Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 5. Biologie évolutive
>> Travaux pratiques <<

TP 5.3.

Biodiversité et phylogénie des organismes photosynthétiques

Objectifs : extraits du programme

Séance(s)	Connaissances clefs à construire, commentaires, capacités exigibles
Biodiversité des organismes photosynthétiques (2 séances)	- comparer l'organisation d'une algue verte et d'un[e] Embryophyte à l'échelle macroscopique. - construire une classification simple à partir de comparaisons morpho-anatomiques et biologiques (Bryophytes, Filicophytes, Gymnospermes et Angiospermes) par une méthode cladistique. - savoir replacer un[e] Embryophyte dans cette classification. - établir la diversité globale et discuter du polyphylétisme de l'ensemble des organismes photosynthétiques

Introduction

Les **organismes photosynthétiques** comprennent des ***organismes capables de réaliser la photosynthèse, c'est-à-dire la synthèse à la lumière de composés organiques carbonés à partir de matière minérale*** (revoir le chapitre 5 sur le métabolisme). Parmi eux, on compte des **organismes procaryotes**, notamment les **Cyanobactéries** (voir chapitre 1 bis et surtout Biotechnologies) mais aussi et surtout des **organismes eucaryotes** auxquels le présent TP s'intéresse.

Composés de **groupes nombreux et diversifiés**, nous allons essayer de comprendre **l'organisation**, les **modalités de reproduction** et quelques **traits de l'évolution** des **organismes photosynthétiques eucaryotes** en nous limitant aux aspects très balisés évoqués par le programme tout en ouvrant localement à des taxons connexes.

Comment s'organisent et se reproduisent les grandes lignées d'organismes photosynthétiques ? Comment peut-on envisager leur histoire évolutive ?

I. Les organismes photosynthétiques, un ensemble polyphylétique d'organismes

Capacités exigibles	✓ **Comparer** l'organisation d'une algue verte et d'une Embryophyte à l'échelle macroscopique. ✓ **Établir** la diversité globale et discuter du polyphylétisme de l'ensemble des organismes photosynthétiques.

A. Position phylogénétique des organismes « végétaux » chlorophylliens

1. Notion de « végétal », « plante » ou « champignon »

a. Notion de « végétal »

- La définition de ce qu'on entend par **organisme végétal** a varié selon les époques et les auteurs. On peut reconstituer trois tendances :
  - **1. Traditionnellement**, à la suite notamment de LINNÉ, ce qui existait était divisé en 3 règnes : animal, végétal, minéral. ***Était végétal tout ce qui était vivant mais n'était pas animal***.
  - **2.** Une autre définition, plus récente et souvent encore en usage, exclut les 'procaryotes' : ***les végétaux rassemblent alors les algues (uni- et pluricellulaires), les 'plantes' terrestres et les 'champignons'***.

Certains auteurs continuent d'inclure les **Cyanobactéries** ou « **Algues bleues** ». C'est d'ailleurs toujours le *Code de nomenclature botanique* qui régit leur systématique.

  - **3.** Enfin, une dernière définition correspond à ***tous les organismes photosynthétiques eucaryotes (= 'plantes') : 'algues' uni- et pluricellulaires, 'plantes' terrestres***.

b. Notion de « plante »

- Le terme '**plante**' recouvre quant à lui :
  - **1.** Soit tous les ***organismes photosynthétiques eucaryotes*** ('algues' uni- et pluricellulaires, plantes terrestres).
  - **2.** Soit tous les ***organismes photosynthétiques eucaryotes pluricellulaires*** ('algues' pluricellulaires et 'plantes' terrestres).

NB Dans ce cas, les **'algues' unicellulaires** étaient placées dans le vieux règne (aujourd'hui obsolète) des '**protistes**'.

c. Notion de « champignon »

Voir **TP 4.2.** (Les mycètes dans les écosystèmes)

- Les '**champignons**' sont des organismes uni- ou pluricellulaires :
  - **1.** ***Organismes eucaryotes hétérotrophes s'alimentant par absorption*** : Eumycètes, Microsporidies, Oomycètes, Mycétozoaires (Myxomycètes et groupes mineurs)...
  - **2. Définition restreinte** : ***Champignons = (Eu)mycètes*** **(monophylétique)**.

2. Phylogénie des eucaryotes montrant la position des organismes photosynthétiques et l'acquisition convergente des plastes

- La **capacité photosynthétique** a été **acquise de nombreuses fois** et parfois **secondairement perdue** (figure 1).

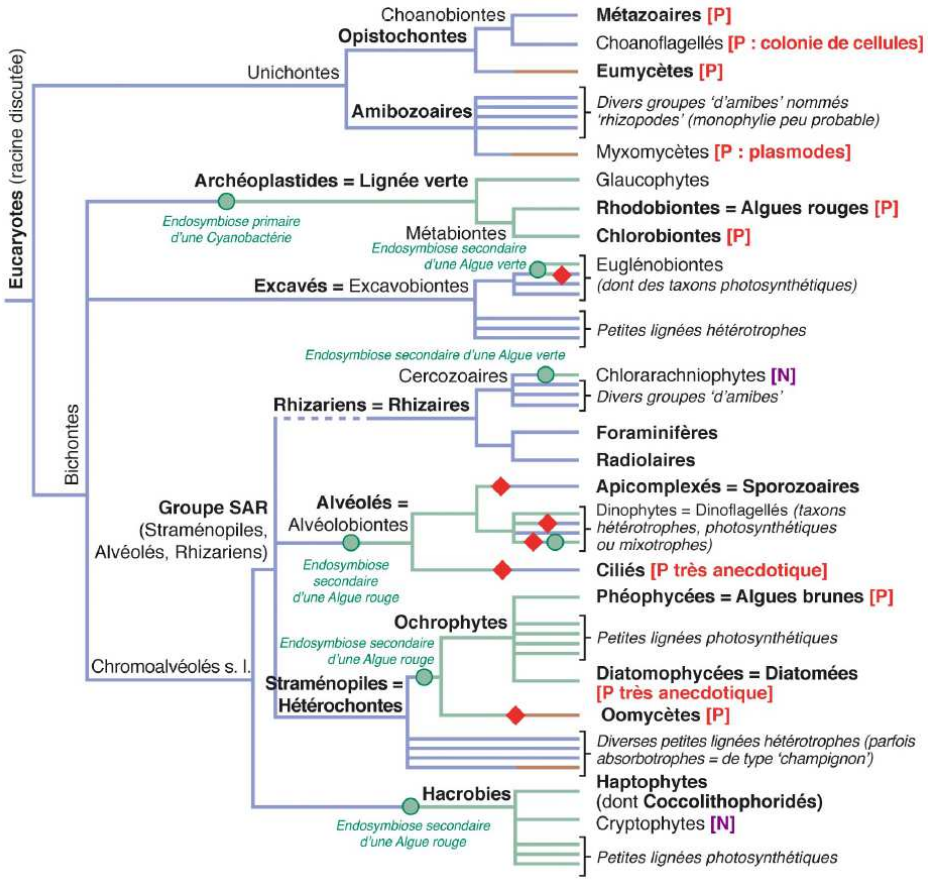


FIGURE 1. Arbre phylogénétique des Eucaryotes. D'après SEGARRA *et al.* (2015) [*Document que j'avais produit à partir de nombreuses références bibliographiques*].

Unichontes [Unikonta] (étymologiquement : un seul flagelle).
- Présence d'un **flagelle unique** dans les organismes unicellulaires ou certaines cellules libres de pluricellulaires
- Événements génétiques particuliers touchant des **gènes enzymatiques** : celui de la phosphofrucokinase et les gènes codant la voie de synthèse de la pyrimidine

Opistochontes [Opistokonta] (étym. flagelle vers l'arrière). On notera le rapprochement des 'champignons vrais' (**Eumycètes**) et des **Métazoaires** dans ce clade, bien attesté par des **arguments moléculaires**.
- Présence de **chitine**, polysaccharide à fonction structurale (caractère pouvant être secondairement perdu)
- Les cellules flagellées possèdent toujours un **flagelle propulseur** d'où le nom du clade (alors que les flagelles connus des autres organismes sont toujours tracteurs)

Eumycètes [Eumycota] = Champignons *au sens strict* [Fungi] : 'champignons' vrais, ce sont des eucaryotes uni- ou souvent pluricellulaires, produisant des spores et possédant une paroi cellulaire contenant de la chitine. La monophylie de ce groupe est surtout attestée par des arguments moléculaires et il est difficile de caractériser le groupe par des apomorphies. [Environ 110 000 espèces connues]
- **Voie de synthèse** originale de la **lysine**

Métazoaires [Metazoa] = Animaux *au sens strict* [Animalia s. s.] : organismes hétérotrophes (généralement phagotrophes) pluricellulaires [autrefois, le règne animal au sens large pouvait comprendre, à côté des Métazoaires, les unicellulaires phagotrophes rassemblés dans le « sous-règne » polyphylétique des 'protozoaires']. [Près de 1 300 000 espèces décrites]
- Présence de **collagène**, de **fibronectine** et d'**intégrines** (protéines de structure)
- Structure et organisation particulière du **spermatozoïde** (possédant notamment un **acrosome**)
- Présence d'un **centriole accessoire** à la base des cils et flagelles
- Méiose femelle très particulière avec **dégénérescence des globules polaires** (production d'un seul gamète par méiose femelle)
- Jonctions intercellulaires propres, comme les **desmosomes**

Bichontes [Bikonta] (étym. deux flagelles).
- Présence de **deux flagelles** dans les organismes unicellulaires ou certaines cellules libres des pluricellulaires
- Événements génétiques particuliers

Lignée verte = Plantes vertes *au sens large* [Viridiplantae s. l.] = Archéoplastides [Archaeplastida] (étym. plastes ancestraux).
- **Plastes à deux membranes** issus de la première endosymbiose chloroplastique
- Présence de **chlorophylle a**
- Collecte de l'énergie lumineuse par des pigments organisés en **phycobilisomes** *(secondairement perdus par les Chlorobiontes)*
- Mise en réserve de glucides sous forme d'**amidon** (ancestralement en dehors du chloroplaste)
- Gènes des deux sous-unités de la **rubisco** codés par le génome chloroplastique
- Les cellules flagellées possèdent des **flagelles isochontes** (de même structure, mais pas forcément de même longueur) présentant une **structure étoilée** à leur base.

