



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
UNIVERSITE ABBES LAGHROUR KHENCHELA
FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE
DEPARTEMENT D'ÉCOLOGIE



Polycopié pédagogique

Botanique Systématique

Cours destiné aux étudiants de Licence
Spécialité : Ecologie et Environnement

Réalisé par :

Dr. ZERAIB Azzeddine

Maître de conférences « A »

Année universitaire: 2025/2026

AVANT-PROPOS

*Ce polycopié est destiné aux étudiants de troisième année LMD en **Ecologie et Environnement** et à tous ceux qui s'intéressent à l'étude scientifique de la systématique des végétaux, et qui ont déjà des connaissances de base en Biologie végétale et en Botanique générale, notamment sur les grands groupes des végétaux et leurs caractéristiques morphologiques et anatomiques.*

A la fin de cet enseignement, l'étudiant sera capable de présenter de manière détaillée la diversité du monde photosynthétique en utilisant un canevas évolutif, et de comprendre les transitions évolutives observables au sein de la lignée verte.

Table des matières

	Page
Liste des tableaux	IV
Liste des figures	V
Chapite 1 : Méthodes et outils de classification appliqués au monde végétal	
1- Définitions	1
1-1- Systématique	1
1-2- Taxonomie	1
1-2-1- alpha- -Taxonomie	1
1-2-2-omega-Taxonomie	1
1-3- Botanique	2
1-4- Végétale	2
2- Méthodes de classification	2
2-1- Classification utilitaire	3
2-2- Classification fonctionnelle	3
2-3- Classification artificielle	3
2-4- Classification naturelle	3
2-5- Classification phyllogénétique	4
3- Outils de classification appliqués au monde végétal	4
3-1- l'échantillonnage	4
3-2- Les caractères utilisés pour les études en taxonomie	4
3-2-1- la morphologie comparée	4
3-2-2- L'anatomie comparée	5
3-2-3- La paléontologie	5
3-2-4- La phytopaléontologie	5
3-2-5- La phytogéographie	6
3-2-6- la biochimie comparée (chimiosystématique)	6
3-2-7- Le séquençage des acides nucléiques	6
3-3- Méthodes d'étude en Taxonomie	7

3-3-1- Approche phénétique	7
3-3-2- Approche cladistique	7

Chapitre 2 : Organisation évolutive du monde photosynthétique

1- Origines procaryotes de la photosynthèse	8
1-1- Organismes à photosynthèse anoxygénique	8
1-1-1- Les bactéries pourpres	9
1-1-2- Les Bactéries vertes	10
a- Les Chlorobiacées unicellulaires	10
b- Les Chlororoflexacées	10
1-2- Organismes à photosynthèse oxygénique	11
1-2-1- cyanobactéries	11
1-2-2- prochlorophytes	11
2- Transition vers les algues eucaryotes (acquisition d'un chloroplaste autonome)	13
2-1- Endosymbiose primaire	15
2-2- Endosymbiose secondaire	15
2-2-1- Les chlorophytes	16
2-2-2- Les rhodophytes	16
2-2-3- Les chromophytes	16
3- Conquête terrestre et premières plantes vasculaires	18
3-1- Les pionniers (Bryophytes) : Un Appareil Photosynthétique Contraint	18
3-2- Les ptéridophytes : La spécialisation de l'usine foliaire	19
4- L'Évolution au Sommet: les spermatophytes	20
4-1- Gymnospermes: Optimisation en Environnements Contraignants	21
4-2- Angiospermes	22

Chapitre 3: Diversité et évolution de l'appareil végétatif

1- les grands groupes des végétaux	23
2- Evolution de l'appareil végétatif	23
2-1- Thallophytes, procaryotes	23
2-2- Thallophytes, Eucaryotes (Algues)	24

2-3- Cormophytes, non vasculaires	26
2-3-1- les Hépatiques = Marchantiophytes	26
2-3-1- les Stomatophytes	27
2-4- Les trachéophytes (cormophytes, vasculaires)	28
2-4-1- Les Lycophytes	29
2-4-2- Les Sphénophytes	30
2-4-3- Les Filicophytes	30
2-5- Les Spermatophytes	31
2-5-1- les Gymnospermes	31
2-5-2- les Angiospermes	31
Chapitre 4 : Diversité et évolution de l'appareil reproducteur	
1- Les Cryptogamies	33
1-1- Les Thallophytes	33
1-1-1- Les cyanophytes	33
1-1-2- Les algues eucaryotes	34
1-2- Les cormophytes	35
1-3- Les Bryophytes	36
1-4- Les Trachéophytes	36
1-5- Les ptéridophytes	37
1-5-1- Inversion de la Dominance Générationnelle	38
1-5-2- Évolution des structures reproductrices et du cycle	39
1-5-3- Dépendance à l'eau	39
2- Les phanérogamies	40
2-1- Les Gymnospermes : Les pionniers de la graine	40
2-2- 2-1- Les Angiospermes : La révolution de la fleur et du fruit	41
3- Évolution globale et succès écologique	42
Références bibliographiques	44

Liste des Tableaux

	Page
Tableau 01: Comparaison cellules de type eucaryote et procaryote	14

Liste des figures

	Page
Figure 01: Schéma du fonctionnement du système photosynthétique des bactéries pourpres et vertes	09
Figure 02: Phylogénie des bactéries photosynthétiques au sein de l'ensemble des Eubactéries	10
Figure 03: Schéma du fonctionnement du système photosynthétique des cyanobactéries montrant le flux d'électrons non cyclique	12
Figure 04: Structure comparée de la cellule chez trois procaryotes phototrophes montrant l'organisation de l'appareil photosynthétique	13
Figure 05: Les endosymbioses (primaires, secondaires et tertiaires) dans l'histoire de l'évolution des plastes	16
Figure 06: Arbre phyllogénétique des eucaryotes (acquisitions de plastes par endosymbiose primaire et secondaire)	17
Figure 07: Vue en coupe schématique d'une feuille: coupe transversale et longitudinale	20
Figure 8: la forme unicellulaire solitaire des vraies algues	24
Figure 9: la forme unicellulaire coloniale des vraies algues	24
Figure 10: structure filamenteuse et archéthalle chez les vraies algues	25
Figure 11: arbre phyllogénétique des êtres vivants	26
Figure 12 : Marchantiophytes (les Hépatiques)	27
Figure 13 : Ordre des Jungermanniales	27
Figure 14 : Bryophytes <i>s.str.</i>	28
Figure 15 : l'appareil végétatif des Trachéophytes	29
Figure 16 : Schéma et photos de l'aspect général des fougères	30
Figure 17 : L'alternance des phases haploïde et diploïde	32
Figure 18 : Formation comparée des gamétocystes et des gamétanges	35
Figure 19 : Cycle digénétique haplodiplophasique à dominance du gamétophyte haploïde chez les Bryophytes	37

Figure 20 : Cycle du développement d'une fougère (cycle digénétique diplohaplophasique) à dominance du sporophyte chez les ptéridophytes	38
Figure 21 : morphologie des sporanges chez les Selaginelles	39
Figure 22 : Les cônes femelles sur une branche de pin à la fin du printemps	41
Figure 23 : Cycle de vie d'une angiosperme	42

Chapitre1 : Méthodes et outils de classification appliqués au monde végétal

1- Définitions

1-1- Systématique

La systématique est la science de la description et de l'explication de la diversité biologique et de son histoire évolutive.

1-2- Taxonomie (Taxinomie)

Le terme taxonomie ou taxinomie, est construit à partir de « taxis » (ordre, arrangement) et de « nomos » (loi, règle) et signifie l'étude théorique des bases, principes et lois de la classification. Elle repose sur la hiérarchisation et la nomenclature.

1-2-1- alpha-taxonomie

L'alpha-taxonomie est la phase pionnière et analytique de la taxonomie : elle caractérise, identifie, classe et nomme les organismes via la collecte et l'analyse de leurs caractères morphologiques externes. Cette approche empirique et classique, pratiquée depuis l'Antiquité, synthétise les observations pour établir une classification de base, qui évolue ensuite vers une phase systématique de consolidation des données.

1-2-2- omega-taxonomie

Après la classification alpha (description et nomination empirique des espèces basée sur la morphologie externe), l'oméga-taxonomie vise à l'améliorer via des approches évolutives et phylogénétiques. Elle intègre des données multidisciplinaires (cytologie, génétique, biochimie, etc.) pour analyser les relations taxonomiques à tous les niveaux, passant par une phase expérimentale/biosystématique puis encyclopédique/holotaxonomique. Aussi appelée bêta-taxonomie, néotaxonomie ou taxonomie moderne, elle utilise des preuves variées pour décrire les variations intra- et interspécifiques.

1-3- Botanique

La botanique est la science consacrée à l'étude des végétaux, elle est rattachée aux autres sciences du vivant par plusieurs domaines. La botanique générale recouvre la taxonomie, la classification, la physiologie végétale, la morphologie végétale, la biogéographie végétale, ...etc.

La botanique systématique a pour attributions :

- De décrire les centaines de milliers d'espèces végétales peuplant la terre, ou l'ayant peuplée au cours des périodes géologiques écoulées;
- De leur donner un nom dépourvu d'ambiguïté;
- De les classer, c'est-à-dire de les ranger suivant leurs ressemblances en groupes hiérarchisés.

1-4- Végétal

La définition la plus récente correspond à tous les organismes photosynthétiques eucaryotes (= plantes), le terme « plante » recouvre quant à lui : - Soit tous les organismes photosynthétiques eucaryotes ('algues' uni- et pluricellulaires, plantes terrestres) ;

- Soit tous les organismes photosynthétiques eucaryotes pluricellulaires ('algues' pluricellulaires et 'plantes' terrestres) (c'est le cas dans la classification de WHITTAEKER, où les 'algues' unicellulaires sont placées dans les 'protistes).

2- Méthodes de Classification

2-1- Classification utilitaire

Historiquement, les premières classifications sont de type **utilitaire**. Ces classifications ont été particulièrement développées en botanique, tant est grande la diversité des plantes d'intérêt ou au contraire dangereuses. Dioscoride (vers 40-90 après J.-C.) a distingué cinq groupes de plantes: les plantes **alimentaires**, **médicinales**, **aromatiques**, **vineuses** et **vénéneuses**. La dimension utilitaire est évidente puisque les critères de classification sont relatifs à l'utilisation des plantes: alimentation, soin, etc. De nos jours, d'autres classifications existent pour classer les plantes par

rapport à leur utilisation **agricole** et au mode de culture, distinguant par exemple les **céréales**, les plantes **sarclées**, les **oléagineux**, les **protéagineux**, les **fruitiers**; et les **adventices** de culture.

2-2- Classification fonctionnelle

Une classification fonctionnelle regroupe des espèces partageant une **même fonction**. Il peut s'agir de différentes fonctions, comme la **nutrition**: organismes autotrophes ou hétérotrophes; la **reproduction**: végétaux se disséminant par des spores ou par des graines. Ces classifications fonctionnelles sont nombreuses en biologie car chaque domaine classe ses propres sujets d'étude.

En écologie, les classifications permettent de penser les relations de nature fonctionnelle entre les êtres vivants, notamment par rapport à leur rôle dans les cycles de la matière. Il existe de nombreuses classifications fonctionnelles écologiques. Ainsi la classification de Raunkiaer en 1904 distingue différents groupes de végétaux selon la position des organes de pérennance pendant l'hiver: phanérophytes, chamaephytes, hémicryptophytes, etc. D'autre part, les plantes sont classées écologiquement selon leur degré de dépendance à l'eau en relation avec les conditions hydriques de leur milieu de vie: hydrophytes, mésophytes, xérophytes. Il ne s'agit là que de quelques exemples de classification fonctionnelle.

2-3- Classification artificielle

Celle qui classe les objets d'après un seul caractère ou d'après un petit nombre de caractères choisis non parmi les plus importants, mais parmi les plus visibles; **ex.** : la classification des plantes de Tournefort est fondée sur la présence ou l'absence de corolle; les plantes, dans la classification de Linné, sont classées d'après les étamines et les pistils.

2-4- Classification naturelle

Elle repose sur les caractères essentiels des êtres. Le scientifique cherche à reproduire les rapports qu'il suppose relier les êtres entre eux dans la nature. Cependant une distinction absolue ne sépare pas ces deux dernières espèces de classifications. La classification botanique de Linné n'est pas entièrement artificielle, car elle se rapproche sur quelques points des classifications naturelles. De même les classifications naturelles les meilleures ne laissent pas d'être plus ou moins

artificielles, parce que la connaissance parfaite de tous les caractères essentiels des êtres et de leur importance est un idéal, qui n'est pas, pleinement réalisable.

2-5- Classification phyllogénétique

La méthode utilisée la plus couramment aujourd'hui pour classer les organismes s'appelle cladistique, ou phylogénétique, parce qu'elle cherche explicitement à comprendre les relations phylogénétiques des taxons. Cette approche se focalise sur la séparation d'une lignée à partir d'une autre au cours de l'évolution, elle tente d'identifier les groupes monophylétiques. Les résultats de l'analyse cladistique est un cladogramme, qui donne une représentation graphique d'un modèle de travail.

3- Outils de classification appliqués au monde végétal

3-1- l'échantillonnage

L'échantillonnage constitue une étape importante et peut être un facteur limitant dans les études de classification des plantes, de ce fait il doit être :

- ✚ Le plus complet possible ;
- ✚ couvrir l'aire du taxon et son étendu de divergence (morphologique, écologique, géographique) ;
- ✚ contenir des groupes externes, appelé groupe frère. le meilleur groupe externe est celui qui présente des caractères ancestraux.

3-2- Les caractères utilisés pour les études en taxonomie

La systématique phylogénétique fait appel aux disciplines les plus diverses :

3-2-1- la morphologie comparée

La première approche de la systématique est celle qui repose sur la morphologie comparée d'abord de l'appareil reproducteur et ensuite de l'appareil végétatif. C'est l'approche principale abordée dans ce cours car elle permet aisément de faire des exercices pratiques de détermination et donc de se former relativement vite à la botanique systématique dans son ensemble.

