrement (autophagie nucléaire et cytoplasmique) et le stade fonctionnel n'est atteint qu'après la mort de la cellule. Elles permettent le port érigé des Plantes Vasculaires et de lutter contre la gravité en milieu aérien. C'est ce soutien qui a permis l'existence des Ptéridophytes arborescentes des forêts carbonifères (voir page 124). Il n'y a pas encore de vaisseaux vrais, perforés qui apparaîtront seulement avec les Angiospermes. Il n'y a pas, non plus, de zone génératrice de tissus secondaires (cambium) et donc pas de bois. Les trachéides assurent, à la fois, le soutien et la conduction.



4-22. Trachéide à ponctuations scalariformes.

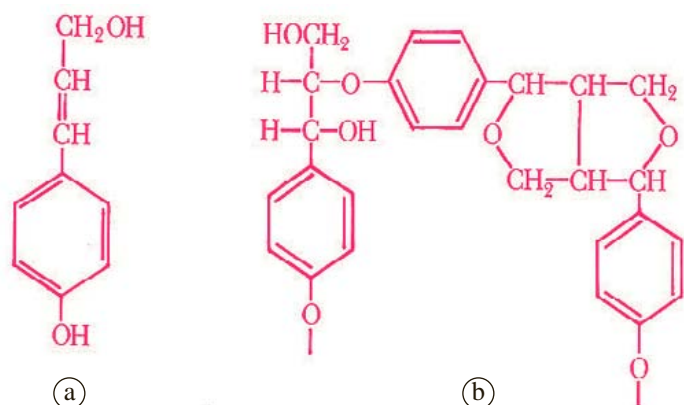
a. Vue d'ensemble.

b. Détail des ponctuations de la paroi.

4-23. Lignine imprégnant la paroi. ►

a. Monomère.

b. Polymérisation en réseau (vue partielle).



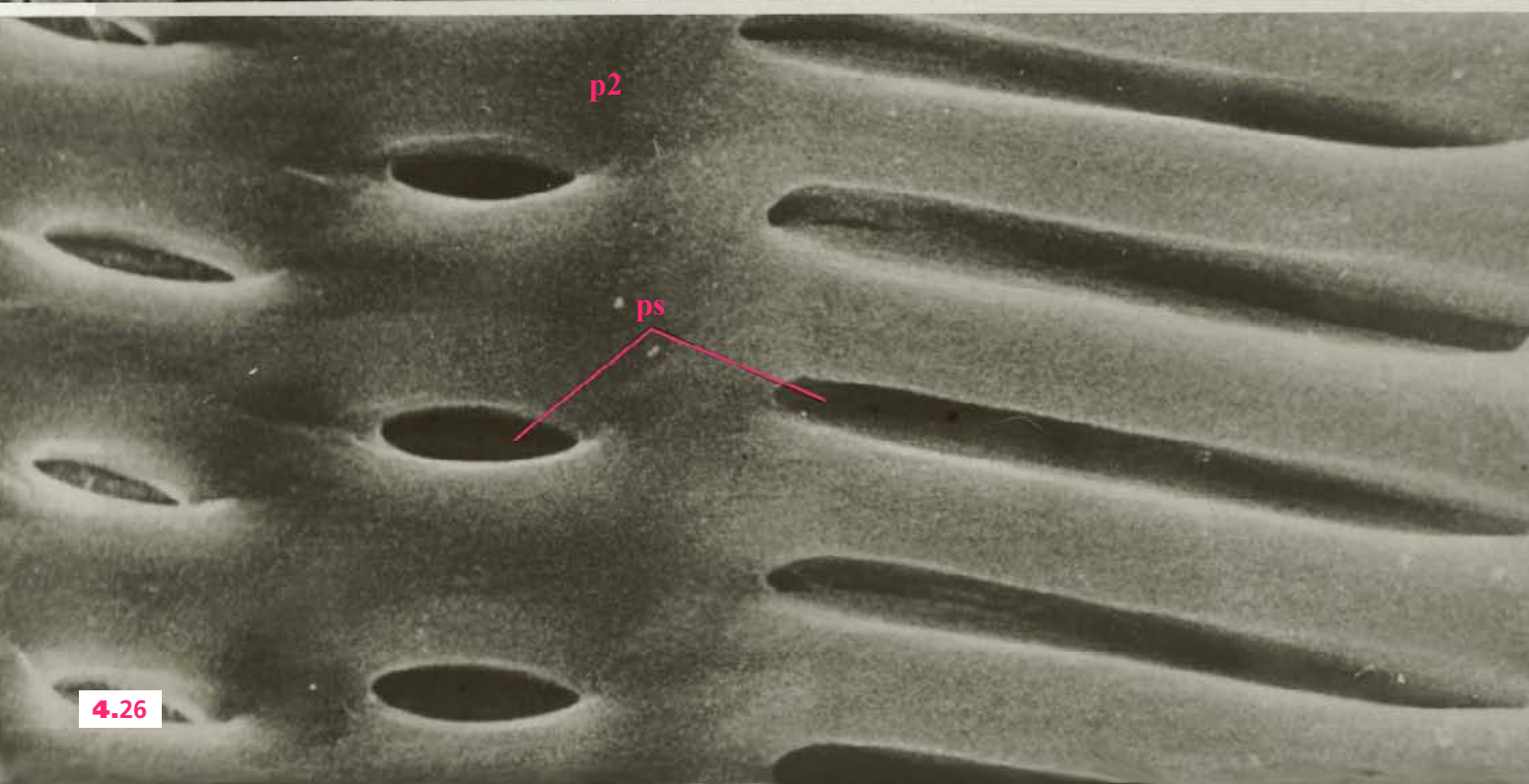
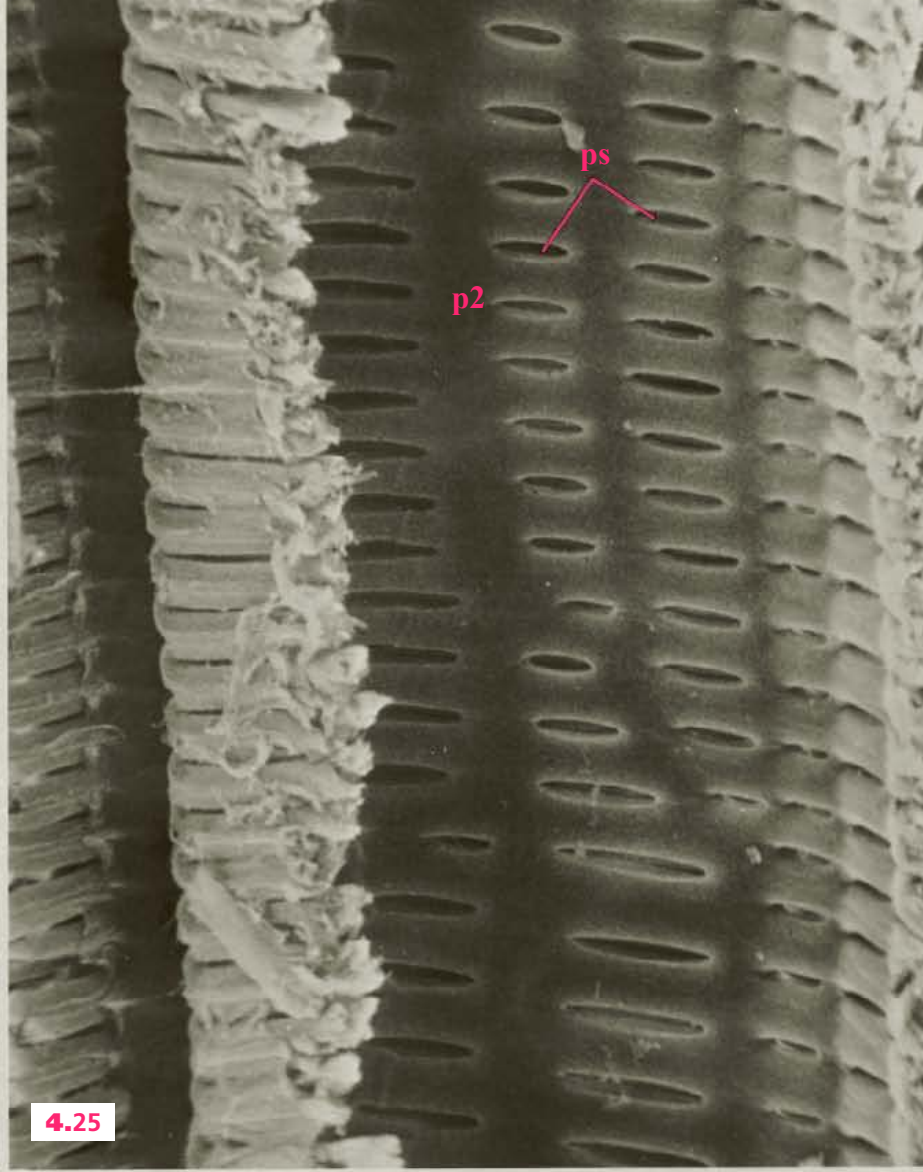
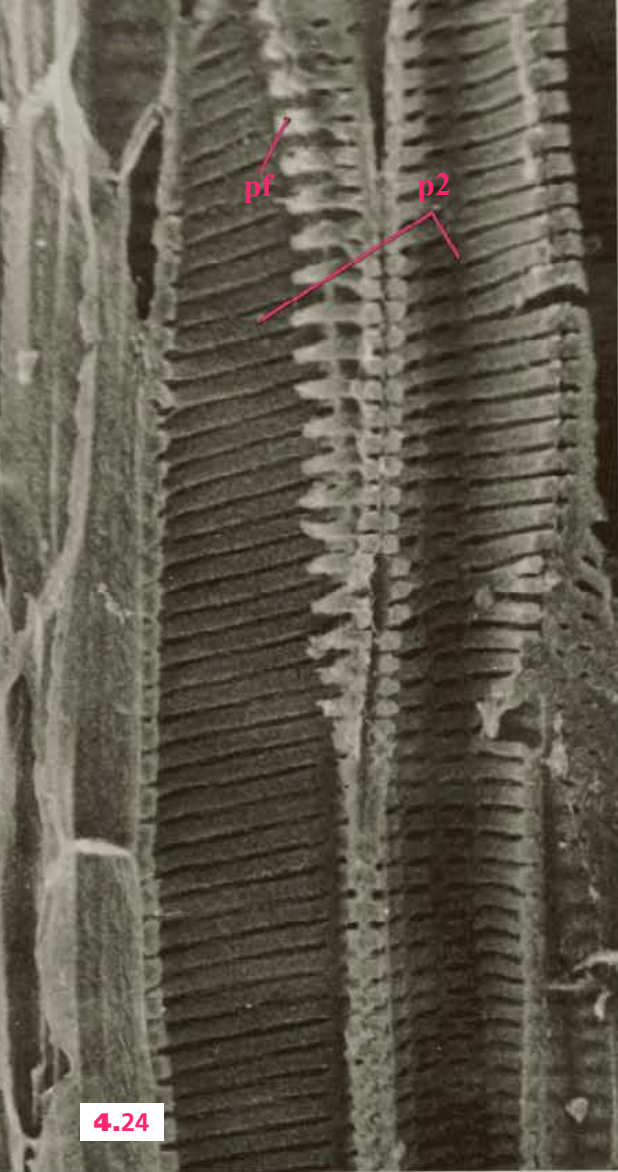
4.23

(a)

(b)

4-24 à 4-26. Trachéides à ponctuations scalariformes du rhizome de fougère aigle. ►

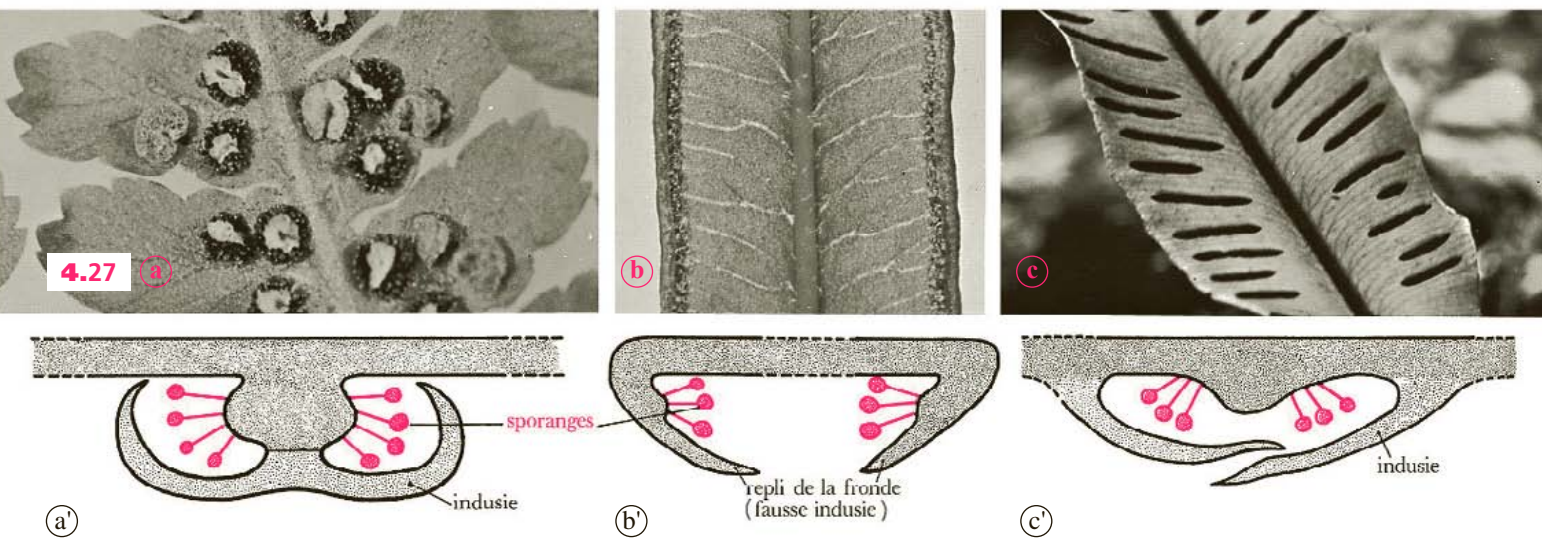
Microscopie électronique à balayage montrant les ornements de parois secondaires et les ponctuations, **ps**, **p2**, paroi secondaire vue de face, ou en coupe, **pf**. ($\times 1\,000$, $\times 2\,300$ et $\times 7\,000$).



Sporanges et sporogénèse

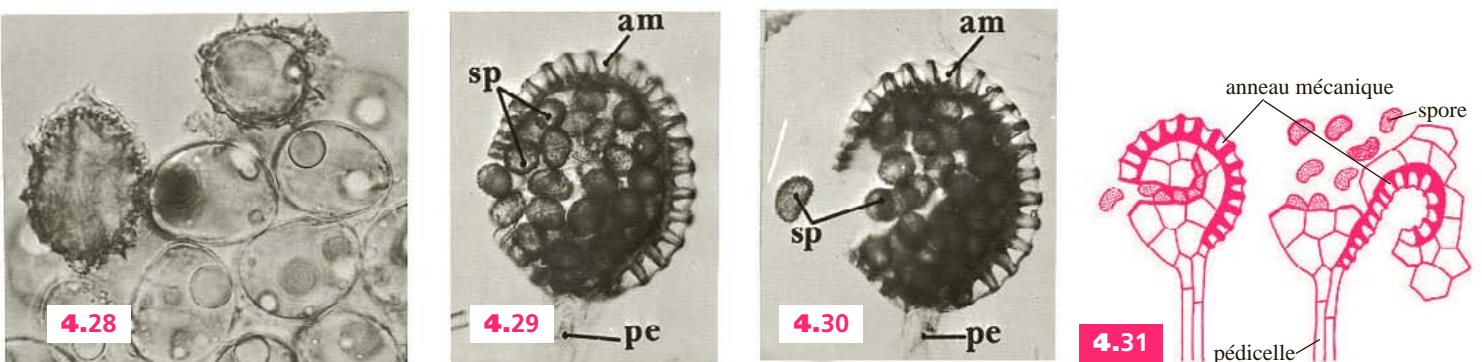
Le pied feuillé de fougère représente la partie du cycle productrice des spores réductionnelles : il s'agit d'un *sporophyte*. Chez la plupart des espèces, les sporanges sont groupés en *sores* localisés sous les feuilles. Les sores sont soit nus, comme chez le polypode (cf planche 8, cahier couleur), soit protégés par une émergence membraneuse de l'épiderme, l'*indusie*, ou par un repli des bords de la fronde (fausse-indusie).

La maturation du sporange est marquée à la fois par la division méiotique des cellules sporogènes conduisant à des *tétrades de spores haploïdes* et par une évolution particulière de certaines cellules de l'enveloppe qui se différencient en un *anneau mécanique* à épaissements lignifiés. Celui-ci permet à maturité la déhiscence du sporange : la déshydratation provoque une ouverture de l'anneau et la dispersion des spores.



4-27. Différents types de protection des sporanges.

a et a'. indusie en forme de rein couvrant les sores de sporanges (fougère mâle) ; **b et b'.** repli marginal de la fronde ou fausse-indusie (*Pteris*) ; **c et c'.** membrane latérale (scolopendre).

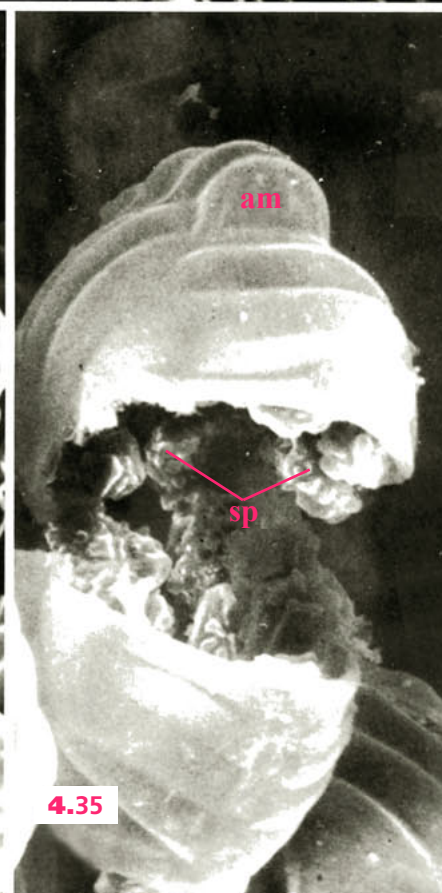
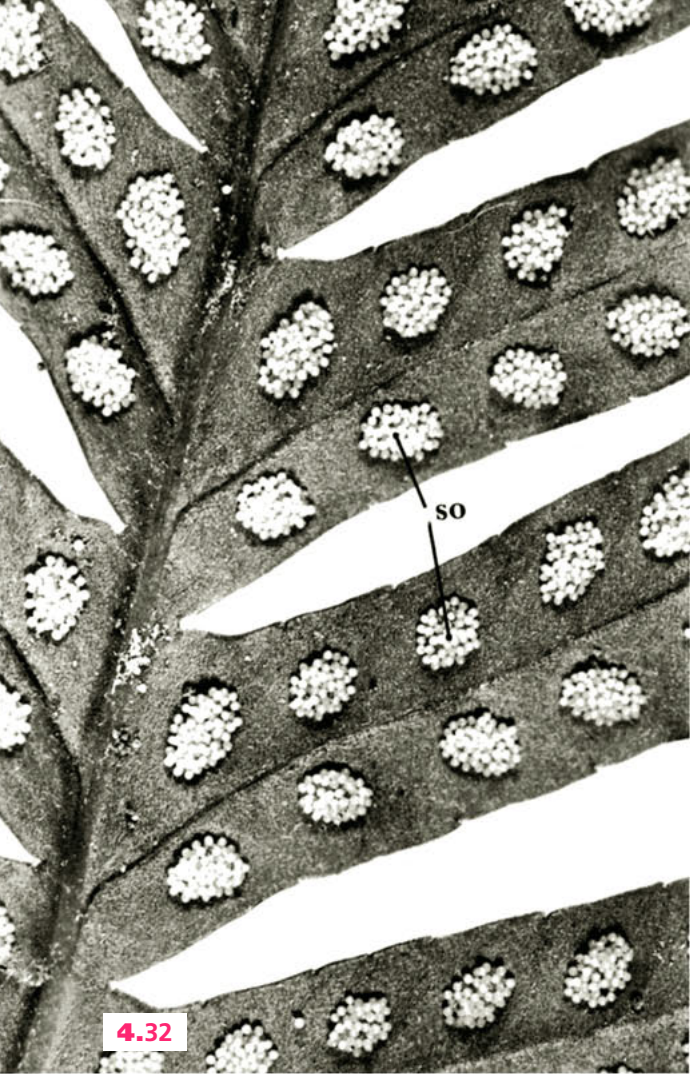


4-28 à 4-31. Spores et déhiscence du polypode.

4-28. Spores immatures (800). **4-29 et 4-30.** Sporangies au début de la déhiscence. **pe**, pédicelle ; **am**, anneau mécanique ; **sp**, spore (× 110). **4-31.** Ouverture de l'anneau mécanique.

4-32 à 4-35. Sporangies du polypode. ►

4-32 à 4-35. Sporangies du polypode. **sp**, spores, **am**, anneau mécanique ; **pe**, pédicelle (× 4,5, × 220, × 200 et × 300).

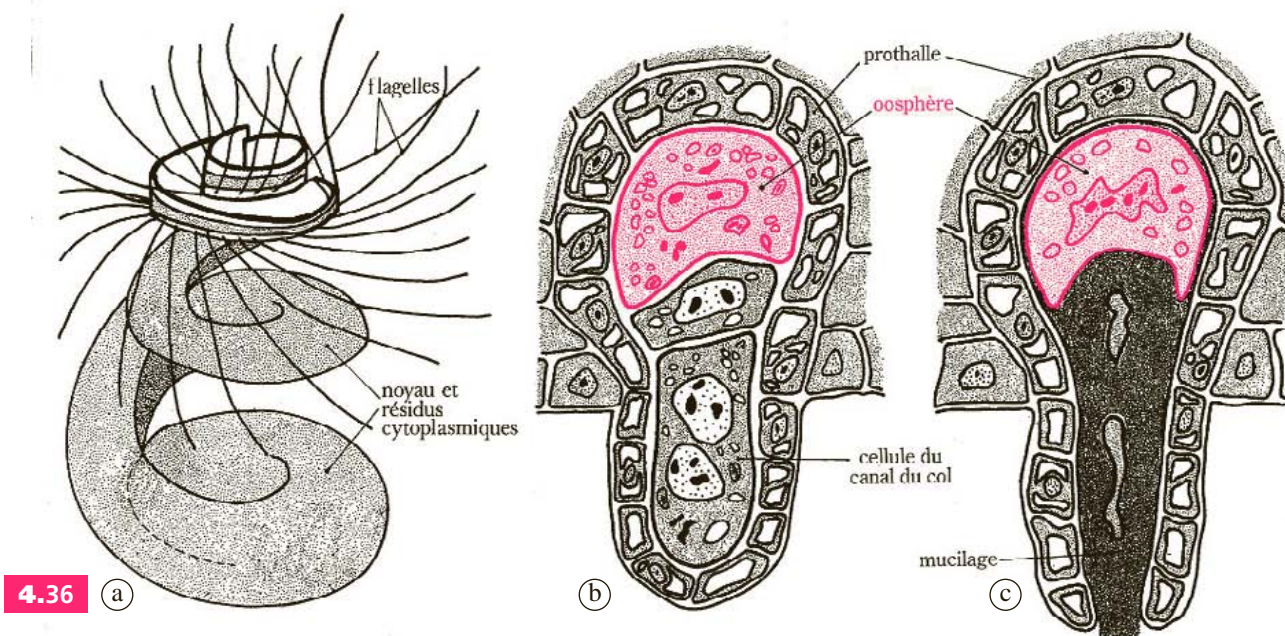


Germination de la spore • Prothalle et gamètes

La germination de la spore conduit à l'édification du *gamétophyte* ou *prothalle*. Le développement s'effectue librement sur le sol. Le jeune prothalle est d'abord *filamenteux* puis devient une *lame aplatie*. La germination et le passage d'une forme linéaire à une structure bifaciale sont sous la dépendance de facteurs du milieu, en particulier de la lumière. Sa croissance achevée, le prothalle reste microscopique (1 cm environ) et très différent des pieds feuillés car beaucoup moins différencié (absence de tissus vasculaires en particulier). Il est constitué de cellules chlorophylliennes et simplement fixé au substrat par des cellules absorbantes, les rhizoïdes.

Chez le polypode, comme chez de nombreuses fougères, les gamétanges mâles et femelles se développent sur le même prothalle qui est donc hermaphrodite. Les gamétanges apparaissent sur la face inférieure de la lame chlorophyllienne, c'est-à-dire vers le sol. Les *anthéridies* naissent d'abord comme de petites sphères brunes mêlées aux rhizoïdes, d'où sortiront à maturité des *spermatozoïdes* spiralés et multiflagellés. Les *archégones* se forment dans la région voisine de l'encoche médiane. L'*oosphère* est enfoncée dans les tissus du prothalle et seul émerge le col assez court de l'archégone. À maturité les cellules du canal sont lysées et remplacées par un mucilage très hydrophile qui contient des substances chimiques spécifiques attirant et orientant les déplacements des gamètes mâles (*chimiotactisme*).

La fécondation reste donc dépendante d'un milieu aquatique et très comparable à celle des mousses.



4-36. Gamètes de fougères.

- a. Spermatozoïde multiflagellé.
- b. Archégone jeune.
- c. Archégone mûr. Canal ouvert par fonte des cellules axiales.

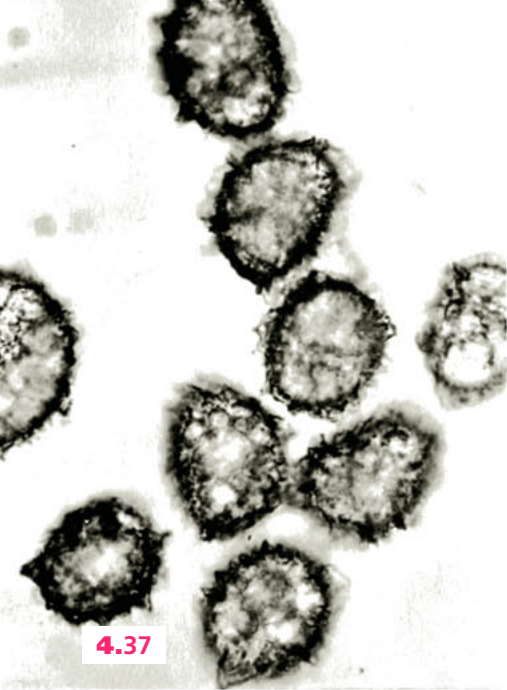
4-40 à 4-43. Prothalle à maturité sexuelle. Polypode. ►

4-40. Vue ventrale. **an**, anthéridies ; **cm**, coussinet médian ; **rh**, rhizoïdes ; **zar**, zone où se développent les archégones (× 12).

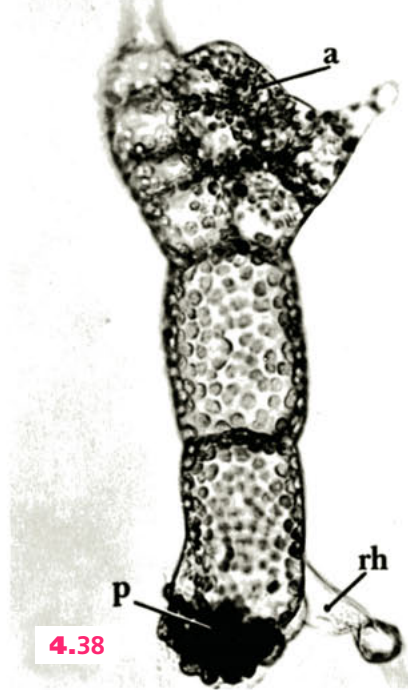
4-41. Anthéridies. On distingue les spermatozoïdes, **spz**, enroulés. Une anthéridie a expulsé ses spermatozoïdes et est vide (× 500).

4-42. Détail de spermatozoïdes dans une anthéridie à maturité. **en**, enveloppe de l'anthéridie (× 2 000).

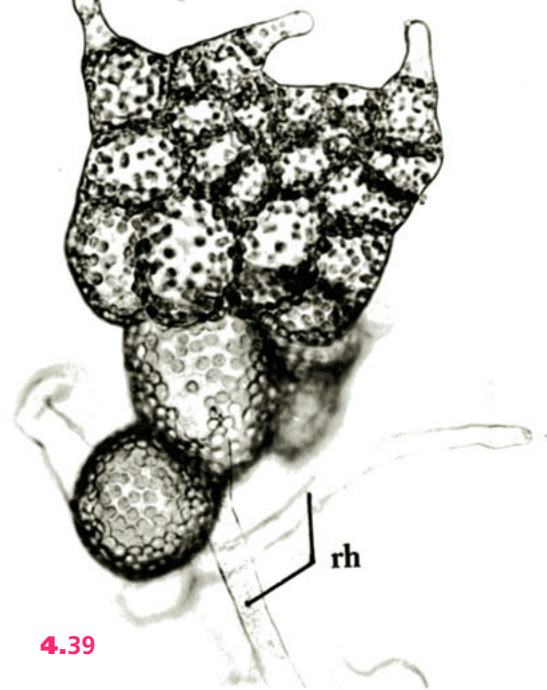
4-43. Archégone. Seul le col, **c**, émerge ; le ventre de l'archégone est inclus entre les cellules du prothalle. (× 500).