Algues rouges = Rhodobiontes = Rhodophytes [Rhodophyta] = Rhodophycées : ces algues ont une couleur rouge à cause d'une prépondérance des **phycoérythrines** qui masquent la chlorophylle a. [6 000 espèces décrites]
- Perte des **centrioles**
- **Gamètes** dépourvus de paroi [une cellule végétale sans paroi est un **protoplaste**]
- **Mitose fermée** (persistance de l'enveloppe nucléaire lors de la caryocinèse)
- Amidon extraplastidial de forme particulière (type **floridéen**)

Chlorobiontes [Chlorobionta] (étym. organismes verts) **= Plantes vertes *au sens strict* [Viridiplantae s. l.]** [presque 300 000 espèces décrites]
- Présence de **chlorophylles b et c** (en plus de la chlorophylle a) ; les chloroplastes sont de **couleur verte**
- Organisation particulière des **thylakoïdes** (structure lamellaire)
- **Amidon** situé autour de structures particulières (les **pyrénoïdes**) ou localisés dans le **stroma** du chloroplaste
- Le gène de la petite sous-unité de la **rubisco** a été transféré dans le génome nucléaire

Excavés [Excavata] = Excavobiontes [Excavobionta] (étym. flagelles différents) : groupe d'hétérotrophes flagellés dont la position est discutée. On y trouve les Euglènes.
- Présence d'un **cytostome,** cavité (excavation) dont la structure et la fonction peuvent varier (alimentation, base des flagelles…)

Chromoalvéolés [Chromoalveolata] : groupe correspondant à la réunion historique des Alvéolés avec les 'chromistes' (= 'lignée brune'), ancien groupe (clairement invalidé par de nombreuses études) qui rassemblait les Straménopiles et les Hacrobies. L'inclusion des Rhizariens semble se confirmer mais sa position demeure incertaine, même si l'existence d'un taxon « SAR » (= *Harusa*) semble se confirmer. Il n'y a pas d'apomorphie identifiée.

Rhizariens = Rhizaires [Rhizaria] : groupe monophylétique dont la position reste discutée, de même que les relations en son sein. Il n'y a pas d'apomorphie claire.

Alveolés [Alveolata] = Alvéolobiontes (étym. organismes alvéolés) : groupe monophylétique dont la position reste discutée. On y trouve les Ciliés ou encore les Apicomplexés.
- Présence d'**alvéoles** qui sont de petites vésicules aplaties situées dans le cortex des cellules, juste sous la membrane plasmique, et qui pourraient avoir un rôle de réservoir calcique.

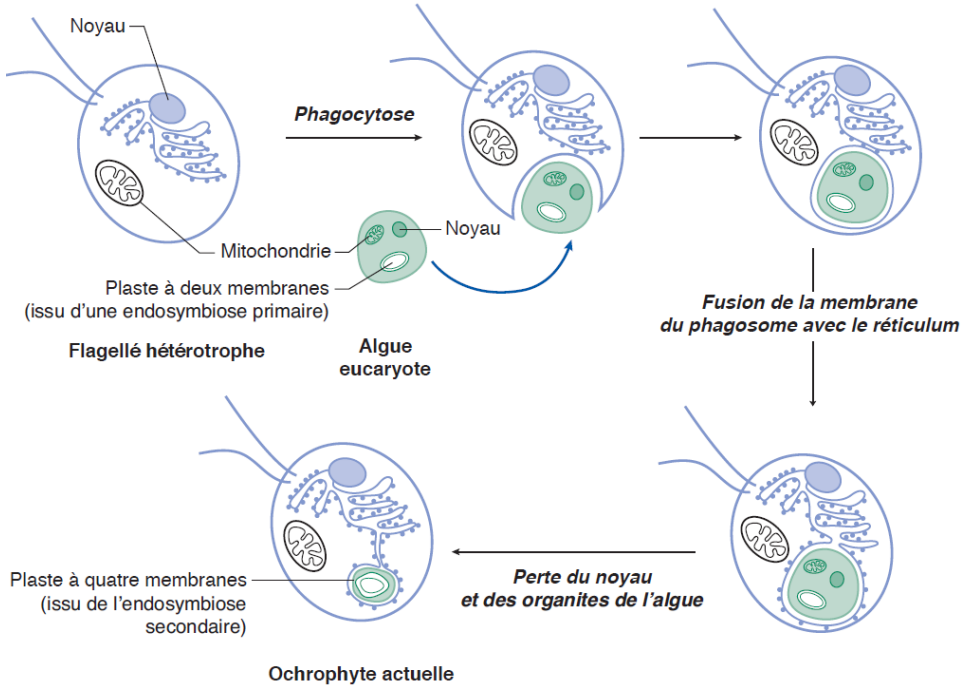
Straménopiles = Hétérochontes [Heterokonta] (étym. flagelles différents) : ensemble hétérogène d'organismes rassemblant les **Oomycètes** et des lignées **photosynthétiques** (dont les Algues brunes ou **Phéophycées**), bien soutenu par les **données moléculaires**. [Environ 110 000 espèces décrites]
- **Flagelles hétérochontes** (de taille, de forme et de fonctionnement différents)
- Organisation du cytosquelette de la base des **flagelles** : présence d'une hélice de transition

Hacrobies [Hacrobia] (réunion condensée de « HAptophytes » et « CRypotophytes ») : groupe assez récemment proposé (2009) et demeurant discuté qui regroupe deux lignées photosynthétiques (dont l'une possède un nucléomorphe) auxquelles s'agrégeraient divers autres très petits groupes autotrophes également. Les apomorphies seraient sans doute à chercher du côté des plastes.

FIGURE 2. <u>Quelques caractères dérivés de grands groupes eucaryotes</u>.
D'après SEGARRA *et al.* (2015) [*Idem*].

- On notera donc que les **acquisitions du plaste** font référence à des **événements d'endosymbioses** (voir § 3) et qu'il s'agit d'une **<u>convergence évolutive</u>**. D'autre part, des **<u>régressions évolutives</u>** sont à noter (perte ou régression des plastes).

- On admet donc aujourd'hui que les **plastes** ont une **origine endosymbiotique**. On appelle **endosymbiose** ***l'internalisation, au cours de l'évolution, d'un micro-organisme par une cellule eucaryote, ce micro-organisme étant devenu un organite fonctionnel de la cellule-hôte***.
- On notera (figure 1) :
  - Qu'il existe un **événement <u>unique</u>** d'**endosymbiose primaire** (figure 4), c'est-à-dire d'***endosymbiose d'une Bactérie par un organisme eucaryote***.
  - Que tous les **autres événements** sont des **endosymbioses secondaires** (figure 3), c'est-à-dire qu'il y a eu ***endosymbiose d'un autre eucaryote unicellulaire déjà photosynthétique***, voire parfois **tertiaires** !



Modifié et adapté d'après Meyer S. *et al.* (2008), *op. cit.*

FIGURE 3. <u>Proposition de modèle d'endosymbiose secondaire caractérisant les Ochrophytes (= taxon photosynthétique des Straménopiles)</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

3. Quelques arguments en faveur de l'origine endosymbiotique des plastes

- On se propose de comprendre comment les scientifiques ont pu reconstituer **l'origine endosymbiotique des plastes**.

Activité 1. Arguments en faveur de l'endosymbiose des plastes

Comment les scientifiques ont-ils conclus à l'origine endosymbiotique des plastes ?

Savoirs à construire	Endosymbiose des plastes

Savoir-faire sollicités	Capacité ou attitude visée	Évaluation
	Sélectionner des informations utiles dans un support	
	Analyse, interpréter, raisonner, mettre en relations des données	

Travail à effectuer

À partir de l'étude des figures 4-6, du tableau I et des textes accompagnateurs, **résumez** dans le cadre page 6 les arguments qui ont permis de conclure à l'origine endosymbiotique des plastes.

a. Phylogénies moléculaires du vivant incluant des plastes

- On s'intéressera à la **phylogénie** proposée à la figure 3 (obtenue par *Neighbour Joining*) où figurent le **plaste** et la **mitochondrie** du Maïs *Zea mays*.

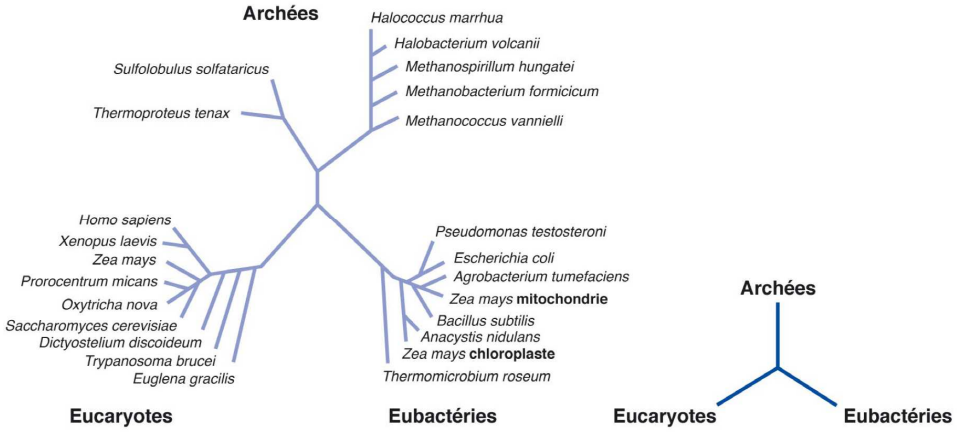
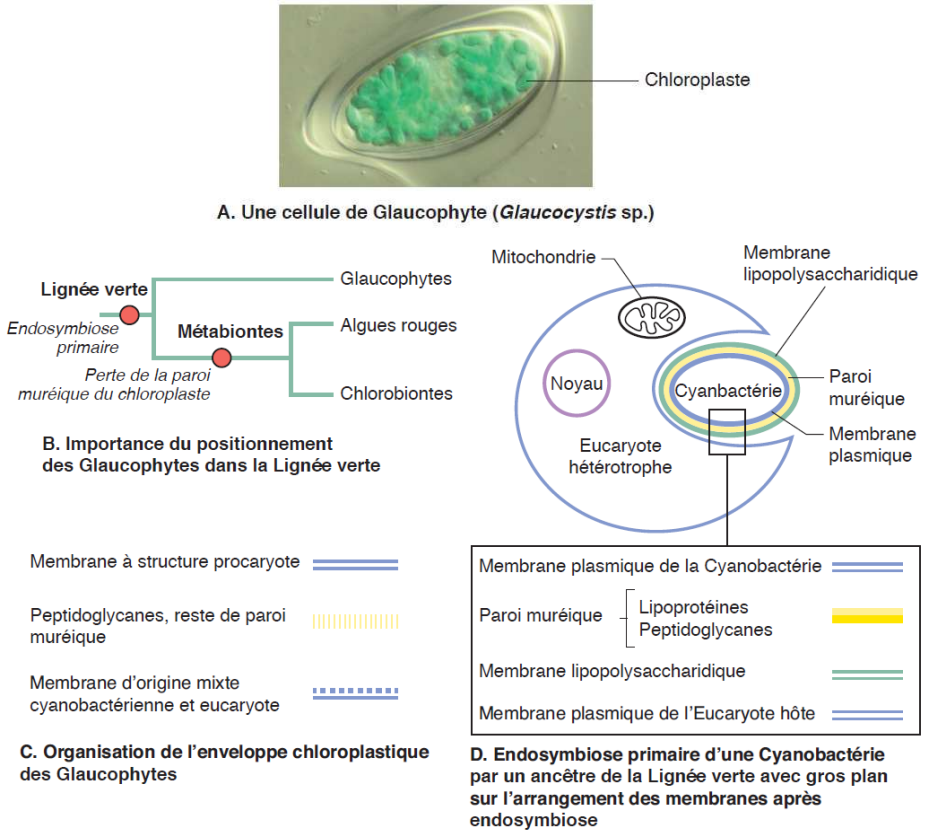


FIGURE 4. Arbre du vivant (ARN 18S-16 S, *Neighbour Joining*).
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

b. Composition de l'enveloppe plastidiale et restes d'éléments bactériens

- Les **Glaucophytes** ou **Glaucocystophytes** sont des ***'algues' unicellulaires souvent considérées comme taxon basal de la Lignée verte***. On retrouve une **composition bactérienne** poussée au niveau de leur **enveloppe plastidiale**.