3-2-2- L'anatomie comparée

L'étude anatomique des bois permet l'identification précise des principales espèces ligneuses. Des caractères anatomiques peuvent être communs à des familles apparentées.

L'anatomie nodale décrit les différents schémas de connexions vasculaires entre la tige et la feuille. L'anatomie du nœud est assez variable et présente souvent une signification systématique. Une caractéristique clé est le nombre de lacunes foliaires, ou interruptions parenchymateuses, laissées dans le système vasculaire secondaire des angiospermes par le départ des faisceaux vasculaires (traces foliaires) vers les feuilles.

Les feuilles présentent une grande variété anatomique offrant de nombreux caractères significatifs pour la systématique. L'épiderme varie en couches cellulaires, taille/forme des cellules, épaisseur des parois, papilles/trichomes, hypoderme et cuticule. Les stomates, classés par cellules annexes, ont une forme phylogénétiquement significative. Le mésophylle, différencié en palissade/lacuneux, inclut des cellules de formes variées, espaces intercellulaires, et est lié aux voies photosynthétiques C3/C4 (anatomie Kranz pour C4). Il peut contenir fibres, sclérides, canaux sécréteurs ou cristaux. La disposition du xylème/phloème dans pétiole et nervure principale varie le long de l'axe et fournit des caractères diagnostiques.

3-2-3- La paléontologie

La forme de la spore ou du grain de pollen est un caractère très conservateur, peu sujet à variation sous l'action des agents externes. Toute une science nouvelle, avec ses techniques particulières, s'est développée pour en faire l'étude approfondie (la structure et la viabilité des pollens).

3-2-4- La phytopaléontologie

La phytopaléontologie permet d'avoir des informations sur l'extension ancienne des principaux groupes de plantes. L'étude des macrofossiles et surtout des pollens conservés dans les sédiments permet de comprendre la mise en place des groupes systématiques actuels.

3-2-5- La phytogéographie

La comparaison des aires des espèces permet dans certains cas de voir si elles ont une origine commune; par exemple, certaines "grandes" espèces se séparent en petites espèces dites "vicariantes" (espèces ou sous-espèces géographiques) qui occupent une fraction de l'aire générale de la grande espèce qui leur a donné naissance. Cette contiguïté des aires de ces petites espèces indique leur origine commune.

3-2-6- la biochimie comparée (chimiosystématique)

On peut utiliser les composés chimiques en systématique des plantes en partant d'analyses de la variation infraspécifique pour aller jusqu'à la détermination des relations phylogénétiques entre familles et autres groupes taxonomiques de rang élevé.

3-2-7- Le séquençage des acides nucléiques

Les acides nucléiques (ADN et ARN) fournissent des données moléculaires essentielles pour l'analyse phylogénétique des plantes, offrant une fiabilité supérieure aux méthodes traditionnelles. Cette approche repose sur le principe que des espèces apparentées partagent un matériel génétique similaire.

Une cellule végétale contient trois sources d'ADN :

- ✚ ADN nucléaire: Biparental, très volumineux et à évolution rapide, il informe sur les processus évolutifs récents.
- ✚ ADN mitochondrial (ADNmt): Uniparental et sujet à de nombreux réarrangements, il est peu utilisé en systématique.
- ✚ ADN chloroplastique (ADNcp): Uniparental, c'est le marqueur de choix pour la taxonomie des plantes vertes. Ses avantages sont sa petite taille (120-140 kbp), sa stabilité, sa facilité d'analyse et sa lente évolution.

L'analyse de l'ADNcp permet de construire des arbres phylogénétiques robustes à presque tous les niveaux taxonomiques. Elle a, par exemple, confirmé la monophylie de plusieurs familles (comme les Apiaceae) et justifié le regroupement de familles proches (comme les Apocynaceae et Asclepiadaceae).

3-3- Méthode d'études en taxonomie

Le traitement de ces données (morphologiques, anatomiques, moléculairesetc.), peut se faire selon des méthodes fondées principalement soit sur le principe de la **cladistique**, soit sur un principe **phénétiq**ue.

3-3-1- Approche phénétiq

Ces méthodes ne prennent pas du tout en compte la notion d'état primitif ou dérivé d'un caractère, mais se basent sur le nombre de caractères en commun que présentent les taxons: deux taxons auront une affinité (parenté) plus grande s'ils partagent beaucoup de caractères (que ceux-ci soient évolués ou primitifs).

3-3-2- Approche cladistique

Mise au point dans les années 1940 par Willy Hennig et publiée en 1950, cette méthode repose sur deux grands principes :

- ✚ **seul le partage d'états évolués de caractères permet de préciser les relations de parenté** : si plusieurs taxons possèdent un même caractère évolué ils l'ont hérité d'un même ancêtre commun, qui leur est propre, et chez qui ce caractère est apparu;
- ✚ **principe de parcimonie**: parmi les cladogrammes possibles, le cladogramme retenu sera le plus parcimonieux, c'est à dire celui qui supposera le moins de transformations évolutives;

Chapitre 2 : Organisation évolutive du monde photosynthétique

1- Origines procaryotes de la photosynthèse

Les premières manifestations de la photosynthèse, il y a près de 3,5 milliards d'années, étaient anoxygéniques. Cette voie métabolique était exclusivement réalisée par des microorganismes anaérobies spécifiques: les bactéries phototrophes anoxygéniques. Celles-ci synthétisent de la bactériochlorophylle, un pigment capable d'absorber l'énergie lumineuse dans le spectre du proche infrarouge, et ont très probablement profondément modifié les conditions environnementales aux origines de la vie. Leur importance écologique dans les écosystèmes modernes semble néanmoins marginale. En effet, la fixation du dioxyde de carbone et la conversion de l'énergie lumineuse sont aujourd'hui majoritairement le fait de la photosynthèse oxygénique, qui utilise la chlorophylle. Dans les environnements contemporains (e.g., océans, lacs), la contribution de la bactériochlorophylle à l'ensemble des pigments photosynthétiques totaux (bactériochlorophylle + chlorophylle) est minime, variant de 0,1 à 10 %.

1-1- Organismes à photosynthèse anoxygénique

Il s'agit de bactéries (Eubactéries) unicellulaires ou filamenteuses, à composition pigmentaire particulière, par rapport aux organismes oxygéniques. Ce sont des organismes considérés généralement comme **primitifs** mais bien adaptés à leur mode de vie typiquement anaérobie, en milieu aquatique (en profondeur, dans des lacs) ou dans le sol; certains sont thermophiles.

Ces organismes présentent quatre caractéristiques majeures du point de vue de la photosynthèse:

- ✚ Un seul type particulier de centre réactionnel, de type I ou II;
- ✚ Système antennaire très caractéristique renfermant des bactériochlorophylles et des caroténoïdes particuliers;
- ✚ Phototrophie en anaérobiose et dégénérescence de l'appareil photosynthétique en présence d'oxygène;
- ✚ En fonctionnement phototrophe strict, des composés réduits, sulfures ou dithionates sont des donneurs d'électrons pour les paires spéciales, donneurs primaires de charge des centres

réactionnels; le transfert aux centres réactionnels se fait grâce à des cytochromes solubles, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un complexe de cytochromes faisant partie intégrante du centre réactionnel et comprenant plusieurs hèmes.

- ✚ Un flux cyclique d'électrons s'établit au niveau de la chaîne de transport d'électrons qui est couplée à la synthèse d'ATP.

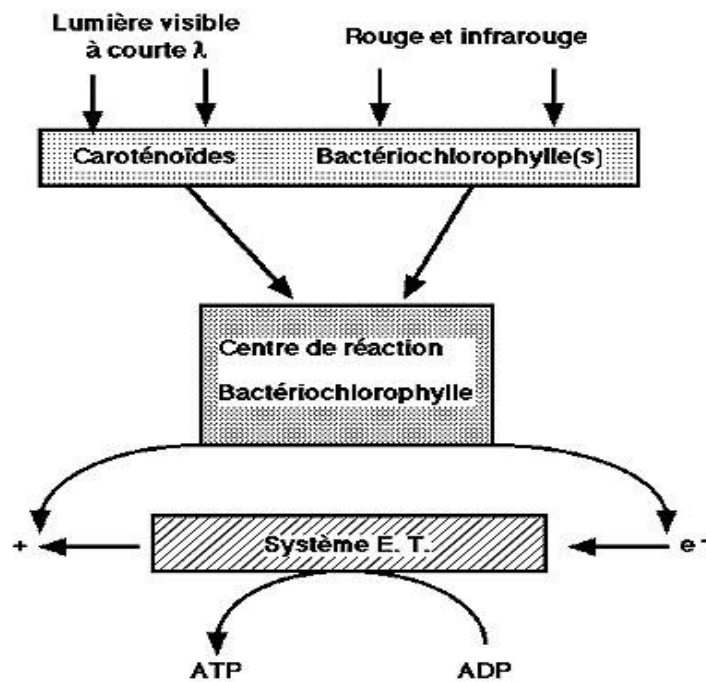


Figure 1: Schéma du fonctionnement du système photosynthétique des bactéries pourpres et vertes. D'après Stanier *et al.* (1981) in *The Prokaryotes*, vol. 1 , M.P. Starr *et al.* eds., Springer-Verlag pub., p. 198.

Deux groupes sont distingués classiquement par la nature des pigments qu'ils renferment: les bactéries pourpres et les bactéries vertes.

1-1-1- Les bactéries pourpres

Riches en caroténoïdes masquant la couleur bleu-vert des bactériorchlorophylles, elles comprennent le groupe des bactéries sulfureuses (phototrophes strictes) et les non-sulfureuses (photohétérotrophes); leur centre réactionnel est de **type II**; l'assimilation du CO₂ fait intervenir un cycle de Calvin typique et une rubisco de type bactérien.

1-1-2- Les bactéries vertes

Les bactéries vertes présentent en commun un complexe antennaire très caractéristique, le chlorosome. Dépourvues de rubisco elles assimilent le CO₂ par des voies originales. Deux groupes sont distingués:

a- Les Chlorobiacées unicellulaires

Renfermant des centres réactionnels de type I, sont des organismes phototrophes stricts. Le sulfure est le donneur d'électrons externe couramment utilisé ; l'autre source de pouvoir réducteur est l'hydrogène.

b- Les Chlororoflexacées

Elles renferment des centres réactionnels de type II. Photohétérotrophes en milieu aquatique, beaucoup sont thermophiles. Le groupe est considéré classiquement comme très primitif, le plus primitif des phototrophes connus.

Des centres de types II ancestraux pourraient être à l'origine de l'ensemble des centres de type I et II actuels. Cependant, d'après des travaux récents s'appuyant sur l'étude des voies de synthèse des composés magnésiens tétrapyrroliques ou de celle des cytochromes b et c des complexes bc1, les bactéries pourpres seraient les organismes phototrophes les plus primitifs. Il est à noter que ceux-ci renferment des centres de type II.

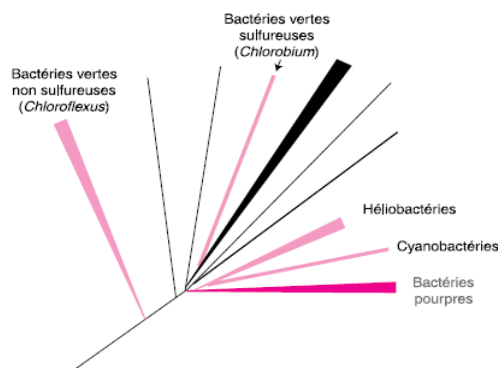


Figure 2: Phylogénie des bactéries photosynthétiques au sein de l'ensemble des Eubactéries. d'après Farineau et al. (2018).

1-2- Organismes à photosynthèse oxygénique

L'émergence du Photosystème II chez les cyanobactéries marque une étape décisive de l'évolution biologique. En catalysant la photolyse de l'eau avec production d'oxygène moléculaire, ce complexe enzymatique a directement conduit à l'oxygénation progressive de l'atmosphère au Précambrien. D'un point de vue structural, ces microorganismes unicellulaires thalloïdes présentent une organisation fondamentale, caractérisée par la présence de membranes photosynthétiques invaginées.

Du point de vue de la photosynthèse, leurs caractéristiques sont les suivantes:

- ✚ L'activité photosynthétique donne lieu à émission d'oxygène;
- ✚ L'activité photochimique est réalisée grâce à la mise en jeu de deux types de centres réactionnels correspondant à ceux des deux photosystèmes I et II fonctionnant en série. Le PSII alimente en électrons le PSI ; le PSII est reréduit, après chaque acte photochimique, par des électrons provenant de l'oxydation de l'eau avec l'intervention d'un complexe à Mn particulier fonctionnant à haut potentiel rédox;
- ✚ Le CO₂ est assimilé par fonctionnement d'un cycle de Calvin typique; la rubisco est de type L₈S₈ (signifie que la forme fonctionnelle complète de cette Rubisco est un complexe composé de huit sous-unités larges et de huit sous-unités petites).

La classification des organismes oxygéniques s'appuie surtout sur les caractéristiques pigmentaires.

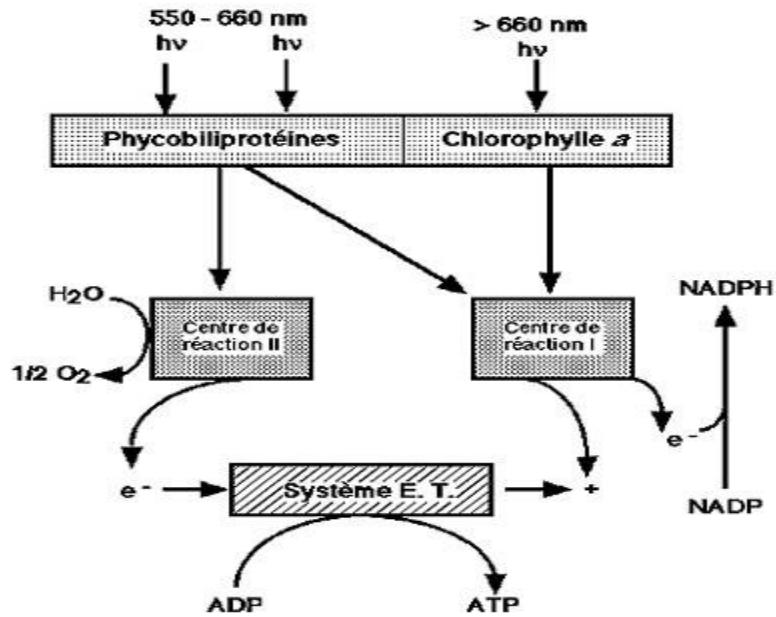


Figure 3 : Schéma du fonctionnement du système photosynthétique des cyanobactéries montrant le flux d'électrons non cyclique. D'après Stanier et al. (1981) in *The Prokaryotes*, vol. 1, M.P. Starr et al. eds., Springer-Verlag pub., p. 198.