4.37



4.38



4.39

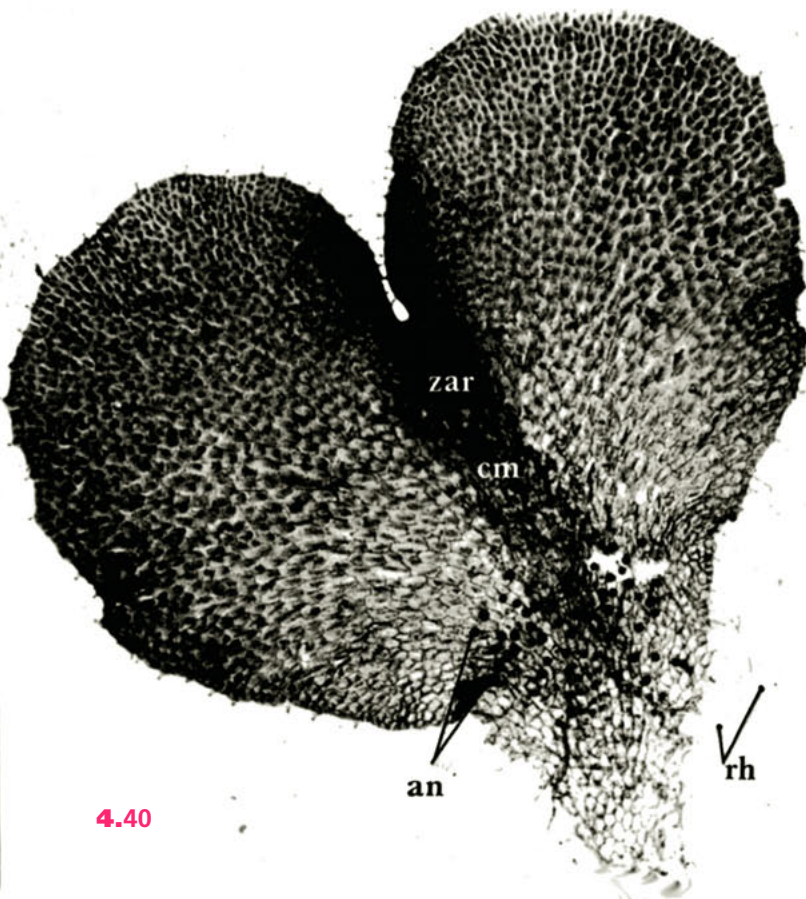
4-37 à 4-39. Germination de la spore et stades successifs d'édification du prothalle, polypode

4-37. Spores à l'état de repos ($\times 300$).

4-38. Passage d'un état filamentueux à une organisation bifaciale ($\times 400$).

4-39. Développement de la lame ($\times 400$).

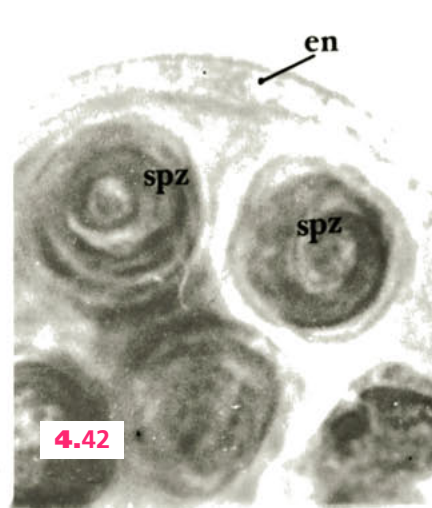
a, cellule apicale ; rh, rhizoïdes ; p, paroi de la spore.



4.40



4.41



4.42



4.43

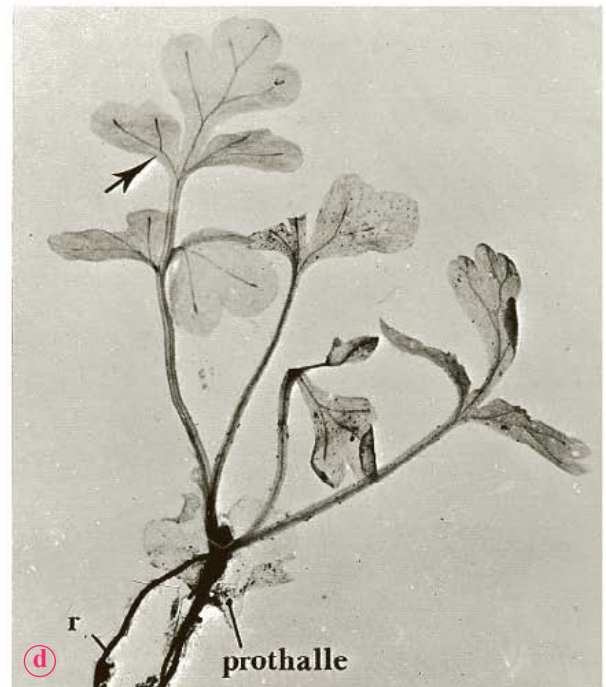
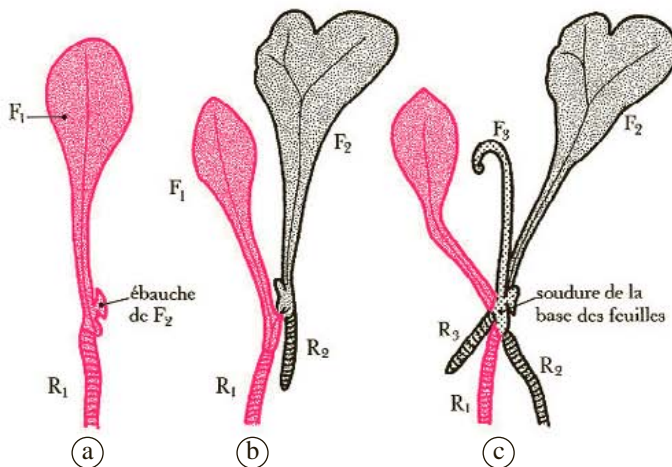
Morphogénèse du sporophyte • Cycle de développement

Après fécondation, la segmentation orientée de l'œuf commence, sans vie ralentie, dans l'archégone. Au début de son développement l'embryon va vivre aux dépens du prothalle, vers lequel il émet un suçoir. Les divisions cellulaires initient une *première unité morphologique* où se reconnaissent une ébauche de feuille très simple et une ébauche de racine. Une série d'unités successives se forment ensuite, coalescentes dans leur partie médiane. Le jeune sporophyte s'affranchit assez vite du gamétophyte qui dégénère et disparaît.

Cette construction par soudure d'unités morphologiques a été généralisée dans les années 1930 sous le nom de « théorie de la phyllorhize ». Elle considère que la construction du rameau vasculaire se réalise comme par coalescence d'unités successives, la tige étant le résultat de la soudure des sous-basements foliaires. C'est ce que confirmera l'étude du fonctionnement des méristèmes primaires. Cette conception s'accorde avec les données récentes de la biologie moléculaire qui a mis en évidence des « gènes architectes » ou homéogènes s'exprimant au cours de la morphogénèse : les organismes, tant végétaux qu'animaux, sont composés de modules s'additionnant et s'emboîtant les uns dans les autres. Chez les animaux, leur nombre est fixe (métamères) ; chez les végétaux, il est infini (unités foliaires).

Le cycle de développement des fougères est marqué par l'alternance de deux générations distinctes : le *sporophyte diploïde*, c'est-à-dire la plante feuillée vasculaire, et le *gamétophyte haploïde*, c'est-à-dire le prothalle porteur de gamètes. *Le sporophyte est ici la phase très nettement dominante*. On notera toutefois que si le gamétophyte reste microscopique, ne différenciant ni organe ni tissu, il est chlorophyllien et autotrophe, c'est-à-dire qu'il constitue *une phase entièrement autonome* (à la différence des groupes plus évolués).

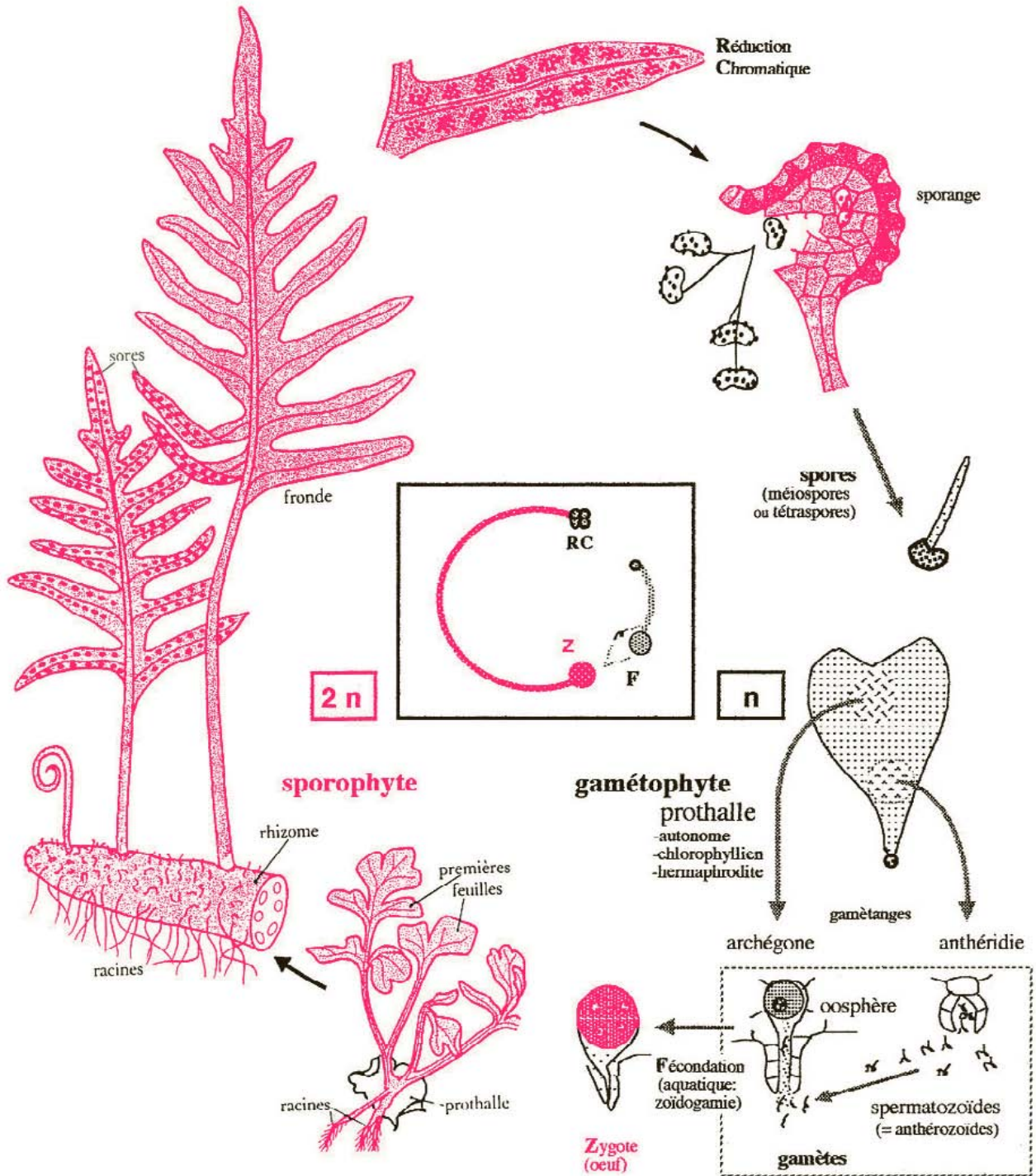
L'alternance de générations est ici assez simple par plusieurs aspects : production d'un seul type de spores et de prothalle (*isosporie* et *isoprothallie*), feuilles en même temps assimilatrices et fertiles (productrices de sporanges), séparation dans le temps et dans l'espace des phases haploïdes et diploïdes.



4-44. Début du développement du sporophyte sur le prothalle.

a à c. Schémas d'interprétation montrant la coalescence d'unités successives et la formation de la tige par soudure de la base des feuilles. F, feuille ; R, racine.

d. Stade à 4 feuilles. Remarquer la nervation dichotomique (flèche). r, racines. (× 3).

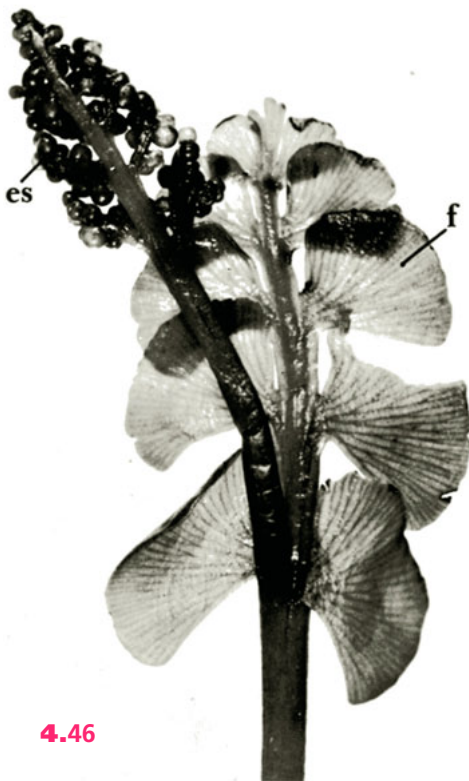


4-45. Cycle de développement du polypode. Fougère isosporée.

Autres fougères • Les Filicophytes

Les fougères constituent la classe des Filicinées, la plus importante classe de Ptéridophytes actuelles. Riches d'environ 8 000 espèces, la plupart sont terrestres et demandent pour se développer chaleur et humidité : beaucoup vivent en forêts tropicales et équatoriales où elles peuvent atteindre d'assez grandes dimensions (« fougères arborescentes »). Certaines sont épiphytes (*epi* = sur ; *phuton* = plante) et vivent en permanence fixées sur des troncs d'arbres ou sur divers supports. Quelques-unes ont des frondes volubiles qui s'enroulent autour des éléments de soutien à la manière du liseron. D'assez nombreuses fougères exotiques sont cultivées en serre ou en appartement comme plantes ornementales. Les espèces indigènes sont surtout communes en sous-bois. Elles ont un port caractéristique qui permet de les identifier facilement, les différences spécifiques portant sur la découpe des frondes, la protection des sporanges, la séparation éventuelle entre une partie foliaire stérile et une partie fertile portant les sporanges.

Le *Botrychium lunaria*, ou petite lunaire, est une fougère à rhizome dont la partie aérienne de 10 à 30 cm de haut a une région stérile d'aspect lobé inhabituel. Elle est localisée dans les régions marécageuses acides. Elle a, en magie traditionnelle, la réputation de rendre invisible. Trop cueillie pour cette raison, c'est finalement elle qui est en passe de disparaître.

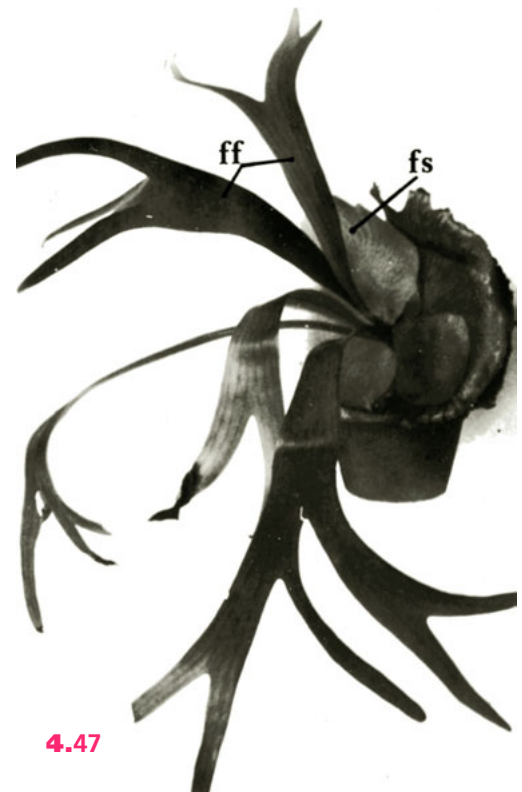


4.46

◀ 4-46. *Botrychium lunaire*

(*B. lunaria*).

Filicinée des prairies humides de montagne. La partie sporifère, **es**, est distincte de la partie végétative, **f** (× 1).



4.47

4-47. La Corne d'élan ▶

(*Platycerium alcicorne*).

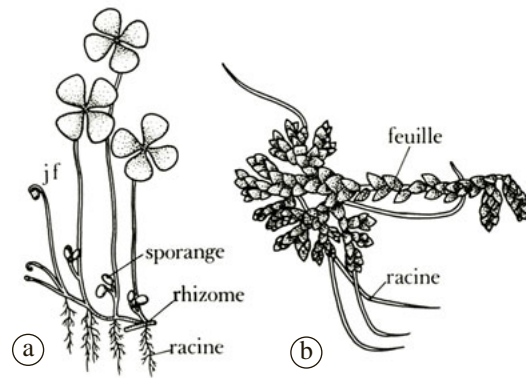
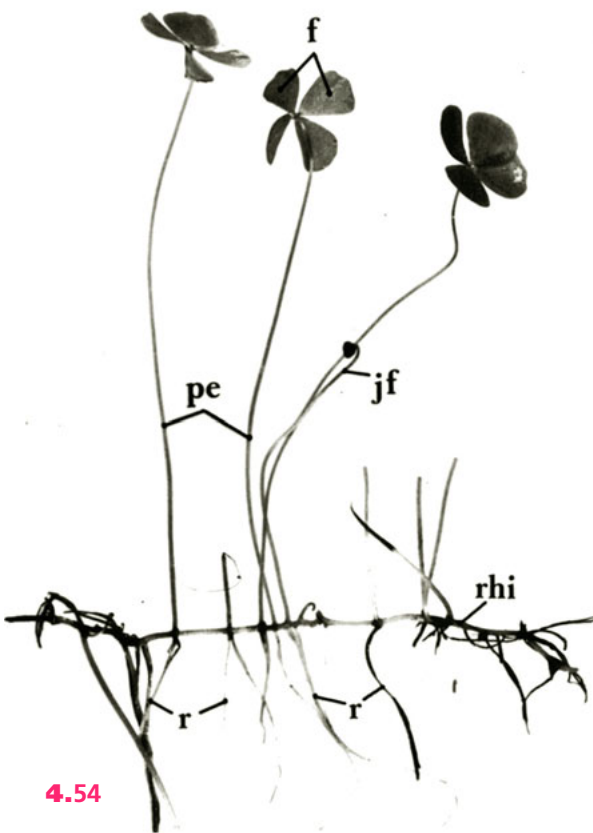
Fougère épiphyte d'origine tropicale, cultivée sous climat tempéré comme plante ornementale. Elle comporte deux sortes de feuilles : les unes, stériles, **fs**, sont appliquées au support ; les autres, **ff**, en forme de cornes, portent les sporanges (× 1/4).

4-48. Fougères arborescentes (cliché Decobecq). – 4-49. Asplénie à bulbilles ou doradille (*Asplenium bulbiferum*). Tropicale. Sporangies avec indusie disposée d'un seul côté (en auvent). – 4-50 a et b. Deux parties d'une fronde volubile de *Lygodium* sp. Tropicale. – 4-51. La fougère mâle (*Dryopteris filix-mas*). Commune en sous-bois des régions tempérées. – 4-52. Un capillaire (*Asplenium trichomanes*). – 4-53. La rue de muraille (*Asplenium ruta muraria*). Ces deux dernières espèces sont fréquentes sur les vieux murs de pierre.



Fougères d'eau

À côté des fougères terrestres, il existe quelques fougères aquatiques ou *Hydroptéridées* (hydro = eau) dont le port est tout différent. Ainsi *Marsilea*, qui vit en milieu marécageux, présente des feuilles dont le limbe est découpé en quatre folioles disposées en croix, ce qui a permis de l'utiliser comme porte-bonheur à la place de l'introuvable (?) « trèfle à quatre feuilles ». Les sporanges apparaissent à la base des pétioles. *Salvinia* est une fougère flottante dont l'appareil végétatif très simplifié rappelle les lentilles d'eau. *Azolla*, également flottante, présente la particularité d'héberger en symbiose une cyanobactérie capable de fixer l'azote atmosphérique et d'enrichir le milieu : pour cette raison, elle est associée aux cultures dans les rizières tropicales de l'Asie du sud-est. La taille réduite des organes et en particulier de la racine en a fait un matériel favorable pour l'étude simultanée en microscopie photonique et électronique, notamment du fonctionnement de la cellule apicale et du devenir de ses dérivées.



4.55

4-54 et 4-55. Fougères d'eau.

4-54. *Marsilea quadrifolia*, faux « trèfle à quatre feuilles ». f, folioles ; jf, jeune feuille en crosse ; pe, pétiole ; r, racines ; rhi, rhizome (× 1).

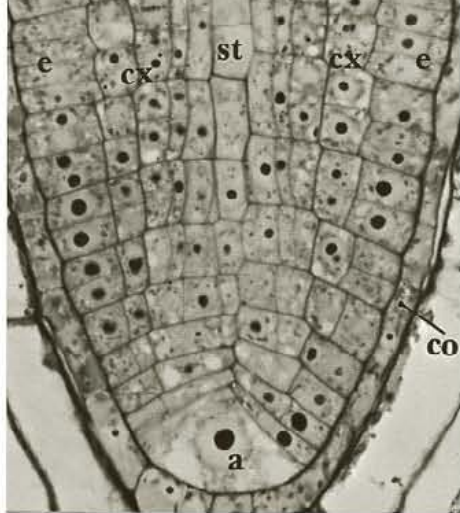
4-55. a. *Marsilea*. b. *Azolla*.

4-56 et 4-57. Cellule apicale. Racine d'*Azolla pinnata* (Clichés B.E.S. Gunning). ►

4-56 a. Coupe longitudinale montrant la cellule apicale, a, et les lignées cellulaires qui en dérivent, e, future assise pilifère ; cx, écorce ; co, coiffe ; st, ébauche de la stèle (× 500).

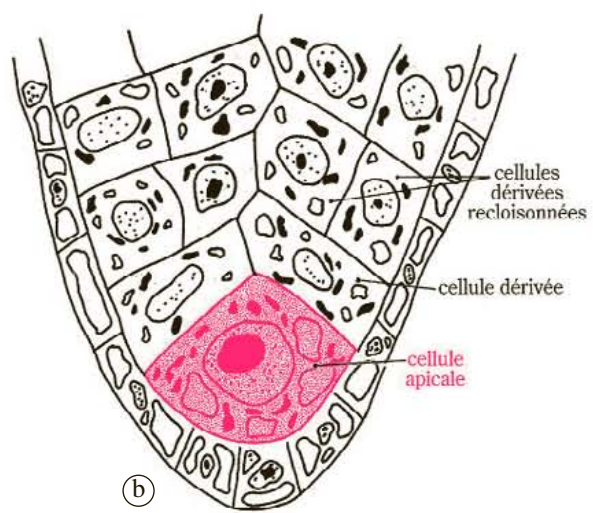
4-56 b. Schéma correspondant.

4-57. Ultrastructure de la cellule apicale. Remarquer sa vacuolisation. co, coiffe ; m, mitochondrie ; n, noyau ; nu, nucléole ; v, vacuole (× 5 300).

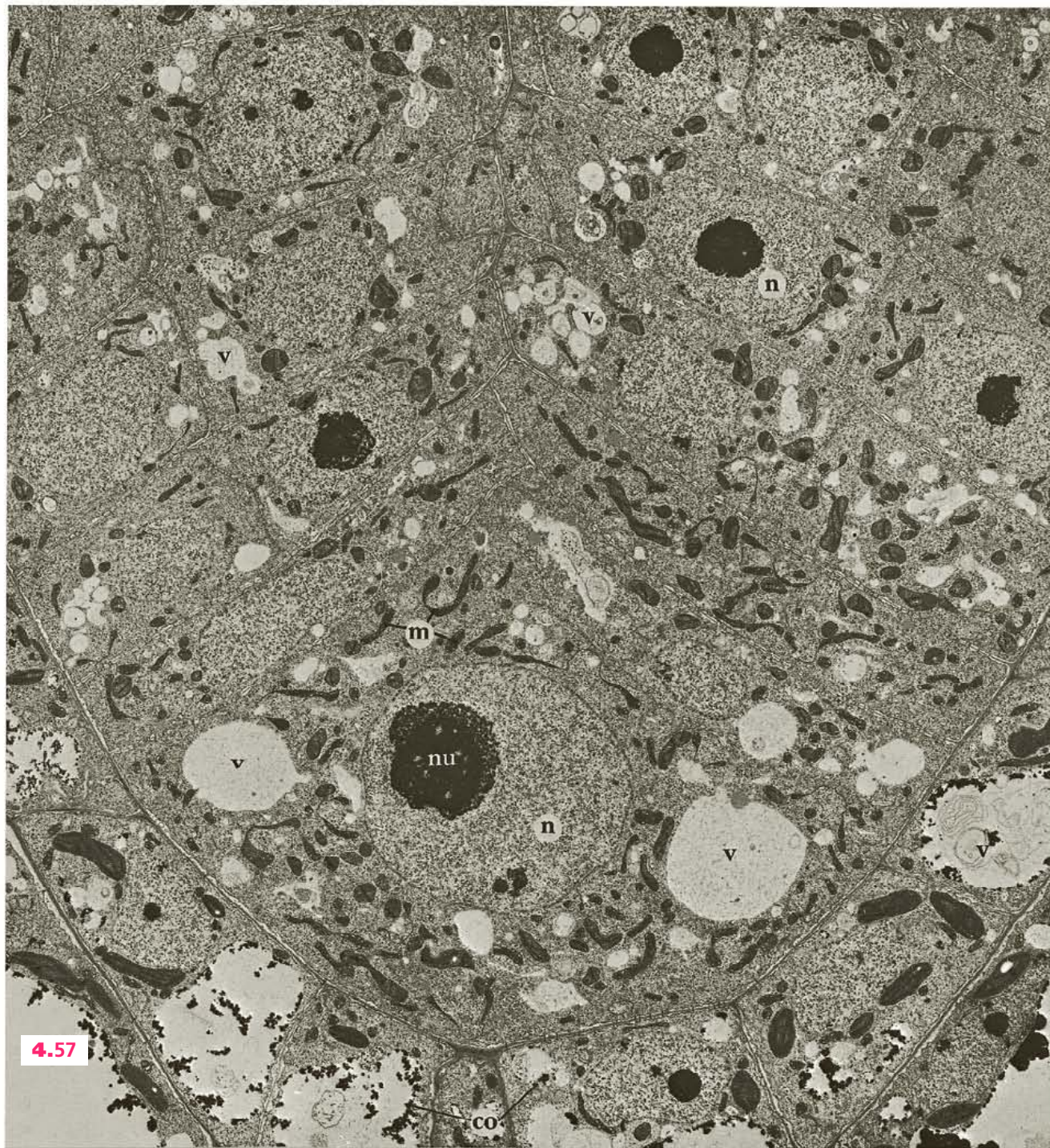


4.56

(a)



(b)



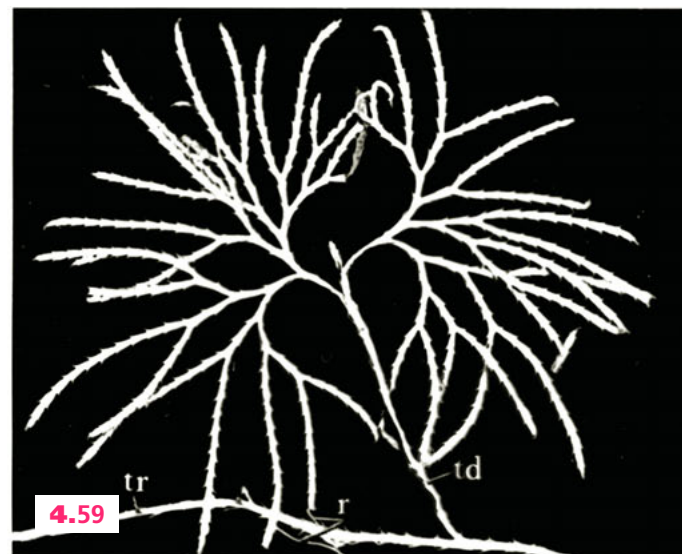
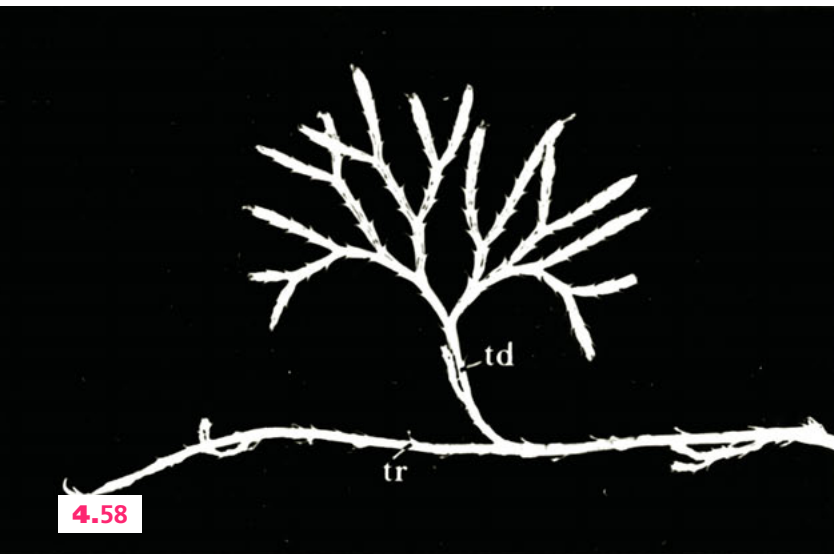
4.57

Lycophytes • Lycopodes

Les Lycopodiniées forment un groupe de Ptéridophytes riches en fossiles. À l'ère primaire il comportait des arbres de grandes dimensions (sigillaires, lépidodendrons) qui ont constitué une part importante de la *forêt houillère*. Les formes arborescentes sont toutes éteintes et les représentants actuels sont les lycopodes et les sélaginelles rampantes qui émettent des rameaux dressés, dichotomes, enveloppés par de nombreuses petites feuilles en écailles (microphylls, par opposition aux macrophylls des fougères), insérées en spirale. Ils se caractérisent par des tiges grêles et dichotomes et des feuilles nombreuses et petites. Ces *feuilles simples*, faiblement vascularisées et fort différentes des frondes des fougères, sont considérées comme archaïques.