Cliché aimablement communiqué par P. Škaloud (Culture Collection of Algae of Charles University in Prague). Schémas adaptés et modifiés de Meyer S. *et al.* (2008), *Botanique. Biologie et physiologie végétales*, Maloine.

FIGURE 5. Composition de l'enveloppe plastidiale des Glaucophytes et modèle d'endosymbiose primaire des plastes.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

c. Ultrastructure de plastes, composition pigmentaire, réserves, paroi

Les **plastes**, fondamentalement à **rôle photosynthétique** (chloroplastes), présentent une grande **diversité ultrastructurale** entre les différentes lignées où ils sont présents (figure 6). Les travaux de phylogénie moléculaire qui positionnent les génomes plastidiaux à différents endroits de l'arbre du vivant attestent de la multiplicité des **endosymbioses**. Chaque plaste issu d'une endosymbiose a ensuite évolué et s'est différencié dans les différentes lignées, ce qui explique la grande diversité ultrastructurale constatée. On notera que l'endosymbiose primordiale d'une Cyanobactérie n'a été réalisée qu'une seule fois et que les autres lignées photosynthétiques sont apparues par des endosymbioses secondaires d'eucaryotes déjà pourvus de plastes (voire des endosymbioses tertiaires pour certaines Dinophytes) (tableau I).

D'après SEGARRA et al. (2015)

TABLEAU I. Les lignées photosynthétiques eucaryotes : un panorama (1/2).
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Groupes concernés		Plastes		
		Pigments principaux	Nombre de membranes	Type d'endosymbiose (endosymbiote)
Lignée verte = Archéoplastides	Rhodophytes = Algues rouges	Chlorophylle a **phycobillines** caroténoïdes	2	Endosymbiose primaire (Cyanobactérie)
	Glaucophytes	Chlorophylle a **phycobillines** caroténoïdes		
	Chlorobiontes	Chlorophylles a **et** b caroténoïdes		
Straménopiles = Hétérochontes	Phéophycées (= Algues brunes)	Chlorophylles a **et** c caroténoïdes	4	Endosymbiose secondaire (Rhodophyte)
	Diatomophycées (= Diatomées = Bacillariophytes)			
	Oomycètes	-	-	*Perte du plaste*
Hacrobies	Haptophytes	Chlorophylle a **et** c caroténoïdes	4	Endosymbiose secondaire (Rhodophyte)
	Cryptophytes	Chlorophylle a et c **phycobillines** caroténoïdes		
Alvéolés	Dinoflagellés (= Dinophytes) phosynthétiques	Chlorophylle a **et** c caroténoïdes	4 ou 3	Endosymbiose secondaire initale (Algue rouge) et diverses endosymbioses tertiaires (Straménopile, autre Dinophyte, Cryptophyte…)
	Dinoflagellés (= Dinophytes) hétérotrophes	-	-	*Perte du plaste*
	Ciliés	-	-	*Perte du plastee*
	Apicomplexés	-	-	*Perte du plaste ou plaste régressé (apicoplaste)*
Chlorarachniophytes		Chlorophylles a **et** b caroténoïdes	4	Endosymbiose secondaire (Algue verte)
Euglénobiontes	Organismes photosynthétiques	Chlorophylles a **et** b caroténoïdes	3	Endosymbiose secondaire (Algue verte)
	Organismes hétérotrophes	-	-	*Perte du plaste ou absence de plaste*

TABLEAU I. Les lignées photosynthétiques eucaryotes : un panorama (2/2).
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Plastes Précisions	Composant principal de la paroi	Réserves glucidiques
Chez les Rhodophytes et les Glaucophytes (comme chez les Cyanobactéries), on ne trouve pas d'antennes collectrices de photons transmembranaires mais de gros complexes pigments-protéines accolés aux membranes thylakoïdiennes nommés **phycobillisomes**. Le plaste (chloroplaste) peut être appelé rhodoplaste chez les Algues rouges.	Cellulose	**Amidon** extraplastidial cytoplasmique (floridéen)
		Amidon extraplastidial cytoplasmique (floridéen)
		Amidon intraplastidial : intialement localisé autour de structures particulières (les pyrénoïdes) puis accumulé sous forme de grains indépendants
La membrane la plue externe du chloroplaste est en continuité avec le REG et la membrane interne du noyau : le chloroplaste est intraréticulaire.	Cellulose ou composés proches + algine mucilagineuse	**Laminarine** (polymère glucidique hydrosoluble, à localisation vacuolaire) + **mannitol** (poly-ol [sucre-alcool] transportable, à localisation vacuolaire ou cytosolique)
	Silice (+ parfois un peu de chitine) composant une grande partie du frustule (2 thèques)	**Chrysolaminarine** (polymère glucidique hydrosoluble, à localisation vacuolaire)
Présence vestigiale de gènes d'origine plastidiale dans le génome nucléaire	Cellulose ou composés proches	**Glycogène** (cytosolique ou vacuolaire)
La membrane la plus externe du chloroplaste est en continuité avec le REG et la membrane interne du noyau : le chloroplaste est intraréticulaire. [**Nucléomorphe** chez les Cryptophytes]	Cellulose (+ souvent plaques externes calcifiées = coccolithes)	**Chrysolaminarine** (polymère glucidique hydrosoluble, à localisation vacuolaire)
	Pas de paroi ; réseau protéique rigide sous-membranaire	**Amidon** extraplastidial cytoplasmique (floridéen)
Les Dinoflagellés auraient connu de multiples endosymbioses (peut-être une initiale ou héritée de l'ancêtre des Alvéolés) et divers événements de perte dont certains ont été suivis d'une nouvelle endosymbiose secondaire ou d'une endosymbiose tertiaire (il y a endosymbiose tertiaire quand un hétérotrophe réalise l'endosymbiose d'un organisme photosynthétique qui est déjà lui-même le résultat d'une endosymbiose secondaire).	*Pas de paroi ; alvéoles sous-corticales contenant de la cellulose*	**Amidon** cytoplasmique
Présence vestigiale de gènes d'origine plastidiale dans le génome nucléaire	*Pas de paroi*	Molécule proche du glycogène cytosolique
Présence vestigiale de gènes d'origine plastidiale dans le génome nucléaire	*Pas de paroi*	Molécule proche du glycogène cytosolique
La membrane la plus externe du chloroplaste est en continuité avec le REG et la membrane interne du noyau : le chloroplaste est intraréticulaire. Il y a présence d'un **nucléomorphe**.	*Pas de paroi*	**Amidon** intraplastidial (localisé autour de structures particulières : les pyrénoïdes)
La membrane la plus externe du chloroplaste est interprétée comme le reste du plasmalemme de l'Algue verte ayant subi l'endosymbiose. Les deux membranes les plus internes sont héritées du plaste d'origine.	*Pas de paroi ; réseau protéique rigide sous-membranaire*	Molécule proche de l'amidon (**paramylon**) à localisation variable
Une partie des organismes semble être redevenue secondairement hétérotrophe alors que d'autres l'ont probablement toujours été.		Molécule proche du glycogène cytosolique

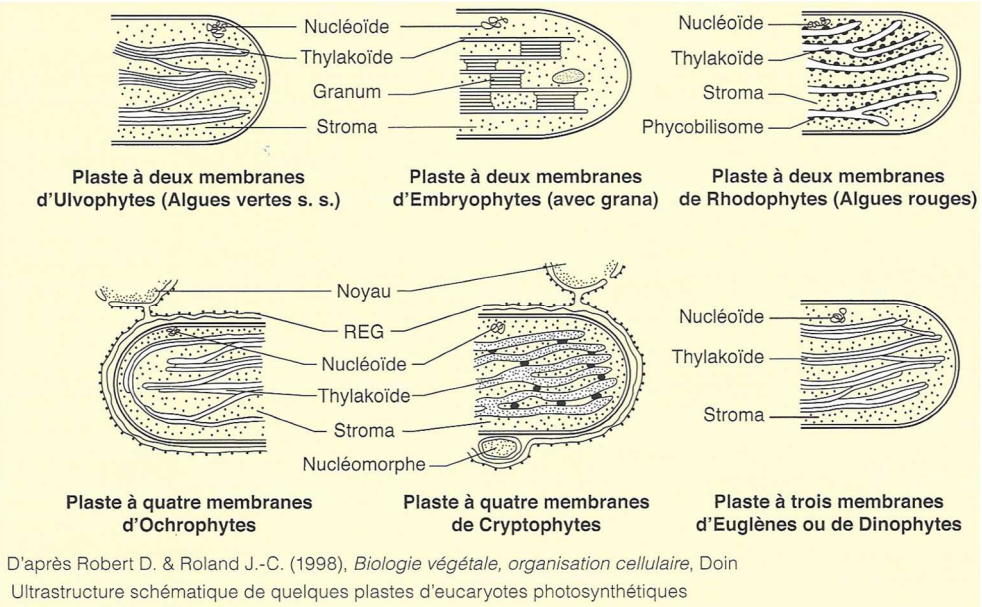


FIGURE 6. Ultrastructure de quelques plastes.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Le **nucléomorphe** (figure 6) est un ***petit noyau accessoire comportant une information génétique extrêmement réduite et interprété comme étant le vestige du noyau d'une algue ayant subi l'endosymbiose***.

d. La présence d'un génome d'organisation et fonctionnement procaryotes

- Les **plastes** possèdent un **chromosome de type « bactérien »** ainsi que des **ribosomes**, ce qui leur confère une capacité de **traduction (synthèse protéique)**.
- On note également de **nombreux gènes en commun avec les Eubactéries**. Toutefois, **l'essentiel des gènes codant les polypeptides chloroplastiques** est situé dans le **génome nucléaire**, ce qui est généralement interprété comme un **transfert horizontal de gènes** (voir chapitre 21 sur les mécanismes de l'évolution).
- Ces organites se divisent également par **scissiparité**, comme les Eubactéries.

e. Bilan

- **Proposez** un bilan des arguments prélevés dans les pages précédentes.

Éléments de réponse à l'activité 1 : arguments résumés en faveurs de l'origine endosymbiotique des plastes

4. Reconstitution de liens phylétiques entre organismes photosynthétique par la méthode WPGMA (une méthode phénétique simple)

D'après Agro-véto voie A BCPST (session 2009) - d'après SEGARRA *et al. (2015)*

Activité 2. Phylogénie de plastes (phénétique)

Comment peut-on produire une phylogénie de plastes à partir de données moléculaires ?