1-2-1- Les **cyanobactéries** contiennent de la chlorophylle a et des phycobilines comme pigments accessoires (pour le photosystème II);

1-2-2- Les **prochlorophytes** renferment uniquement des chlorophylles a et b. sont considérés comme des formes évoluées de cyanobactéries, l'antenne à phycobilisomes ayant été remplacée par une antenne à chlorophylles a et b. Selon une autre hypothèse, l'ancêtre commun aux deux types d'organismes possédait à la fois des antennes PS II à phycobilines et des antennes à chlorophylles a et b comme les cryptomonades, par exemple.

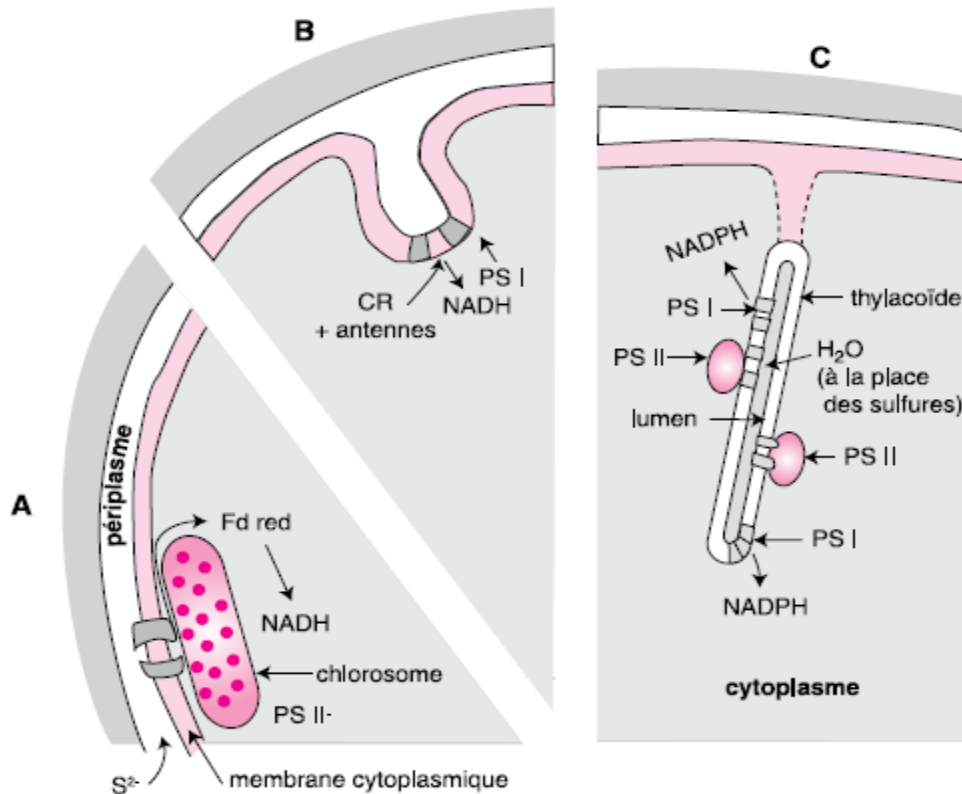


Figure 4 . Structure comparée de la cellule chez trois procaryotes phototrophes montrant l'organisation de l'appareil photosynthétique. d'après Farineau et al. (2011)

A. cellule de *Chlorobium*. **B.** cellule d'une bactérie pourpre montrant une invagination de la membrane cytoplasmique dans laquelle se trouvent inclus les complexes constitués d'un système antennaire LH1 + LH2 et d'un centre réactionnel lié. **C.** cellule d'une cyanobactérie (organisme oxygénique) montrant un thylacoïde issu d'une invagination de la membrane cytoplasmique renfermant les deux types de photosystèmes I et II. S₂⁻: sulfure.

2- Transition vers les algues eucaryotes (acquisition d'un chloroplaste autonome)

La cellule eucaryote se distingue fondamentalement de la procaryote par la présence d'organites membranaires spécialisés, tels que le noyau, les mitochondries et les chloroplastes – ces derniers constituant le siège exclusif de la photosynthèse chez les végétaux. L'organisation génomique, la biochimie et les caractères structuraux des chloroplastes et mitochondries trahissent leur origine **endosymbiotique**, issue de l'incorporation d'anciennes bactéries au sein d'une cellule hôte eucaryote (**Tableau 1**).

Tableau 1: Comparaison cellules de type eucaryote et procaryote.

Caractères	Cellules de type procaryote		Cellules eucaryotes		
	Archées	Bactéries	Cytoplasme	Mitochondrie	Chloroplaste
Matériel génétique	- ADN nu au sein d'un chromosome unique, le plus souvent circulaire -Gènes en mosaïque	- ADN nu au sein d'un chromosome unique, le plus souvent circulaire - Gènes en continu (rarement en mosaïque)	- ADN (associé à des protéines, les histones) au sein de plusieurs chromosomes linéaires, localisés au sein du noyau (double membrane) - Gènes en mosaïque (avec introns)	- ADN nu au sein d'un chromosome unique, circulaire - Gènes en continu (rarement en mosaïque)	- ADN nu au sein d'un chromosome unique, circulaire - Gènes en continu
Reproduction	- Division en 2	- Division en 2	- Mitose, méiose et fécondation	- Division en 2	- Division en 2
Ribosomes (machinerie de synthèse des protéines)	- de type "70S", libre - quelques traits similaires à ceux des eucaryotes	- de type "70S", libre	- de type "80S", libres ou fixés sur le réticulum endoplasmique	- de type "70S", libre	- de type "70S", libre
Taille	~ 1-10 voire 100 microns	~ 1-10 voire 100 microns	~ 10-500 microns, parfois plus petits	~ 1-10 microns	~ 1-10 microns
Nature des lipides membranaires	- Phospholipides avec liaisons de type éther	- Phospholipides avec liaisons de type ester - Glycolipides (chez les Cyanobactéries)	- Phospholipides avec liaisons de type ester	- Phospholipides avec liaisons de type ester	- Phospholipides avec liaisons de type ester - Glycolipides
Compartimentation	- non	- souvent non - parfois oui (thylacoïdes chez les Cyanobactéries, espace périplasmique chez les bactéries Gram ⁺ , ...)	- Oui (réticulum, membrane nucléaire, appareil de Golgi, etc...)	- Non - Organite limité par une double membrane	- Oui (thylacoïdes) - Organite limité par une double membrane (enveloppe)
Cytosquelette	- probable, mais pas connu	- Oui, mais ne déplace pas les composants cellulaires	- Oui, déplace les composants cellulaires	- Non	- Non
Métabolisme	- Chimiosynthèse ou hétérotrophie	- Chimiosynthèse ou photosynthèse, ou hétérotrophie (respiration et/ou fermentation)	- Fermentation	- Respiration (voire fermentation chez certains anaérobies)	- Photosynthèse

Source : Selosse et Jayord (2021), Symbiose et évolution : à l'origine de la cellule eucaryote. 17/04/2021.

<https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/symbiose-evolution-lorigine-de-cellule-eucaryote/>

2-1- Endosymbiose primaire

Les premières algues eucaryotes émergent d'une **endosymbiose primaire**, survenue il y a environ 1,5 milliard d'années, par laquelle une cyanobactérie est internalisée de façon permanente au sein d'un hôte eucaryote primitif. Cet événement fondateur donne naissance au super-groupe des Archaeplastida (glaucophytes, rhodophytes et chlorophytes), dont les chloroplastes optimisent la photosynthèse oxygénique et s'accompagnent d'une diversification morphologique – thalles filamenteux ou laminaires chez les algues rouges et vertes primitives – ainsi que d'adaptations pigmentaires (phycobiliprotéines, fucoxanthines) pour une capture lumineuse efficace dans des niches aquatiques variées. Des événements endosymbiotiques répétés ont par la suite complexifié cette organisation chez les lignées vertes, menant aux végétaux terrestres actuels.

2-2- Endosymbiose secondaire

Les endosymbioses secondaires sont une répétition du processus, lorsqu'un eucaryote possédant déjà un endosymbiote entre en endosymbiose dans un autre eucaryote (**Figure 5**). C'est l'origine des plastides à plus de deux membranes présent chez certains groupes végétaux : internalisation d'une algue verte chez des Euglènes; internalisation indépendante d'une algue rouge chez les algues brunes, etc. Des endosymbioses tertiaires, moins fréquentes, ont aussi été décrites. Ces diverses symbioses constituent autant d'endosymbioses fondatrices de lignées évolutives.

Aujourd'hui, certaines algues unicellulaires, cryptophytes et hétérocontes (**Figure 5**), dont le plaste à quatre membranes dérive d'une endosymbiose secondaire, vivent en symbiose dans le cytoplasme de dinoflagellés ayant perdu leurs propres plastides: il y a là trois endosymbioses successives !

Trois groupes sont distingués par la nature des pigments qu'ils renferment et le nombre de membranes dans leurs chloroplastes: les chlorophytes, les rhodophytes et les chromophytes.

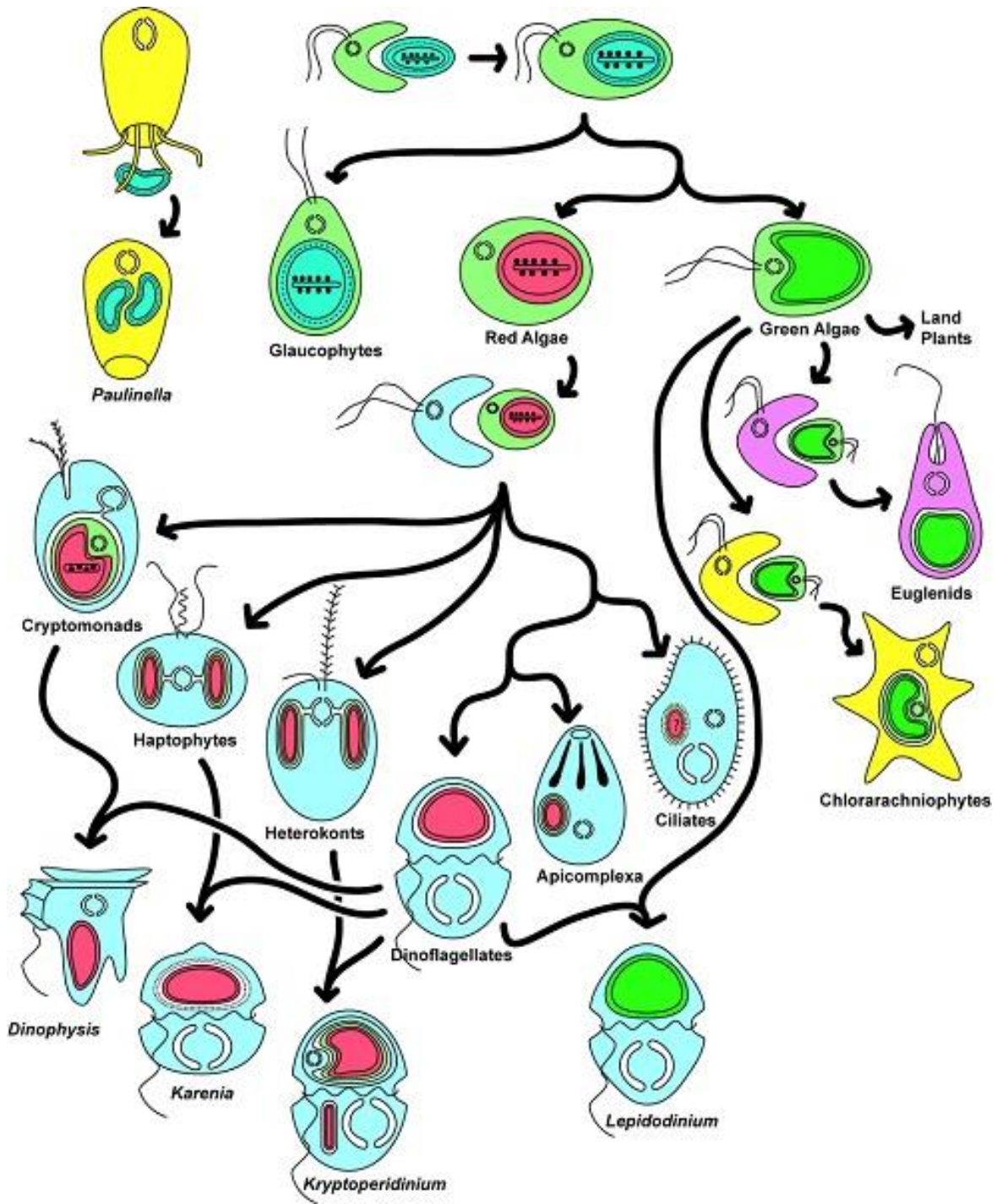


Fig. 5: Les endosymbioses (primaires, secondaires et tertiaires) dans l’histoire de l’évolution des plastes. Reproduit de Keeling et al. (2004).