Certaines feuilles, appelées *sporophylles*, portent à leur face supérieure les sporanges. Les feuilles fertiles sont groupées en *épis* ou *strobiles*, distincts des régions stériles. (cf planche 8, cahier couleur)

Les lycopodes ont un seul type de sporophylles et un seul type de sporanges. Ils produisent des spores toutes semblables qui sont à l'origine de prothalles hermaphrodites : il y a donc *isosporie* et *isoprothallie*. Ils contiennent des alcaloïdes qui stimulent les centres respiratoires chez les Mammifères. La poudre de lycopode, constituée par les spores, est employée, en phytothérapie, comme desséchant dans diverses affections cutanées.



4-58 et 4-59. Lycopode. Croissance de la plante feuillée.

r, racine ; td, tige dressée ; tr, tige rampante. Remarquer les dichotomies successives (× 1,5 et 0,8).

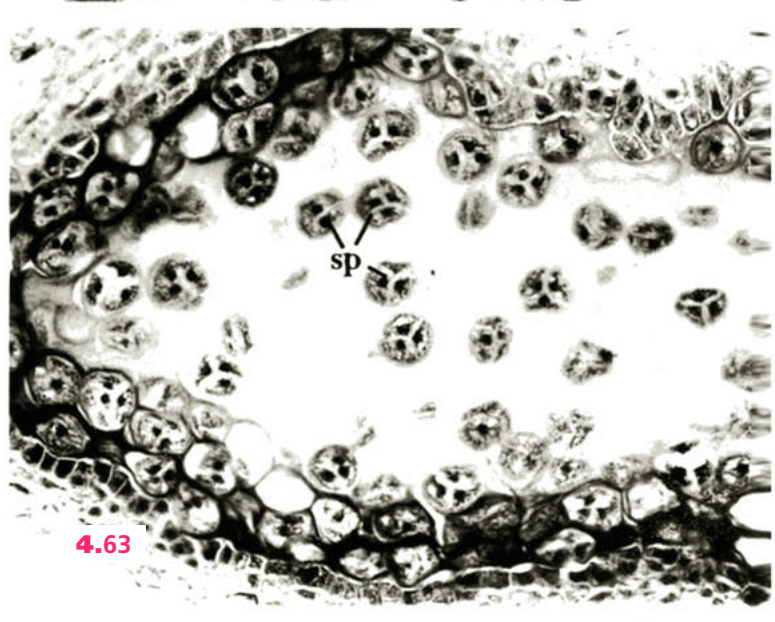
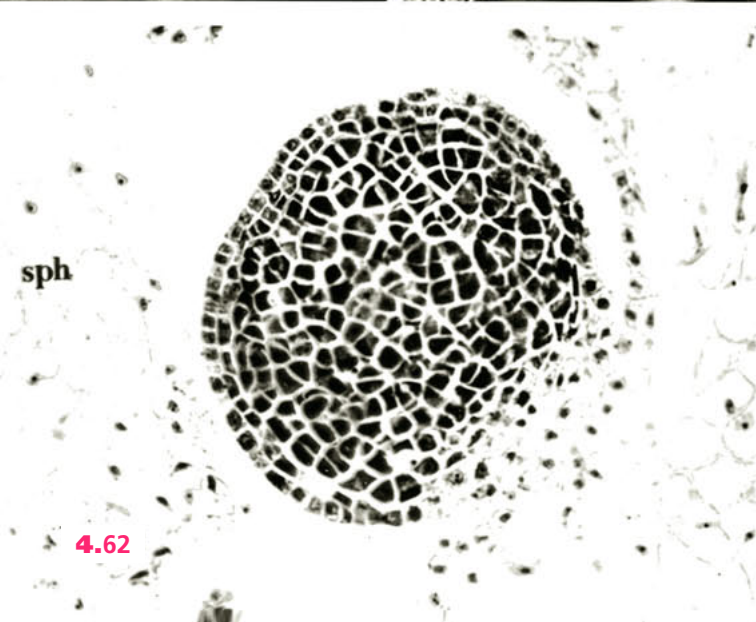
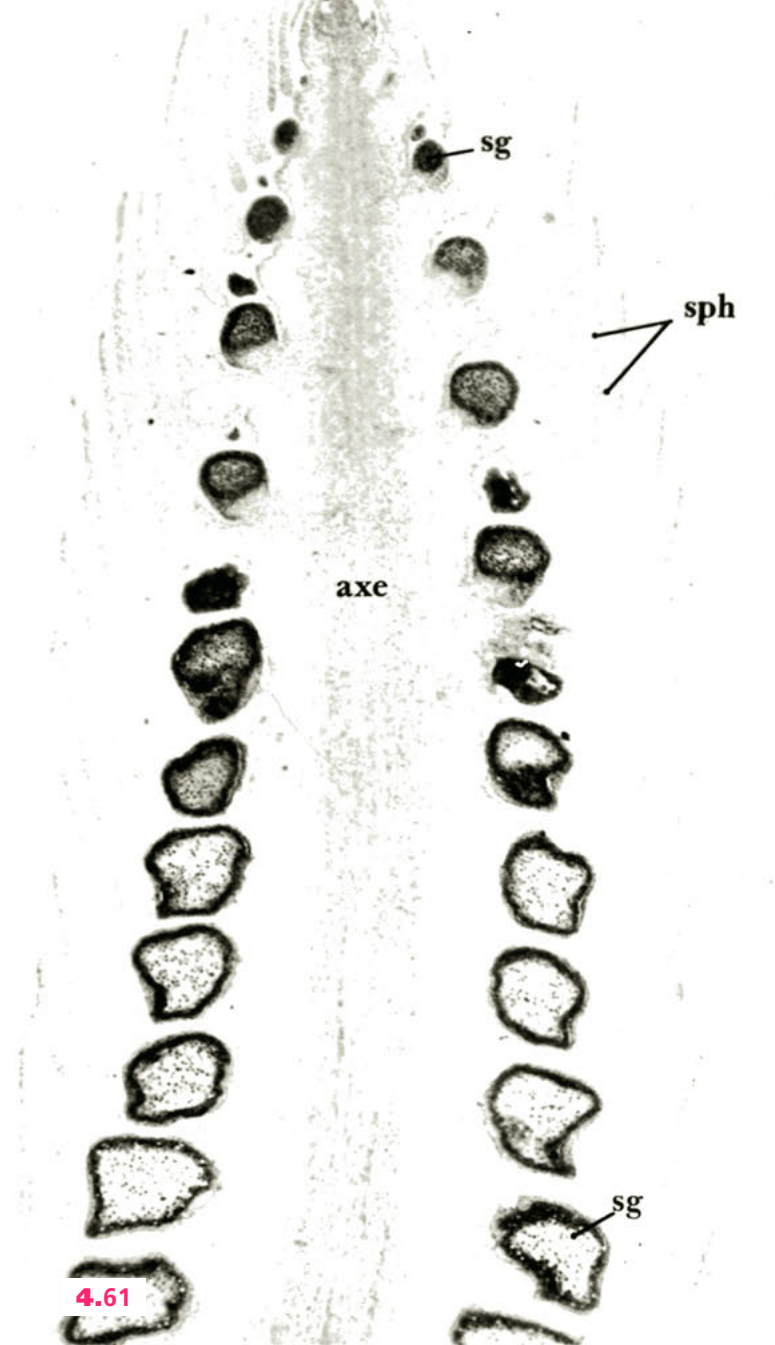
4-60 à 4-63. Lycopode. Épis sporifères. ►

4-60. Groupement des sporophylles, **sph**, en épis terminaux (× 4).

4-61. Coupe longitudinale d'un épi. **sg**, sporange ; **sph**, sporophylle (× 40).

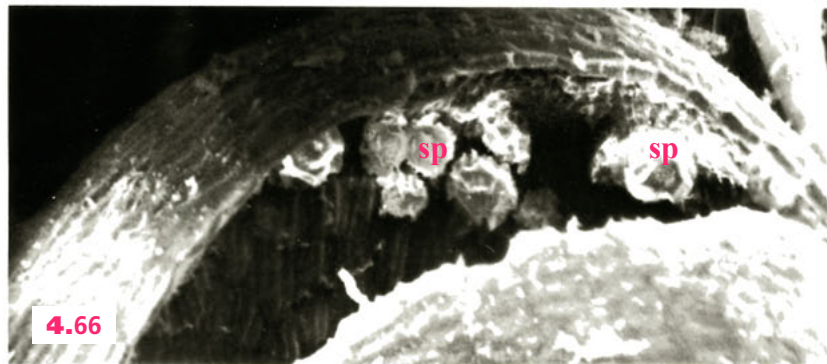
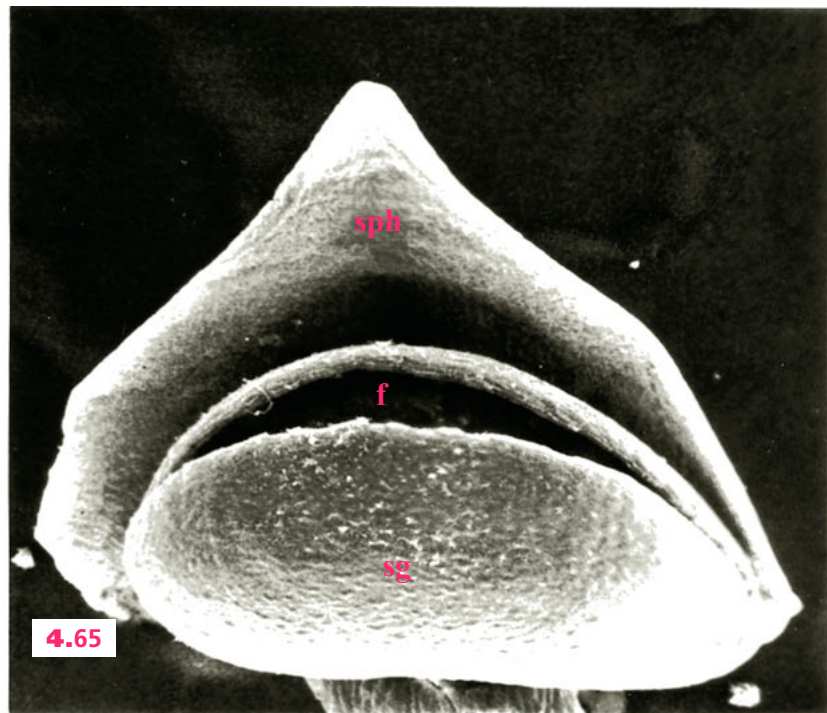
4-62. Détail d'un jeune sporange (au sommet de l'épi) (× 400).

4-63. Sporange mûr (à la base de l'épi) **sp**, spores (× 550).



Sélaginelles

Les sélaginelles ressemblent aux lycopodes par leur appareil végétatif mais l'appareil reproducteur est plus complexe et évolué. Les gamétophytes sont unisexués (*prothalles mâles* distincts des *prothalles femelles*, respectivement producteurs des spermatozoïdes ou porteurs des oosphères) et le *dimorphisme sexuel* s'étend aux spores et aux sporanges qui leur donnent naissance. On distingue ainsi dans les épis sporifères *deux sortes de sporophylles* : les sporophylles mâles portent des *microsporangies* d'où sont issues des spores petites et nombreuses, les *microspores*, produisant les prothalles mâles ; les sporophylles femelles axillent des *macrosporangies* donnant chacun quatre spores volumineuses, les *macrospores*, initiant les prothalles femelles. Il y a donc *hétérosporie* et *hétéroprothallie*, ce qui accentue la ressemblance avec une organisation florale (voir page 129).



4-64 à 4-66. Sélaginelle.

4-64. Tiges feuillées avec épis sporifères, **esp**, aux extrémités (× 2).

4-65. Sporophylle isolée avec sporange **sg**, (ici sporange mâle ou microsporange). **f**, fente de déhiscence ; **sph**, sporophylle (× 40).

4-66. Détail de la fente de déhiscence avec sortie des microspores, **sp** (× 120).



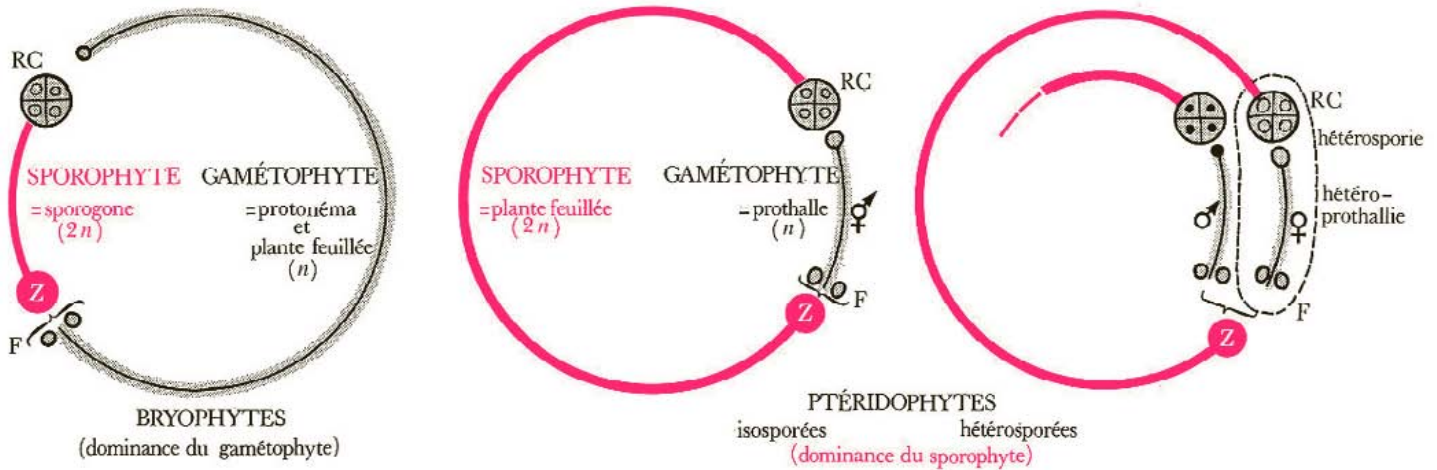
4-67. Sommet d'un épi sporifère
de sélaginelle.

On voit ici les sporophylles mâles. **sph**, et à
leur aisselle les microsporangies déhiscentes,
sg. **f**, fente de déhiscence (× 30).

Sporophylles, hétérosporie et évolution

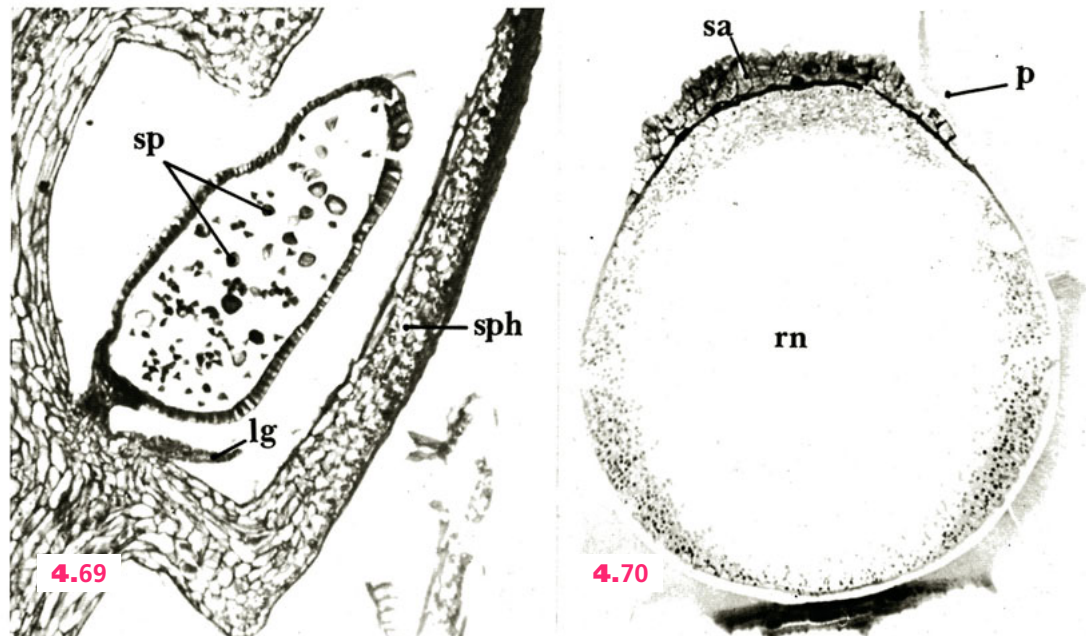
Lycopodes et sélaginelles illustrent à plusieurs égards des étapes importantes qui ont marqué l'évolution du sexe des Plantes Vasculaires. La ségrégation des feuilles fertiles, ou sporophylles, et la sexualisation des gamétophytes et des spores qui leur donnent naissance représentent un pas vers l'*individualisation d'un appareil reproducteur de type floral*. L'apparition de sporophylles mâles et de sporophylles femelles distinctes évoque sous une forme primitive la différenciation des étamines et des carpelles.

Le cycle de développement des Lycopodiées est par ailleurs marqué par une *extrême réduction de la phase gamétophytique haploïde*. Les gamétophytes sexués des sélaginelles restent inclus dans la paroi des spores (*endoprothallie*). Les microspores donnent deux cellules dont une est le vestige du prothalle mâle et l'autre produit une anthéridie très simple dans laquelle se différencient des spermatozoïdes biciliés. Les macrospores initient un ensemble de cellules qui écartent les parois sporales. Les archéogones s'organisent dans la région en contact avec l'extérieur. La région profonde est riche en réserves qui serviront aux premiers stades de développement du zygote.



4-68. Cycles de développement comparés des Bryophytes et des Ptéridophytes.

L'ovule des plantes à fleurs correspond au télescopage ou à « l'emboîtement » de la partie du cycle limitée par le pointillé. RC, réduction chromotique (dans le sporange) ; F, fécondation.

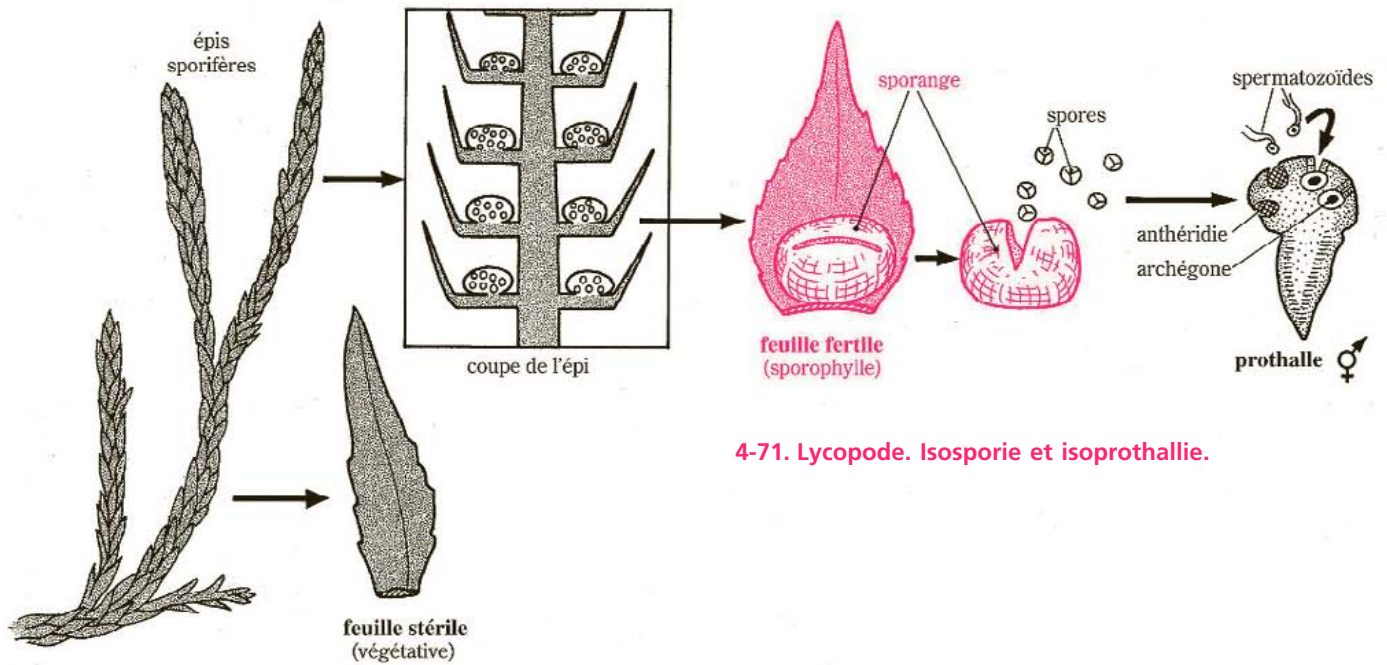


4-69 et 4-70. Sporangies et spores de sélaginelle.

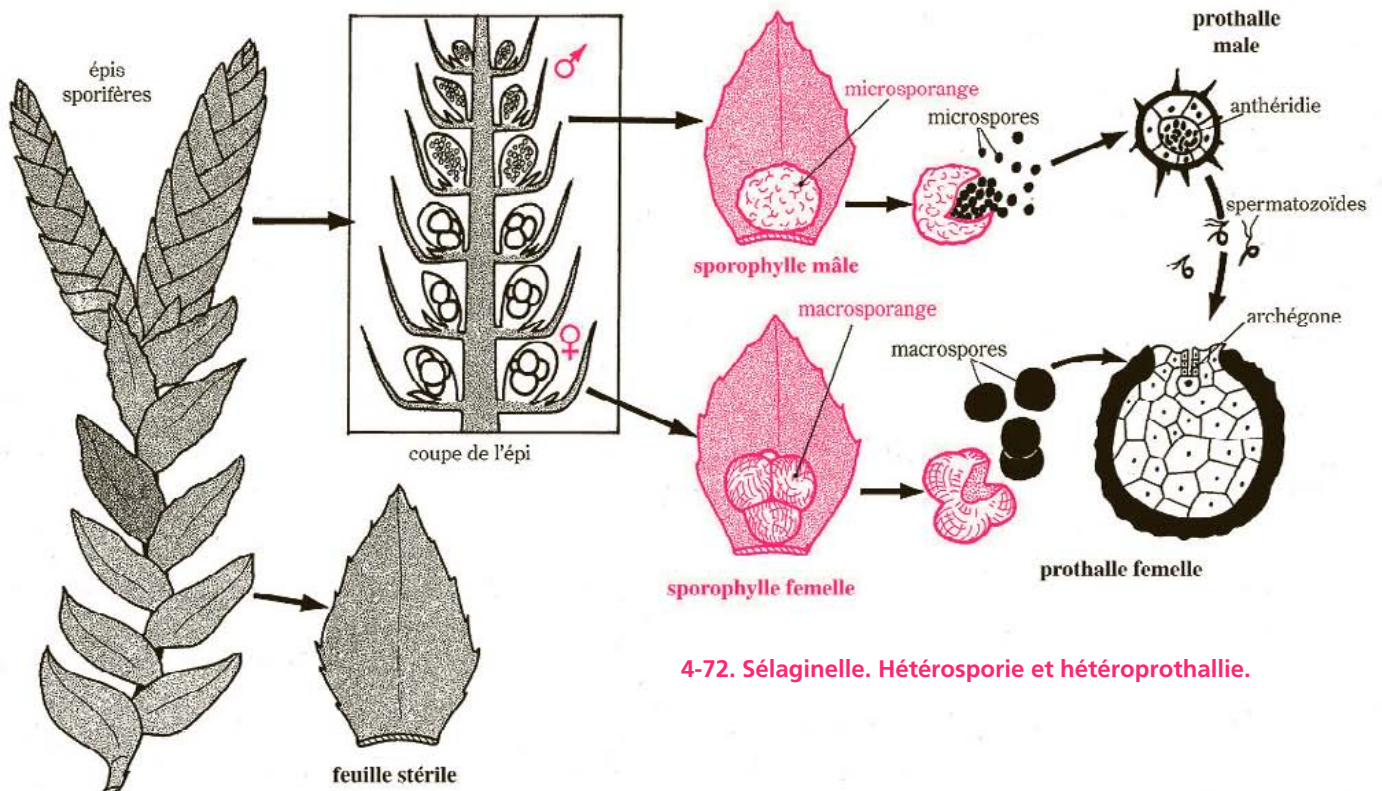
4-69. Coupe d'un micro-sporange.
sp, microspore ; lg, ligule ; sph, sporophylle ($\times 40$).

4-70. Macrospore germée
(Cliché D. Robert).

Le prothalle femelle reste inclus à l'intérieur de la paroi sporale, p, sa, surface où s'organisent les archéogones ; rn, région riche en réserves.



4-71. Lycopode. Isosporie et isoprothallie.



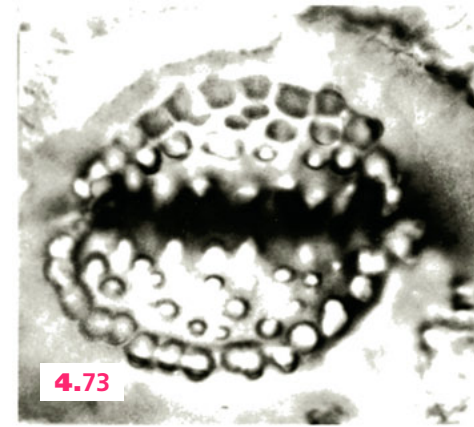
4-72. Sélaginelle. Hétérosporie et hétéroprothallie.

Sphénophytes • Les Prêles

C'est, comme la précédente, une classe qui a eu une grande extension dans le passé et dont il reste des vestiges fossiles nombreux. Actuellement il ne subsiste qu'un seul genre *Equisetum* (*equus* = cheval, *seta* = crin) ou Prêle.

La prêle des champs (*Equisetum arvense*) très commune dans les endroits ombragés et humides en fournit le type. Elle présente un rhizome souterrain vivace qui chaque année produit des tiges dressées de deux types, les unes stériles, les autres fertiles. Les *tiges stériles* sont vertes et assimilatrices. Elles sont constituées par une suite d'articles cannelés unis au niveau de nœuds où s'insère une collerette de courtes feuilles. Des verticilles de rameaux secondaires prennent naissance à chaque nœud ; ils donnent à ces pousses végétatives un aspect touffu qui justifie le nom de « queue de cheval » souvent utilisé pour désigner les prêles. La comparaison avec le crin est renforcée par le contact rugueux des tiges, dû à la présence de dépôts de silice (opale) à la surface des parois de l'épiderme (le nom prêle est une déformation de asprêle, venant de *asper* = âpre, rude au toucher). La présence de granules durs de silice explique que pendant longtemps les tiges réduites en poudre aient été utilisées pour le polissage des bois et des métaux. Les *tiges fertiles* ne sont pas chlorophylliennes et n'ont pas de rameaux secondaires. Elles portent à leur extrémité un épi sporifère constitué par la juxtaposition d'écussons hexagonaux sous lesquels se trouvent les sporanges.