Savoirs à construire	Endosymbiose des plastes

	Capacité ou attitude visée	Évaluation
Savoir-faire sollicités	Sélectionner des informations utiles dans un support	
	Analyse, interpréter, raisonner, mettre en relations des données	

Travail à effectuer

On se propose d'essayer de **construire**, par le biais de la **méthode WPGMA***, une **phylogénie simple de plastes d'organismes** en comparant des **gènes d'ARN 16S** du **stroma de plastes** de 3 organismes la **Lignée verte** et du **cytoplasme de cyanobactéries**. Les séquences sont proposées dans le tableau II où elles ont été **alignées**, la séquence d'*Arabidopsis thaliana* (Angiospermes) servant de référence.

**La méthode WPGMA (*Weighted Pair Group Method with Arithmetic mean, méthode d'appariement de groupes pondérée par la moyenne arithmétique) est fondée sur le modèle calculatoire le plus simple, même si elle est rarement utilisée. Il arrive qu'elle soit baptisée UPGMA qui correspond en réalité à un algorithme légèrement différent.*

1. On appelle **distance** ou **divergence** le pourcentage de nucléotides qui diffèrent entre les gènes de deux espèces étudiées (notons qu'un nucléotide absent est compté comme une différence dans la séquence). **Recopiez** et **complétez** la **matrice de distance** (ci-dessous) en utilisant les séquences proposées.

Taxons / Taxons	*Arabidopsis*	*Anabaena*	*Cyanophora*	*Porphyra*
Arabidopsis	0,00	-	-	-
Anabaena		0,00	-	-
Cyanophora			0,00	-
Porphyra				0,00

2. On admettra que toutes les séquences évoluent à la même vitesse dans toutes les branches de l'arbre (ce qui constitue un postulat de la méthode WPGMA) et que les pourcentages calculés reflètent les différences pour la séquence totale de l'ARN 16S. En utilisant la matrice produite à la question précédente, **construisez** un **phylogramme** WPGMA des taxons proposés en employant la méthode expliquée :
   - dans la matrice des distances, trouver les taxons *i* et *j* pour lesquels la distance d_{ij} est la plus petite ;
   - mettre la racine à égale distance de *i* et de *j*, soit à $d_{ij}/2$;
   - créer un nouvel ensemble *U* incluant *i* et *j*. Si *i* et *j* sont les deux derniers ensembles, l'arbre est complet ;
   - recalculer une matrice de distance en prenant comme distance de U à chaque taxon *k*, la moyenne des distances *dki* et *dkj* : $d_{Uk} = (d_{ki} + d_{kj})/2$;
   - à partir de cette nouvelle matrice (dans laquelle il y a une entrée de moins car *i* et *j* ont été agglomérés en un ensemble *U*), retourner à la première étape.

   *Notez qu'on vous demande un **phylogramme**, c'est-à-dire un arbre phylogénétique dont la longueur est proportionnelle à la divergence des molécules : vous devrez donc faire des branches dont la taille sera égale à chaque fois à $d_{ij}/2$.*

TABLEAU II. Séquence des quatre organismes de l'étude.
Un nucléotide absent est signalé par un astérisque.
Un nucléotide identique à A. thaliana est indiqué par un tiret.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

1														
C	T	G	A	C	G	G	A	G	G	A	A	T	G	C
_	_	_	_	_	_	_	_	_	C	_	_	_	A	_
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	A	_
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
16														
C	G	C	G	T	G	G	A	G	G	T	A	*	G	A
T	_	G	_	_	_	*	_	_	C	G	T	G	_	_
_	_	_	_	_	_	*	_	_	_	G	T	A	_	_
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	T	_	_
31														
A	G	G	C	C	C	A	C	G	G	G	T	C	C	T
_	_	_	_	T	_	T	T	C	C	_	_	T	G	G
C	_	_	_	T	T	G	T	_	_	_	_	T	G	_
_	_	_	_	T	_	G	_	_	_	_	_	T	G	_
46														
G	A	A	C	T	T	C	T	T	T	T	C	C	C	A
C	_	_	_	C	C	_	_	_	_	_	T	T	_	_
_	_	_	_	C	_	_	_	_	_	_	_	_	T	_
A	_	_	_	C	_	_	_	_	_	_	_	T	_	_
61														
G	A	G	A	A	G	A	A	G	*	*	*	C	A	A
_	G	_	_	G	T	_	T	A	C	C	A	A	_	_
_	G	_	_	G	_	_	_	T	_	_	_	_	_	_
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	A	_	_
76														
T	G	A	C	G	G	T	A	T	C	T	G	G	G	G
_	_	_	A	_	_	_	_	C	T	_	_	A	A	C
_	_	_	_	_	_	_	_	C	_	_	A	A	_	_
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	A	A	A	_
91									100					
A	A	T	A	A	G	C	A	T	C	*Arabidopsis thaliana (Chlorobionte)*				
_	_	_	_	G	_	_	_	_	_	*Anabaena sp. (Cyanobactérie)*				
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	*Cyanophora paradoxa (Glaucophyte)*				
_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	*Porphyra purpurea (Rhodophyte)*				

Éléments de réponse

B. Notions de thalle et de cormus (« thallophytes » vs. Cormophytes)

- **Traditionnellement**, les **organismes « végétaux » au sens le plus large** (incluant donc les **'champignons'** au sens large) étaient fréquemment classés selon une **dichotomie d'inspiration gradiste** aujourd'hui **abandonnée** : on opposait les **'thallophytes'** aux **Cormophytes**.
- Les **Cormophytes** sont les ***organismes végétaux pluricellulaires dont l'appareil végétatif est un « cormus », c'est-à-dire qu'il s'agit d'une tige portant des feuilles (au moins rudimentaires)***.
- Par opposition, on nomme « **thalle** » ***tout appareil végétatif n'étant pas un cormus (= ne présentant donc ni tige vraie, ni feuilles)*** et on appelait donc jadis **'tallophytes'** ***tous les taxons végétaux pluri- ou unicellulaires qui ne possèdent pas de cormus ('algues', 'champignons')***. Le mot **thalle** est néanmoins demeuré dans le **vocabulaire descriptif**.
- Si les **Cormophytes** constituent un **groupe bien caractérisé et phylogénétiquement pertinent (correspondant aux Embryophytes)**, le groupe des **'thallophytes'** est un groupe complètement **artificiel** défini de manière négative et donc à proscrire.

C. La reproduction végétale : notions fondamentales

D'après mon cours de Capes

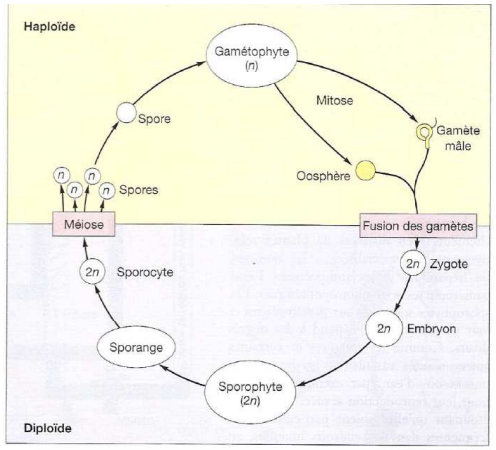
1. Les cycles de vie et le vocabulaire associé

◆ **Cycle de vie = cycle biotique = cycle biologique = cycle vital = cycle de reproduction = cycle de développement** = ***ensemble cyclique du déroulement de la vie d'un organisme eucaryote impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation***.

◆ **Phase** : ***épisode chromosomique associé à un cycle de reproduction***, pouvant être haploïde (**haplophase**) ou diploïde (**diplophase**).
>> Si la méiose est immédiatement suivie de la fécondation (sans mitoses) : **cycle diplophasique** (ou **diplobiontique**, ou diploïde).
>> Si la fécondation est immédiatement suivie d'une méiose (le zygote la subit immédiatement) : **cycle haplophasique** (ou **haplobiontique**, ou haploïde).
>> La plupart des cycles sont **haplodiplophasiques** (**haplodiplobiontiques**).

◆ **Génération** : ***étape du cycle vital comprenant au moins une mitose (développement végétatif).***
Elle va du zygote ou d'une spore jusqu'à la production de gamètes ou de spores après un épisode végétatif plus ou moins long (pas de génération si fécondation juste après méiose, ou si méiose juste après fécondation).
Si 1 génération dans le cycle : cycle **monogénétique**,
Si 2 générations : **digénétique**,
Si 3 générations : **trigénétique**.

Les générations peuvent être semblables morphologiquement (**cycle isomorphe** = homomorphe) ou dissemblables (**cycle hétéromorphe**).



Cycle d'un organisme végétal
D'après RAVEN *et al.* (2007*b*)

Une ***génération haploïde végétale*** est appelée **gamétophyte** et une ***génération diploïde*** est appelée **sporophyte**.

FIGURE 7. Les cycles de reproduction.
On représentera généralement la phase diploïde en rouge et la phase haploïde en vert (ou en noir).

2. Structures impliquées dans la reproduction végétale

◆ **Spore** = ***cellule généralement haploïde qui constitue une forme de dispersion de l'espèce et subit un développement végétatif (= au moins une mitose)***.

◆ **Gamète** : ***cellule haploïde qui subit la fécondation***.
Gamète mâle : **spermatozoïde** (**spermatie**, si non flagellé)
Gamète femelle : **oosphère**

Isogamie : **gamètes semblables** morphologiquement
Anisogamie : **gamètes dissemblables** (**oogamie** : dissemblance morphologique importante, avec un **gamète femelle volumineux** et chargé de **réserves**, et un **gamète mâle plus petit**).

Zoïdogamie : qualifie un mode de fécondation chez les Embryophytes où le **gamète mâle est une cellule flagellée nageuse** (Bryophytes, Filicophytes…)
Siphonogamie : fécondation par **tube pollinique** (Spermaphytes)

◆ **Gamétocyste** ['thallophytes'] ou **gamétange** [Embryophytes] : ***structure renfermant les gamètes.***
- **Paroi uni-stratifiée** chez les 'thallophytes' = **gamétocyste**
  Gamétocyste femelle : **Oocyste**
  Gamétocyste mâle : **Spermatocyste**
- **Paroi pluristratifiée** chez les Embryophytes = **gamétange**
  Gamétange femelle : **Archégone (>> d'où Archégoniates)**
  Gamétange mâle : **Anthéridie**

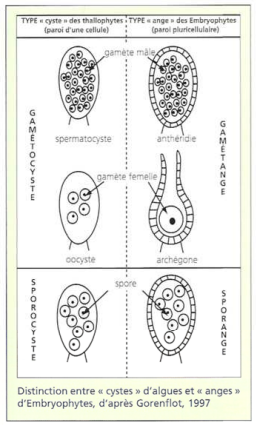
◆ **Sporocyste** ['thallophytes'] ou **sporange** [Embryophytes] : ***structure renfermant les spores.***
- **Paroi uni-stratifiée** chez les 'thallophytes' = **sporocyste**
- **Paroi pluristratifiée** chez les Embryophytes = **sporange**

À nuancer chez les Fougères : Existence de leptosporanges (avec une assise cellulaire uni-stratifiée) et d'eusporanges (assise pluristratifiée)

LES « ANGES » DES EMBRYOPHYTES ET LES « CYSTES » DES THALLOPHYTES

■ **Chez les Embryophytes**, les organes reproducteurs dans lesquels se forment les gamètes ou les spores possèdent une paroi pluricellulaire, définissant le type « ange » (gamétange et sporange). Le gamétange mâle est l'anthéridie et le gamétange femelle, l'archégone, d'où le terme d'Archégoniates caractérisant ces « végétaux à archégones ».
■ **Chez les thallophytes**, groupe polyphylétique regroupant artificiellement les algues et les champignons, les cellules reproductrices (gamètes et spores) se forment au sein d'une seule cellule. Les organes reproducteurs possèdent donc une paroi unicellulaire, définissant le type « cyste » (gamétocyste et sporocyste). Le gamétocyste mâle s'appelle le spermatocyste et le gamétocyste femelle prend souvent le nom d'oocyste.