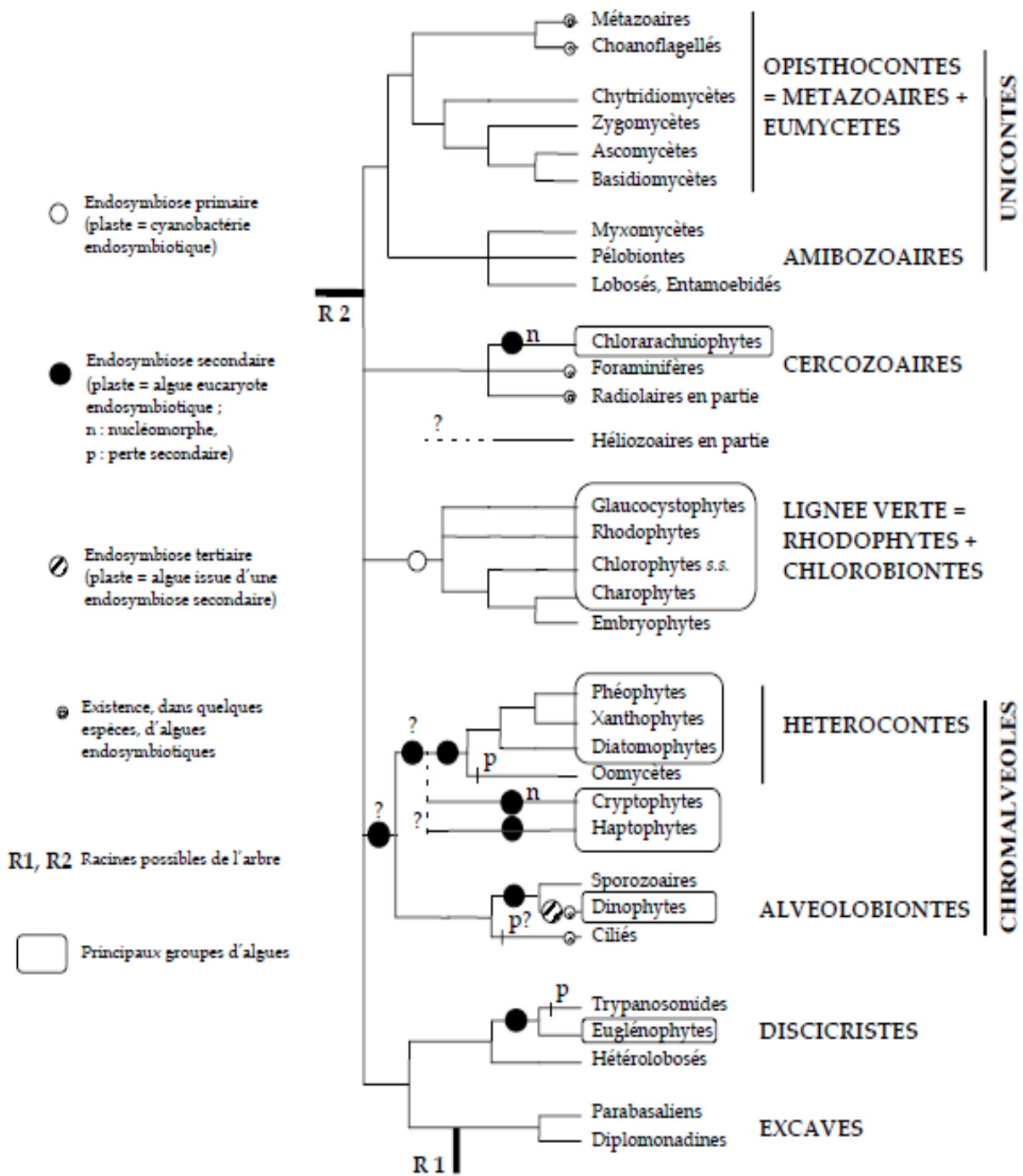


Figure 6: Arbre phylogénétique des eucaryotes (acquisitions de plastes par endosymbiose primaire et secondaire).

Les chlorophytes (algues vertes), bryophytes (mousses) et métaphytes ou plantes « supérieures » sensu stricto : ptéridophytes (fougères), gymnospermes (résineux) et angiospermes sont caractérisés par des chloroplastes à deux membranes et la présence des chlorophylles a et b.

Les rhodophytes (algues rouges) ont des chloroplastes à deux membranes qui renferment de la chlorophylle a et des phycobilines.

Les chromophytes, ensemble de huit phyla, qui ont des chloroplastes à trois et quatre membranes, renfermant de la chlorophylle a et d'autres types de chlorophylles, c, d, etc. : phaéophytes (algues brunes), chrysophytes, xanthophytes, eustigmatophytes, diatomées ; les cryptomanades contiennent à la fois des phycobilines et des chlorophylles a et c.

3- Conquête terrestre et premières plantes vasculaires

Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre, initié à l'Ordovicien supérieur (-460 à -440 millions d'années), représente l'un des défis évolutifs les plus ardues. Pour l'appareil photosynthétique, spécialisé dans la capture de l'énergie lumineuse et des échanges gazeux en milieu hydrique, cette transition a nécessité une réinvention complète. L'évolution a dû résoudre un paradoxe fondamental: capter du dioxyde de carbone (CO₂) gazeux dans un milieu desséchant, tout en retenant l'eau indispensable à la vie et à la réaction photochimique elle-même.

Cette adaptation s'est faite en deux étapes majeures, marquées par des niveaux croissants de complexité et de spécialisation de l'appareil photosynthétique.

3-1- Les pionniers (Bryophytes) : Un Appareil Photosynthétique Contraint

Les bryophytes, premiers colonisateurs terrestres, ont adopté une stratégie fondée sur la tolérance et la proximité immédiate des milieux saturés en humidité. **Leur appareil photosynthétique, encore rudimentaire**, reflète pleinement cette adaptation de compromis.

La phase photosynthétique dominante est le gamétophyte haploïde. Chez les hépatiques à thalle ou les mousses aux « feuilles » simples, il n'existe **pas d'organe foliaire différencié**. Les cellules chlorophylliennes, uniformément réparties, ne présentent **aucune organisation tissulaire sophistiquée**.

La première innovation majeure pour la vie terrestre est l'apparition d'une **cuticule**, fine pellicule de cires et de polyesters recouvrant l'épiderme. Si elle constitue une barrière essentielle contre la dessiccation, elle forme également un obstacle majeur aux échanges gazeux. Le CO₂, indispensable au cycle de Calvin, y diffuse très difficilement.

Cette limitation est accentuée par l'**absence de stomates fonctionnels** chez la plupart des bryophytes. Leurs échanges gazeux reposent donc sur une diffusion passive, inefficace sauf lors des périodes de très forte humidité atmosphérique. Il en résulte **une photosynthèse « en apnée »**, dont le **taux est sévèrement limité par la disponibilité en CO₂**. Celle-ci n'est optimale que lorsque la cuticule, gorgée d'eau, devient temporairement plus perméable.

Anatomiquement, il n'y a **pas de différenciation en tissus palissadique** (capture lumineuse) et lacuneux (échanges gazeux). Les chloroplastes sont dispersés dans les cellules superficielles. Enfin, l'**absence de xylème** (tissu vasculaire conducteur de la sève brute) limite radicalement l'approvisionnement en eau, maintenant l'ensemble des tissus photosynthétiques à proximité immédiate de leur source hydrique.

Ainsi, l'appareil photosynthétique des bryophytes, bien qu'ingénieux pour la survie en milieu contraignant, présente des contraintes structurales et physiologiques qui les confinent à des niches écologiques humides et expliquent leur croissance lente.

3-2- Les ptéridophytes : La spécialisation de l'usine foliaire

L'acquisition du xylème et du phloème chez les plantes vasculaires (Trachéophytes) libère la contrainte de taille et de distance à l'eau. Ceci permet le développement d'un nouvel organe dédié: la feuille vraie (mégaphylle), qui devient le siège d'un appareil photosynthétique hautement spécialisé et optimisé, et présente une différenciation tissulaire qui sépare et optimise chaque fonction de la photosynthèse.

Le passage des bryophytes aux ptéridophytes représente la transition d'un appareil photosynthétique de survie et de compromis vers un appareil photosynthétique d'optimisation et de performance. La feuille vascularisée, avec sa spécialisation tissulaire (épiderme stomatique, mésophylle palissadique et lacuneux) et son couplage avec le système conducteur, a résolu le dilemme originel de la vie terrestre. Elle a permis de maximiser simultanément la capture

lumineuse, l'absorption du CO₂ et la conservation de l'eau, posant les bases structurales et physiologiques qui seront poussées à leur apogée par les plantes à graines (Gymnospermes et Angiospermes).

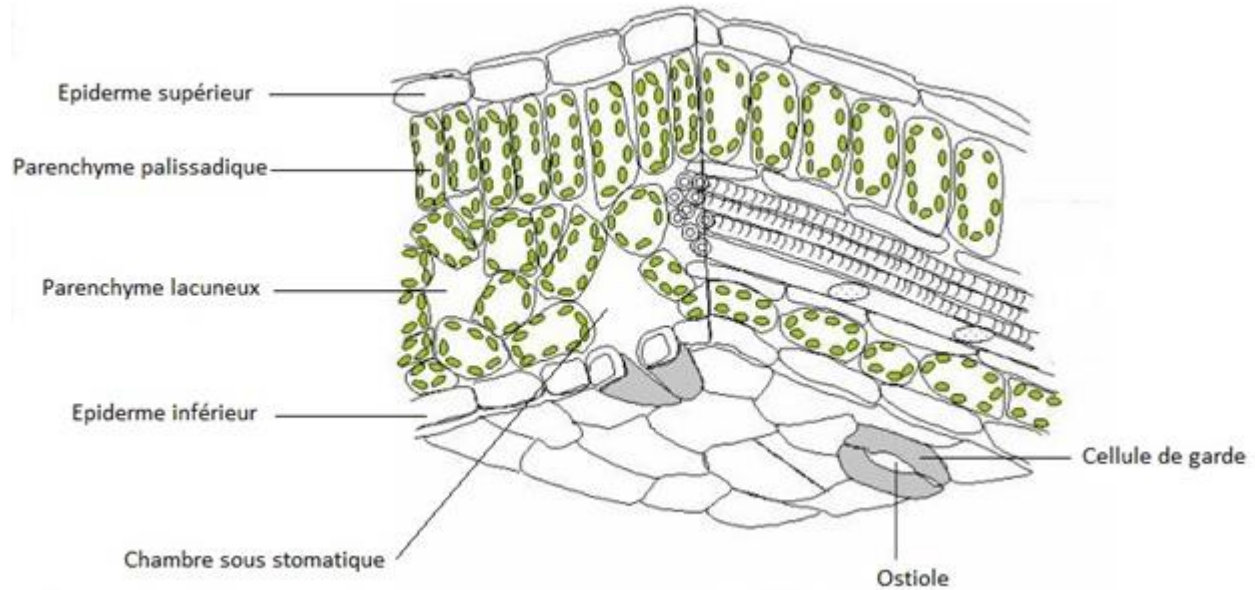


Figure 7: Vue en coupe schématique d'une feuille: coupe transversale et longitudinale

Les cellules chlorophylliennes photosynthétiques organisées en parenchyme: le parenchyme palissadique organisé en couches serrées ; le parenchyme lacuneux séparées par des espaces remplis d'air.

<https://svtlyceedevenne.com/spe-svt-terminale/de-la- plante-sauvage-a-la- plante-domestiquee/lorganisation-fonctionnelle-des-plantes-a-fleurs/>

4- L'Évolution au Sommet: les spermatophytes

Le passage aux plantes à graines (Spermatophytes) représente un saut évolutif majeur dans l'optimisation de la photosynthèse terrestre. Libérées des contraintes de reproduction liées à l'eau libre, les gymnospermes puis les angiospermes ont perfectionné l'architecture et la biochimie de l'appareil photosynthétique, permettant une conquête écologique sans précédent.

4-1- Gymnospermes: Optimisation en Environnements Contraignants

Les gymnospermes (comme les conifères) ont développé un appareil photosynthétique spécialisé pour survivre dans les climats rigoureux. Leur évolution se caractérise par trois adaptations majeures :

- ✚ Feuilles en aiguilles : Cette forme réduit la surface, limitant les pertes d'eau et les dommages dus au froid ou à la sécheresse.
- ✚ Protection renforcée : Une cuticule épaisse et un épiderme souvent lignifié protègent la feuille.
- ✚ Anatomie interne optimisée : Un mésophylle compact mais aéré facilite les échanges gazeux, et les stomates enfoncés dans des cryptes sont protégés du vent desséchant.

Cet appareil photosynthétique, optimisé pour la résilience et non pour la productivité maximale, permet une photosynthèse lente mais continue dans des conditions où les feuilles larges des autres plantes échoueraient.

4-2- Angiospermes

L'apparition des angiospermes au Crétacé marque l'apogée de la diversification et de l'efficacité photosynthétique, reposant sur deux piliers : une diversification morphologique extrême et des innovations biochimiques ciblées.

- ✚ **Diversification morphologique:** La feuille typique des angiospermes se compose d'un limbe large, d'un pétiole (orientant la feuille) et d'une nervation réticulée complexe, ce qui permet un approvisionnement hydrique rapide et une évacuation efficace des photoassimilats.

La différenciation du mésophylle atteint son optimum. Le **parenchyme palissadique**, parfois sur plusieurs couches, est une véritable « usine à photons ». Le **parenchyme lacuneux** forme un labyrinthe aéré optimisant la circulation du CO₂. L'épiderme et ses stomates deviennent hautement régulés.

Innovations biochimiques

Le principal défaut enzymatique de la Rubisco (sa fixation d'O₂ en plus du CO₂) devient critique en milieu chaud et sec, où les stomates se ferment. Pour le contourner, deux voies métaboliques sophistiquées sont apparues:

La voie C4 (ex : maïs, canne à sucre) : Elle opère une séparation spatiale. Le CO₂ est préfixé dans les cellules du mésophylle en un acide à 4 carbones, puis transporté vers les cellules de la gaine périvasculaire, où il est relargué pour entrer dans le cycle de Calvin classique. Cette « pompe à CO₂ » concentre le gaz au site de la Rubisco, éliminant virtuellement la photorespiration.