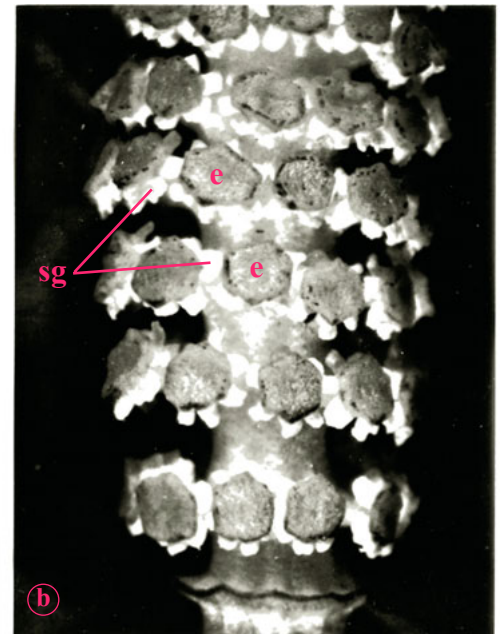
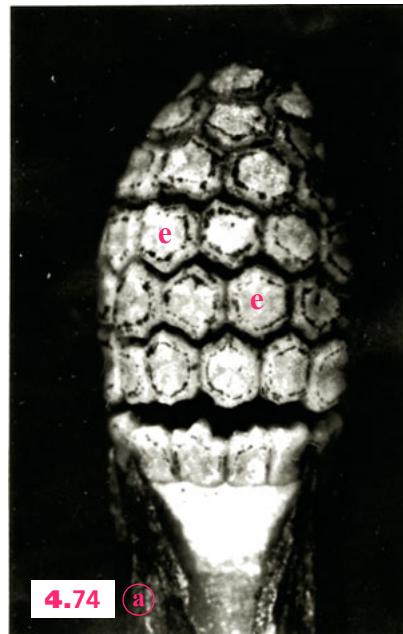
Les prêles produisent des spores toutes semblables morphologiquement mais potentiellement sexuées car elles germent d'ordinaire en prothalles soit mâles, soit femelles.



4-73. Les petits mamelons à la surface correspondent aux dépôts de silice ($\times 320$).

4-74. Ouverture de l'épi sporifère. ►

Les écussons, e, d'abord jointifs (a) s'écartent les uns des autres (b).
sg, sporanges.

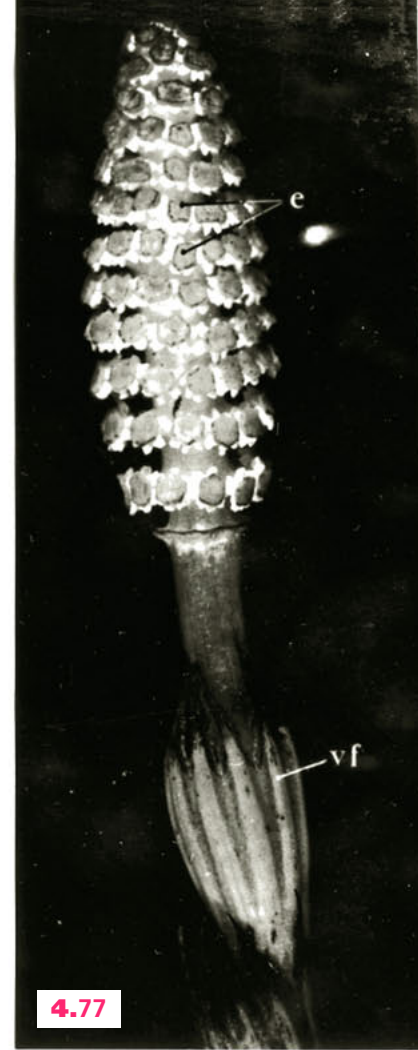


4-78 à 4-80. Prêle des champs. Gamétophyte. ►

4-78. Prothalle mâle. an, anthéridies ($\times 20$).

4-79. Détail d'une anthéridie mûre. ea, enveloppe cellulaire ; spz, spermatozoïdes ($\times 1\,800$).

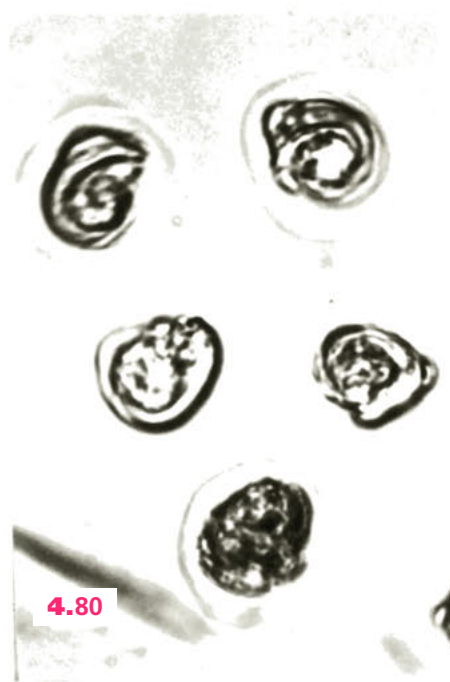
4-80. Spermatozoïdes spiralés ($\times 2\,500$).



4-75 à 4-77. Prêle des champs. Sporophyte.

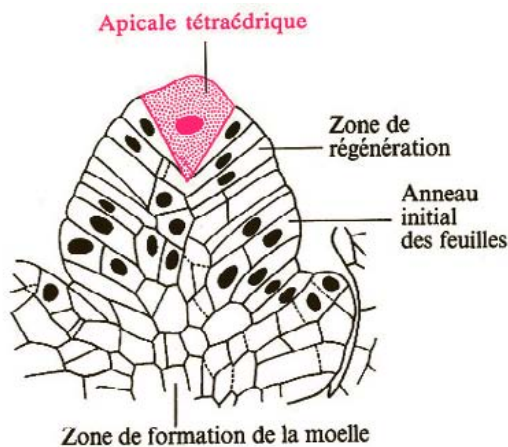
4-75 et 4-76. Tiges stériles à deux stades successifs.

4-77. Tige fertile. e, écusson à sporanges ; vf, verticille de feuilles non chlorophylliennes.

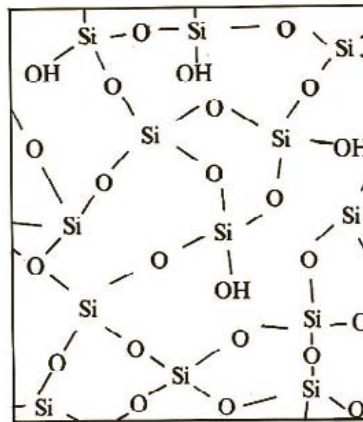


Prêles (*Equisetum*) • Structures

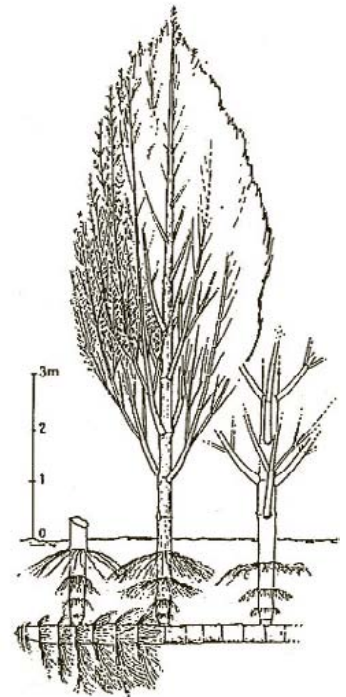
L'apex des tiges est terminé par une grande *cellule tétraédrique* longtemps considérée comme une cellule initiale. En fait, elle ne se divise que rarement et l'examen cytophotométrique révèle que l'activité prolifératrice se produit sur les flancs de ce point végétatif. Le méristème latéral, constitué de cellules aplaties, à rapport nucléocytoplasmique élevé, forme un *anneau initial* primitif à l'origine de l'émergence des ébauches foliaires. Il est déjà comparable à celui qui fonctionne chez les Dicotylédones (voir Tome 2). Sur les tiges alternent régulièrement des côtes, ou carènes, et de profondes vallécules, d'où un contour très sinueux des sections transversales.



4-81. Apex d'une tige
(sporophyte) (d'après R. Buvat).



4-82. Réseau moléculaire
d'un gel de silice.



4-83. Port de calamites. ►

On trouve le plus souvent le moule interne des tiges désarticulées.

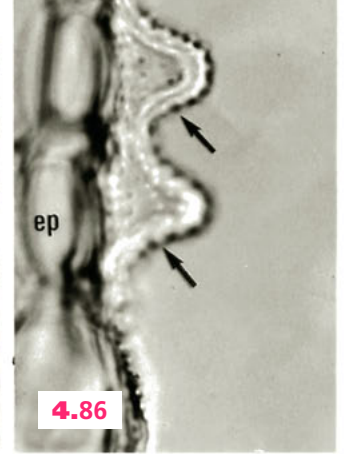
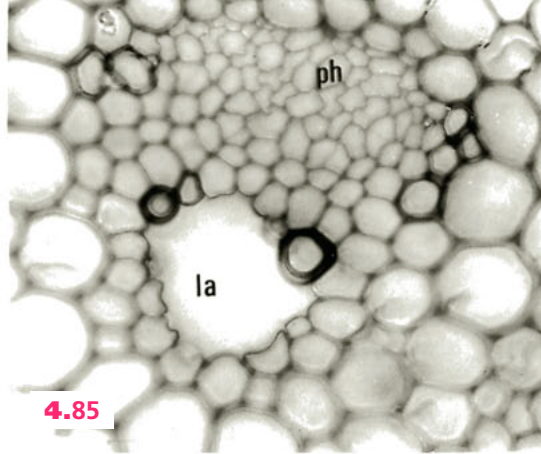
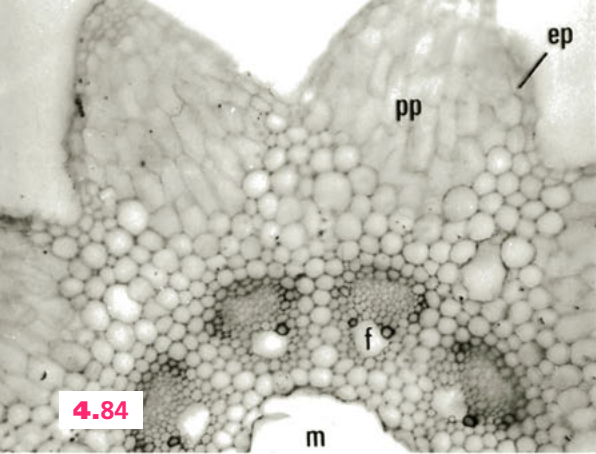
L'anatomie témoigne de deux adaptations :

- la présence de parenchyme palissadique chlorophyllien dans les carènes compense, par son activité photosynthétique, la réduction des feuilles ;
- la formation de grandes lacunes aérifères par résorption cellulaire (résorption de la moelle, de la plus grande partie du xylème, du parenchyme dans les vallécules) est une manifestation de la vie en milieu humide ou marécageux.

La silicification des tissus de surface commence très tôt et se poursuit pendant toute la différenciation cellulaire. Les silicates du sol libèrent de l'acide monosilicique $\text{Si}(\text{OH})_4$ qui est transporté dans la plante jusqu'aux épidermes. Il est polymérisé en « gel de silice » $\text{SiO}_2 \cdot n \text{H}_2\text{O}$ dont les premières traces apparaissent et migrent sous forme de microglobules denses entre plasmalemme et paroi. Arrivés en périphérie ils s'agrègent en encroûtements très compacts et denses (silice amorphe et hydratée). Dans une tige adulte, la silice peut dépasser 25 % du poids de matière sèche.

« Articulées » • Prêles fossiles

Les *Equisetum* actuels sont les représentants d'un groupe autrefois très abondant et constitué d'espèces de grande taille. Ils ont laissé des empreintes bien reconnaissables à leur structure cannelée ; souvent les entrenœuds se sont séparés les uns des autres en « articles » (d'où le nom du groupe) généralement très volumineux. Les calamites sont parmi les plus typiques : ces « prêles géantes » étaient des arbres pouvant atteindre 20 à 30 mètres. Ils faisaient partie des principaux composants de la *flore houillère* (carbonifère).

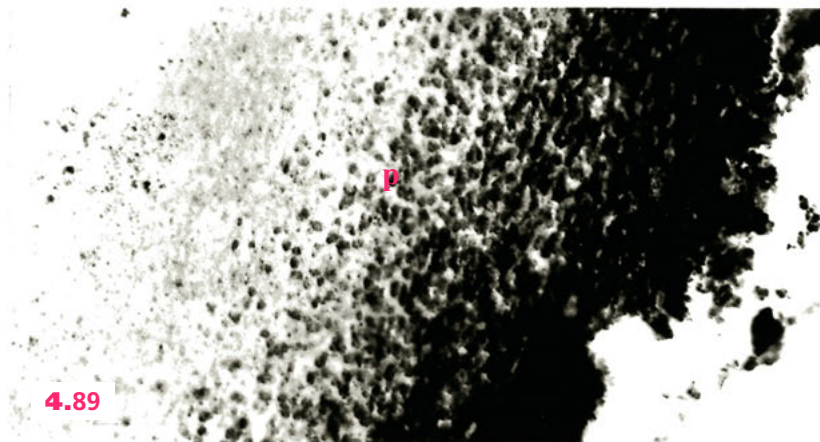
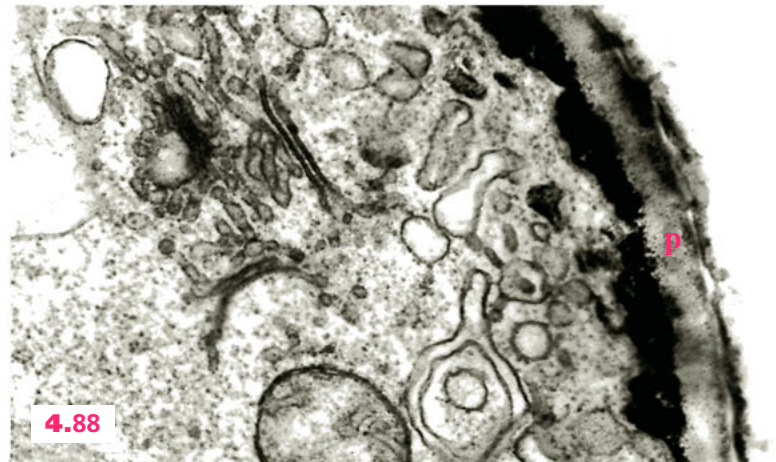
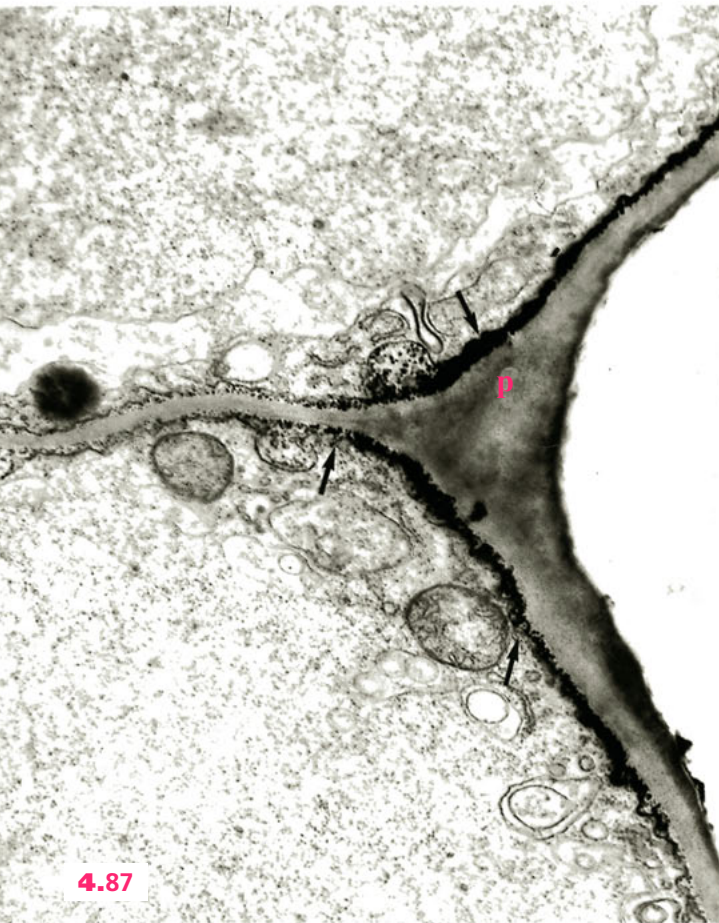


4-84 à 4-86. Anatomie d'une tige chlorophyllienne.

4-84. Portion de section transversale ; **ep**, épiderme ; **pp**, parenchyme palissadique dans une carène ; **f**, faisceau conducteur en cercle ; **m**, moelle résorbée ($\times 150$).

4-85. Un faisceau conducteur avec lacune aérifère, **la**, à la place du xylème ; **ph**, phloème ($\times 400$).

4-86. Épiderme, **ep**, avec revêtement siliceux (flèches) ($\times 800$).



4-87 à 4-89. Silicification des parois épidermiques (Clichés D. Robert).

4-87. Cellule de revêtement au stade jeune. Apparition et migration de microparticules siliceuses entre plasmalemme et paroi, **p** (flèches) ($\times 15\ 000$).

4-88. Détail de la région externe ($\times 40\ 000$).

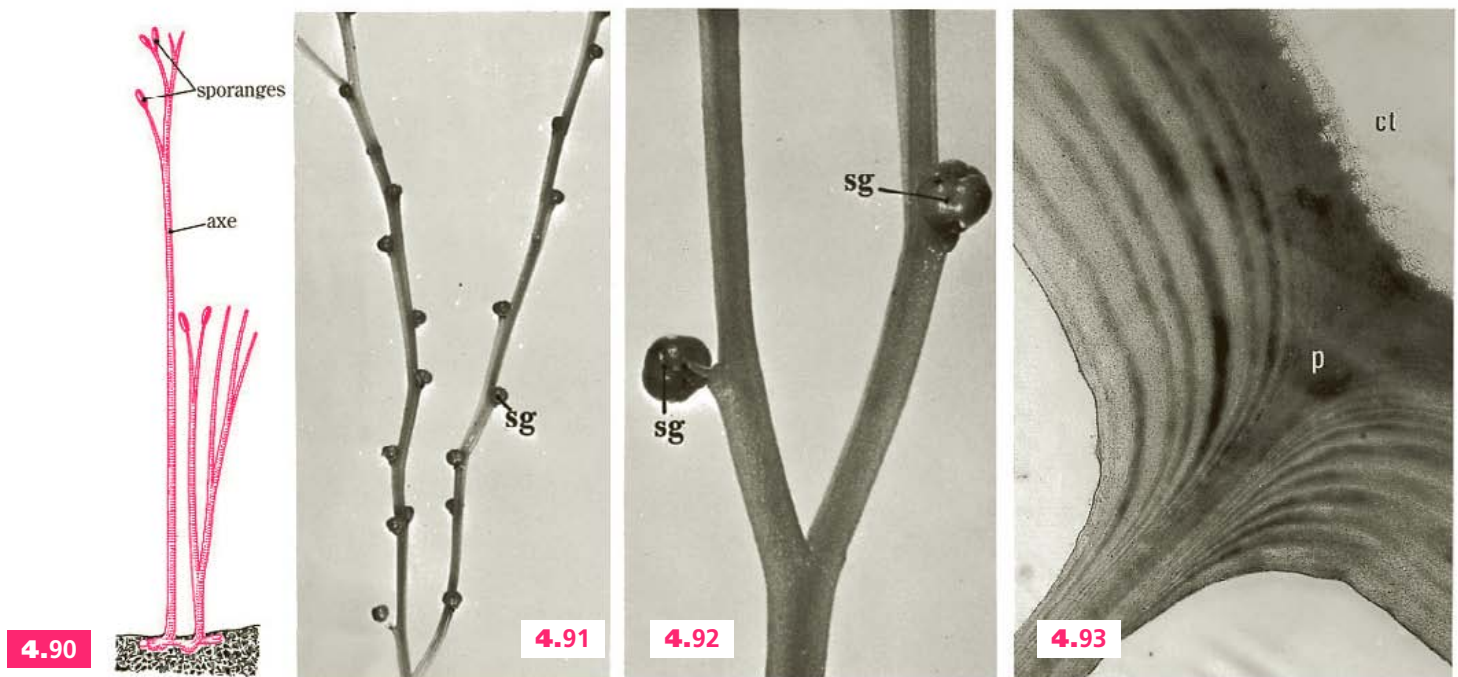
4-89. Fin de différenciation. Fusion et formation en surface de concrétions d'opale ($\times 15\ 000$).

Psilophytes • Psilotum

Les *Psilotum* actuels vivent dans les forêts tropicales. Ils ont une organisation singulière dans laquelle dominent des axes *dichotomiques*. Il n'y a pas de racines mais seulement des rhizoïdes. Les feuilles sont absentes ou réduites à des écailles non vascularisées. Les axes sont parcourus par une stèle de type primitif ou *protostèle* constituée par un cylindre de xylème entouré de phloème. Ils portent à maturité des sporanges globuleux. Les spores germent en donnant des prothalles bisexués (isosporie et isoprothallie).

Ces Ptéridophytes sont les vestiges d'un groupe très ancien qui a connu son épanouissement il y a 400 millions d'années environ. Découvertes au début de ce siècle dans les sédiments – dévonien du Continent des Vieux Grès rouges en Écosse (« flore de Rhynie » dont le type est *Rhynia*), les Psilophytes – de *psilos* = dégarni, par référence à leur tige sans feuille – ont été trouvées ensuite dès le silurien. Ses premiers représentants vivaient dans les milieux lagunaires ou marécageux. Ils doivent leur intérêt au fait qu'ils ont été parmi les toutes premières plantes vasculaires à réaliser la conquête du milieu terrestre.

C'est donc un *groupe pionnier* de première importance paléo-écologique et évolutive. À ce titre, il a suscité de nombreuses recherches et a été au centre de discussions pour savoir s'il fournit réellement un *archétype* des Plantes Vasculaires. Le port érigé en milieu aérien est obtenu par un renforcement de lignine des tissus vasculaires et par des parois épaisses dont les microfibrilles de cellulose sont entrecroisées (texture en contreplaqué). La protection contre la dessiccation est assurée par un épiderme à cuticule bien différenciée.



4-90. *Rhynia*. Fossile dévonien. Structure axiale sans feuille ni racine. Sporangies terminaux.

4-91 et 4-92. Axe dichotomique de *Psilotum* (*P. nudum*). sg, sporange ($\times 1/2$ et $\times 2,5$).

4-93. Épiderme de *Psilotum*. Ultrastructure stratifiée d'une paroi, p ; ct, cuticule ($\times 15\,000$).

5 Vers les plantes à fleurs et à graines

Préphanérogames ou Préspermaphytes

Les Ptéridophytes du paysage végétal actuel ne représentent que la partie visible d'un iceberg. L'étude des documents anciens montre qu'ils ont formé le *groupe souche* dont sont issues les lignées vasculaires maintenant dominantes : les Plantes à Fleurs (**Phanérogames**) ou Plantes à Graines (**Spermaphytes**).

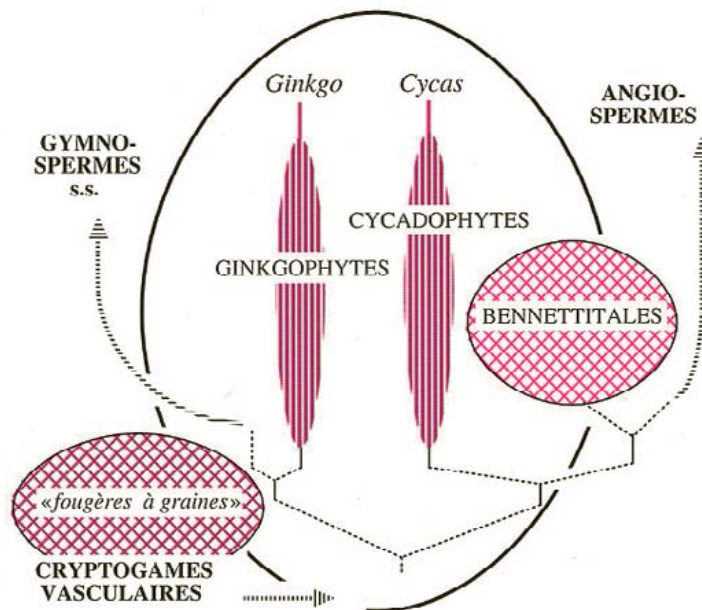
Le groupe a exprimé une potentialité de développement et d'adaptation extraordinaire. Dès le carbonifère, il est représenté par de grands arbres constituant des peuplements vastes et luxuriants : la forêt houillère. Dans les nouveaux espaces devenus *producteurs* de matières organiques, sont apparus des animaux *consommateurs* directs ou indirects des biomasses végétales aériennes. Des lignées, un temps prédominantes, ont laissé la place à des groupes pourvus d'organes plus performants pour résister à la pression évolutive. La réussite

et l'expansion des Plantes Vasculaires est donc une histoire aux conséquences réellement fascinantes. Elle a suscité une abondante littérature et beaucoup d'hypothèses car les documents disponibles comportent des chaînons manquants, notamment entre « Plantes sans Fleurs » et « Plantes à Fleurs ».

C'est dans cette perspective qu'a été distingué l'embranchement des **Préphanérogames** ou **Préspermaphytes** remarquable par son mode de fécondation et son appareil floral archaïque. C'est un groupe essentiellement fossile dont il reste quelques survivants : les cycas et le ginkgo. Ce sont donc des témoins exceptionnels d'une importante étape évolutive de la sexualité végétale.

Si la **notion de fleur** paraît évidente à première vue, elle est, en fait, difficile à délimiter avec précision à cause de la grande variété de systèmes et de formes qu'elle recouvre. Au sens courant du terme, la fleur est un ensemble plus ou moins condensé de pièces, différentes des feuilles, dont certaines sont spécialisées dans la reproduction (étamines produisant le pollen, carpelles portant les ovules) et d'autres forment un périanthe protecteur (sépalés et pétales). Il a été vu dans le chapitre précédent que chez des Ptéridophytes apparaît déjà une nette tendance à sexualiser le sporophyte. Un des caractères distinctifs des Préphanérogames est de produire des *ovules* chargés de réserves *avant* la fécondation : ce sont des **prégraines** dans lesquelles l'embryogénèse se fait sans nécessaires relations physiologiques avec la plante-mère.

C'est donc un processus proche de l'**oviparité** animale (alors que les Angiospermes se reproduisent selon un mode analogue à la viviparité). Autre point notable, la fécondation a coutume de faire intervenir un spermatozoïde nageur (**zoïdogamie**) mais elle devient **interne**. C'est la dernière fois au cours de l'évolution végétale que se différencie une cellule flagellée.



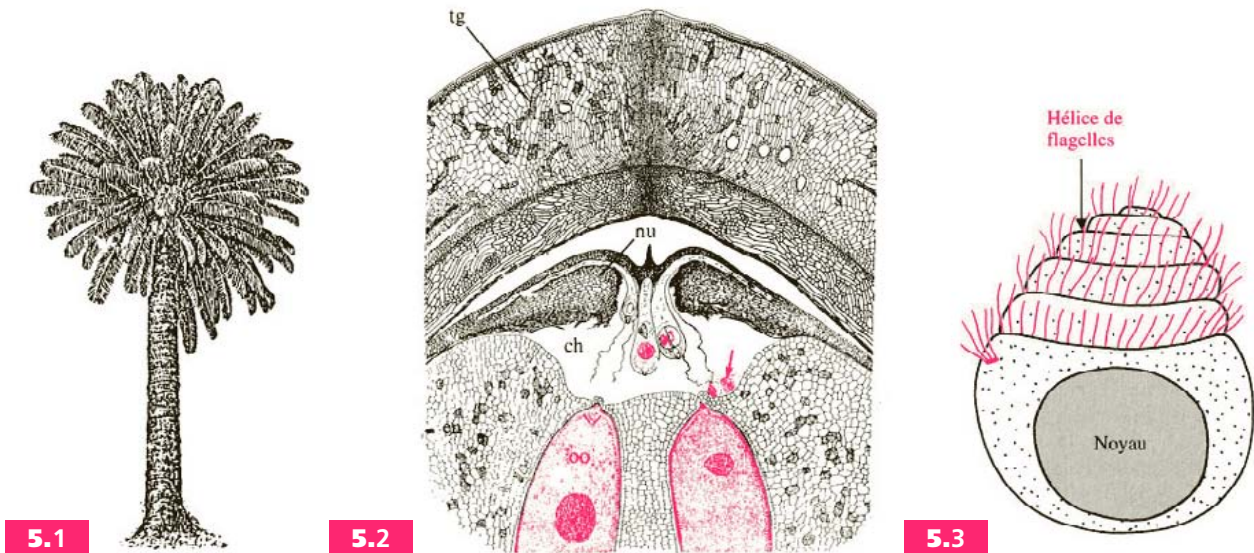
Cycas

D'origine tropicale, les cycas sont souvent cultivés comme plantes ornementales en serre ou en pleine terre dans le sud (Côte d'Azur, où on les prend parfois pour de jeunes palmiers).