-Anges et -cystes
D'après MEYER *et al.* (2008)



Distinction entre « cystes » d'algues et « anges » d'Embryophytes, d'après Gorenflot, 1997

Sore : ***groupement de sporanges.***
Sporophylle : ***feuille fertile qui porte un ou plusieurs sporanges.***

Homosporangie : ***il n'existe qu'un seul type de spores (isosporie = homosporie) et de sporanges.***
Hétérosporangie : ***il existe deux types de spores (anisosporie = hétérosporie) et de sporanges.***
Sporange mâle : **Microsporange** | Spore mâle : **microscpore**
Sporange femelle : **Macrosporange** | spore femelle : **macrospore**

FIGURE 8. Les structures impliquées dans la reproduction végétale.

D. Les 'algues', un ensemble polyphylétique d'organismes eucaryotes photosynthétiques aquatiques sans cormus

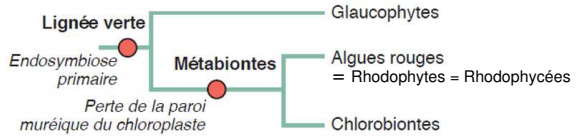
- Dans le terme **'algues'**, on regroupe classiquement ***tous les organismes photosynthétiques existants dont on exclut les plantes à cormus (Embryophytes)***. Certains représentants du groupe peuvent toutefois vivre en **milieu aérien**.
- *Il arrive même qu'on y inclue encore les* ***Cyanobactéries*** *(jadis nommées* ***Algues bleues*** *ou encore* ***Cyanophycées****)*.
- On constatera donc aisément le **caractère hautement polyphylétique** de ce groupe (figure 1).
- L'encadré A se propose d'illustrer quelques groupes (pour information).

Encadré A Quelques groupes d'algues

D'après mon cours de Capes – En vert : quelques caractères dérivés

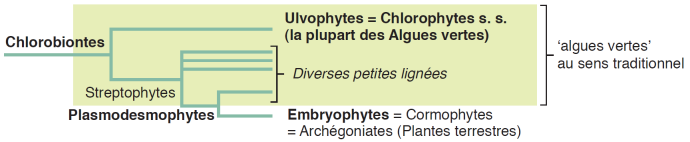
Les 'algues' de la Lignée verte (Algues rouges ou Rhodophytes + 'algues' vertes) : position phylogénétique

D'après SEGARRA *et al. (2015)*



Lignée verte
Arguments moléculaires
Plastes à deux membranes (nombreux caract. dérivés)
Présence de réserves d'amidon à l'extérieur du chloroplaste

Arbre de la Lignée verte.



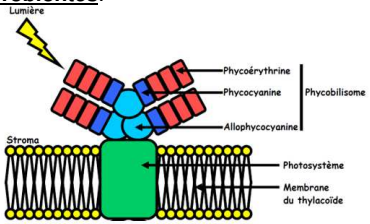
Arbre simplifié des Chlorobiontes.

Rhodophytes [Rhodophyta] = Rhodobiontes
Grains d'amidon particuliers
Persistance de la membrane nucléaire pendant la mitose
Les gamètes sont des protoplastes (pas de paroi)
Pigments propres (phycobilisomes)

Chlorobiontes
Perte des phycobilines
Chlorophylle b
Organisation des thylakoïdes
Gène de la RuBisCO transféré de l'ADN chloroplastique vers le noyau

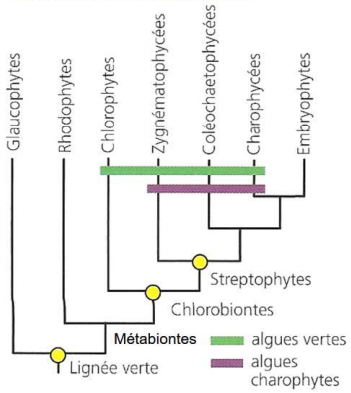
Chlorophytes [Chlorophyta] = Ulvophytes
Arguments essentiellement moléculaires
Organisation cytosquelettique de la base du flagelle

'charophytes' : ensemble paraphylétique d'algues surtout présentes en eaux douces



Phycobilisome
M. RAYMOND & F. JAUZEIN
http://www.tela-botanica.org/sites/botanique/fr/documents/biblio/articles_en_ligne/classification_phylogenetique.pdf

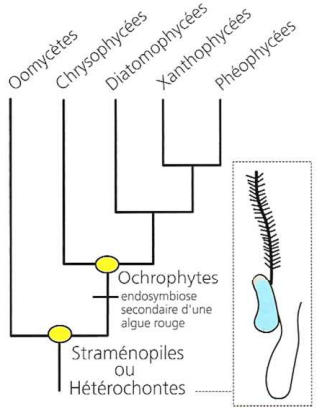
***Chara baltica*, une des rares 'charophytes' marines**
http://www.norfolkbiodiversity.org/actionplans/speciesactionplans/stonewort.aspx



Phylogénie simplifiée de la Lignée verte
D'après MEYER *et al.* (2008)

Vue d'ensemble de la Lignée verte.

Les Ochrophytes (comprenant notamment les Phéophycées ou Algues brunes)



arbre phylogénétique des Straménopiles (d'après Andersen, 2004)
En encart, schéma d'une cellule hétérochonte.

Phylogénie simplifiée des Straménopiles
D'après MEYER *et al.* (2008)

Straménopiles = Hétérochontes
Flagelles hétérochontes (diffèrent morpho-anatomiquement)
Présence d'une hélice de transition à la base des flagelles

Ochrophytes
Plastes à quatre membranes (endosymbiose d'une algue rouge)

Phéophycées = Algues brunes
Présence de plasmodesmes
Structure de l'appareil reproducteur

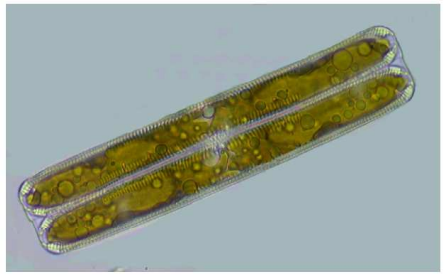
Thalle
Wikipédia

***Fucus vesiculosus*, une Phoéphycée (Algue brune) typique**

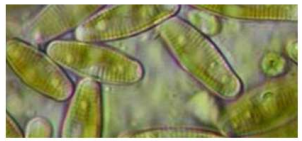
Réceptacles
http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=87&sk=10

Vue d'ensemble des Ochrophytes et positionnement au sein des Straménopiles.

Chrysophycées (Algues dorées)
Surtout en eaux douces.
D'après *Wikipédia*



Diatomées
*Algues unicellulaires planctoniques (de 2 µm à 1 mm) présentes dans tous les milieux aquatiques (avec une préférence pour les eaux froides) et enveloppées par un squelette externe **siliceux** (**frustule** de deux thèques).*
Cliché W. DIONI (2004)
http://forum.mikroscopia.com/index.php?showtopic=1199



Xanthophycées (Algues « jaunes »)
Algues unicellulaires couleur vert-jaune, généralement d'eau douce, se déplaçant grâce à deux flagelles inégaux ou en émettant des pseudopodes.
Cliché André ? (2004)
http://forum.mikroscopia.com/index.php?showtopic=2018

Quelques taxons d'Ochrophytes.

E. Étude d'une Chlorophyte : l'Ulve *Ulva* sp.

Activité 3. Étude macroscopique et microscopique de l'Ulve

Comment l'étude de l'Ulve nous permet-elle d'en comprendre l'organisation ?

Savoirs à construire	Organisation macroscopique et microscopique d'une Ulve

	Capacité ou attitude visée	Évaluation
Savoir-faire sollicités	Manipuler, maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Microscope optique ➢ Préparation microscopique	
	Analyse, interpréter, raisonner, mettre en relations des données	

Travail à effectuer

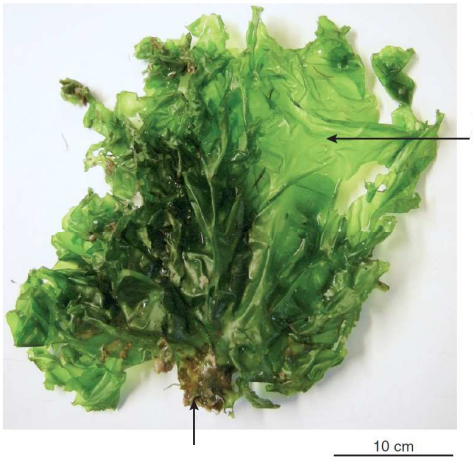
1. **Réalisez** l'étude macroscopique du thalle d'Ulve.
2. **Réalisez** une coupe transversale de thalle dans l'eau et **observez**-la au MO.
3. **Complétez** les figures et **simplifiez** le cycle de reproduction.

1. Étude de l'appareil végétatif (thalle)

- Voir figures 9-10.

L'ulve (***Ulva lactuca***) est une algue comestible qui vit dans la zone de balancement des marées. On la trouve donc uniquement en eau salée, mais elle supporte les variations de salinité dues à sa position dans la **zone intertidale**.

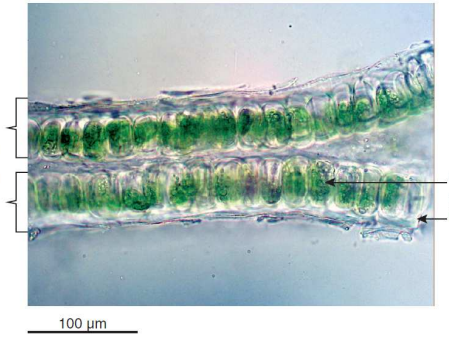
L'appareil végétatif est une fine lame verte, de 10 à 40 cm, présentant un disque de fixation à sa base (figure). Il permet son accrochage sur un rocher. Aucun organe n'est différencié : il s'agit donc d'un **thalle**.



Organisation morphologique d'un thalle d'*Ulva lactuca*

FIGURE 9. Thalle d'*Ulva*. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

L'observation d'une coupe transversale du thalle monté dans l'eau salée montre qu'il n'est constitué que de deux couches cellulaires (figure) : le thalle est de type **nématothalle bisérié**. Les parois sont pauvres en fibrilles de cellulose et riches en polyosides hydrophiles (agar notamment), ce qui rend le thalle **particulièrement souple**.