Le métabolisme CAM (ex : cactées, ananas) : Il réalise une séparation temporelle. Les stomates s'ouvrent la nuit pour fixer et stocker le CO₂ sous forme d'acide organique. Le jour, les stomates fermés conservent l'eau, tandis que le CO₂ est relâché des réserves pour alimenter le cycle de Calvin. C'est l'adaptation ultime à l'aridité.

Chapitre 3 : Diversité et évolution de l'appareil végétatif

1- Les grands groupes des végétaux

Afin d'illustrer l'évolution des végétaux, il est intéressant d'en parcourir les différents groupes, des plus simples aux plus complexes :

- + les **Chlorophytes** , composés exclusivement d'algues vertes
- + les **Streptophytes** , composé de plusieurs phylums d'algues vertes comme *Charales* et les *Klorokybales*, et l'ensemble des plantes terrestres (**Embryophytes**).
- + les **Embryophytes**, sont classiquement divisés en termes de « Mousses », « Fougères » et « Plantes à graines = Spermatophytes ».
- + les **Mousses** ou les Bryophytes au sens large, sont paraphylétiques avec trois phylums bien distincts ne correspondant pas à des nœuds de même niveau : **Marchantiophytes** = Hépatiques, **Bryophytes s.str.** = Mousses au sens strict, **Anthoceroophytes** = Anthocérotes.
- + De même les Fougères ou **Ptéridophytes** au sens large, sont paraphylétiques avec trois phylums : **Lycophytes**, **Sphénophytes** = Prêles, **Filicophytes** = Fougères *s. str.*
- + Les **préspermaphytes**
- + les **Spermatophytes**, se diviseraient en deux embranchements : les **Gymnospermes** et les **Angiospermes**.

2- Evolution de l'appareil végétatif

On peut distinguer les **Thallophytes** (primitifs) et les **Cormophytes** (évolués), dont l'appareil végétatif est respectivement un **thalle** et un **cormus**. Ce dernier est constitué des rameaux feuillés tandis que le premier ne comprend jamais de tiges, de feuilles, de racines et en principe pas de tissus conducteurs de sève. Il était logique de trouver chez les Thallophytes les Algues.

2-1- Thallophytes, procaryotes

L'histoire des végétaux, comme celle des autres organismes, débute au Précambrien, avec l'apparition des cellules procaryotes, elles-mêmes issues d'un ancêtre universel. Parmi les

procaryotes, on trouve ce que l'on a longtemps appelé les algues bleues : en fait, ce ne sont pas de vraies Algues, mais des bactéries cyanophycées. Elles sont à l'origine de la majorité de l'oxygène présent dans notre atmosphère.

2-2- Thallophytes, Eucaryotes (Algues)

a- Unicellulaires

Les vraies Algues unicellulaires sont des cellules eucaryotes, parfois capables de se déplacer avec des flagelles, voire de perdre leur capacité photosynthétisante : ce sont des protistes tels que *Chlorella*, *Euglena*, ou *Chlamydomonas*.

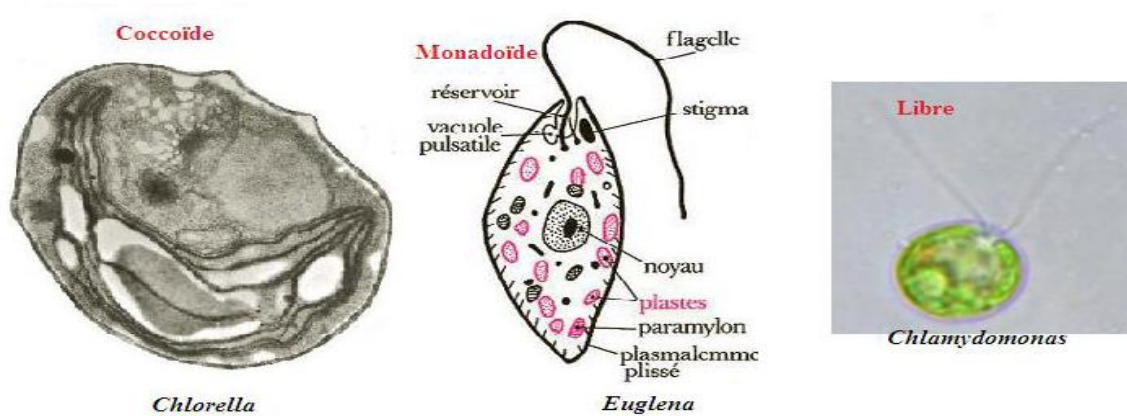


Figure 8 : la forme unicellulaire solitaire des vraies algues.

Des associations coloniales rudimentaires d'algues unicellulaires (*Pandorina*, *Scenedesmus*, *Pediastrum*) annoncent les algues pluricellulaires (vraies Algues).

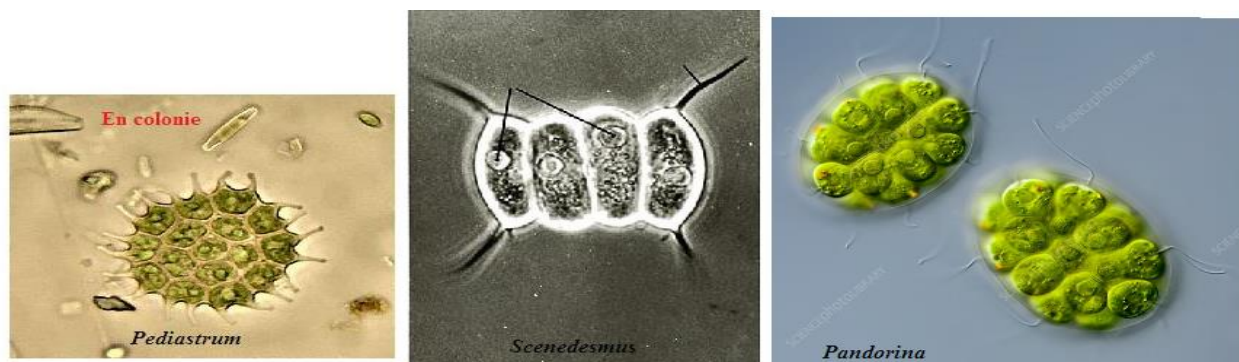


Figure 9 : la forme unicellulaire coloniale des vraies algues.

b- pluricellulaire

On trouve par exemple des algues filamenteuses (*Ulothrix*, *Spirogyra*), dont on peut imaginer la fusion des filaments en un archéthalle (*Prasiola*).

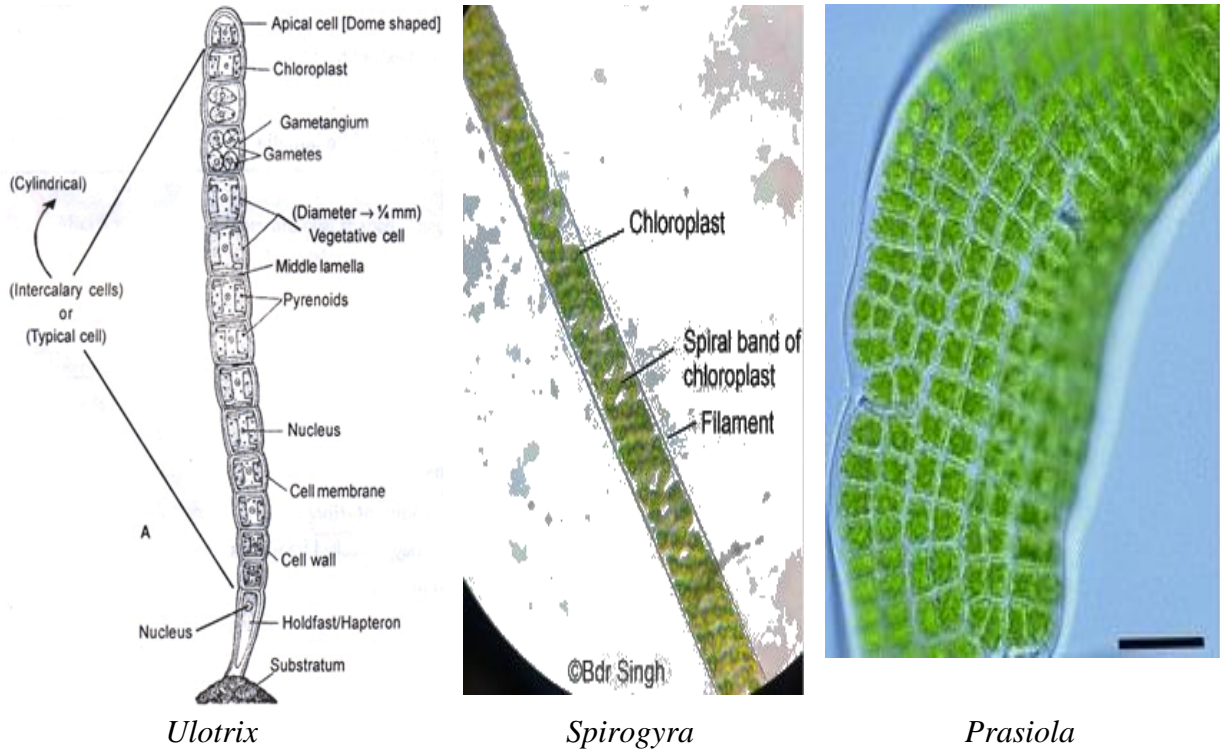


Figure 10: structure filamenteuse et archéthalle chez les vraies algues.

Les vraies algues sont paraphylétique avec trois divisions : Algues vertes (Chlorophytes), Algues rouges (Rhodophytes) et les algues brunes (Phaeophytes). En milieu marin, les pigments associés à ces groupes leur permettent de photosynthétiser de manière optimale à différentes profondeurs. La structure d'une algue peut être réduite à un simple thalle plus ou moins découpé (*Ulva*), mais l'architecture peut se complexifier par dichotomie (*Plumaria*, *Dictyota*). Une tige rudimentaire peut exister, le stipe, munie d'un crampon pour ancrer la plante sur des rochers (*Laminaria*). Des régions du thalle sont réservées à la fabrication des cellules sexuelles, par exemple le conceptacle de *Fucus*.

Les végétaux terrestres seraient issus de la lignée des algues vertes (Chlorobiantes) avec notamment les Charophytes comme le groupe frère des végétaux terrestres.

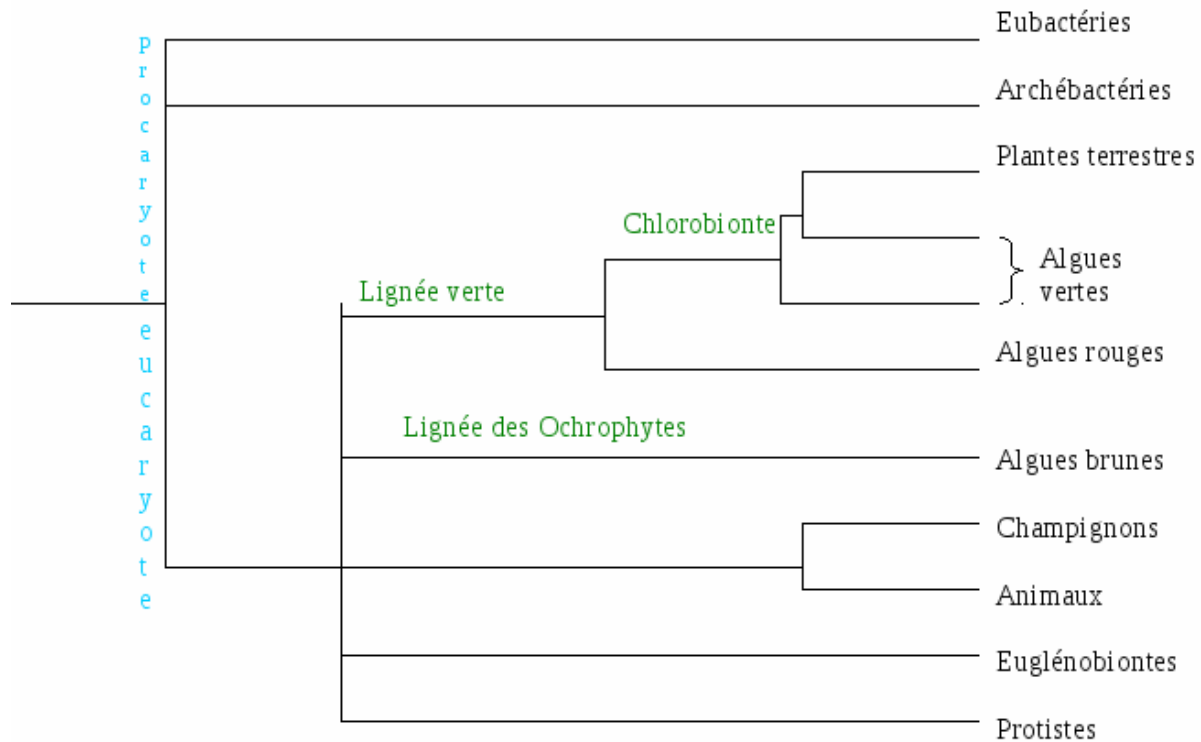


Figure 11: arbre phylogénétique des êtres vivants.

2-3- Cormophytes, non vasculaires

2-3-1- les Hépatiques = Marchantiophytes

Dans les **Embryophytes** on trouve encore, comme chez les algues vertes, des structures en thalles, mais avec certains organes adaptés à la conquête du milieu terrestre. Le thalle n'est plus ancré par un crampon, mais par les rhizoïdes. Ainsi la plupart des Hépatiques = Marchantiophytes sont constituées uniquement d'un thalle rampant (*Marchantiales*, *Metzgeriales*), bien que certaines porte un corne et des feuilles (*Jungermanniales*). Elles n'ont toutefois ni racines ni système vasculaire.