Il existe des pieds mâles et des pieds femelles distincts : ce sont des sporophytes. Le cycle comporte bien une *phase gamétophytique* mais elle est *encore plus réduite* que celle des Ptéridophytes hétérospores type sélaginelle (voir p. 108, fig. 4-68). Le prothalle ♀ constitue un massif cellulaire haploïde restant *inclus* ou *endosperme* (phénomène d'**endoprothallie**). Dans celui-ci se différencient, sur place, des archégones avec chacun un très gros oosphère (visible à l'œil nu). Endosperme et nucelle sont protégés par de forts téguments et l'ensemble constitue un *ovule*. Les macrosporophylles sont des organes désormais entièrement spécialisés dans la reproduction femelle et auxquels on donne le nom de *carpelles*. Les cônes mâles sont des groupes de microsporophylles qui produisent des microspores ou grains de *pollen* dont le contenu haploïde est à l'origine du gamétophyte ♂.

Plusieurs faits essentiels caractérisent le mode de fécondation :

1. dans le nucelle s'est formée, par résorption cellulaire locale, une *chambre pollinique* qui se remplit de liquide ;
2. l'ovule est volumineux car endosperme et oosphères se sont chargés de réserves *avant* et indépendamment de la fécondation ;
3. chaque gamétophyte ♂, très réduit, produit deux *spermatozoïdes* flagellés qui nagent dans la chambre pollinique vers les oosphères. Malgré la situation aérienne de l'ovule, grâce à cette « micropiscine » la *fécondation reste typiquement aquatique (zoïdogamie)* ;
4. l'embryon peut se développer dans des ovules détachés de la plante-mère ; il n'y a pas nécessairement de relation trophique ou hormonale entre sporophyte et embryon comme dans une graine authentique. Il n'y a pas non plus de forte déshydratation finale ni d'entrée en vie ralentie. L'ovule est donc une *prégraine* dont le développement illustre bien un phénomène d'*oviparité*.



5-1 à 5-3. Cycas.

5-1. Port du pied feuillé (sporophyte) (2-4 m de haut).

5-2. Chambre pollinique, **ch**, dans un ovule avant la fécondation. Plusieurs tubes polliniques germés dans le nucelle, **nu**, libèrent des spermatozoïdes nageurs (flèches). **oo** : oosphère ; **en**, endosperme ; **tg**, tégument (d'après C.J. Chamberlain).

5-3. Un spermatozoïde. Il comporte plusieurs milliers de flagelles.



5.4



5.5

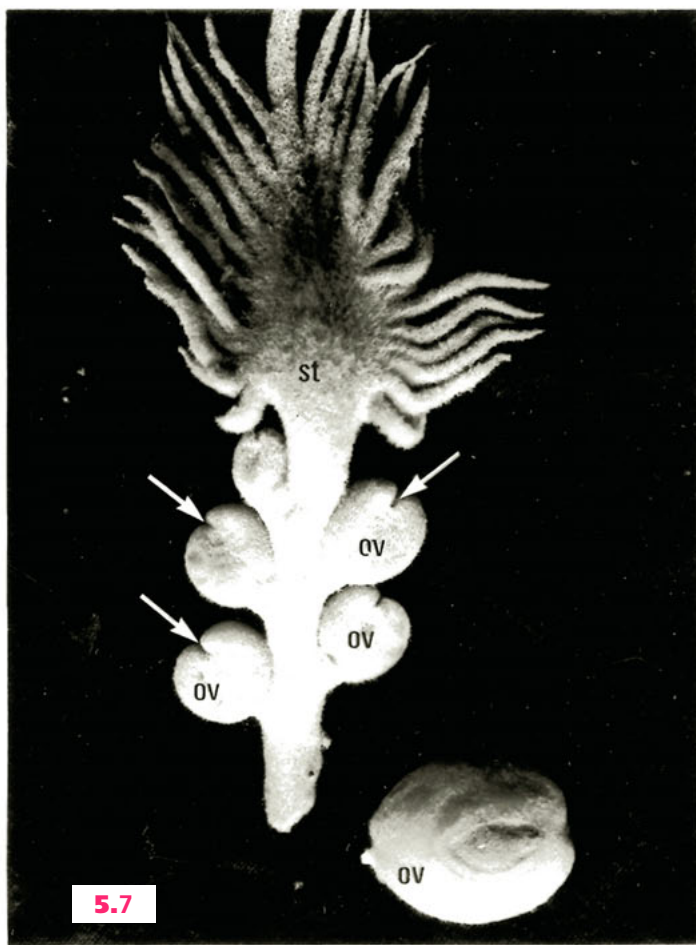
5-4 et 5-5. Stade végétatif et stade reproducteur.

5-4. Émergence de jeunes feuilles sur l'apex. Les jeunes folioles sont en crosse.

5-5. Cône femelle formé d'un groupe de carpelles.



5.6



5.7

5-6 et 5-7. Carpelles et ovules.

5-6. Aspect en place dans le cône ; ov, ovule ; st, partie stérile.

5-7. Carpelle détaché. Les flèches indiquent l'emplacement du micropyle par où entre le pollen (grandeur naturelle).

Le ginkgo

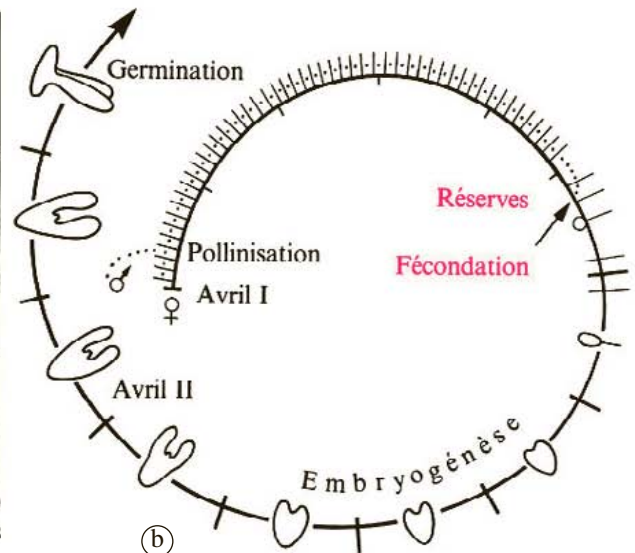
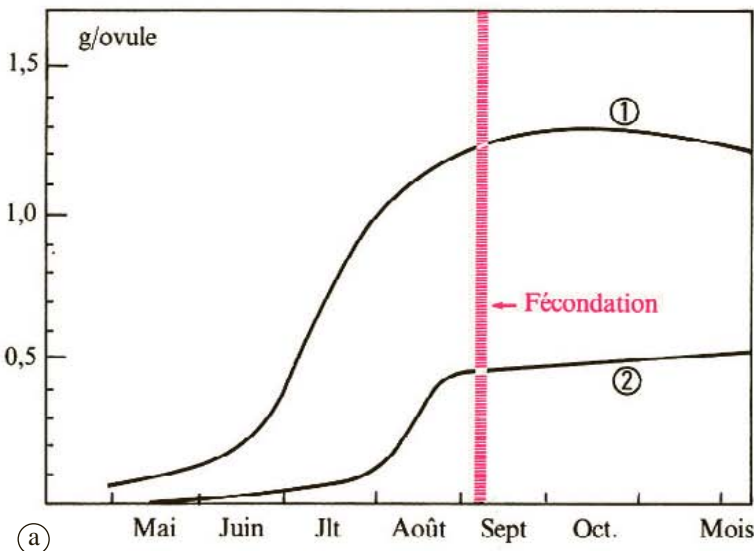
C'est un arbre élancé, de grande taille (30 m) aux feuilles caduques en forme d'éventail échancré. Il n'en existe plus qu'une espèce, le *Ginkgo biloba*, qui, à l'état spontané ne se trouve que dans des régions montagneuses de Chine. Mais, en dehors de ce dernier *refuge naturel*, il est fréquemment cultivé comme plante ornementale dans les parcs des régions tempérées. Il est surnommé *arbre aux 40 écus* (sans qu'on sache exactement si c'était, au départ, par référence à la couleur jaune d'or somptueuse qu'il prend en automne ou par allusion au prix payé pour les premiers exemplaires introduits en Europe au XVIII^e siècle).

Arbre le plus ancien parmi les espèces ligneuses actuelles, relique à propos de laquelle Darwin parlait déjà de « fossile vivant », il présente une reproduction archaïque zoïdogame. Il existe des pieds mâles produisant et émettant du *pollen* et des pieds femelles portant des *ovules*. Ceux-ci ont l'aspect d'abricots mais ce ne sont pas des fruits. Ils ont une organisation interne proche de celle des cycas : le prothalle ♀ reste inclus, sous forme d'endosperme ; les spermatozoïdes multiflagellés nagent dans une chambre pollinique creusée dans le nucelle. Le développement est lent mais régulier et se déroule jusqu'à la fécondation sans déshydratation et peut se poursuivre sans relation avec la plante-mère. Absence de « gestation » et synthèse de réserves *avant* et indépendamment de la fécondation font dire de façon imagée que le ginkgo est une *plante ovipare* ou un *arbre qui produit des œufs*.



5-9. Un arbre qui résiste au temps et à la pollution.

Le ginkgo est un des rares ligneux qui survit dans l'environnement vicié des métropoles très denses. Utilisé comme plantation d'alignement dans les rues de New York, il fournit un curieux contraste entre « ancien et moderne ».



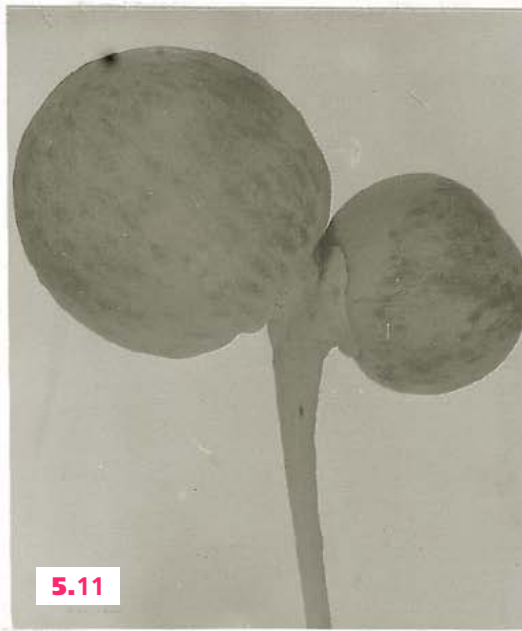
5-8. Développement de l'ovule (d'après M. Favre Duchartre).

a. Augmentation du poids de matière fraîche (1) (hydratation) et du poids de matière sèche (2) (synthèse de réserves) avant la fécondation.

b. Chronologie (pour des arbres cultivés en Île de France).



5.10



5.11



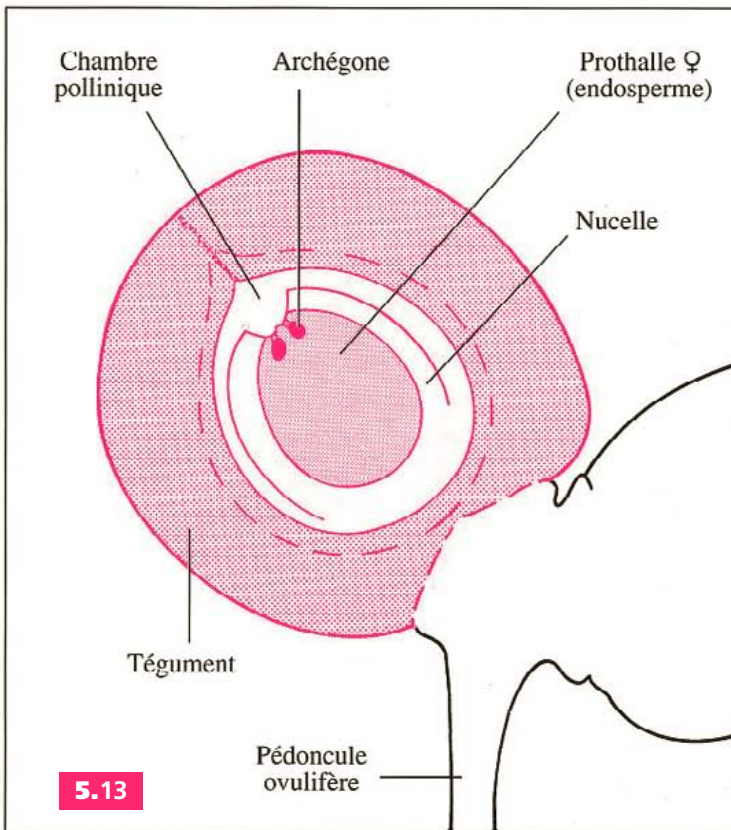
5.12

5-10 à 5-12. Rameau femelle.

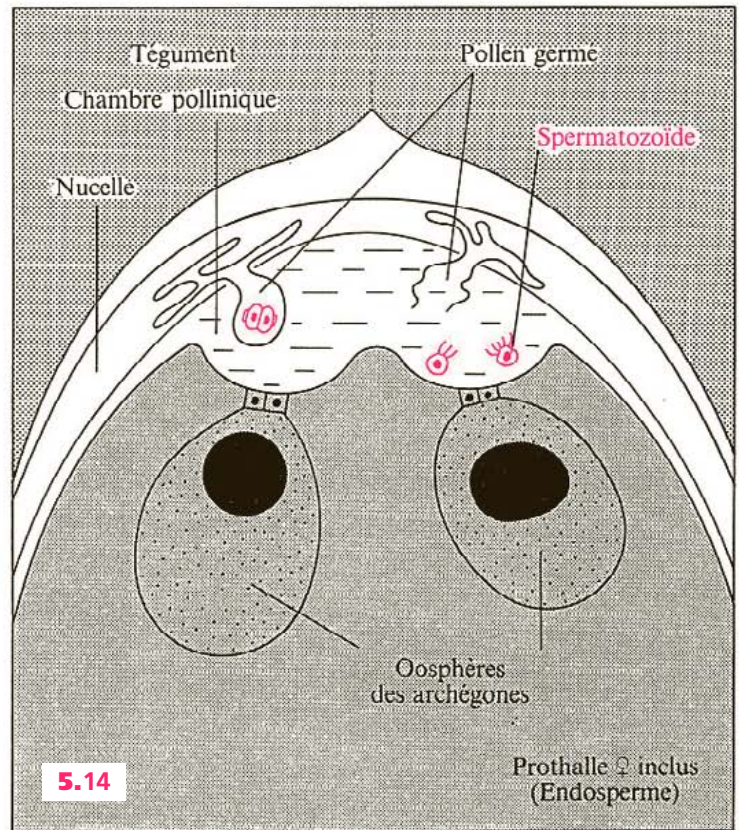
5-10. Vue d'ensemble avec feuilles et ovules.

5-11. Ovules sur leur pédoncule (grandeur nature).

5-12. Feuille bilobée.



5.13



5.14

5-13 et 5-14. Organisation de l'ovule.

5-13. Coupe longitudinale correspondant à la figure 5.11.

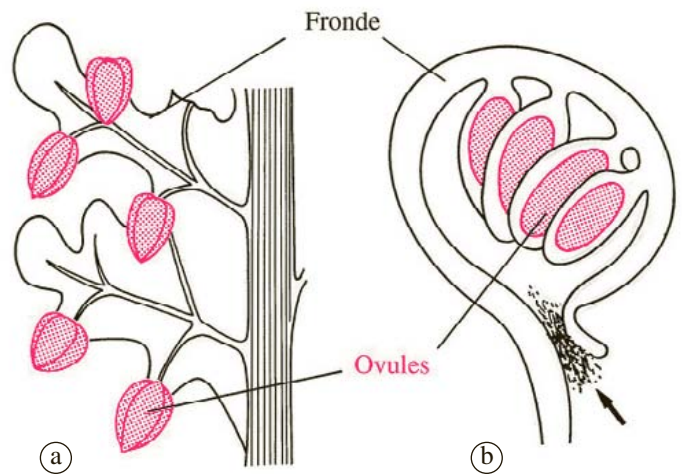
5-14. Détail de la chambre pollinique et des gamètes.

États préfloraux disparus

Plusieurs lignées ont atteint le niveau évolutif préphanérogame. Certaines sont entièrement fossiles ; elles ont connu leur apogée à l'ère primaire ou à l'ère secondaire.

Des plantes à ovules étaient déjà abondantes au carbonifère : ce sont les *Ptéridospermées* qui ont laissé de nombreuses empreintes sur les schistes houillers (exemple : *Pecopteris*). Longtemps considérées comme des fougères puis comme des « fougères à graines » (d'où leur nom), leurs frondes portent, en fait, sur leur bord des ovules avec prothalle inclus.

On a voulu y voir les ancêtres des plantes à fleurs. Le réceptacle floral est renflé et allongé ; les ovules sont placés dans une cavité presque close, évoquant les pistils des Angiospermes. Mais les feuilles staminales ont, en général, des caractères de fougères (grandes feuilles ramifiées portant une double rangée de microsporangies). Cet ordre fossile s'est éteint à la fin de l'ère secondaire, sans filiation certaine avec les groupes actuels.



5-15. Ère Primaire : prégraine et préovaire.

a. *Pecopteris*.

b. *Caytonia*. Les ovules sont logés dans un repli de la fronde formant un utricule globuleux, à ouverture papilleuse par laquelle entrent les microspores.



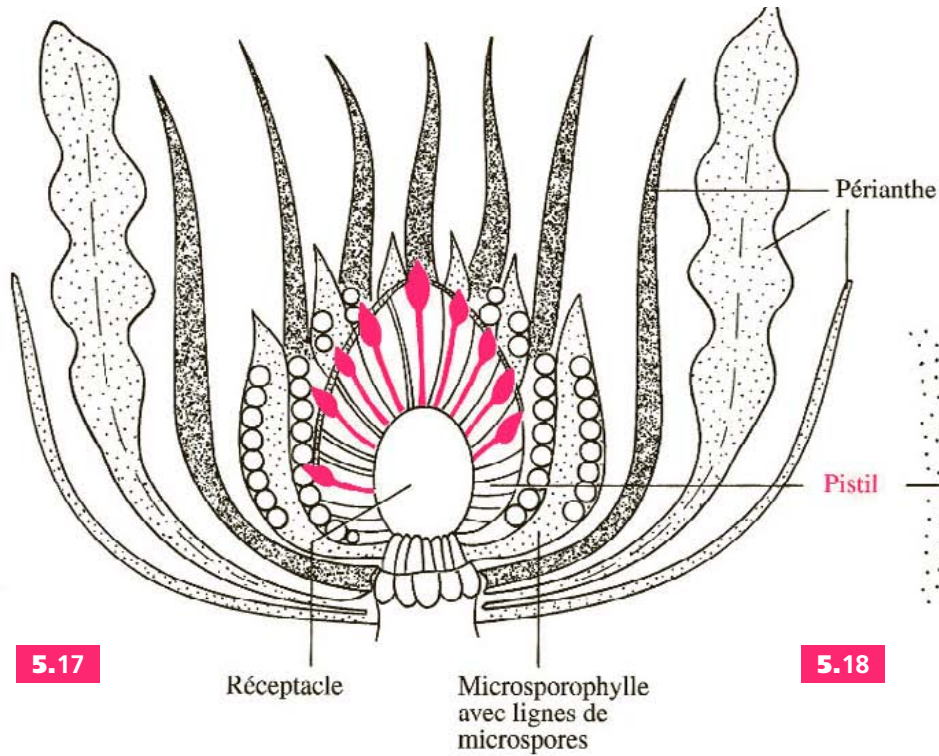
Parmi la diversité des états préfloraux fournis par les nombreux échantillons retrouvés, deux faits sont à relever car ils trouveront leur pleine réussite avec les Angiospermes :

- * tendance à encore améliorer l'enveloppement et la protection des ovules en les enfermant dans un nouveau compartiment clos qui préfigure l'*ovaire* (essai d'angiospermie : ex. *Caytonia*).

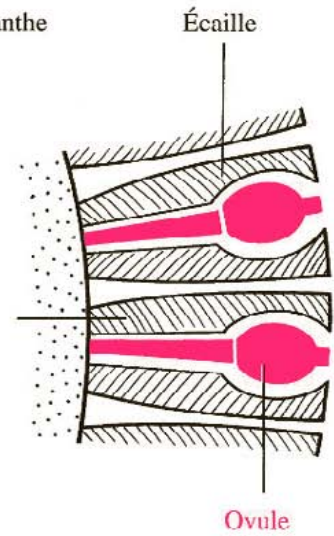
- * tendance à réaliser des appareils reproducteurs contractés dont le plan d'organisation général, souvent hermaphrodite avec périanthe, évoque celui des fleurs actuelles. C'est le cas des *Bennettitales*, fossiles énigmatiques aux affinités incertaines, de l'ère Secondaire.

◀ 5-16. Ère secondaire.

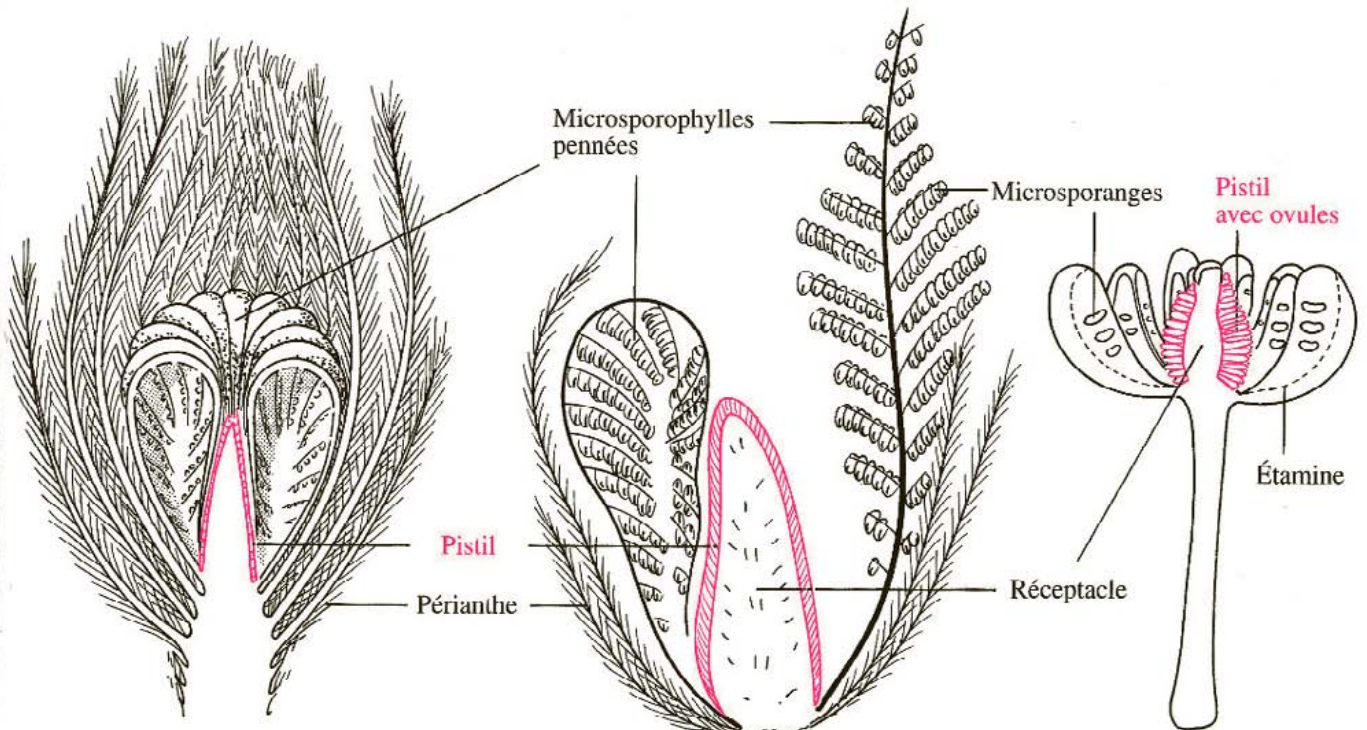
Reconstitution d'une Bennettitale (un tel type est fréquemment représenté dans les dioramas dans les terrains à dinosaures...).



5.17



5.18



5.19

5.20 a

5.20 b

5-17 à 5-21. Organisations préflorales hermaphrodites de Bennettitales.

5-17. Vue d'ensemble d'une coupe axiale. – 5-18. Détail du pistil.

5-19. Bouton avec microsporophylles repliées sur l'axe. – 5-20 a. Épanouissement des grandes microsporophylles pennées. – b. Autre spécimen avec pièces ♂ épaisses et courtes identiques à des étamines (d'après L. Emberger et M. Chadeaud).

La conquête progressive des continents

La **sortie des eaux** au cours des temps géologiques apparaît comme un des faits majeurs de l'évolution. Elle implique des adaptations à des conditions tellement nouvelles qu'elle a été qualifiée de « révolution biologique ». L'installation des plantes (qui, grâce à leur photosynthèse, sont les *producteurs primaires* de substances organiques et les premiers maillons des chaînes alimentaires) fut le *préalable nécessaire* pour que les animaux puissent s'établir à leur tour sur les continents :

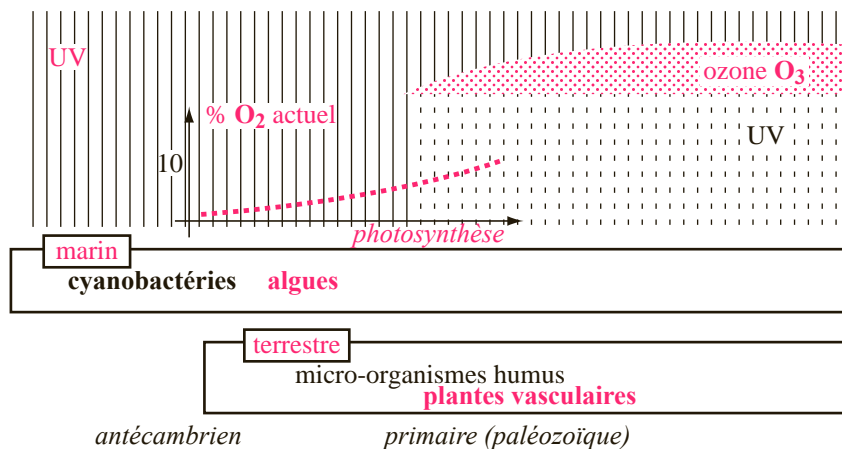
– **dans l'eau** les conditions sont relativement stables ; le milieu est **porteur** car la pression hydrostatique (« poussée d'Archimède » dirigée vers le haut) équilibre à peu près la pesanteur ; les échanges ont lieu sous forme dissoute et peuvent se faire sur toute la surface de sorte que soutien, transport ou absorption ne sont pas les contraintes majeures. En revanche, la filtration des rayons lumineux limite rapidement la photosynthèse en profondeur (p. 12). Ce milieu aquatique est le domaine des *algues* dont le *thalle* est peu différencié : les innovations concernent surtout l'acquisition de pigments photosynthétiques surnuméraires qui tendent à compenser le **déficit lumineux** ;

– **dans l'air**, le spectre solaire s'étale largement. Les contraintes principales sont différentes : grande variabilité atmosphérique, milieu faiblement porteur, dessèchement... Le port érigé doit vaincre la pesanteur et la verticalité sépare les territoires éclairés des zones d'ancrage et d'absorption dans le sol. Il implique la différenciation en **organes** et **tissus** spécialisés (avec la **lignine** comme renfort de soutien et la **cuticule** comme revêtement protecteur hydrophobe). Le nom même de **Plantes Vasculaires** ou **Trachéophytes** souligne bien l'importance des *éléments conducteurs dans le plan d'organisation* .

Un facteur longtemps limitant l'installation de la vie sur les continents a été la faible teneur en *oxygène moléculaire* (O_2) avec, pour corollaire, l'absence de son dérivé, l'*ozone* (O_3), ce qui rendait l'atmosphère primitive à la fois défavorable à la respiration et transparente aux radiations ultraviolettes (létales pour les cellules). On estime que l'oxygène atmosphérique n'atteignait que 10 % de sa valeur actuelle aux environs du silurien, période où l'ozone a sans doute commencé à jouer son rôle d'écran.