Organisation histologique d'un thalle d'*Ulva lactuca*

On n'observe **pas de différenciation cellulaire** : les cellules sont polygonales, contiennent un **unique chloroplaste** qui masque souvent le noyau. Le chloroplaste apparaît vert car les membranes des thylakoïdes contiennent les chlorophylles a et b, ainsi que des caroténoïdes. Cette absence de différenciation peut être reliée au mode de croissance : chaque cellule du thalle peut se diviser, c'est donc une **croissance diffuse**. Cette caractéristique est visible grâce à l'existence de cellules par paires, deux fois plus petites que les autres et situées à différents endroits du thalle observé de face au microscope.

Une coloration à l'eau iodée montre l'existence de grains d'amidon dans le chloroplaste. Ceux-ci entourent une structure constituée majoritairement de Rubisco : le **pyrénoïde**. Chaque chloroplaste comporte un ou plusieurs pyrénoïdes.

Il existe une exception à l'absence de différenciation des cellules : les cellules situées sur la marge du thalle sont impliquées dans la reproduction et forment des gamétocytes ou des sporocystes.

FIGURE 10. Thalle d'*Ulva* étudié au MO. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

2. Étude du cycle de reproduction

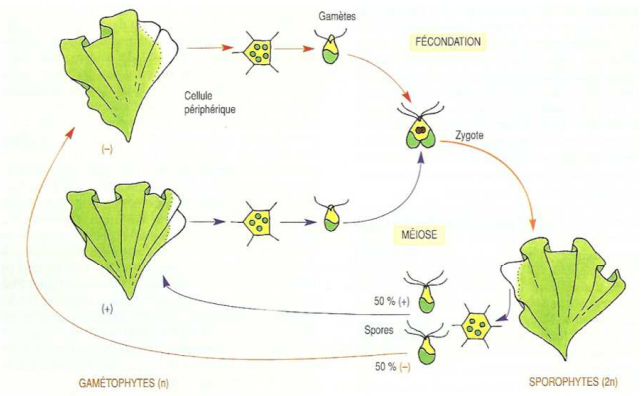
- Voir figures 11-12.

Cycle de reproduction d'*Ulva lactuca*

*Gamétophytes et sporophytes se ressemblent morphologiquement (**cycle isomorphe**).*

*Le gamétophyte voit certaines cellules se différencier en **gamétocystes** : la **paroi demeure** mais le **contenu cellulaire se divise en gamètes flagellés** qui sont ensuite **relâchés** dans le milieu extérieur. Il existe deux types de gamétophytes (2 sexes) très semblables mais l'un des gamètes est un peu plus gros et un peu moins mobile (gamète femelle) que l'autre (**légère anisogamie**).*

*La rencontre des gamètes produit un **zygote diploïde** à partir duquel se développe par mitoses un **sporophyte**. Dans des cellules marginales, les **sporocystes**, se différencient des **spores flagellés** libérés dans le milieu extérieur et qui donnent ensuite, par mitoses, des **gamétophytes**.*



Cycle haplodiplophasique digénétique isomorphe légèrement anisogame de la Laitue de mer *Ulva lactuca*

D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003)

FIGURE 11. <u>Cycle de reproduction d'*Ulva*</u>. *D'après mon cours de Capes.*

FIGURE 12. <u>Cycle de reproduction simplifié d'*Ulva*</u>.

II. Les Embryophytes (= Cormophytes = Archégoniates), les Plantes terrestres

Capacités exigibles	✓ **Construire** une classification simple à partir de comparaisons morpho-anatomiques et biologiques (Bryophytes, Filicophytes, Gymnospermes et Angiospermes) par une méthode cladistique. ✓ **Savoir replacer** une Embryophyte dans cette classification.

- On appelle **Embryophytes**, **Archégoniates** ou **Cormophytes**, ou encore **Plantes terrestres** (même si *certaines espèces sont revenues à la vie aquatique*) ***les organismes végétaux chlorophylliens, majoritairement aériens, caractérisés par un cormus, un embryon végétal organisé (tête, suspenseur, pied) lors du développement et des gamétanges particuliers (anthéridies, archégones)*** – même si *ces gamétanges ont été secondairement perdus ou modifiés dans une partie du groupe*.
- Ces organismes ont **colonisé tous les milieux** et se sont notamment plus ou moins **affranchis du milieu aquatique**.

A. Panorama de la diversité des Embryophytes

- *Il ne semble **pas attendu une connaissance exhaustive du groupe** mais plutôt une **idée de la diversité** de ces organismes. Cela doit surtout permettre de **construire une phylogénie simple par analyse cladistique** (partie B).*
- *Pour aller plus loin, je propose en **encadrés** quelques diapositives issues de mon cours de Capes.*
- *On se reportera également à l'**annexe de planches histologiques** qui comprend de **nombreux clichés microscopiques** et une **description précise des structures**.*

Activité 4. Étude macroscopique et microscopique de l'Ulve

Comment l'étude de quelques Embryophytes nous permet-elle d'en comprendre l'organisation ?

Savoirs à construire	Organisation macroscopique et microscopique d'une Mousse, d'une Fougère et d'un Conifère

	Capacité ou attitude visée	Évaluation
Savoir-faire sollicités	Manipuler, maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Microscope optique ➢ Préparation microscopique	
	Analyse, interpréter, raisonner, mettre en relations des données	

Travail à effectuer

1. **Réalisez** l'étude macroscopique du l'appareil végétatif des organismes à disposition.
2. **Réalisez** des coupes transversales de divers organes, **colorez**-les au carmino-vert et **observez**-les au MO.
3. **Complétez** les figures et **simplifiez** les cycles de reproduction.

1. Les Mousses et Sphaignes (Bryophytes), Hépatiques (Marchantiophytes) et Anthocérotes (Anthocérotophytes) : ex-'bryophytes' au sens large

a. Diversité

- Ce sont des **organismes qui ont colonisé tous les milieux** et qui comprennent (encadré B) :
  - Les **Mousses et Sphaignes (Bryophytes au sens strict)** [env. 25000 espèces]
  - Les **Hépatiques (Marchantiophytes)** [env. 9000 espèces]
  - Les **Anthocérotes (Anthocérotophytes)** [env. 300 espèces]
- Ces groupes étaient **jadis regroupés dans l'ensemble paraphylétique** des **'bryophytes' au sens large** ou « Mousses » au sens large.

b. Appareil végétatif

- Voir figure 13.
- Il s'agit d'un **cormus** – même si certains ont **parfois une apparence « thalloïde »** et peuvent être appelés « thalle » parfois.
- Des ***organes à fonction d'ancrage*** existent : les **rhizoïdes** (mono- ou pluricellulaires).
- On peut y trouver – mais **pas toujours** ! – des **tissus à fonction conductrice** : les **hydroïdes** (***conduction ascendante d'eau et d'ions***) et les **leptoïdes** (***conduction de composés organiques***).
- En réalité, les Mousses sont largement **poïkilohydres**, c'est-à-dire que ***leur hydratation dépend de celle du milieu extérieur*** ; elles s'hydratent globalement par **absorption d'eau ambiante** dans **tous les tissus**. Elles peuvent du reste supporter des **phases plus ou moins longues de déshydratation** et sont alors en **vie ralentie**.

Il est donc **totalement faux d'affirmer que les Brophytes seraient « moins affranchies » du milieu aquatique que des Angiospermes** par exemple… Beaucoup de **Mousses** survivent dans des **milieux bien plus secs** (ce sont d'ailleurs souvent des **végétaux pionniers** capables de vivre sur une roche nue) que bien des **Angiospermes** !

*En revanche, la **reproduction** des **Bryophytes** nécessite **de l'eau**, alors qu'elle **peut se réaliser à sec chez les Angiospermes**. Mais cette mise en eau peut durer une seule journée !*

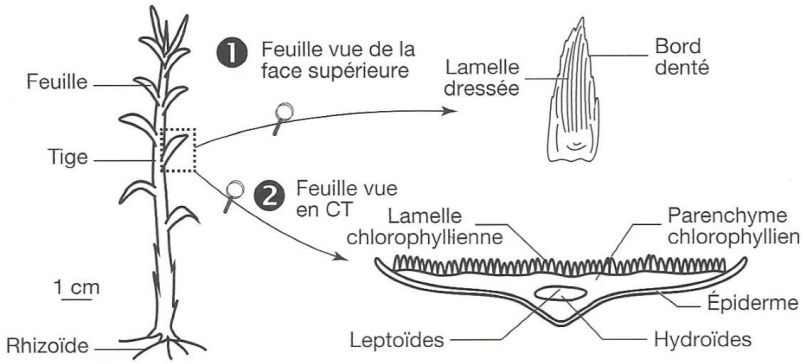


FIGURE 13. Appareil végétatif de *Polytrichum formosum* (Bryophytes).
D'après DENŒUD *et al.* (2011).

Encadré B Les ex-'bryophytes' au sens large

D'après mon cours de Capes – En vert : quelques caractères dérivés

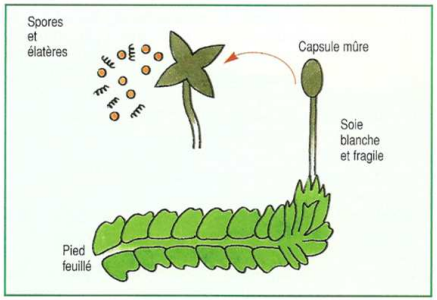
a. Hépatiques

- « Thalle » plus ou moins différencié (**Hépatiques à « thalles »**) ou tige portant des petites feuilles sans bourgeon (**Hépatiques à feuilles**).
- S'ancrent au substrat par des **rhizoïdes**
- Présence de **pores** au niveau épidermique (ne sont pas des stomates à ouverture contrôlée).
- **Caractères dérivés :**

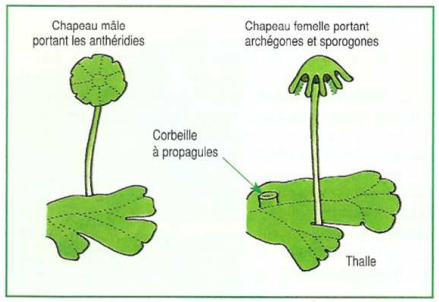
Oléocorps (inclusions protéo-lipidiques)
Élatères permettant la dispersion des spores*
Synthèse d'acide lunularique

** Différentes des élatères des spores de Prêles*

Marchantia polymorpha
http://www.ebu.ee/tokko/25_samblad.html



Lophocolea (Hépatique à feuilles).



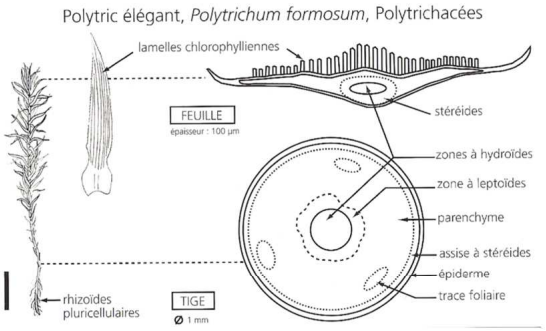
Marchantia (Hépatique à « thalle »).