Marchantiales



Metzgeriales

Figure 12: Marchantiophytes (les Hépatiques)



Figure 13 : Ordre des *Jungermanniales*

2-3-2- les Stomatophytes

Avec les **Stomatophytes** , on voit apparaitre des stomates. Deux lignées sont distinguées :

a- Anthocérophytes : présente toutefois une morphologie très proche de celle des Marchantiophytes. Les anthocérophytes se distinguent des Marchantiophytes par leur sporophyte en forme de corne allongée, s'ouvrant en deux fentes longitudinales alors que le sporophyte des Marchantiophytes est formé d'une soie et d'une capsule.

b- Bryophytes s.str. Apparaître d'un axe vertical parfaitement marqué avec des éléments conducteur de la sève et sans racines, mais ce système vasculaire est peu développé, qui les obligent à rester de faible taille. ces Bryophytes vivent le plus souvent en milieux humides.



Bryopsidae



Polytrichopsida (Atrichum undulatum)

Figure 14 : Bryophytes s.str.

2-4- Les trachéophytes (cormophytes, vasculaires)

Avec les **Trachéophytes** c'est l'avènement des tiges contenant les vaisseaux conducteurs de la sève, qui vont permettre à ces plantes de croître en hauteur et d'affirmer leur indépendance de la sève par rapport au milieu aquatique. Les modèles de croissance vont de simples dichotomies (*Psilotum*) jusqu'à des tiges d'articles emboîtés (*Equisetum*). Cet avènement a lieu dans la phase diploïde du cycle qui devient prépondérante, le sporophyte acquérant son indépendance.

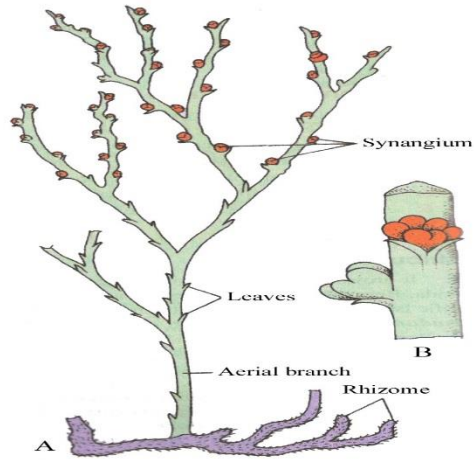


Fig : (A) A complete plant showing Synangia
(B) A part of stem bearing Synangia.

Psilotum



Equisetum

Figure 15 : l'appareil végétatif des Trachéophytes

2-4-1- Les Lycophytes

Des petites plantes herbacées à feuilles aiguës disposées en spirales. Ces sont les selaginelles, Lycopodes et Isoètes qui vivent souvent en milieu humide ou frais. Au carbonifère, elles étaient parfois arborescentes et davantage diversifiées.

2-4-2- Les Sphénophytes,

Sont très caractéristiques avec leurs tiges dressées, articulée et ramifiée en verticilles. Les feuilles sont très réduites. Comme le groupe précédent, au carbonifère, elles étaient très diversifiées et parfois arborescentes.

2-4-3- Les Filicophytes

Sont bien caractéristiques par leurs grandes feuilles portant généralement des sporanges sur leur face inférieure, et issues de tiges rampantes (rhizome). Certaines fougères arborescentes ont plusieurs mètres de hauteur (*Cyathea*, *Blechnum*, *Dicksonia*) en ressemblant, par leur architecture à des *Cycas* (Gymnospermes) ou à des Palmiers (Angiospermes).

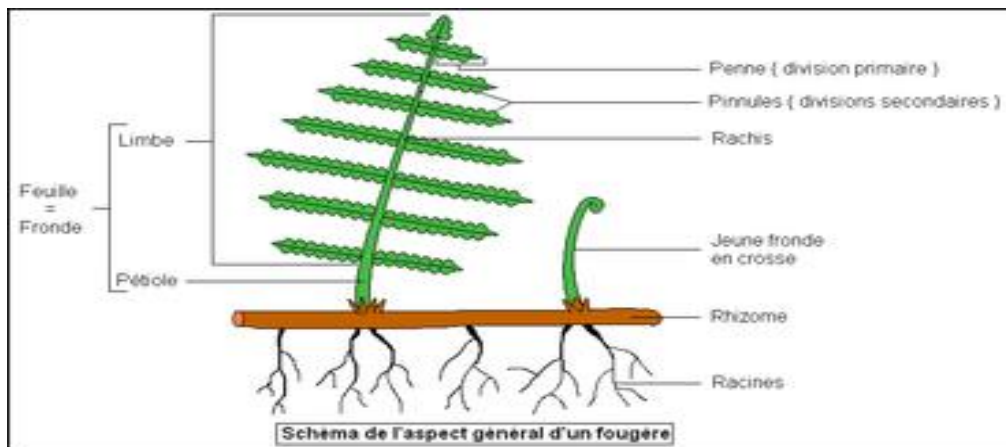


Figure 16: Schéma et photos de l'aspect général des fougères

2-5- Les Spermatophytes

Les plantes à graines, on distingue deux groupes : les **Gymnospermes** et les **Angiospermes**.

2-5-1- les Gymnospermes

Un groupe monophylétique composé des Cycadophytes, Pinophytes, Ginkgophytes. Les Gymnospermes se substituent aux formations de Fougères arborescentes dès la fin du Primaire. Au début du Crétacé, ce sont donc elles qui dominent dans tous les milieux. Ne développant pas de formes herbacées, leur cycle de vie est donc lent ; la phase végétative est très longue par rapport à la phase reproductive. La croissance est assurée par une zone méristématique, le cambium, produisant xylème (bois) et phloème (liber). Le xylème des Gymnospermes est constitué de **trachéides qui sont des vaisseaux imparfaits**, ils ont un rôle à la fois de conduction et de soutien.

2-5-2- les Angiospermes

Chez les angiospermes les **vaisseaux sont parfaits**, c'est-à-dire consacrés uniquement à la conduction. Les vaisseaux du bois (xylème) font circuler l'eau et les sels minéraux de la sève brute, le phloème fait circuler les sucres de la sève élaborée. Ce système vasculaire spécialisé est mieux adapté à la régulation de la transpiration et de la photosynthèse que les trachéides ligneuses des Gymnospermes : il en résulte une plus grande souplesse écologique chez les angiospermes, cette compétitivité ayant certainement amené les Gymnospermes à reculer dans les régions marginales du globe (latitudes et altitudes élevées).

Par ailleurs, chaque organe des plantes à fleurs a sa fonction spécifique : nutrition azotée et minérale par les racines, nutrition carbonée par les feuilles, transport et soutien par la tige, le tronc et les branches, photosynthèse et respiration par les feuilles. L'unité de croissance fondamentale est un article ou entre-nœud, terminé par une feuille et un bourgeon axillaire ; vers le bas, cet article peut se prolonger par la racine, tandis que vers le haut, il peut se répéter ou s'interrompre.

Chapitre 4: Diversité et évolution de l'appareil reproducteur

La reproduction est un moment fondamentale de la vie des végétaux. Elle revêt un grand nombre de modalités et l'on ne peut qu'être surpris par la grande diversité des structures adoptées par les végétaux. Il est classique de séparer deux phénomènes distincts :

La multiplication asexuée par fractionnement de l'individu ou production des cellules spécialisées (spores). Dans les deux cas, les individus obtenus sont strictement identiques à ceux dont ils sont issus.

La multiplication sexuée qui fait intervenir des cellules **haploïdes** (gamètes mâles et femelles). Il se produit une alternance de générations, l'une est **haploïde**, c'est l'**haplophase**; on est en présence du **gamétophyte**. L'autre est **diploïde**, donc appelée **diplophase**; on a alors le sporophyte.

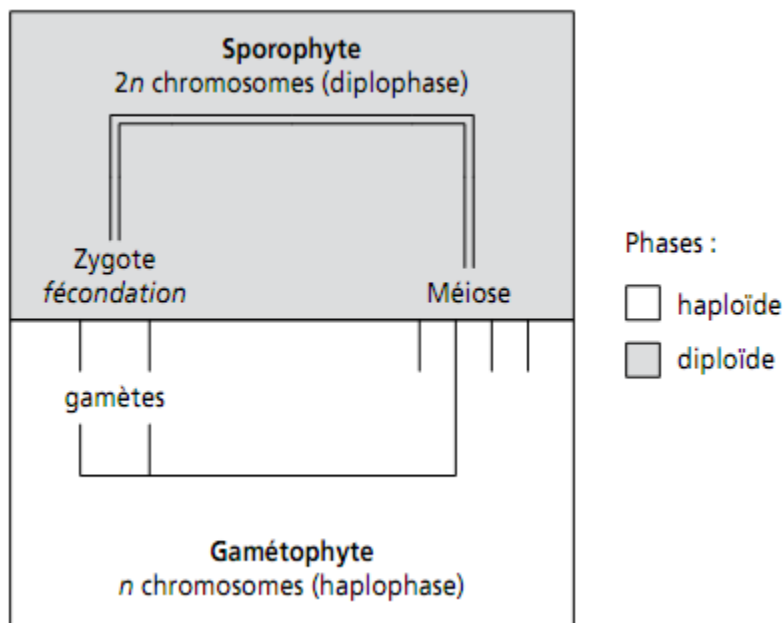


Figure 17 : L'alternance des phases haploïde et diploïde. d'après [J-C Laberche \(2001\)](#) (Biologie végétale, p120)

Selon la **visibilité des organes reproducteurs**, on peut distinguer deux groupes, les **cryptogames** et les **phanérogames**

1- Les Cryptogamies

Les **Cryptogames**, c'est-à-dire les plantes **sans fleurs** (les organes reproducteurs cachés ou peu apparents), constituent un ensemble diversifié représentant les principales tendances évolutives du monde végétal. Dans le cadre précis d'une vie autotrophe et aérienne, il n'atteint pas le niveau évolutif ultime réalisé par les plantes supérieures. On peut distinguer deux organisations, les **Thallophytes** (les algues) et les **Cormophytes** (les Bryophytes et Ptéridophytes)

1-1- Les Thallophytes

Au moment de la reproduction les **Thallophytes** produisent à partir d'une cellule mère des spores et des gamètes qui restent à l'intérieur de la paroi squelettique de celle-ci en formant un **sporocyste** ou un **gamétocyte**. L'enveloppe du **sporocyste** est formée par la paroi de la cellule mère, autrement dit, tout le contenu de la cellule mère se transforme en **spores**.

1-1-1- les Cyanobactéries

Les cyanobactéries sont des procaryotes (organismes sans noyau véritable). Leur reproduction est exclusivement **asexuée** et repose sur des mécanismes simples mais efficaces, sans aucun processus de fécondation ou formation de véritables gamètes.

Les principaux modes de reproduction sont:

- ✚ Division Binaire (Scissiparité)
- ✚ Fragmentation de thalle
- ✚ Formation des cellules spécialisées comme les **hormogonies** « Fragments courts, mobiles (grâce à des glissements), et spécialement formés pour la dispersion et la colonisation de nouveaux milieux. Ils se détachent du filament parent » ; les **akinetes** « Véritables spores de résistance. Ce sont des cellules individuelles, généralement plus grosses, à la paroi épaisse et riche en réserves nutritives, qui se forment en conditions défavorables (froid, sécheresse) et permettent à la cyanobactérie de survivre pendant des années avant de germer lorsque les conditions redeviennent favorables » ; et les **Hétérocystes** « Bien que leur fonction primaire soit la fixation de l'azote atmosphérique dans un environnement anaérobie, ils peuvent aussi, chez certaines espèces, jouer un rôle dans la fragmentation en étant des points de fragilité naturelle du filament ».

- ✚ Bourgeoisement (moins répondu) : Certaines cyanobactéries se reproduisent par bourgeoisement interne (**endospores**) ou externe (**exospores**), où une cellule mère produit une ou plusieurs petites spores qui seront libérées.

En résumé, la reproduction cyanobactérienne est asexuée, clonale et diversifiée dans ses stratégies (division, fragmentation, spores), optimisant à la fois la multiplication rapide, la dispersion et la survie en conditions extrêmes.

La première étape du progrès fut celle de la cellule avec noyau, caractéristique des **Eucaryotes**, et avec elle apparaît la **reproduction sexuée** qui permettra une extraordinaire croissance de la diversité biologique.

1-1-2- Les Algues eucaryotes

Toutes les plantes se caractérisent par l'alternance de deux générations d'individus, l'une haploïde ou gamétophyte produit des gamètes mâles et femelles et l'autre diploïde ou sporophyte produit des spores; on parle de cycle haplo-diplophasique. Chez les Algues, toutes les combinaisons sont possible, soit par exemple que l'une des deux générations prédomine, soit qu'elles aient une importance égale.

Chez les algues, majoritairement aquatiques (marines ou dulçaquicoles), l'eau constitue un milieu de dispersion et de rencontre directe pour les gamètes flagellés. Cette condition environnementale n'a pas exercé de pression de sélection forte en faveur du développement de structures **reproductrices multicellulaires** et **protectrices complexes**. En conséquence, leurs appareils reproducteurs demeurent d'une grande **simplicité morphologique**: les gamètes sont produits au sein de cellules différenciées mais élémentaires, dites **gamétocystes**, qui sont unicellulaires ou forment au mieux de simples amas **pluricellulaires peu spécialisés**. Ces structures ne sont pas **encapsulées** dans une enveloppe stérile multicellulaire; elles sont généralement fragiles et directement exposées au milieu aquatique, reflétant un stade évolutif ancestral où la reproduction reste intimement liée à l'élément liquide.

1-2- les Cormophytes

Les gamètes et les méiospores, au lieu d'être formés dans des cellules, directement au contact de l'eau (gamétocystes et sporocystes des algues), le sont désormais dans des organes formés d'une enveloppe de **cellules protectrices**. Ces structures sont appelées **gamétanges** et **sporanges**.

Le gamétange mâle est appelé **anthéridie** : le gamétange femelle **archégone**, d'où le nom de **Plantes à archégonies** également donné aux **Embryophytes**.