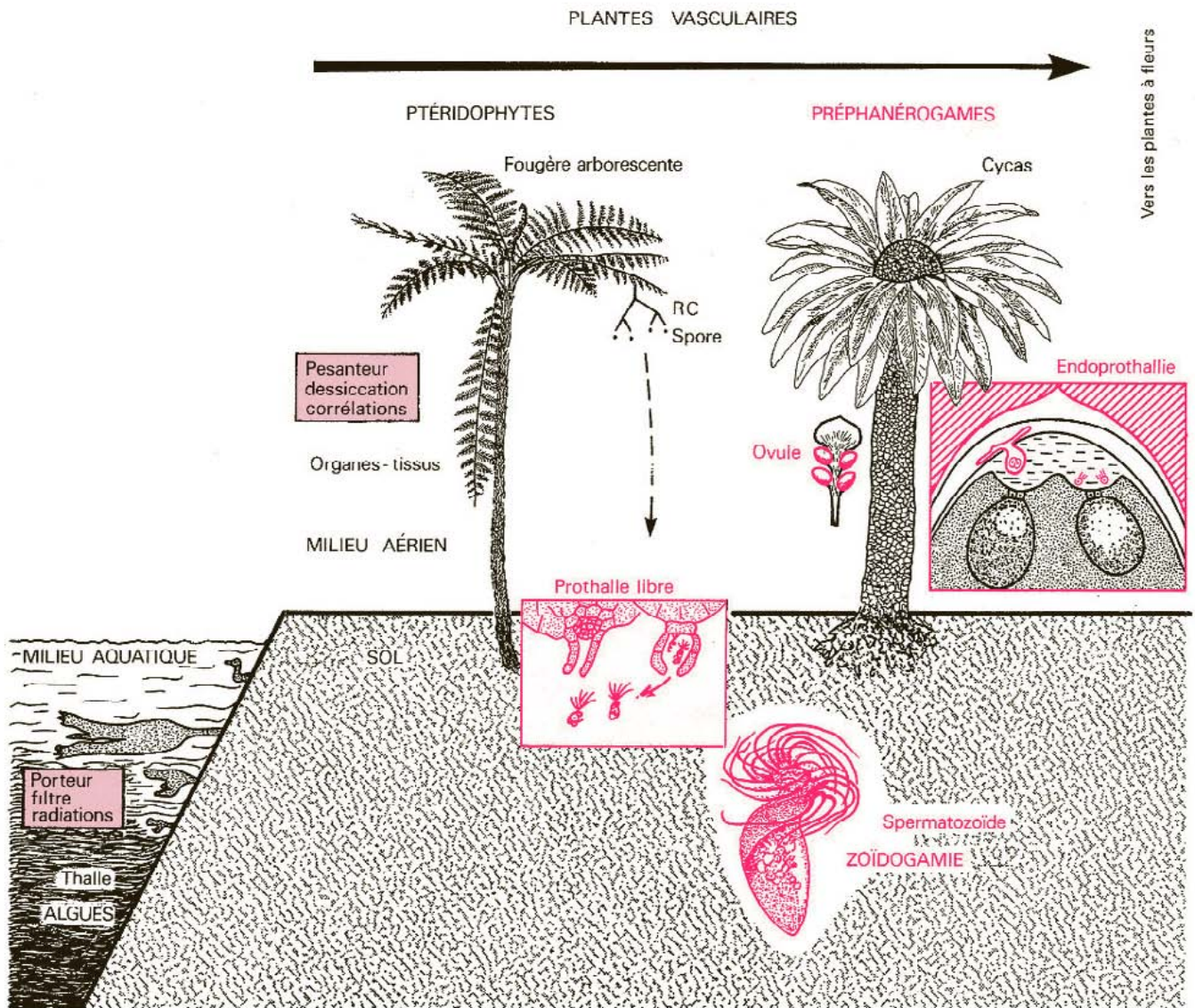
Par l'activité biologique, l'atmosphère terrestre, de réductrice est devenue oxydante.

On notera que cette masse d'oxygène qui a augmenté progressivement est le produit même de la photosynthèse, remarquable illustration du rôle primordial du végétal (pas seulement alimentaire).



5-21. Le vivant « créateur de son milieu ».

Activité photosynthétique, production d'oxygène O_2 et d'ozone O_3 , initialement à partir d'organismes chlorophylliens aquatiques (cyanobactéries, algues). Les Plantes Vasculaires ne sont apparues qu'après la formation de l'écran protecteur d'ozone et l'augmentation de la teneur en oxygène.



5-22. Affranchissement du milieu aquatique.

L'**appareil végétatif** s'est très tôt adapté aux conditions aériennes (port érigé permettant de « monter vers la lumière », système souterrain racinaire assurant ancrage et absorption, tissus vasculaires conducteurs coordonnant les territoires différenciés, surface épidermique protectrice, etc...).

La **reproduction sexuée**, en revanche, ne se libère que très progressivement du milieu aquatique. Deux exemples l'illustrent : *a.* une Ptéridophyte (ici, une fougère arborescente) avec fécondation externe d'un spermatozoïde et d'une oosphère produits par un gamétophyte, ou prothalle, indépendant ; *b.* une Préphanérogame (ici un cycas) avec fécondation à l'intérieur d'un ovule aérien, avec construction d'une chambre pollinique aquatique et encore des spermatozoïdes flagellés et nageurs (zoïdogamie).

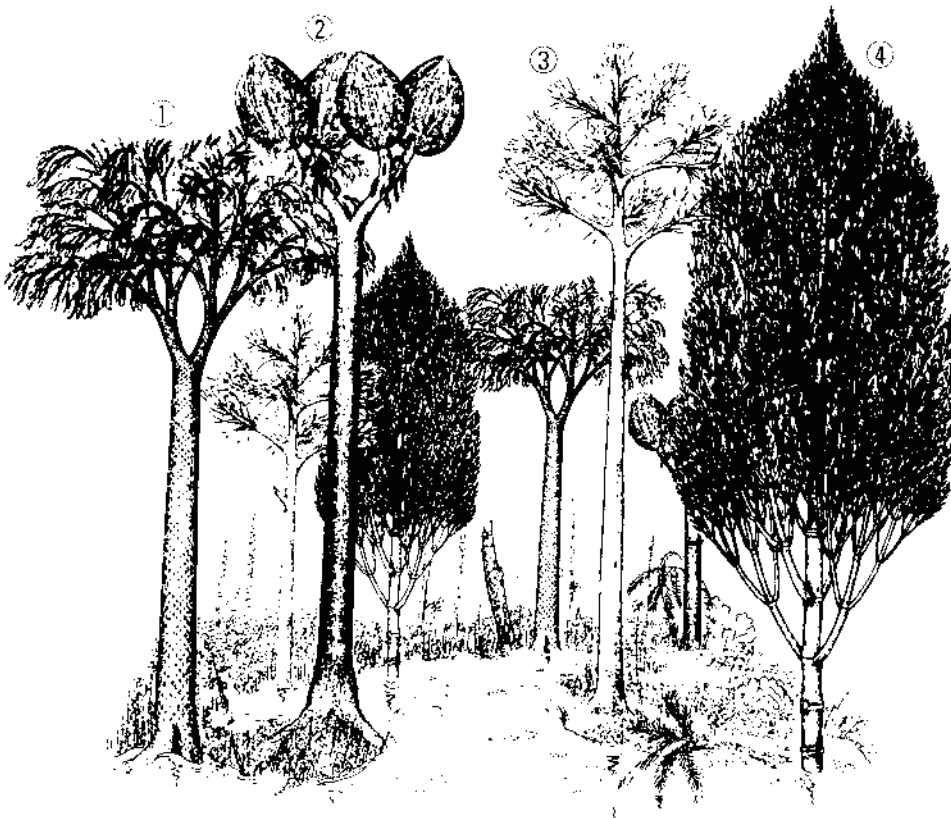
Dans les Phanérogames **s.s.**, les noyaux mâles n'ont plus d'appareil cinétique et sont portés par des tubes polliniques (siphonogamie).

C'est vers la période silurienne qu'ont pu se développer dans les zones humides des colonies de bactéries, de cyanobactéries, d'algues vertes, ainsi que de lichens, organismes symbiotiques supportant les *conditions extrêmes* et qui sont encore actuellement les *colonisateurs des sols arides* (p. 48). La découverte de *spores* (formes de résistance et de dissémination) datées de près de 500 millions d'années conduit à penser que la flore terrestre primitive comprenait des organismes dont la physiologie devait se rapprocher de certaines Bryophytes (capacité de déshydratation et de *reviviscence*, p. 82). L'ensemble a participé à la formation des premiers sols organiques.

L'émergence des premières Plantes Vasculaires (**Ptéridophytes**) date approximativement de 400 millions d'années. Elle se situe vraisemblablement au niveau des *Algues Vertes* (ou d'ancêtres communs) à cause d'analogies fonctionnelles et biochimiques dont les plus évidentes concernent les mécanismes de photosynthèse et de capture de la lumière (mêmes pigments photorécepteurs : chlorophylles *a* et *b*, absence de phycobiline, synthèse d'amidon intraplastidal...).

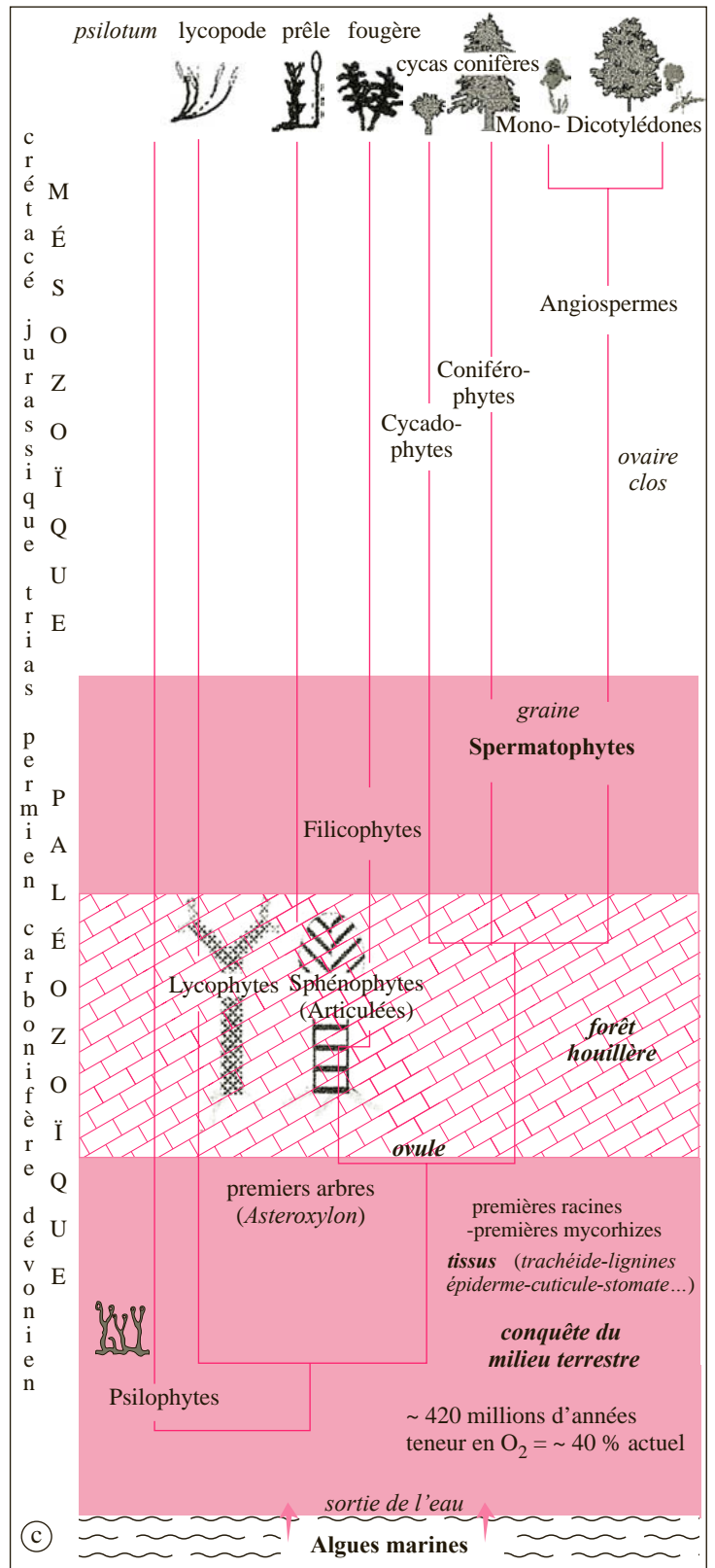
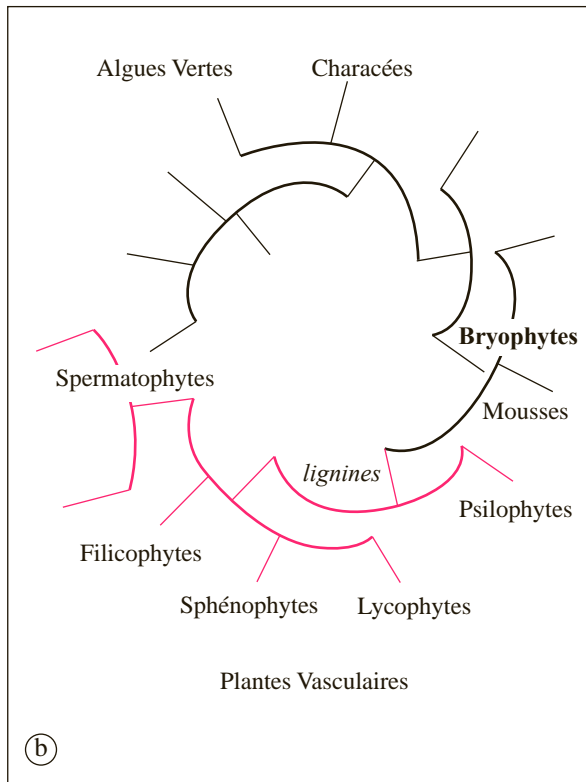
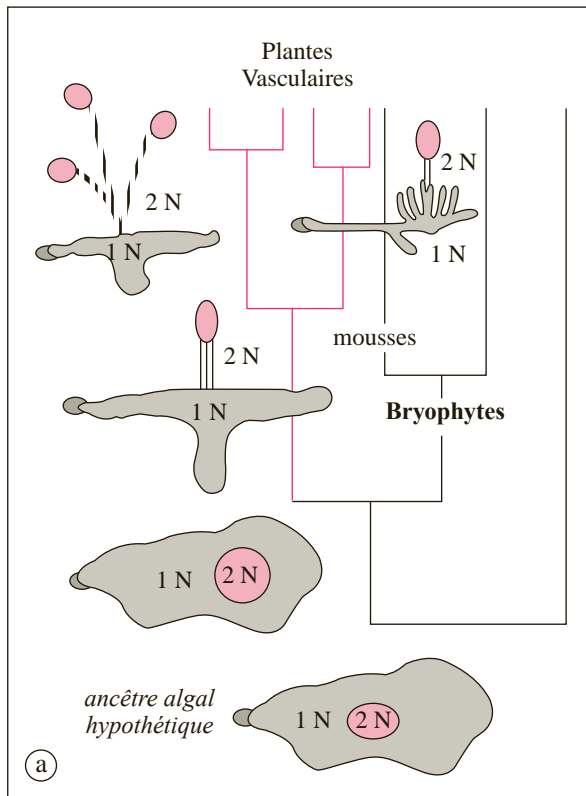
La réussite de l'**appareil végétatif vascularisé** a été rapide (à l'échelle géologique) puisque, dès le carbonifère, se développaient des arbres de grandes dimensions et une *forêt houillère* luxuriante. La **reproduction sexuée**, en revanche, fut lente à s'affranchir du milieu liquide. Au cours de l'évolution, le spermatozoïde reste longtemps flagellé. Il atteint l'oosphère en nageant d'abord dans le milieu extérieur (Ptéridophytes, prothalle indépendant) puis dans la chambre pollinique de l'ovule (Préphanérogames, *endoprothallie*). Cette **zoïdogamie** sera remplacée par la **siphonogamie** lorsque le *tube pollinique* portera les noyaux mâles jusqu'aux cellules femelles (plantes à fleurs) qui se développent en outre avec l'angiospermie, des systèmes de protection de la fécondation et de l'embryon (voir vol. 2).

La succession des flores est illustrée par des diagrammes dans lesquels l'épaisseur des rameaux indique, de façon approchée, les changements de biodiversité (p. 135) des groupes au cours du temps et les hiatus stratigraphiques. Ils mettent en évidence l'importance des Ptéridophytes au Paléozoïque.



◀ 5-23. Représentants de la forêt houillère.

Le biotope est marécageux. Parmi les plus caractéristiques figurent des Ptéridophytes de grande taille comme : (1) les lépidodendrons et (2) les sigillaires (Lycophytes), (4) les calamites (Sphénophytes), mais aussi des plantes à ovules : Ptéridospermées et (3) cordaïtes.



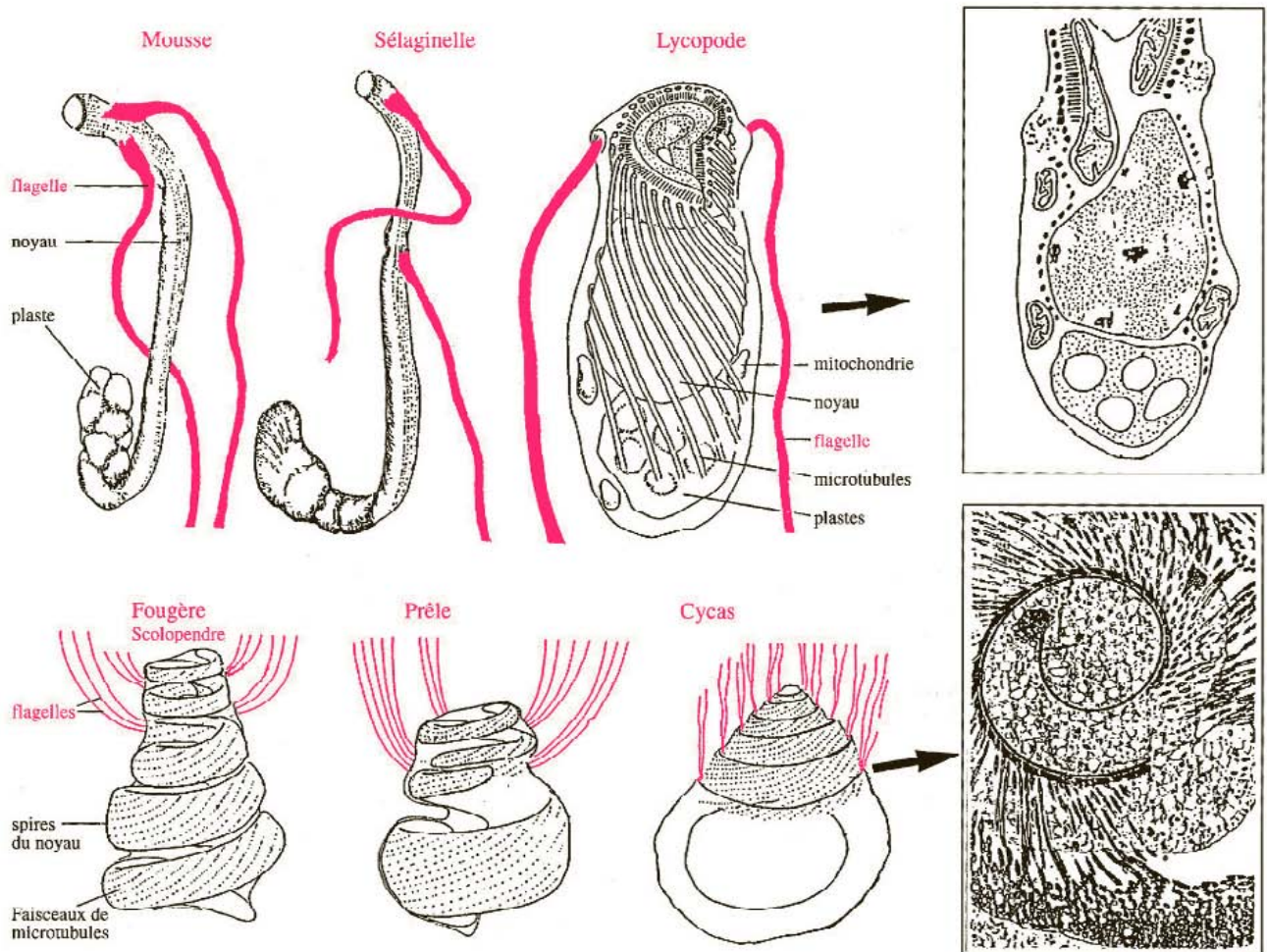
5-24. Évolution des Plantes Vasculaires.

a. Structuration du sporophyte ; **b.** Relations phylogénétiques des plantes terrestres à partir d'algues vertes vraisemblablement proches des Characées ; **c.** Successions des flores vasculaires sur les continents au cours des temps géologiques.

Résumé de la réduction des gamétophytes vers la protection de l'oosphère et la fin de la fécondation aquatique

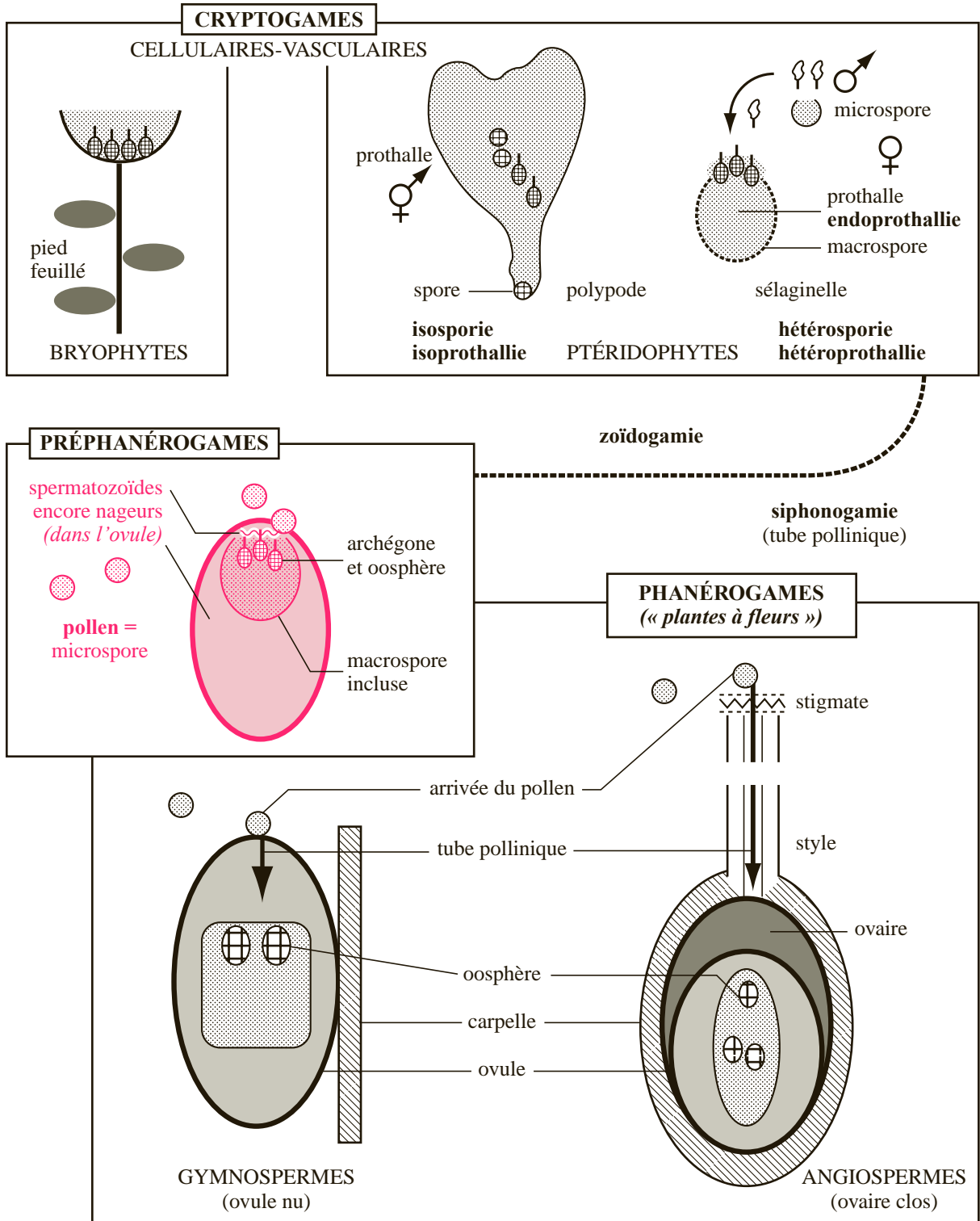
Les premiers groupes de plantes à Archégones ou « **groupes intermédiaires** » (Bryophytes, Ptéridophytes, Préphanérogames) produisent des **spermatozoïdes** nageurs. Ils restent donc *tributaires d'un milieu aquatique* (externe ou interne) pour atteindre l'oosphère. La spermatogénèse est en général marquée par l'étirement et l'enroulement du noyau avec condensation de la chromatine (il persiste des ARN-messagers à longue vie qui permettent le transfert de l'information paternelle au zygote avant que le décompactage de l'ADN mâle permette sa transcription). Le cytoplasme est réduit, en revanche l'appareil cinétique est très développé et comporte de longs flagelles locomoteurs – jusqu'à plus de cent – et associé à un cytosquelette complexe.

Cette **zoïdogamie** est remplacée dans les groupes suivants (**Phanérogames**) par une **siphonogamie** dans laquelle les noyaux mâles sont portés par un tube émis par le pollen. Alors que se réduisent les gamétophytes, les oosphères – et donc les futurs embryons – se trouvent de mieux en mieux protégés par l'**endoprothallie** et la structuration des **ovules**, d'abord nus (Gymnospermes), puis lovés dans les carpelles clos (Angiospermes).



5-25. Spermatozoïdes flagellés et nageurs d'Archégoniates primitifs.

Exemples. Les gamètes mâles ont un appareil locomoteur diversifié, bi ou multiflagellé, et ils sont donc encore tributaires d'un milieu aquatique (D'après D. Robert et cliché K. Norstog).



5-26. Gamétophytes comparés des Archégoniates.

Récapitulation de quelques exemples montrant la sexualisation et la réduction des gamétophytes, ainsi que le passage de la zoïdogamie à la siphonogamie.

Cryptogames – Phanérogames : où commence la fleur ?

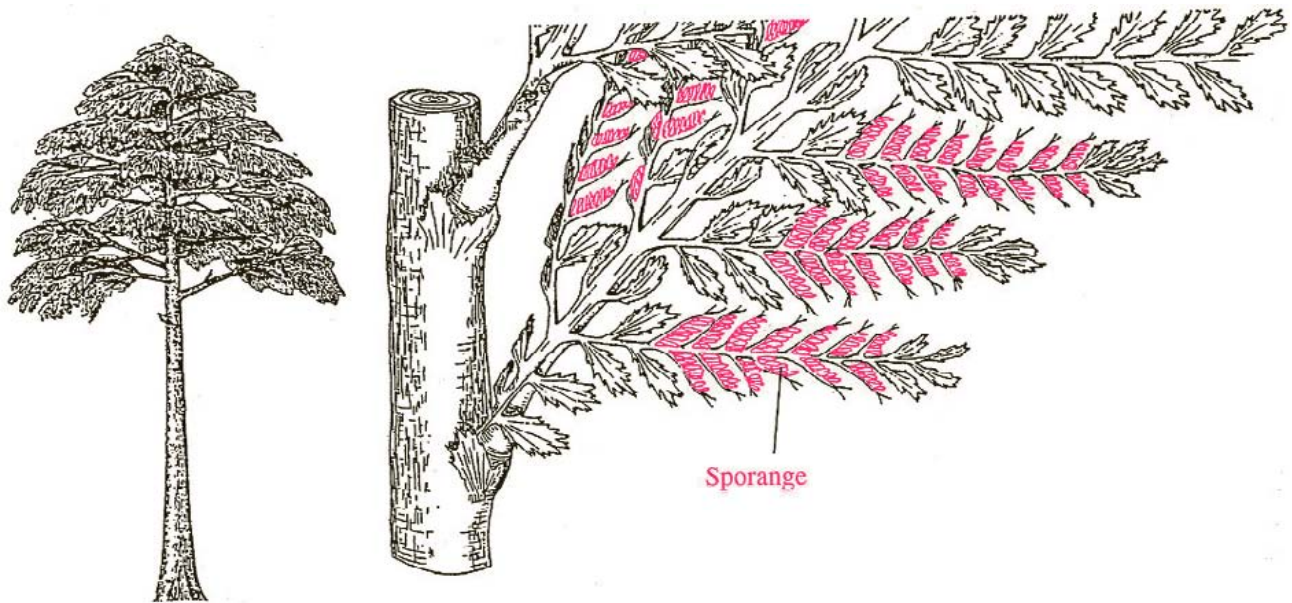
Les données précédentes montrent que lorsque l'**organisation végétative** est prise comme critère de classification, deux grands ensembles apparaissent : les **Thallophytes** et les **Embryophytes**. En revanche, quand on se réfère au mode de reproduction sexuée, le règne végétal se trouve divisé en **Cryptogames** et **Phanérogames** dont la fécondation se produit au sein d'une fleur plus ou moins apparente (étym. : *phanéro* : visible ; *gamie* : union).