Hépatiques
D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003)

b. Mousses et Sphaignes (Bryophytes au sens strict)

- Colonisent toutes sortes de substrats : roches nues, sols, murs, souches, arbres…
- Présentent des **tissus conducteurs** : **hydroïdes** et **leptoïdes** qui permettent la circulation d'eau et de solutés
- Présence de **stomates** sur la capsule (rappel : Stomatophytes)
- **Caractères dérivés :**

Rhizoïdes pluricellulaires
Ouverture de la capsule par des valves ou un opercule
Sporophyte chlorophyllien (sauf Sphaignes)



Tissus des Bryophytes
D'après MEYER *et al.* (2008)

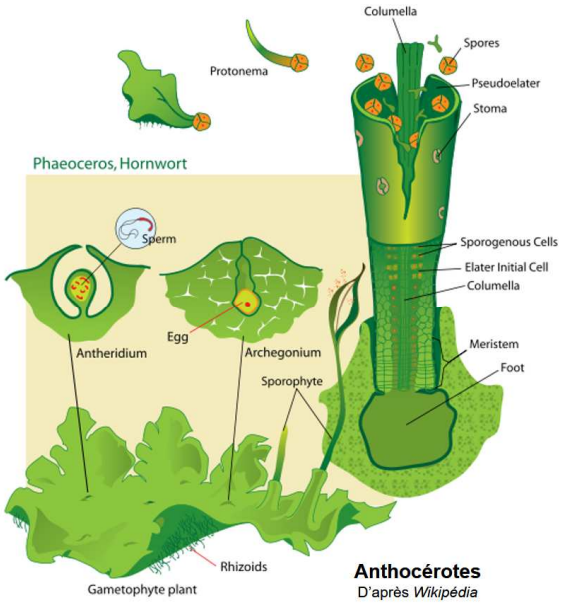
Une Mousse :
Polytrichum commune
http://domenicus.malleotus.free.fr/v/polytric_commun.htm

Une Sphaigne
http://www.sarracenia.fr/Culture_Sarracenia.htm

c. Anthocérotes

- **Organismes d'apparence thalloïde**, de couleur **gris-bleu**. Ils présentent des particularités dans leur **organisation cellulaire** et leur **gamétophyte** dont certains sont des caractères dérivés propres. Les **sporophytes** ont des aspects de brindilles.

Anthoceros agrestis
http://www.naturalistes-romands.ch/bryo-ge/cultures/cultures.html



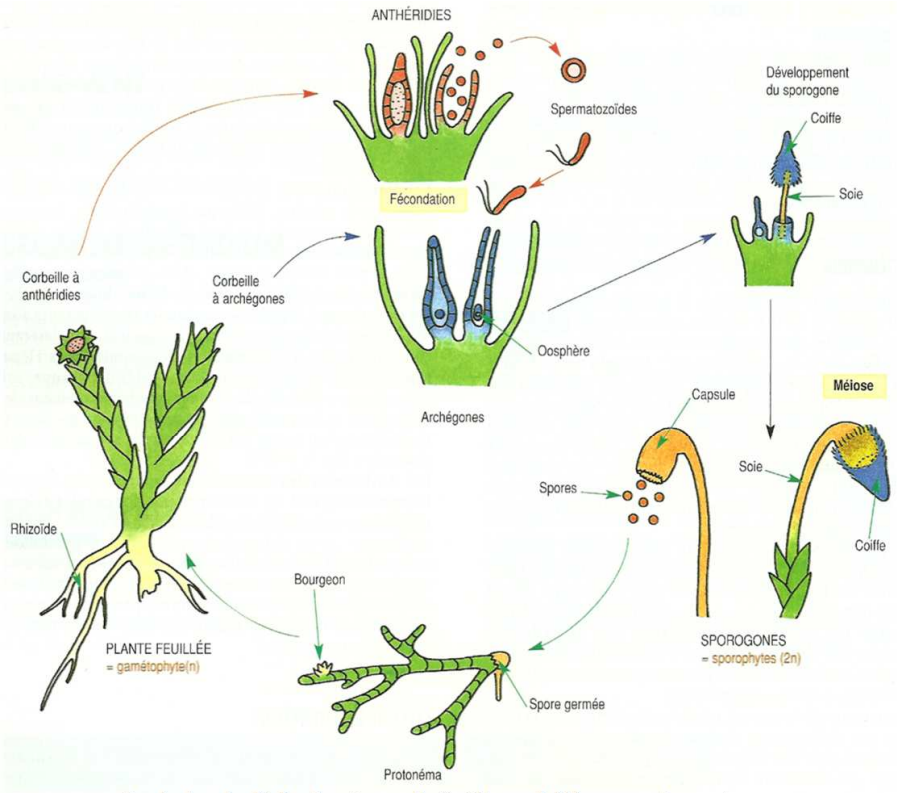
Anthocérotes
D'après *Wikipédia*

c. Reproduction

- Voir figures 14-15.
- Les **pieds feuillés** (gamétophytes haploïdes) produisent des **corbeilles à gamétanges** (**archégones** ou **anthéridies**). Les espèces sont **le plus souvent dioïques** ; si elles sont **monoïques**, une **protandrie** (***maturité mâle avancée par rapport à la maturité femelle***) permet généralement d'**éviter l'autofécondation**.
- Les **gamétanges** produisent des **gamètes** (**spermatozoïdes mobiles** car **biflagellés**, **oosphère** fixée remplie de **réserves**).
- ***Les spermatozoïdes biflagellés nageurs se déplacent dans l'eau jusqu'à un archégone où ils fécondent l'oosphère*** (**fécondation** par **zoïdogamie**) : on obtient un **zygote diploïde** (**plusieurs oosphères** peuvent être **fécondées**, mais **un seul zygote** perdurera ; les autres dégénèrent). *Notez que cette fécondation est dépendante de la présence d'eau.*

- **Un des zygotes** se développe en **sporophyte** (nommé ici **sporogone**) **diploïde** aux dépens du gamétophyte sur lequel il pousse et dont il **exploite les ressources trophiques**. Le sporogone se termine par une **capsule operculée** dont l'urne constitue le **sporange**. Certaines cellules subiront la **méiose** et donneront des **spores haploïdes**. ***Toutes les spores se ressemblent*** (**homosporie**).
- Les spores permettent la **dispersion des individus** et sont des **structures de résistance**. ***Les spores germent*** en un **protonéma** haploïde qui **développe des gamétophytes** (pieds feuillés).

Répétons-le : si les **Mousses** sont **dépendantes de l'eau** pour leur **reproduction**, elles **supportent** souvent la **dessiccation** (pouvant ensuite être **réhydratées**) et peuvent vivre dans des **milieux extrêmement secs** (roches nues, toits ensoleillés des maisons).



Cycle haplodiplophasique digénétique hétéromorphe anisogame oogame à haplophase dominante du Polytrich
D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003)

FIGURE 14. Cycle de reproduction de *Polytrichum*. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003).

FIGURE 15. Cycle de reproduction simplifié de *Polytrichum*. D'après MEYER *et al.* (2008)*.
** Couleurs à inverser.*

2. Les Lycopodes, Sélaginelles et Isoètes (Lycophytes), Prêles (Équisétophytes) et Fougères (Filicophytes) : ex-'ptéridophytes'

a. Diversité

- On distingue (encadré C) :
  - Les **Lycopodes, Sélaginelles, Isoètes (Lycophytes)** [env. 1400 spp.]
  - Les **Prêles (Équisétophytes)** [env. 30 spp.]
  - Les **Fougères (Filicophytes)** [env. 9000 spp.]
- Ces groupes étaient **jadis regroupés dans l'ensemble paraphylétique** des '**ptéridophytes**'.

b. Appareil végétatif

- Il s'agit d'un **cormus** (figures 16-17). Les **pieds feuillés** sont ici constitués par le **sporophyte** qui devient la **génération dominante**. On trouve des **racines** à **fonction d'ancrage** et des **tiges** portant souvent de **vraies feuilles** ; celles-ci s'appellent des **frondes** chez les **Fougères**. Des ***tiges souterraines*** (**rhizomes**) peuvent participer à **l'ancrage**, la **mise en réserve** et la **reproduction asexuée**.
- Ce sont des **Plantes vasculaires** : on y trouve des **trachéides** dans le **xylème**. On note aussi la présence d'un **phloème différencié**.

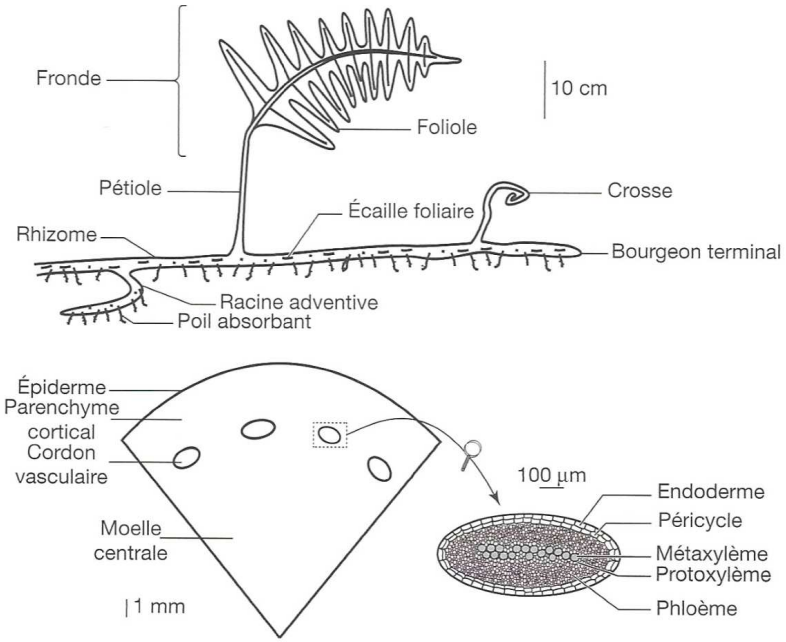


FIGURE 16. Appareil végétatif de *Polypodium vulgare* (Filicophytes).
D'après DENŒUD *et al.* (2011).

Encadré C Les ex-'ptéridophytes' (Fougères, Prêles, etc.)

D'après mon cours de Capes – En vert : quelques caractères dérivés

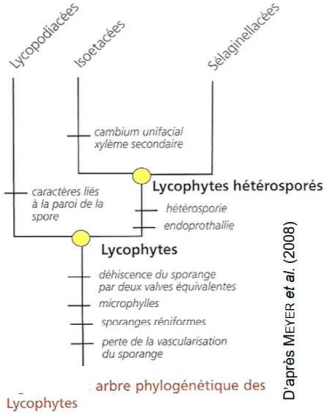
a. Lycopodes, Sélaginelles et Isoètes

◆ Acquisition chez les **Plantes vasculaires** d'un ***sporophyte dominant*** (la diplophase domine), de ***cires cuticulaires*** protectrices et de ***trachéides à paroi annelée et lignifiée***.