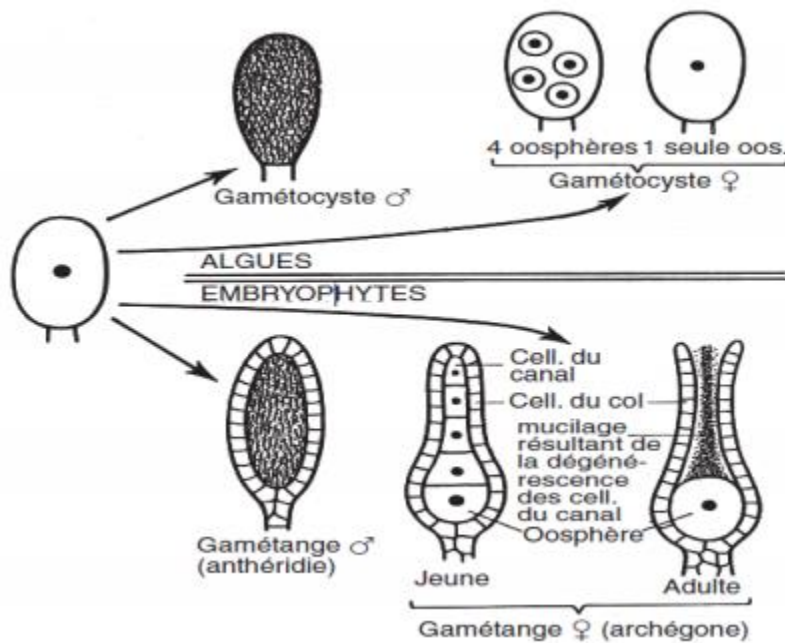


Figure 18 : Formation comparée des gamétocystes et des gamétanges. D'après [Dupont et Guignard \(2015\)](#) (Botanique, page 11)

Chez les **Embryophytes**, le zygote à $2n$ chromosomes, au lieu de donner immédiatement naissance à quatre **méiospores** chacune à l'origine d'une nouvelle plante haploïde à n chromosomes, comme chez de nombreuses algues vertes, ne le fait qu'après un certain temps : la méiose est retardée. Ce retard permet au zygote de se développer en un ensemble tissulaire diploïde à $2n$ chromosomes ou embryon (du grec embruon, foetus) d'où le nom du taxon. **Au cours de l'évolution des Embryophytes, ce retard va devenir de plus en plus grand.**

De plus, le jeune **embryon se développe en parasite sur le gamétophyte**. C'est là une nouvelle conséquence de l'habitat terrestre: un milieu aquatique pouvait permettre le développement autonome d'une jeune structure, pas le milieu terrestre beaucoup plus hostile (dessiccation, rayonnement ultra-violet...).

On distingue deux groupes des cormophytes cryptogamies ; les **Bryophytes** et les **Ptéridophytes**

1-3- les Bryophytes

Dans les trois lignées des Bryophytes *s.l.* (Marchantiophytes, Anthocérophytes et Bryophytes *s.s.*) la phase haploïde prédomine. Les mousses que nous observons dans la nature sont donc des gamétophytes. Ces individus haploïdes possèdent des organes sexuels mâles (Anthéridies) qui produisent des gamètes flagellés appelés spermatozoïdes (enfermés dans les Anthérozoïdes) peut nager jusqu'à un archégone où il va féconder une oosphère. Le zygote issu de la fécondation va se développer en sporophyte diploïde, celui-ci croissant sur le gamétophyte. La méiose a lieu dans la capsule, puis les spores haploïdes sont dispersées. La spore germe en un filament qui rappelle les algues filamenteuses, le protonéma il s'allonge puis se différencie en de nouveaux gamétophytes. Dans ces trois lignées, l'eau est donc indispensable à la fécondation, le sporophyte a une vie courte et ne porte qu'un seul sporangium non ramifié jamais séparé du gamétophyte (**figure 1**).

Donc l'innovation dans ce groupe par rapport aux algues est: **la protection de la cellule reproductrice femelle et des premières spores aériennes.**

1-4- les Trachéophytes

Dans la lignée des Trachéophytes (Ptéridophytes et Spermatophytes), la phase **diploïde (sporophytes)** devient nettement **prédominante** (cycle quasiment diplobiontique). La plante proprement dite est le sporophyte qui est photosynthétisant. Contrairement aux Bryophytes *s.l.* celui-ci devient donc, à un moment, totalement indépendant du gamétophyte, et il est ramifié, c'est-à-dire que les sporangies sont multiples. Le gamétophyte, quant à lui, est peu apparent, **très réduit**, avec une **vie courte**.

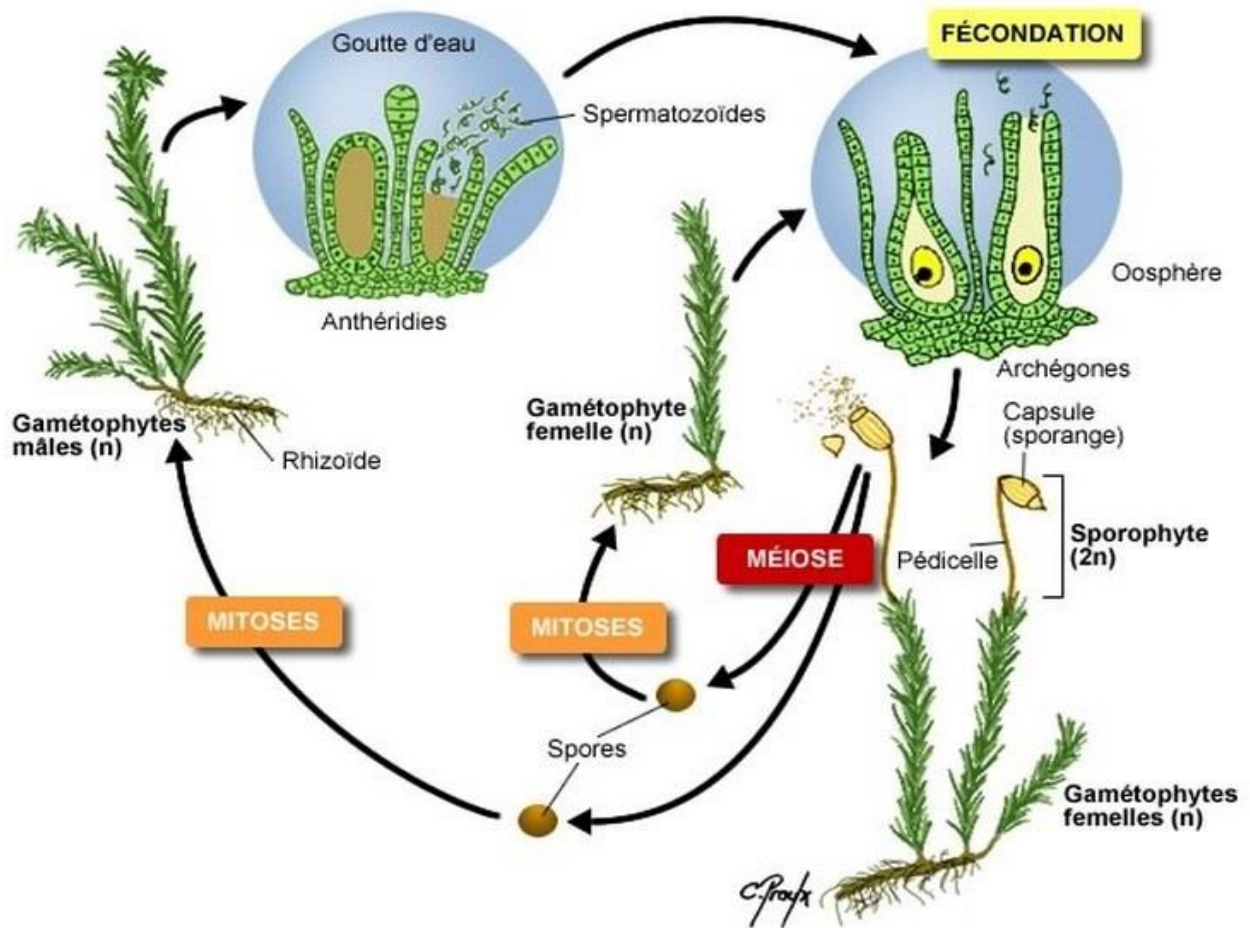


Figure 19 : Cycle digénétique haplodiplophasique à dominance du gamétophyte haploïde chez les Bryophytes.

1-5- Les Ptéridophytes

Les Ptéridophytes (fougères et plantes alliées) représentent une étape évolutive cruciale dans la conquête du milieu terrestre, marquant des progrès décisifs par rapport aux Bryophytes (mousses). Ces évolutions concernent principalement la dominance générationnelle, l'indépendance physiologique et la complexification des structures, tout en conservant une contrainte majeure : la dépendance à l'eau pour la fécondation.

1-5-1- Inversion de la Dominance Génératiionnelle

Chez les Ptéridophytes à l'inverse de bryophytes : le sporophyte ($2n$) devient la génération dominante, indépendante, pérenne et vascularisée (avec xylème et phloème). Il développe de vraies racines, une tige et des feuilles (frondes). Le gamétophyte, appelé prothalle, est réduit à un petit thalle cordiforme, indépendant mais discret et éphémère (**figure**).

Cette inversion est fondamentale. La diploïdie dominante permet une plus grande diversité génétique et une robustesse accrue. Le sporophyte vascularisé peut atteindre de grandes tailles et mieux exploiter les ressources du milieu (eau, lumière, minéraux).

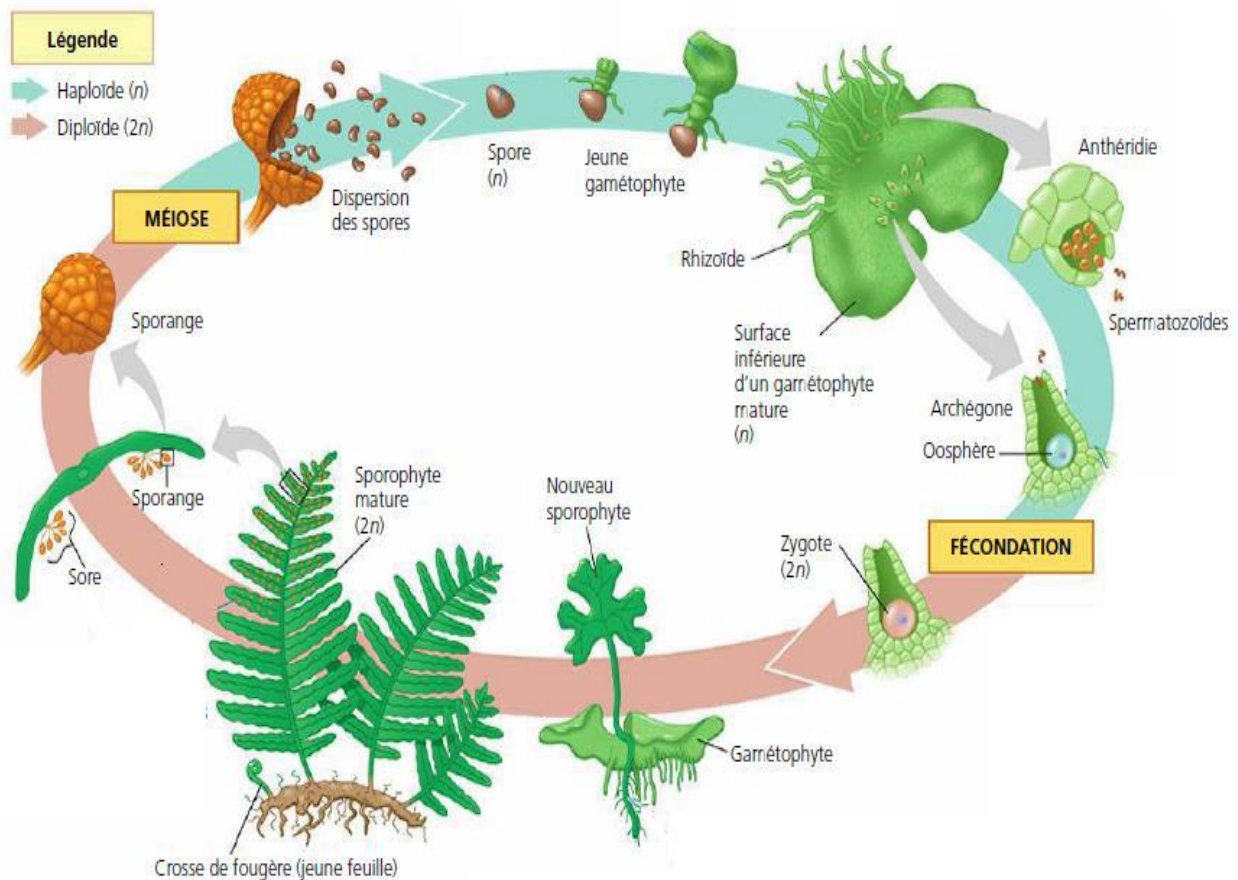


Figure 20: Cycle du développement d'une fougère (cycle digénétique diplohaplophasique) à dominance du sporophyte chez les ptéridophytes.

1-5-2- Évolution des structures reproductrices et du cycle

Chez les Ptéridophytes, les sporanges se regroupent en structures protégées (strobiles) sous les feuilles, optimisant la production et la protection des spores (comme chez les Sélaginellales) (**figure**), contrairement aux Bryophytes où ils sont isolés. Surtout, l'apparition de l'hétérosporie chez certains groupes (microspores mâles et mégaspores femelles) constitue une innovation majeure : la mégaspore, retenue et nourricière, préfigure directement l'ovule et annonce l'évolution future vers la graine.