Si la « fleur typique » semble s'imposer comme une évidence, les **cas limites** très divers sont difficiles à cerner avec précision : les conceptions des fleuristes risquent alors d'être fort différentes de celles des systématiciens...

L'**intérêt des « groupes intermédiaires » actuels** est de mettre en évidence de nombreux jalons possibles dans la séparation des territoires végétatifs et fertiles. La sexualisation des spores ou des sporophylles et les groupements des pièces reproductrices – où se localise la méiose – en rameaux spécialisés sont variables. Les données paléontologiques, pour leur part, révèlent le caractère précoce des multiples formes de ségrégation fertile – stérile. Mais il reste beaucoup de **chaînon manquant** et l'origine (ou les origines ?) reste controversée.

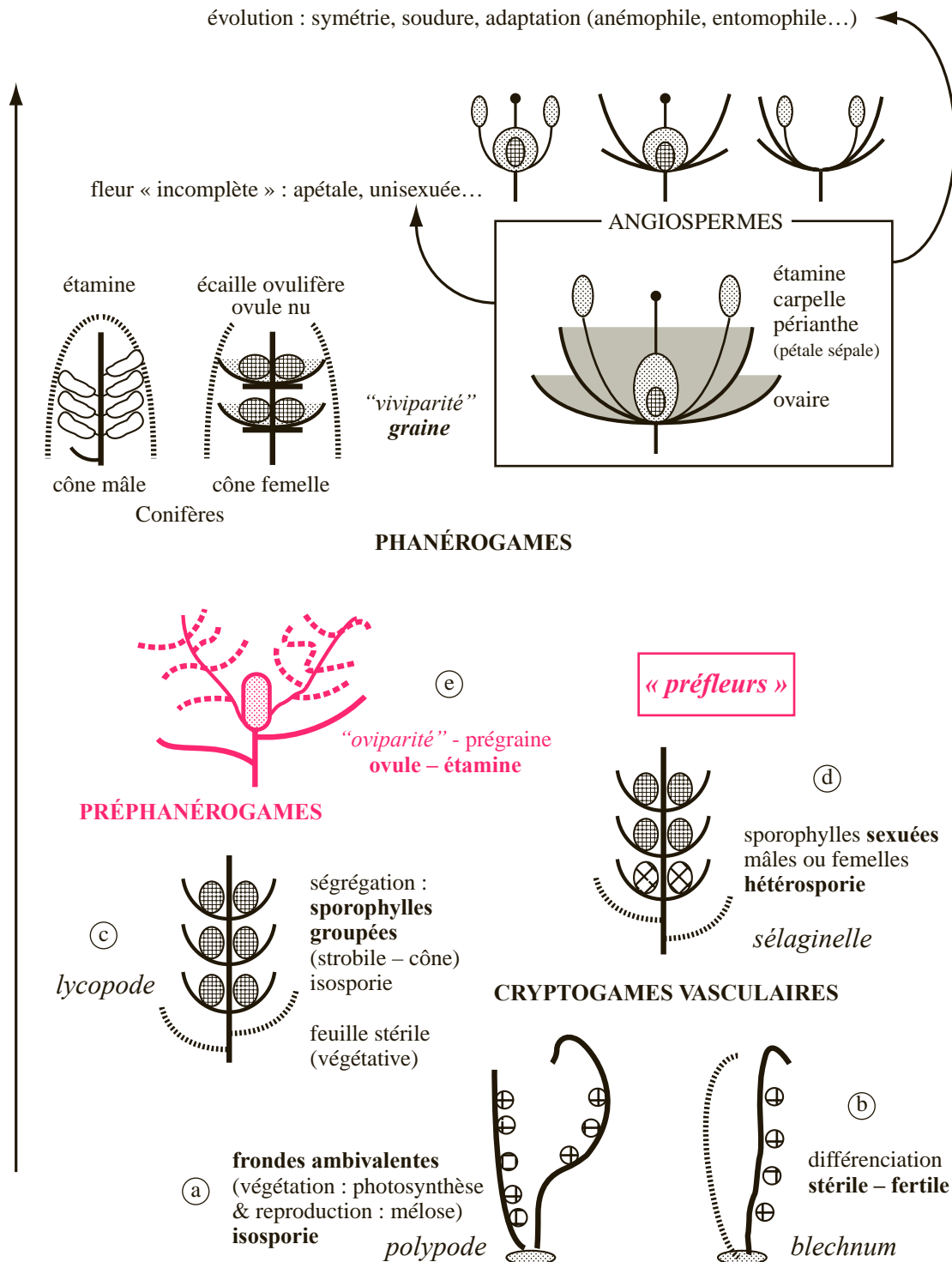
Un de ces chaînon est l'*Archeopteris*, un des premiers arbres connus, fossilisé au dévonien, qui possédait de larges feuilles, un mode de reproduction par spores, typique des fougères et un tronc avec un bois dense déjà très évolué, proche des Conifères actuelles. Il a fallu du temps pour découvrir que son feuillage fossile, de type fougère et son tronc, d'abord nommé *Callixylon* ne constituait qu'une seule espèce. À partir de cette structure qui constitue un moyen pour capter la lumière, la solution arbre est apparue dans tous les groupes et s'est largement développée dans la forêt carbonifère (voir pages 123-124).

Les Préphanérogames produisent des ovules zoïdogames et nus dans une **structure préflorale**. Les fleurs avec périanthe typique (sépalés et pétales) entourant des étamines et des carpelles refermés sur eux-mêmes en protégeant les ovules dans un ovaire clos caractérisent les Angiospermes. Ce groupe est apparu tard dans l'histoire de la vie végétale, c'est-à-dire quand Préphanérogames et Coniférales (Gymnospermes *s.s.*) sont à leur apogée, à la fin du crétacé, il y a 100 à 120 millions d'années. Il montre une grande diversité d'organisation florale et devient prédominant au cours du Tertiaire dans les écosystèmes terrestres.



5-27. Un aspect de ségrégation des sporanges dans un arbre du dévonien, *Archaeopteris*.

Port de la plante (20 m de haut) et reconstitution d'un rameau fossilisé. Certaines feuilles sont entièrement végétatives, d'autres portent des sporanges ici localisés sur leur partie médiane (D'après C.B. Beck).



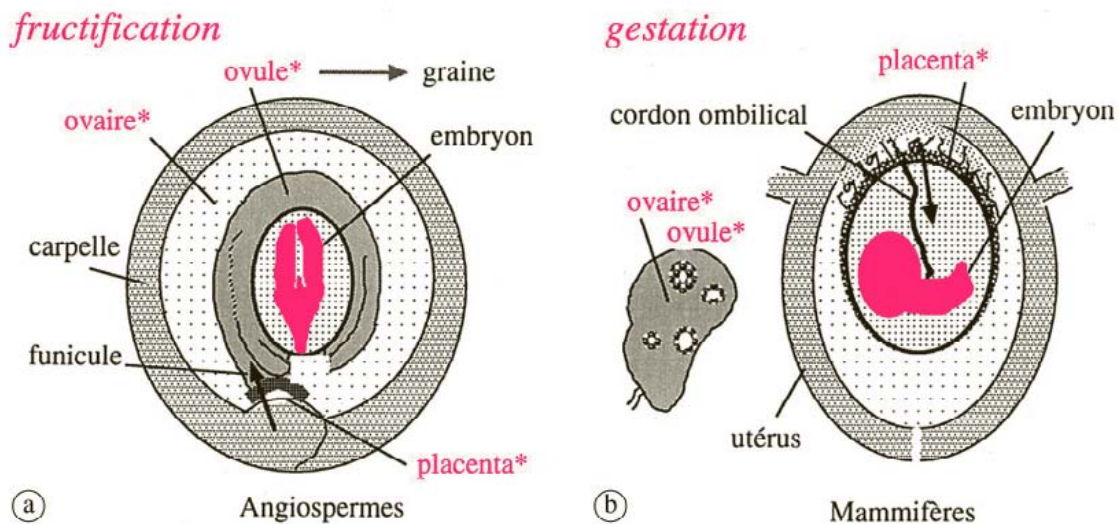
5-28. Individualisation progressive de rameaux reproducteurs spécialisés.

Les Ptéridophytes ont des régions fertiles et stériles plus ou moins distinctes qui préfigurent, à la limite, les territoires végétatifs et floraux des Phanérogames.

Contraintes terrestres : adaptations comparées des Plantes Vasculaires et des Vertébrés

Les végétaux et les animaux ont été soumis aux mêmes contraintes lors de la conquête du milieu aérien. Les innovations sont spécifiques puisque les uns sont fixés et autotrophes, et les autres mobiles et hétérotrophes ; pourtant il est intéressant de constater un certain parallélisme dans les solutions successives et les étapes évolutives des Plantes Vasculaires et des Vertébrés*. Dans les deux cas, à partir d'une souche aquatique, Ptéridophytes et Amphibiens ont émergé au paléozoïque (ère primaire). La reproduction reste aquatique alors que l'adulte est déjà adapté au milieu terrestre : protection contre la dessiccation (épiderme à cuticule, tégument), lutte contre la pesanteur (paroi lignifiée, remaniement du squelette des tétrapodes). Le mésozoïque (ère secondaire) est l'ère des Gymnospermes et des Reptiles qui se sont libérés de la fécondation aquatique externe (ovule et siphonogamie d'une part, amnios d'autre part). Enfin, se produit la réussite et la « diversification explosive » des Angiospermes et des Mammifères dont la caractéristique essentielle est d'assurer une protection particulière à leurs descendants (graines développées dans le fruit de la fleur, gestation et placenta).

La lecture des schémas classiques de systématique évolutive ne doivent toutefois pas être comprise comme impliquant l'existence de paliers se suivant simplement dans une évolution qui serait orientée. Le progrès n'est pas programmé ou finalisé (contrairement à l'évolution des organismes ou des cellules). Ce sont seulement des figures simplifiées qui donnent une idée globale des adaptations au milieu continental et à l'apparition aléatoire de ses niches écologiques.



5-29. Comparaison de formes évoluées de protection et de nutrition de l'embryon chez les végétaux vasculaires et les vertébrés.

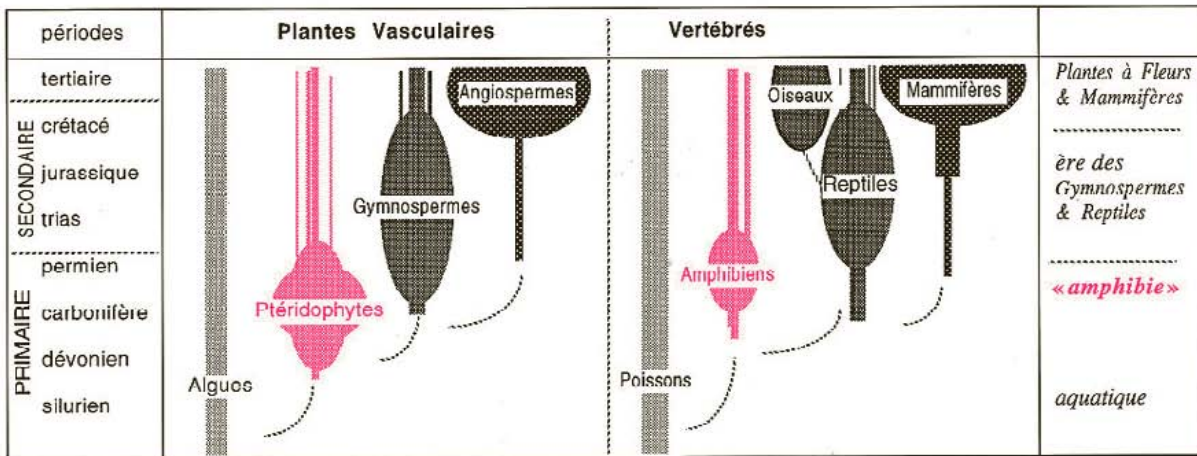
Angiospermes : développement de l'ovule en graine à l'intérieur du fruit.

Mammifères : gestation dans le placenta.

Attention à la terminologie ! Ces schémas montrent que certains termes sont communs, d'autres (marqués par le signe*) sont utilisés avec un sens différent.

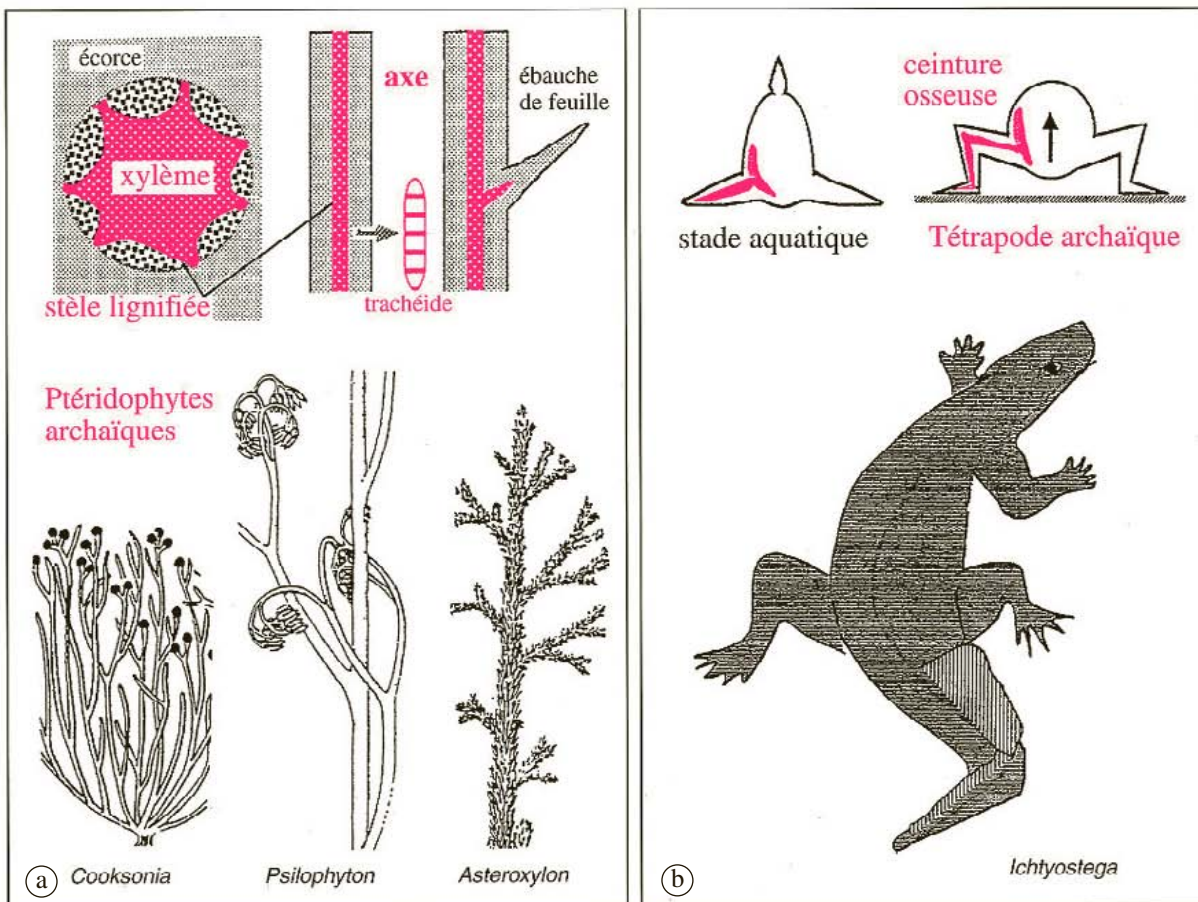
Le *placenta* était un gâteau nourrissant, populaire dans l'antiquité romaine.

(*) Comparer, par exemple, les similitudes du développement d'une fougère et d'une grenouille : cycle amphibie avec fécondation aquatique (oosphère, spermatozoïde) et métamorphose vers un organisme aérien.



5-30. Adaptations au milieu terrestre

Comparaison traditionnelle des groupes de Plantes Vasculaires et de Vertébrés avec leur biodiversité successive. Ptéridophytes et Amphibiens commencent « la sortie des eaux » (d'après J.-P. Berger, modifié).



5-31. Vaincre la pesanteur. Solutions végétales et animales pour un problème commun.

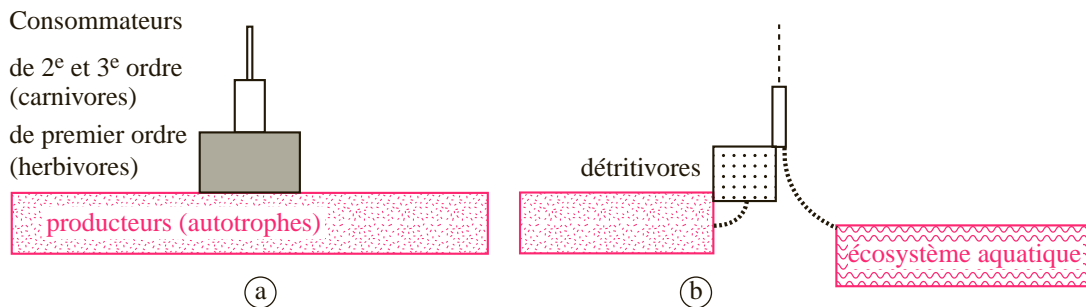
Innovation des premières Plantes Vasculaires : axe lignifié (stèle), illustré par des Ptéridophytes de l'ère primaire. Innovation des premiers Tétrapodes : restructuration du squelette osseux. Exemple d'un amphibien de l'ère primaire (continent des Vieux Grès Rouges, dévonien).

Établissement indirect et progressif des chaînes alimentaires terrestres

Un problème majeur de l'écologie concerne la situation des plantes dans les équilibres naturels.

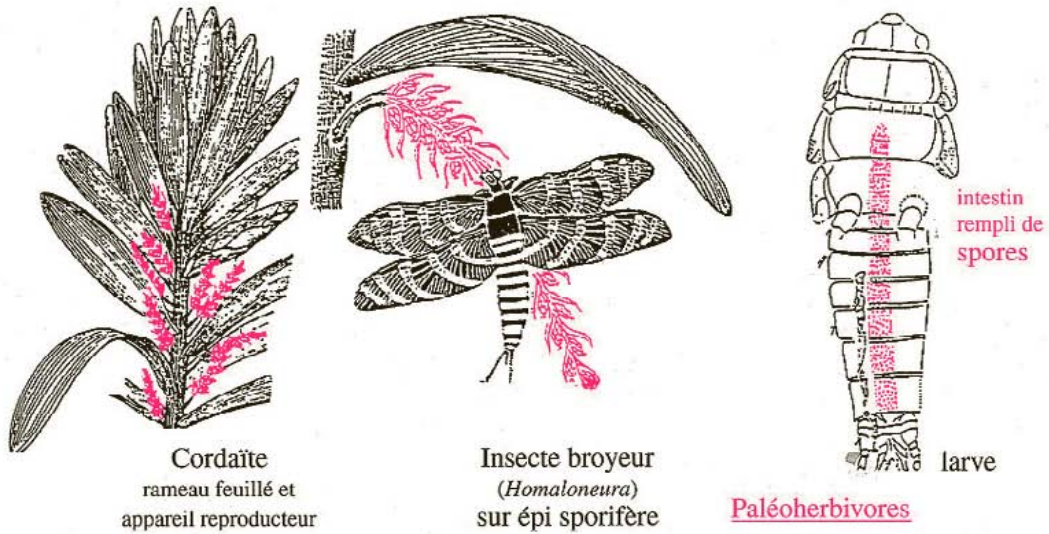
Grâce à la photosynthèse les végétaux chlorophylliens sont les **producteurs** du monde vivant. À partir d'eux, des réseaux de **consommateurs** s'établissent. Sur les continents, les plantes vasculaires sont les producteurs quasi exclusifs ; les **chaînes alimentaires** comportent des herbivores et, au sommet de la pyramide, des carnivores de divers ordres. Des décomposeurs (détritivores, saprophytes...) assurent le recyclage et la minéralisation de la matière organique résiduelle. Les chaînes alimentaires actuelles s'imposent avec une telle évidence qu'on les croirait établies dès l'origine, c'est-à-dire dès qu'une biomasse vasculaire a été disponible en milieu continental. En réalité, l'apparition des herbivores a été le résultat d'une longue adaptation des paléo-écosystèmes.

Les premières communautés terrestres paraissent avoir été longtemps dominées par des microorganismes et des arthropodes détritivores ou prédateurs. Les herbivores primitifs ont été surtout des insectes consommateurs de formation éphémère comme les spores. Les premiers tétrapodes herbivores ont été trouvés seulement vers la fin du carbonifère. Ainsi, la colonisation des terres émergées semble avoir été, pendant des dizaines de millions d'années, surtout le fait de prédateurs se nourrissant de détritivores aériens ou retournant prélever des organismes aquatiques. L'enseignement des stratégies alimentaires paléozoïques est de montrer la difficulté d'utiliser la production végétale – cellulose et lignine – la plus abondante. Cette question, souvent sous-estimée, est un facteur limitant qui nécessite des **adaptations complexes**. La cellulose (plus de 50 % de la biomasse renouvelable) est une macromolécule compacte de β -glucoses difficilement assimilables : les β -glucanases sont rares chez les herbivores qui ont souvent développé des modes de **digestion symbiotique** utilisant des microorganismes cellulolytiques. Les lignines (environ 20 % de la biomasse), réseaux de polyphénols, sont encore plus résistantes à l'attaque enzymatique ; de plus, les métabolites secondaires associés sont souvent des **substances de défense** toxiques pour les animaux.



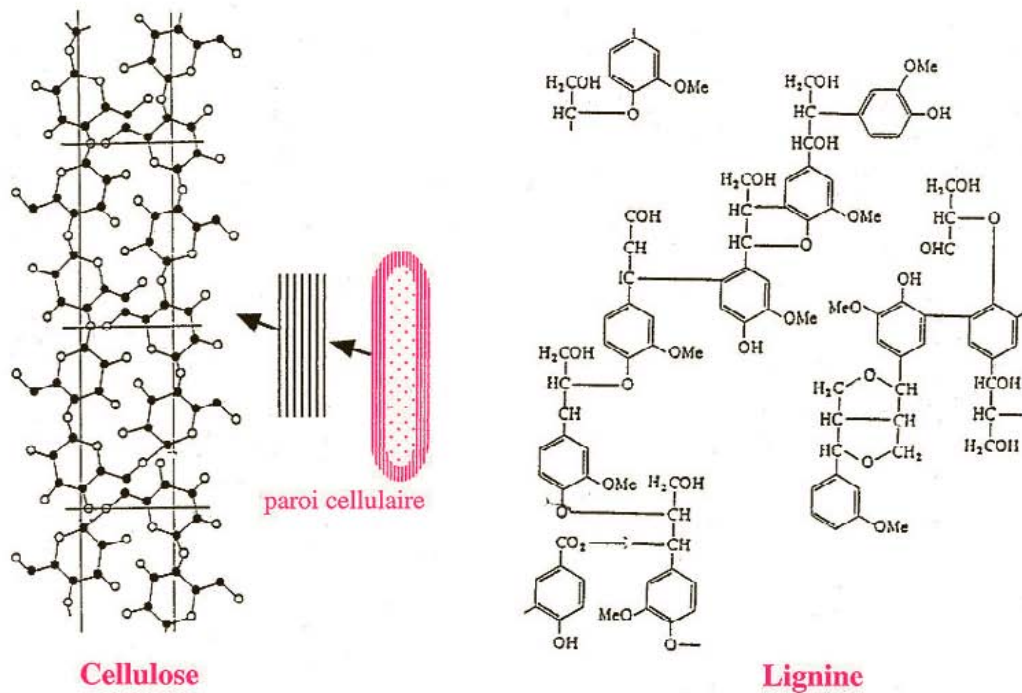
5-32. Chaînes alimentaires.

- Pyramide des biomasses traditionnelle actuelle : producteurs chlorophylliens – herbivores – carnivores de premier et de deuxième ordre.
- Écosystèmes terrestres archaïques vraisemblables : parmi les consommateurs dominent des détritivores de la flore aérienne et des prédateurs d'organismes aquatiques.



5-33. Herbivores d'écosystèmes carbonifères.

Sur des rameaux de feuilles de cordaïte, Préphanérogame abondante dans la forêt houillère, un insecte broyeur *Homaloneura* (proche des blattes) se nourrit des structures les plus tendres (formations reproductrices éphémères). À droite : une larve fossile dont le tube digestif contient encore de nombreuses spores dont elle se nourrissait (D'après W.A. Shear).



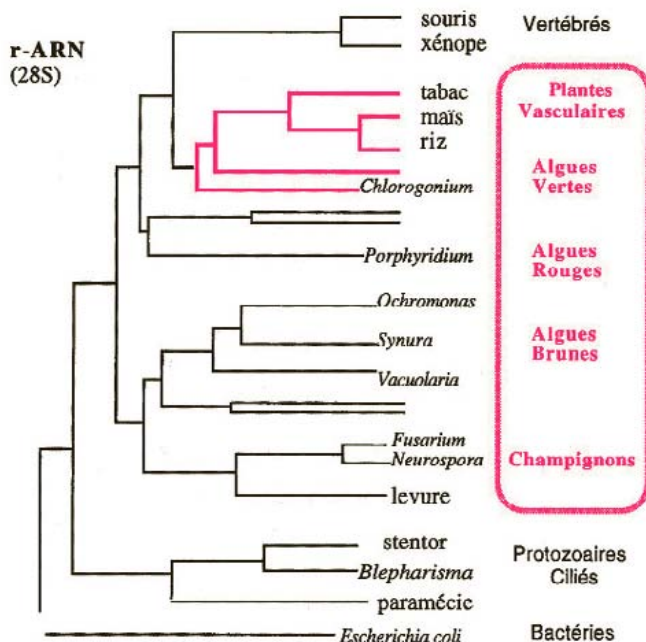
5-34. Cellulose et lignine.

Accumulées massivement dans les parois cellulaires des Plantes Vasculaires (60 à 80 % de la **biomasse renouvelable**), ces macromolécules sont très difficiles à assimiler par les herbivores (absence d'enzymes digestives).

Arbres évolutifs et biodiversité

Darwin avait prévu que les « *classifications deviendraient des généalogies* ». Depuis Haeckel au siècle dernier, l'enchaînement des êtres organisés est présenté sous forme d'un arbre, l'**arbre phylétique**, dont les branches et les rameaux indiquent l'apparition de nouvelles lignées (d'où la terminologie « embranchement » et « groupe souche »). Les dimensions horizontales de l'arbre indiquent l'étendue de la diversité ; la dimension verticale suggère une progression continue du simple vers le complexe. L'arbre traditionnel se déploie en s'ouvrant toujours davantage, en présentant un « *cône de diversité croissante* ». Cette iconographie familière risque de persuader implicitement d'un élan continu vers le perfectionné. Les évolutionnistes insistent en réalité sur la multiplicité possible des **formes buissonnantes** et sur la nécessité d'avoir présent à l'esprit que cet « *arbre à remonter le temps* » a subi un **élagage** considérable. La décimation (= un sur dix) intervenue au cours du temps fait que la biodiversité globale (nombre d'espèces en coexistence) change avec le temps mais n'augmente pas nécessairement. (De façon plus précise, ce concept doit être considéré à plusieurs niveaux et la définition utilisée par les organismes internationaux chargés de l'étude des changements de l'environnement comme l'Unesco est : *la biodiversité est l'ensemble des gènes, des espèces et des écosystèmes d'une région*).

Un autre point de controverse porte sur la notion assez subjective (et anthropocentrique) de « progrès continu » et d'ordre évolutif. Elle prend en compte de façon trop exclusive la notion de compétition et de « *survivance du plus apte* ». La tendance actuelle est de donner une part plus grande au hasard et à l'imprédictibilité dans l'extinction des espèces en prenant en compte les causes non biologiques (événement climatique, volcanique, etc.), en particulier aux périodes où l'élimination s'est produite massivement (fin du Permien – 80 % des espèces semblent avoir disparu –, fin du Crétacé) (cf. p. 125 et p. 131).