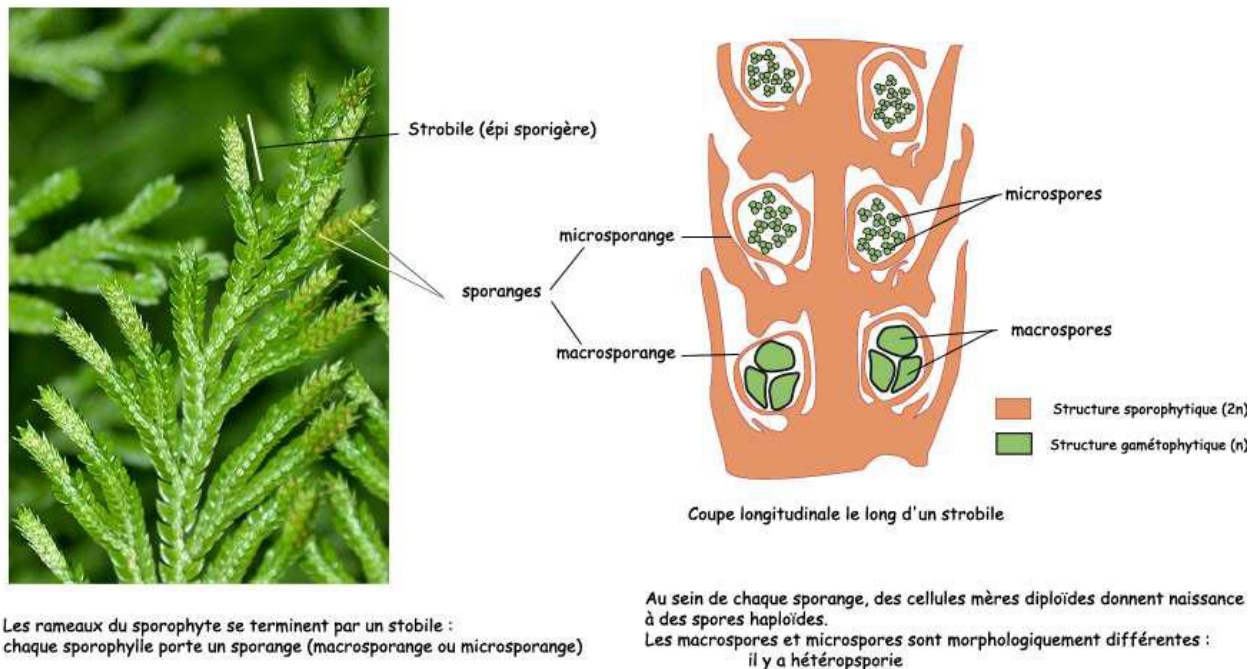


Figure 21: morphologie des sporanges chez les Selaginelles.

1-5-3- Dépendance à l'eau

Chez les ptéridophytes, la fécondation conserve une dépendance fondamentale à l'eau liquide : les spermatozoïdes flagellés, produits par les anthéridies du prothalle, doivent impérativement nager jusqu'aux archégonies pour assurer la fusion gamétique. Cependant, cette contrainte est désormais cantonnée à une phase réduite et discrète du cycle : le prothalle, petit gamétophyte indépendant, qui se développe dans les micro-habitats humides. Cette organisation représente une avancée évolutive majeure, car elle permet au sporophyte – phase dominante, vascularisée et durable – de se développer et de se disperser dans des environnements variés, sans être directement

limité par la nécessité d'eau libre. Ainsi, les ptéridophytes ont réalisé une séparation fonctionnelle claire : la phase de reproduction sexuée, encore liée au milieu aquatique, est isolée au stade prothallien, tandis que le sporophyte conquiert l'espace terrestre avec une autonomie accrue.

2- Les phanérogamies

Le terme "phanérogamie" (du grec phaneros, visible, et gamos, mariage) désigne les végétaux dont les organes reproducteurs sont apparents – les plantes à graines ou Spermatophytes. Ce groupe marque une révolution évolutive par l'invention de deux structures clés : la **graine** et le **pollen**. Il se divise en deux lignées principales : les **Gymnospermes** et les **Angiospermes**.

2-1- Les Gymnospermes : Les pionniers de la graine

Les Gymnospermes ont accompli une révolution évolutive par plusieurs innovations majeures. La plus fondamentale est l'apparition de la **graine**: après fécondation, **l'ovule** se transforme en une structure de dispersion **autonome**, renfermant un **embryon**, des **réserves nutritives** et un **tégument protecteur**. Cette graine confère une résistance accrue aux conditions défavorables et optimise la dissémination.

Parallèlement, elles ont acquis une indépendance totale vis-à-vis de l'eau grâce au grain de pollen. Ce gamétophyte mâle réduit et aérien, souvent transporté par le vent (anémophilie), développe un tube pollinique qui conduit les gamètes mâles immobiles directement à l'ovule.

Les organes reproducteurs sont typiquement organisés en cônes (strobiles) différenciés : les cônes mâles produisent le pollen dans des microsporangies, tandis que les cônes femelles portent les ovules nus sur des écailles.

Enfin, leur cycle de vie présente une dominance sporophytique accentuée : le gamétophyte, tant mâle que femelle, est réduit à quelques cellules et vit entièrement protégé, soit à l'intérieur du grain de pollen, soit au sein de l'ovule, marquant l'aboutissement de la réduction de cette phase du cycle.

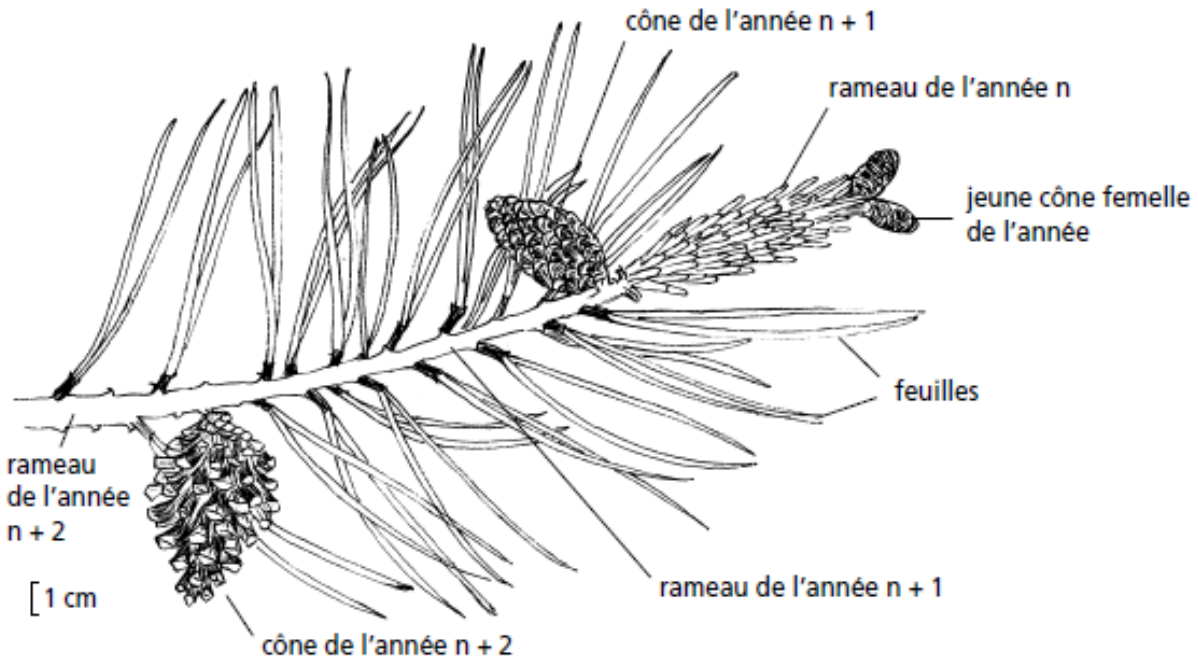


Figure 22: Les cônes femelles sur une branche de pin à la fin du printemps

2-1- Les Angiospermes : La révolution de la fleur et du fruit

Chez les Angiospermes, plusieurs innovations décisives ont permis un succès évolutif exceptionnel. **La fleur**, organe reproducteur complexe et condensé, illustre une coévolution marquée avec les animaux. Elle associe des pièces **stériles** – **sépales** et **pétales**, protecteurs et attractifs – et des pièces **fertiles**: les **étamines** (♂) produisant le pollen et les **carpelles** (♀). L'une des innovations fondamentales est le carpelle fermé: l'ovule y est entièrement enfermé dans un ovaire, ce qui lui offre une protection maximale.

Après fécondation, cet ovaire se transforme en **fruit**, diversifiant les modes de dispersion des **graines** (zoochorie, anémochorie...). Leur reproduction est également caractérisée par la **double fécondation**, un **mécanisme unique**: un premier spermatozoïde féconde l'oosphère pour former l'embryon (2n), tandis que le second fusionne avec les noyaux centraux du sac embryonnaire pour générer un albumen triploïde (3n), tissu nourricier pour la graine.

Enfin, la pollinisation très spécialisée (par les insectes, les oiseaux, etc.) accroît considérablement l'efficacité et la précision du transfert pollinique, renforçant l'adaptation et la diversification de ce groupe dominant.

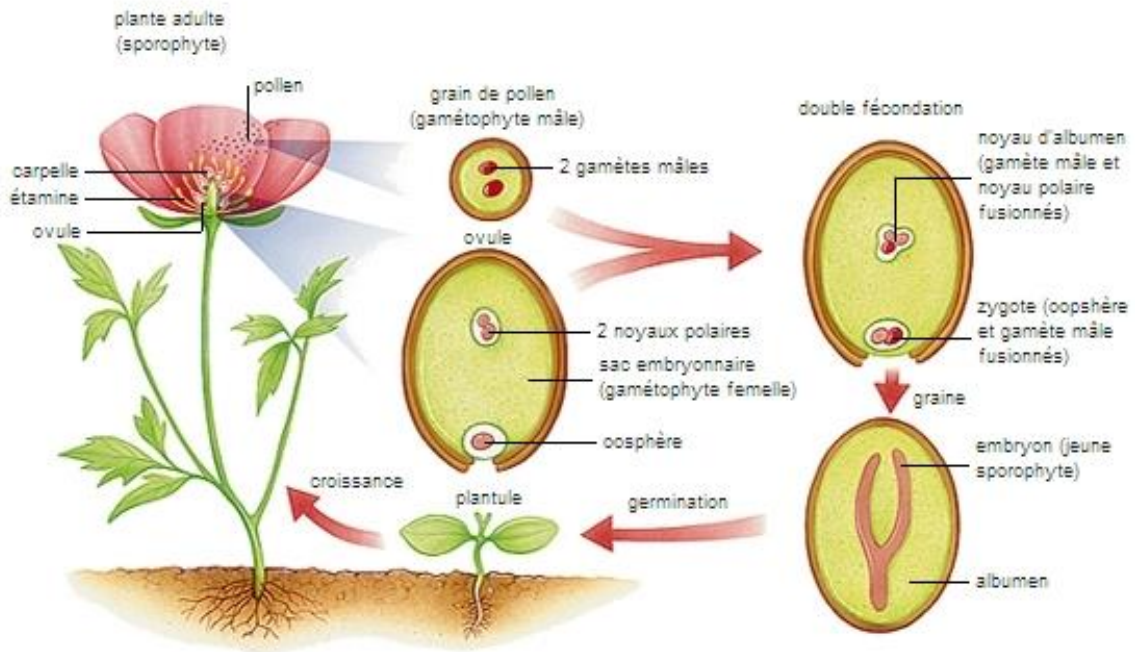


Figure 23: Cycle de vie d'une angiosperme.

https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/Cycle_de_vie_dune_angiosperme/1010204

3- Évolution globale et succès écologique

Les phanérogames représentent l'aboutissement de tendances évolutives initiées chez les cryptogames:

- ✚ Réduction extrême du gamétophyte (devenu microscopique et dépendant).
- ✚ Émancipation complète de l'eau pour la fécondation (pollen et tube pollinique).
- ✚ Protection maximale de l'embryon (graine, puis fruit).

- ✚ Complexification et spécialisation des organes reproducteurs.
- ✚ Interaction biotique poussée (pollinisation, dispersion).

Leur succès (plus de 90% de la flore terrestre) repose sur cette combinaison d'innovations: la graine assure la survie et la dispersion, le pollen libère de l'eau, la fleur optimise la reproduction, et le fruit maximise la dissémination. Les Angiospermes, avec la fleur et la double fécondation, ont atteint un niveau de sophistication qui explique leur domination actuelle des écosystèmes terrestre.

Références Bibliographiques

- Reece, J.; Urry, L.; Cain, M.; Wasserman, S.; Minorsky, P.; Jackson, R. 2012. *Campbell Biologie*. Pearson Education Inc., 9ème édition, 1458 pages.
- Reynauld, J. 2011. *Botanique : Comprendre la botanique « Histoire, évolution, systématique »*. Ed. Ellipses Edition Marketing S.A., Paris cedex. 238p.
- Spichiger, R. E., & Jeanmonod, D. (2002). *Botanique systématique des plantes à fleurs: une approche phylogénétique nouvelle des angiospermes des régions tempérées et tropicales*. EPFL Press.
- Guignard, J. L., & Dupont, F. (2015). *Botanique: les familles de plantes*. Elsevier Health Sciences.
- Ourari, M. 2016. *Cours de Botanique*. Office des publications universitaires. 1, Place central, Ben Aknoun, Alger, Algérie. 99P.
- Labreche, J.C. *Biologie végétale*. 2001. Edition Dunod. France. 305P
- Stanier, R. Y., Pfennig, N., Trüper, H. G. (1981). *Introduction to the phototrophic prokaryotes. in The Prokaryotes*, vol. 1 , M.P. Starr et al. eds., Springer-Verlag pub., p. 198.
- Farineau, J., & Morot-Gaudry, J. F. (2018). La photosynthèse: processus physiques, moléculaires et physiologiques.
- Selosse, M. A., & Joyard, J. (2021). Symbiose et évolution: à l'origine de la cellule eucaryote. <https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/symbiose-evolution-lorigine-de-cellule-eucaryote/>
- Keeling, P. J. (2004). Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American journal of botany*, 91(10), 1481-1493. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1481>

Liens et sites Internet

[https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/Cycle de vie dune angiosperme/1010204](https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/Cycle_de_vie_dune_angiosperme/1010204)

<https://www.jardinsdugue.eu/les-grandes-etapes-de-levolution-des-plantes/>

<https://www.lechemindelanature.com/2016/03/25/evolution-des-plantes-sur-terre/>

https://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch01/co/apprendre_ch1_35.html

<https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/symbiose-evolution-lorigine-de-cellule-eucaryote/>