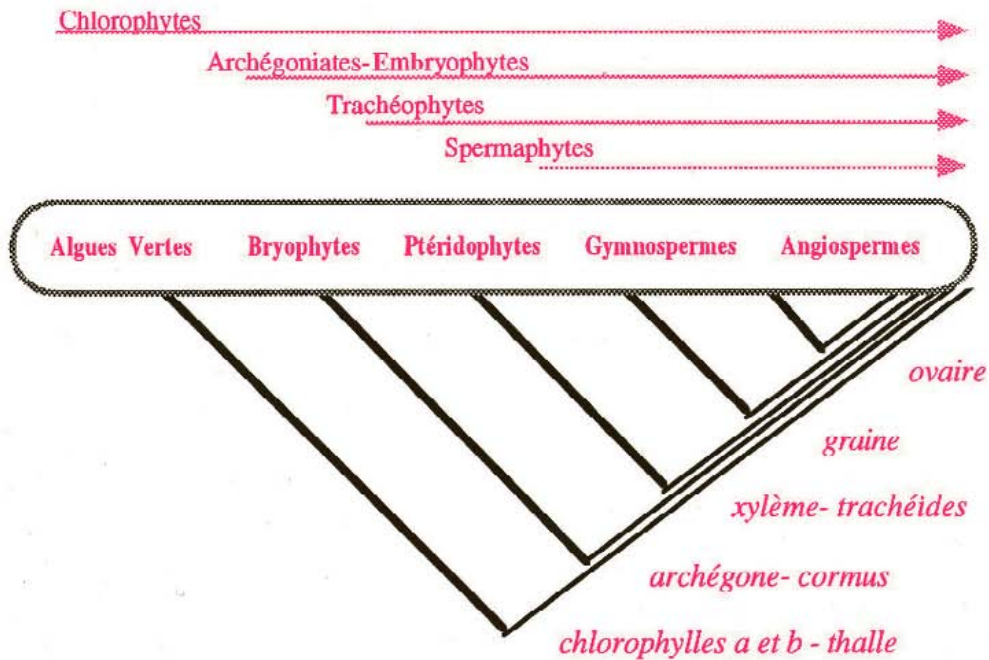
5-35. Évolution moléculaire.

Exemple de divergence établie d'après l'analyse et la comparaison des ARN-ribosomiques (fraction 28S). Remarquer en particulier l'individualisation précoce des Champignons et l'unité des Chlorophytes.

Pour affiner les degrés de parenté, on dispose à présent de nombreuses données sur l'évolution au niveau moléculaire. En comparant les ressemblances des séquences de protéines constamment présentes dans le monde vivant (cytochromes, déshydrogénases...) ou celles des acides nucléiques, on peut établir des **distances évolutives** entre lignées. Les points de divergence peuvent être progressivement précisés pour réviser les arbres et buissons évolutifs.

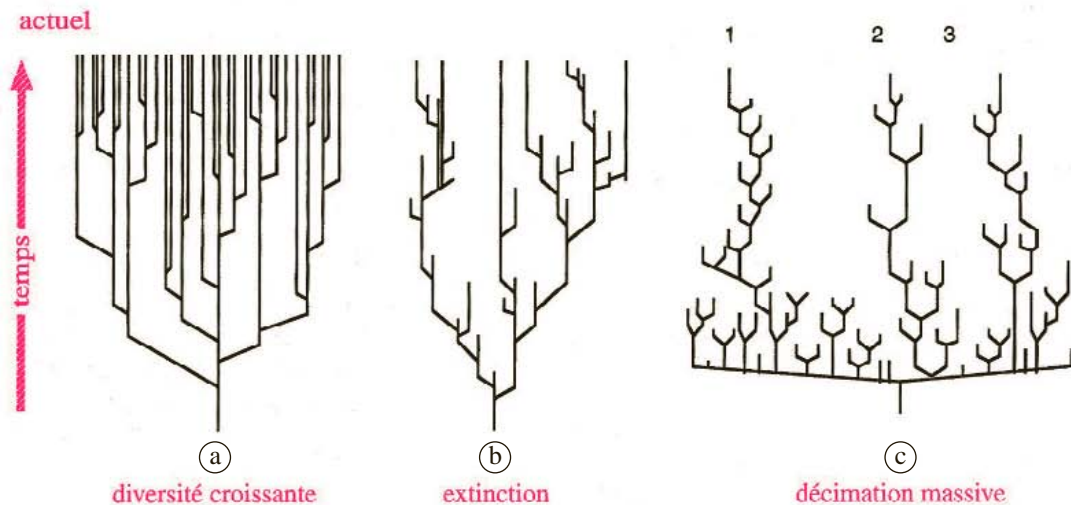
Mais si les phylogénies réalisées à partir des données moléculaires complètent les arbres évolutifs classiques, elles doivent être utilisées de façon nuancée car « l'horloge moléculaire » est variable selon les cas et nécessite la comparaison d'un grand nombre de données.

Les arbres évolutifs sont maintenant en général présentés sous forme de schémas *dichotomiques* ou *cladogrammes* (la cladistique est la « science des embranchements », du grec *Klados* = branche) : ils montrent des relations de parenté sans nécessairement partir d'un ancêtre commun.



5-36. Principaux groupes des Chlorophytes.

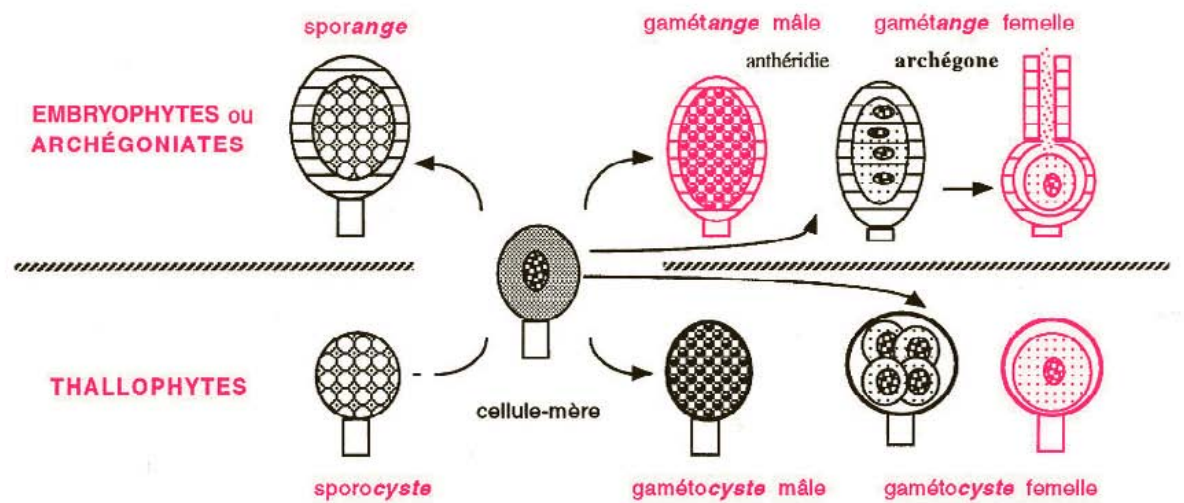
Ils appartiennent à la « **lignée verte** » et sont présentés selon une échelle d'adaptation terrestre croissante.



5-37. Arbres évolutifs et biodiversité.

- Représentation traditionnelle supposant une apparition de nouvelles espèces avec une complexité continue produisant un « **cône de diversité croissante** ».
- Mise en évidence du phénomène d'**extinction** : « faux départs » et succession de flores.
- Figuration montrant une **décimation massive**. La plupart des lignées ont disparu, seules 3 espèces ont ici survécu.

Tableaux synoptiques



5-38. Thallophytes et Embryophytes.

Formation et protection des spores et des gamètes chez les Thallophytes (« ... cystes » limités seulement par la paroi issue de la cellule-mère) et chez les Embryophytes (« ... anges » – du gr. « récipient » – entourés par une assise cellulaire).

EMBRYOPHYTES ou ARCHÉGONIATES	Spermaphytes (<i>sperma</i> = semence : cf. graine)	ANGIOSPERMES GYMNOSPERMES	PHANÉROGAMES (<i>phanero</i> = “visible” : cf. fleur)
	Ptéridophytes	<i>Cryptogames Vasculaires</i>	ovule tissus conducteurs lignine racine
	Bryophytes	<i>Cryptogames Cellulaires</i>	
THALLOPHYTES	Algues		CRYPTOGAMES (<i>crypto</i> = “caché”, <i>gamos</i> = “mariage” : union peu visible)

Procaryotes : bactéries – Cyanobactéries

5-39. Tableau récapitulatif des principales subdivisions des végétaux.

- Noter les diverses entrées qui correspondent à l’utilisation de **critères de classification** végétatifs ou reproducteurs.
- Remarque : les champignons et lichens bien que décrits comme des thallophytes ne peuvent pas être considérés comme des végétaux ss.

Références

Les techniques utilisées sont les mêmes que dans les Atlas précédents.

Origine des photographies : sauf indication contraire (mentionnée dans les légendes), l'illustration photographique correspond à des documents originaux des auteurs provenant pour certains des lames préparées dans les services de travaux pratiques des universités Paris 6 et Paris 7.

Bibliographie

Ouvrages généraux

- M. BOURNÉRIAS et C. BOCK. *Le génie des végétaux : des conquérants fragiles*. Nathan, Paris, 2006.
- J.-C. BRACONNOT, E. ELKAIM et G. SEGUIN. *Le plancton*, PUF Que-sais-je, Paris, 1997.
- R. BUVAT. *Ontogeny, cell differentiation, and structure of vascular plants*. Springer Verlag, 1989.
- J. CABIOC'H, J.-Y. FLOCH'H, A. LE TOQUIN, C.F. BOUDOURESQUE, A. MEINESZ et M. VERLAQUE. *Guide des algues des mers d'Europe*, Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 2006.
- H. CAMEFORT et H. BOUE. *Reproduction et biologie des principaux groupes végétaux. Les Cormophytes ou Archégoniates*, Doin, Paris, deuxième édition, 1985.
- M. CHADEFAUD et L. EMBERGER. *Traité de Botanique*. Masson, Paris, 1960.
- G. CUSSET. *Les Embryophytes*. Masson, Paris, 1996.
- B. de REVIERS. *Biologie et phytogénie des algues*. Tome 1. Belin, Paris, 2002.
- L. EMBERGER. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*, Masson, 1978.
- A. FOSTER et E.-M. GIFFORD. *Comparative morphology of vascular plants*. Freeman, San Francisco, 1977.
- J.-C. GALL. *Paléoécologie. Paysages et environnements disparus*. Masson, Paris, 1994.
- P. GAYRAL. *Les algues*, Doin, Paris, 1975.
- R. GORENFLOT et M. GUERN. *Organisation et biologie des Thallophytes*, Doin, Paris, 1989.
- J.-P. LARPENT (sous la direction de). *Moisissures utiles et nuisibles. Importance industrielle*. Masson, Paris, 1990.
- G. LECOINDRE, H. LEGUYADER. *La classification phytogénétique du vivant*. Belin, Paris, 2006.
- U. LÜTTGE, M. KLUGE et G. BAUER. *Botanique*. Lavoisier-Tec et Doc, Paris, 2001.
- P.-F. MICHEL. *Ginkgo biloba. L'arbre qui a vaincu le temps*. Éd. du Félin, Paris, 2005.
- F. MOREAU. *Botanique*. Encyclopédie de la Pléiade, Paris, 1960.
- D. ROBERT et A.-M. CATESSON. *Organisation végétative*. Doin, Paris, 1990.
- D. ROBERT et J.-C. ROLAND. *La cellule végétale*. Doin, Paris, 1998.
- J.-C. ROLAND. *Des plantes et des hommes*. Vuibert, Paris, 2002.
- P. TASSY. *L'arbre à remonter le temps*. Ch. Bourgeois, Paris, 1991.

Documents, dossiers, mises au point et quelques articles

- J.-P. BERGER. L'évolution des végétaux : de la cellule aux Angiospermes. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, **16**, 13-41, 1987.
- R. DELÉPINE et M.-C. NOAILLES. Le monde des Algues. *Rev. Palais de la Découverte*, **18**, 23-39, 1990.
- S. DERUELLE et F. GUILLOUX. Évolution de la végétation lichénique en région parisienne entre 1981 et 1991, en relation avec la qualité de l'air. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichéno.*, mémoire, n° 2, 23-42, 1993.
- D.R. KAPLAN and W. HAGEMANN. The relationship of Cell and Organism in Vascular Plants. Are the cells the building blocks of plant form ? *Bioscience*, **41**, 693703, 1991.
- H. LE GUYADER (direction éditoriale). L'évolution. Dossier *Pour la Science*, 1997.
- K. MENDGEN, M. HAHN et H. DEISING. Morphogenesis and Mechanisms of penetration by Plant Pathogenic Fungi. *Cryptogamie-Algologie*, **19**, 299-324, 1998.
- F. PALMIERI, R. NERI, C. BENCO et L. SERRACCA. Lichens and moss as biondicators and bioaccumulators in air pollution monitoring. *J. Environ Pathol. Toxicol, Oncol.*, **16**, 175-190, 1997.

L. PIAZZI, E. BALESTRI, et A. RIFON-LASTRA. Expansion de l'algue tropicale *Caulerpa racemosa* (Bryopsidophyceae, Chlorophyta) le long de côtes de Toscane (Italie). *Cryptogamie-Algologie*, **18**, 343-350.

C. SABBACH (Direction éditoriale, Expo, Museum Hist. Nat.). On a marché sur la Terre. Éd. ICS, Paris, 1997.

J.W. STILLER and B.D. HALL. The origin of red algae : implications for plastid evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* , **94**, 4520-4525, 1997.

Revue de mises au point

En français : *La recherche* ; *Pour la Science* ; *Biofutur*.

En anglais : *Annual Review of Plant physiology and Plant Molecular Biology* ; *Annual Review of Phytopathology*.

Revue spécialisée en Biologie Végétale

Plant Physiology and Biochemistry (anciennement *Physiologie végétale*) ; *Botanica Acta* (ex-Bull. Soc Bot Fr.) ; *Cryptogamie-Algologie* ; *American Journal of Botany* ; *Annals of Botany* ; *Canadian Journal of Botany* ; *Protoplasma* ; *Journal of Phycology* ; *Planta* ; *Plant Cell* ; *Botanica Marina*.

Index général

A

algue 122
algue encroûtante 22
amanitine 60
angiocarpe 56, 62
angiospermie 120
anisogamie 32, 33
anneau initial 112
anneau mécanique 94
anthéridie 63, 70, 77, 81, 96, 99, 109, 110
aplanogamie 32
apothécie 53
arbre phylétique 134
archégone 63, 70, 76, 81, 96, 99, 108, 109, 116, 119, 135
archégoniate 63
archéthalle 20
ascomycète 36, 39, 49, 50, 53, 58
ascospore 53
asque 49, 50, 51, 53

B

baside 50, 54, 56, 59
basidiomycète 36, 50, 54, 56, 58, 60, 62
basidiospore 54, 56, 57, 58, 59
bennettitale 120, 121
biodiversité 124, 134, 135
biomasse 132, 133
bourgeonnement 38, 39

C

caroténoïde 12
carpelles 115, 116, 117
carpophore 54, 56, 58, 60, 62
caryogamie 50, 52, 54, 58
ceinture algale 28
cellule apicale 66, 88, 102
cellule criblée 90
cellulose 13, 92, 114, 132, 133
cénobe 20
chaîne alimentaire 132
chambre pollinique 116, 118, 119, 123
characée 24
charbon 54
chitine 36, 38, 39, 40
chlamydomonas 14
chlorophyte 12

chytridiomycète 36
cladogramme 134
cladome 24, 25
cœnocyte 26
coiffe 76, 77
conceptacle 30, 31
consommateur 132
cooksonia 131
cormus 85
corne d'élan 100
cyanobactérie 48, 122, 136
cystogamie 32, 33, 35, 36, 42

D

détritivore 36, 132
diatomée 18
diatomite 18
dicaryon 50, 54, 58
dichotomie 26, 40
diplophase 34

E

écidiospore 54, 55
ectomycorhize 44
Embryophytes 63
endomycorhize 44
endoprothallie 108, 116, 124
endosperme 116, 118, 119
épi sporifère 107, 109
ergot du seigle 37
étamine 115, 121, 129

F

filamenteuse 22
flore houillère 112
forêt houillère 115, 124, 133
fougère 85, 90, 96, 99, 100, 120
fronde 86, 87, 88, 100
frustule 18
frustule de diatomées 19
funaire 64

G

gamétange 63, 96, 136
gamétocyste 30, 31, 34, 42, 52, 58, 63, 136

gamétophyte 34, 35, 63, 64, 65, 76, 81, 84, 96, 98, 99, 106, 108, 110, 123
gamétophytique 80, 116
glucose amine 38
glycogène 36
gonidie 48, 49
gymnocarpe 56

H

haplophase 34
haplophasique 42
haustorium 46
hémiangiocarpe 56, 62
hépatique 63, 64, 65, 75, 84
hétéroprothallie 106, 108, 109
hétérosporie 106, 108, 109, 129
hyalocyte 83
hydroïde 66, 67, 68, 71
hydroptéridée 102
hyménium 49, 52, 53, 56, 57, 60
hyphe 38, 39, 44

I

indusie 94
isogamie 32, 33, 35
isoprothallie 98, 104, 109
isosporie 98, 104, 109, 129

L

leptoïde 66, 67, 68
lichen 37, 124
lignine 85, 92, 114, 122, 132, 133
LSD 37
lycophyte 85, 124
lycopode 129

M

macro-algues 20
macrosporange 106, 109
macrospore 106, 108, 109
marées 28
métaphytes 20
micro-algues 20
microsporange 106, 107, 109, 121
microspores 106, 108, 109, 120, 121

mousse 63, 64, 65, 70, 76, 80, 81, 82, 84
mucorale 43
mycélium 36, 38, 39, 40, 43, 44, 46, 48, 50, 52, 54, 56, 58
mycophytes 36
mycorhize 37

N

nageant 15
nucelle 116, 118, 119

O

oogamie 32, 33
oosphère 30, 31, 70, 81, 96, 99, 116, 119, 123, 124
opale 110, 113
ovaire 120, 129, 130, 135
ovipare 118
oviparité 115, 116
ovule 108, 115, 117, 118, 119, 120, 121, 123, 124, 129, 130
ovule nu 129
ozone 122

P

parasite 36, 37, 46
péristome 76, 77, 78
périthèce 51, 52
phalloïdine 60
phanérogame 129
phéophycée 28
phloème 85, 87, 89, 90, 113, 114
phycobiline 12
phyllorhize 98
phytobenthos 11, 20, 21
phytoflagellé 16
phytoplankton 11, 18, 20, 21
plancton 14
planogamie 32
plasmogamie 50, 52, 54, 58
plectenchyme 38, 39
pleuridie 24, 25
pleurocarpes 84
pollen 115, 116
germé 119
pollution 118
ponctuations scalariformes 92
prégraine 115, 116, 120
producteur 132

propagule 80, 84
 prothalle 85, 96, 97, 98, 99, 108,
 109, 110, 114, 119, 120, 123,
 124
 femelle 109, 118
 libre 123
 mâle 106, 110
 protonéma 63, 64, 65, 81, 84
 protophyte 16, 20
 psilophyte 85
 psilophyton 131
 ptéridospermée 120, 124
 pyrénioïde 12, 15, 23

R

reviviscence 124
 reviviscente 82
 rhizome 86, 87, 88, 89, 92, 100,
 102
 rhytisme de l'érable 37
 rouille 47, 54

S

saprophyte 36, 37
 septomycète 36, 40, 48
 silice 110, 112
 siphomycète 40, 42
 siphon 26, 38, 39
 siphonale 26
 siphonogamie 124, 130
 sores 94
 spermatide 74, 75
 spermatozoïde 30, 31, 32, 63, 70,
 74, 75, 81, 96, 99, 108, 109, 110,
 115, 116, 118, 119, 123, 124
 sphénophyte 85, 124
 sporange 94, 99, 100, 102, 104,
 109, 110, 111, 114, 136
 sporocyste 42, 43, 50, 136
 sporogone 63, 76, 78, 80, 83, 84
 sporophylle 85, 104, 106, 107,
 109, 129
 femelle 109
 mâle 109

sporophyte 34, 35, 52, 76, 80, 94,
 98, 99, 108, 111, 115, 116
 sporophytique 80
 stèle 85, 86, 88, 89, 90, 102, 131
 stéréide 68
 stigma 14
 strobile 104
 suçoir 46, 47, 55, 76, 98
 symbiotique 36, 37

T

téleutospore 54, 55
 tétrapode 131
 tétraspore 34, 35, 50, 81, 99
 thalle 10, 22, 23, 26, 34, 46, 48,
 49, 84, 122, 135
 thallophyte 11, 136
 thylakoïde 12, 15
 tourbière 80, 82, 83
 trachéide 85, 87, 89, 90, 92, 131
 trachéophyte 85, 122

U

urédospore 54, 55

V

volve 60

X

xanthorie 49
 xylème 85, 87, 89, 90, 92, 113,
 114, 131
 xylème-trachéide 135

Z

zoïdogamie 115, 116, 123, 124
 zooplancton 20
 zygomycète 36
 zygospore 42

Index des genres et espèces

A

A. des Césars 60
A. muscarine 60
A. panthère 60
A. phalloïde 60
A. printanière 60
A. rougissante 60
A. verna 60
A. vireuse 60
agaric 56
Agaricus bisporus 57
Albugo candida 47
Allomyces arbuscula 40
Amanita
 citrina 61
 muscaria 61
 phalloïdes 61
 rubescens 61
amanite 56, 60, 61
 citrine 61
 panthère 61
 phalloïde 61
 tue-mouche 61
apothécie 52
arbre aux 40 écus 118
Ascophyllum 28
Asparagopsis armata fc pl 1
Aspergillus 50
 niger 40
asplénie 100
Asplenium
 bulbiferum 100
 ruta muraria 100
 trichomanes 100
Asteroxylon 131
Atrichum undulatum 82
Azolla 102
 pinnata 102

B

B. lunaria 100
barbule 80, 82
blé 54, 55
blechnum 129
blepharisma 134
bolet 39, 44, 56
Botrychium 100
 lunaria 100
bruyère 44
Bryopsis 13, 26
bryopsis 26
bulbilles 100

C

calamites 112, 124
Calocera viscosa 62
calocère 62
Cantharellus cibarius 62
capillaire 100
Caulerpa taxifolia 26
caulerpes 26
Caytonia 120
cèpe 44
Ceratium 16, 17
chanterelle 62
Chara 24
chêne 44
Chlamydomonas 14, 15, 16, 20,
 32, 34
chlorelle 16, 20
Chlorogonium 134
Chondrus 28
chou 47
Codium 26, 28, 34
coprin 56, 58, 59
Coprinus 58
 comatus 59
Corallina 22 fc pl 1
cordaïte 124, 133
Cosmarium 16, 17
coulemelle 62
Cycas 115, 116, 123

D

Dactylorhiza maculata 45
Delesseria 25, 28
Dictyota 26, 28, 32, 34
 dichotoma 27
Diplophyllum 84
Dryopteris flix-mas 100

E

Ectocarpus fc pl 2
entéromorphe 22
épine-vinette 54, 55 fc pl 5
Equisetum 85, 110, 112
 arvense 110
Erysiphe graminis fc pl 5
Escherichia coli 134
euglène 16, 17

F

F. serratus 28
F. spiralis 28

F. vesiculosus 28
Fistulina hepatica 62
fistuline 62
Fossombronina 65, 74, 75, 84
fougère
 aigle 86, 92
 mâle 100
fucus 12, 13, 20, 28, 29, 30, 31,
 32, 33, 34
funaire 64, 65, 76, 78, 80, 82, 84
Fusarium 134

G

Gastroclonium ovatum fc pl 1
Ginkgo 115, 118
 biloba 118
girolle 56, 62 fc pl 4
goémon 28
golmotte 60, 61
gonidie 49

H

Halopteris 25
Homaloneura 133
Hypnum 84

I

Ichtyostega 131
if 44, 45
isoprothallie 114
isospore 114

J

Jama rubens fc pl 1

L

lactaire 44
laminaire 10, 12, 20, 28, 29, 32, 34
Laminaria 28 fc pl 2-pl 3
langue de bœuf 62
lépidodendrons 104, 124
Lepiota procera 62
lépiote 56, 62
Leucobryum 82, 84
 glaucum 82
levure 39, 50, 52, 134

Lichina pygmaea fc pl 6
lichens 82
lin 47
lunaire 100
lunulaire 84
Lunularia 84
Lycoperdon 56, 62
 saccatum 62
lycopode 85, 104, 106, 108, 109
Lygodium 100

M

maïs 134
Marchantia 84 fc pl 7
Marsilea 102
 quadrifolia 102
Melampsora lini 47
Micrasterias 16, 17
Mnium 70, 71, 84
morille 52, 53 fc pl 4
Mucor 39

N

néotie 44
Neurospora 134
nitelles 24

O

Ochromonas 134
orchidée 44
orange 60

P

P. nudum 114
pandorine 20, 21
paramécie 134
parmélie 37, 49
Pecopteris 120
Pediastrum 20, 21
Pelvetia 28, 29
 canaliculata 29
Penicillium 37, 39, 40, 52
Peziza coccinea 53
pézize 52, 53
Phallus 62
 impudicus 62
Phytophthora infestans 46
pin 44, 45

Platycerium alcicorne 100
 pleurocoque 20, 21
Plocamium 25
Plumaria 25
 polypode 88, 90, 94, 96, 97, 99, 129
Polypodium vulgare 88 fc pl 8
Polysiphonia 25, 28 fc pl 3
 polytric 66, 67, 68, 76, 81, 84
Polytrichum 84
 commune 67
 pomme de terre 46
Porphyra fc pl 1
Porphyridium 13, 134
Prasiola 22, 23
 prêle 85, 110, 111, 112
Psalliota 57
 psalliotte 56
Pseudotsuga 45

Psilotum 85, 114
Pteris aquilinum 86
Puccinia graminis 54 fc pl 5

R

Rhizoctonia 44
 rhizope 37, 42, 43
Rhizopus nigricans 43
Rhodothammella foridula fc pl 2
Rhynia 114
 riz 134
 rue de muraille 100

S

Saccorhiza 10
Salvinia 102
 sargasse 10, 20

satyre puant 62
Scenedesmus 20, 21
 sélaginelle 85, 104, 106, 107, 108,
 109, 116, 129
 sigillaires 104, 124
Sordaria 51, 52
 souris xénope 134
Sphaenostilbe repens 39
 sphaigne 80, 82, 83, 84
 spirogyre 22, 33, 34, 35
Sporodinia grandis 43
 stentor 134
Synura 134

T

tabac 134
Tetraphis 80
 truffe 44, 52, 53

U

Ulothrix 22, 34, 35
Ulva 28 fc pl 2
 ulve 10, 22, 34, 35

V

Vacuolaria 134
Valonia 13
 varech 12, 28
Verrucaria maura fc pl 1
 vessie de loup 56, 62
Volvox 20

X

xanthorie fc pl 6

Achevé



Jean-Claude Roland
Hayat El Maarouf-Bouteau
François Bouteau

ATLAS

BIOLOGIE VÉGÉTALE

1. Organisation des plantes sans fleurs, algues et champignons

Les ouvrages de la série « Atlas » sont abondamment illustrés de photographies en microscopie optique ou électronique et de schémas explicatifs.

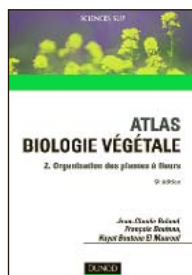
Destinés en priorité aux étudiants en Licence ou préparant des concours (PCEM, classes préparatoires, CAPES, Agrégation), ces ouvrages de référence seront aussi utiles aux enseignants.

Les plantes sans fleurs, ou Cryptogames, constituent un vaste ensemble comportant des algues, les Mousses, les Fougères et plantes voisines. Ces organismes montrent le passage d'organismes unicellulaires à des individus de plus en plus complexes. D'abord adaptées à la vie aquatique, les espèces les plus évoluées ont réalisé la conquête du milieu terrestre. Les Algues et les Champignons, traditionnellement étudiés par les botanistes, constituent des groupes polyphylétiques d'un grand intérêt au niveau évolutif et économique et illustrent la diversité du vivant.

Les caractéristiques structurales, ultrastructurales et biologiques de ces organismes sont dégagées à partir d'exemples les plus représentatifs. En fin d'ouvrage, un chapitre consacré aux Préphanérogames fait le lien avec le volume 2 consacré aux plantes à fleurs. Cette septième édition entièrement revue et augmentée d'un cahier de **huit pages couleur** tient compte des dernières avancées scientifiques et techniques dans cette discipline.

Contenu : Les Algues. Les Champignons. Les Bryophytes. Les Ptéridophytes. Vers les Plantes à fleurs et à graines : Préphanérogames ou Préspermaphytes.

Des mêmes auteurs :



JEAN-CLAUDE ROLAND
était professeur à
l'université
Pierre-et-Marie Curie
(Paris 6).

HAYAT EL MAAROUF-
BOUTEAU
est maître de conférences
à l'université
Pierre-et-Marie Curie
(Paris 6).

FRANÇOIS BOUTEAU
est maître de conférences
à l'université
Paris Diderot (Paris 7).

MATHÉMATIQUES

PHYSIQUE

CHIMIE

SCIENCES DE L'INGÉNIEUR

INFORMATIQUE

SCIENCES DE LA VIE

SCIENCES DE LA TERRE