◆ Les Lycophytes correspondent aux Lycopodes, Sélaginelles et Isoètes.

◆ **Caractères dérivés des Lycophytes :**

Sporanges réniformes
Organisation étoilée du xylème



Lycopodium clavatum
Wikipédia

Selaginella selaginoides
Wikipédia

***Isoetes* sp.**
http://www.proprofs.com/flashcards/cardshowall.php?title=bio-1450-lab-practical-review

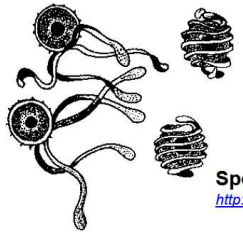
b. Prêles (Équisétophuytes)

◆ Les **Monilophytes** (**Moniliformopses**) rassemblent les Prêles et les Fougères ; le clade est soutenu par des ***arguments moléculaires*** et par des caractères dérivés au niveau de l'histologie des ***tissus conducteurs***.

◆ Les **Prêles** (Sphénophytes = Équisétophytes) sont un groupe très homogène (un seul genre actuel : *Equisetum*) aux **nombreux caractères dérivés** :

Feuilles en forme d'écailles soudées en verticilles
Cannelure de la tige
Organisation vasculaire particulière
Structure des sporanges *(insérés sous des écussons rassemblés en strobiles)*
Spores portant des élatères *qui sont des bandelettes issues du délitement des couches externes de la spore (très sensibles aux variations d'humidité, elles permettent le transport des spores par la variation de leur torsion)*

Equisetum pratense
Wikipédia



Spores à élatères
http://www.matus.at/spores.html

c. Fougères (Filicrophytes)

◆ **Caractères dérivés des Filicophytes (Fougères) :**

Feuille caractéristique nommée fronde
Déploiement de la fronde en crosse
Rhizoïdes du gamétophyte pluricellulaires
Anthéridie formée à partir d'une cellule superficielle
Système conducteur de type siphonostèle

Fougère aigle
Pteridium aquilinum
http://livingafield.com/Plants_Bracken.htm

Polypode vulgaire
Polypodium vulgare
Wikipédia

Fougères arborescentes de Nouvelle Calédonie (*Cyathea intermedia*)
Wikipédia

Scolopendre
Phyllitis scolopendrium
Wikipédia

Osmonde royale
Osmunda regalis
Wikipédia

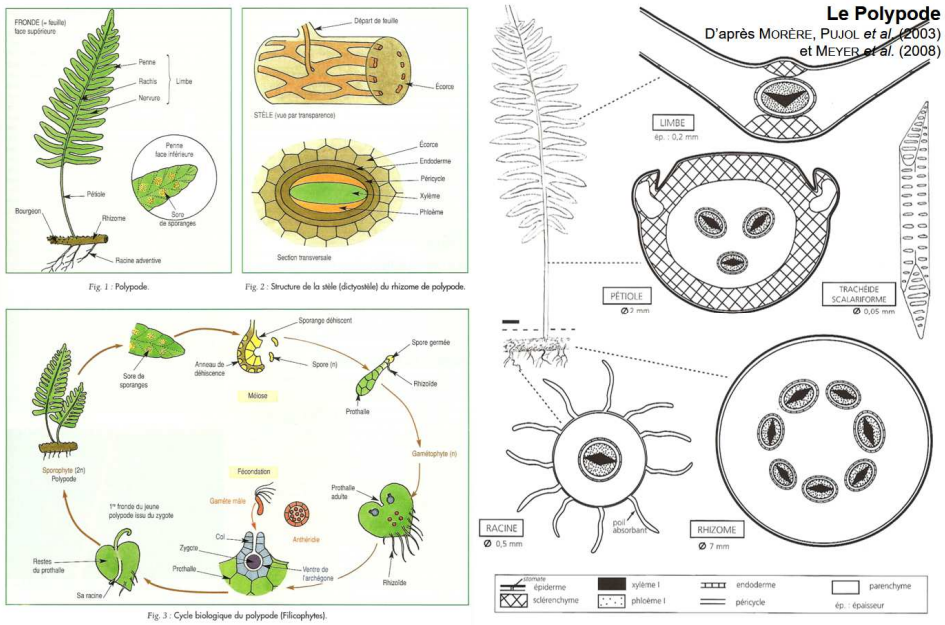


FIGURE 17. *Polypodium vulgare* (Filicophytes) : vue d'ensemble.
D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003).

c. Reproduction

- Voir figures 18-19.

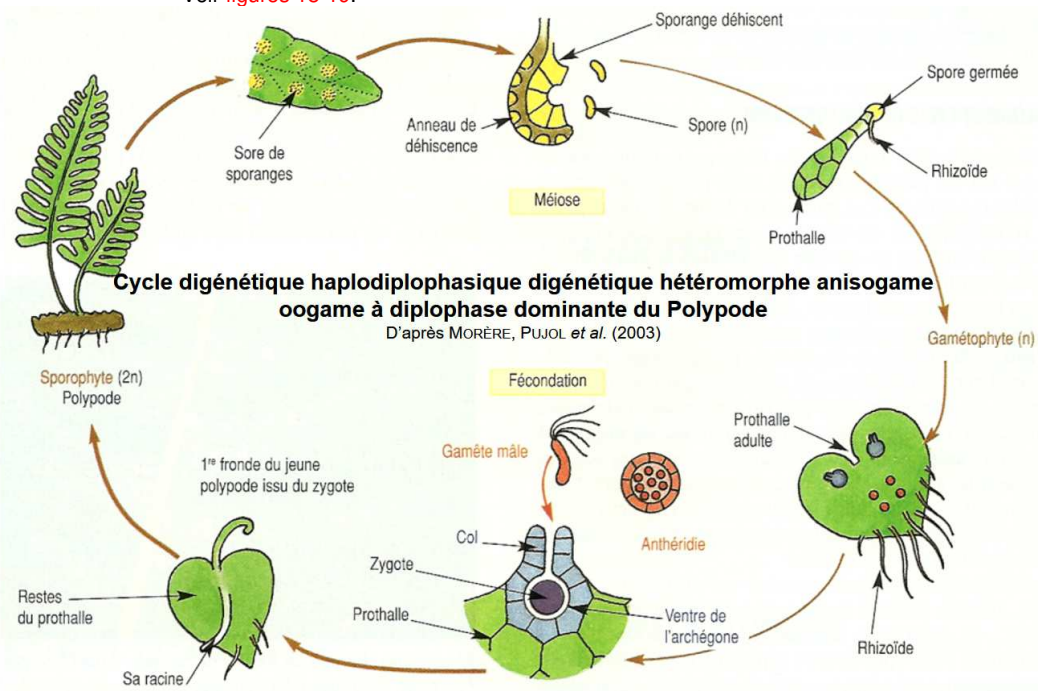


FIGURE 18. Cycle de reproduction de *Polypodium*. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003).

FIGURE 19. Cycle de reproduction simplifié de *Polypodium*. D'après MEYER *et al.* (2008)*.
** Couleurs à inverser.*

Cycle de reproduction du Polypode

*Les **frondes** de Polypode sont portées par un **rhizome** souterrain, l'ensemble formant le **sporophyte (diploïde)** de l'individu. Lors de la saison de reproduction, l'envers des frondes développe des **sores** qui sont des amas de **sporanges** où se déroule la **méiose**.*

*Le **sporange mûr** libère des **spores (haploïdes)** grâce à un **anneau mécanique** dont la contraction sous l'effet de variations d'humidité aboutit à la **déhiscence** de la partie membraneuse du sporange.*

*Une **spore** donne naissance à un **prothalle haploïde** qui constitue la **gamétophyte**. Chez le Polypode, le prothalle développe aussi bien des **anthéridies** que des **archégones** qui produiront respectivement des **spermatozoïdes** (anthérozoïdes) et des **oosphères**. Il y a **protandrie**, ce qui limite l'autofécondation.*

*En présence d'eau, les **spermatozoïdes multiflagellés** nagent jusqu'à une **archégone** où ils pénètrent par le **col** (ouvert lorsque l'archégone est à maturité) : un spermatozoïde féconde l'**oosphère** (**zoïdogamie**), ce qui aboutit à un **zygote (diploïde).***

*Ce zygote donne un nouveau **sporophyte** dont la première fronde et la première racine se développent à partir du prothalle. Par la suite, l'existence d'un **rhizome** favorisera la prolifération asexuée.*

D'après mon cours de Capes

3. Les Gymnospermes, groupe comprenant notamment les Conifères (= Pinophytes) et d'autres petits groupes

a. Diversité

- Voir figure 20 (*issue de mon cours de Capes*).

◆ Les Gymnospermes comprennent :

1. Les **Cycas (Cycadophytes)** : espèces tropicales ayant un aspect de palmier [env. 230 spp.]
Disposition des faisceaux conducteurs
Deux types de racines
Un type de racine formant des symbioses avec des Cyanobactéries
Rameaux à feuilles très modifiées
Synthèse d'un composé toxique limitant le broutage (cycasine)

2. Le **Ginkgo** (**Ginkgophytes** : 1 espèce *Ginkgo biloba*).
Ovules disposés par paire le long d'un pédicelle
Feuilles à nervation dichotome caracéristique

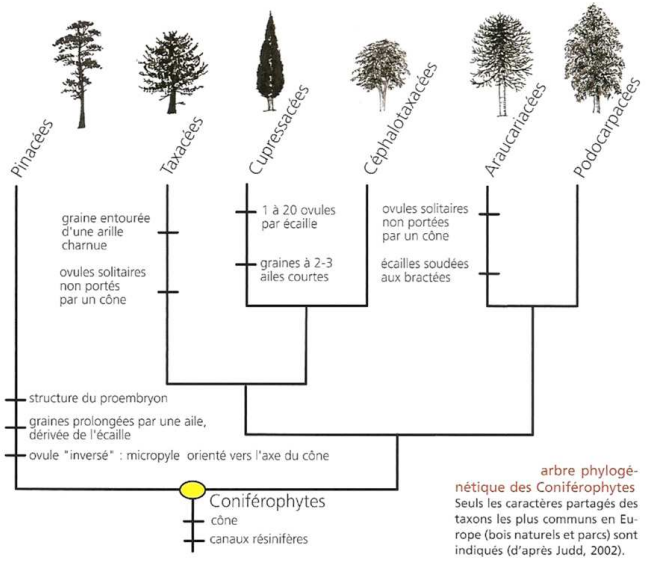
3. Les **Gnétophytes** = **Chlamydospermes** : 110 espèces actuelles réparties en 3 genres (*Ephedra*, *Gnetum* et *Welwitschia*) longtemps considérés comme « préfigurant » évolutivement les Angiospermes (caractères intermédiaires entres Angiospermes et Gymnospermes). On regroupait jadis cet embranchement avec les Angiospermes dans les Anthophytes mais les études récentes n'accréditent pas du tout cette vision.

Cycas revoluta
Wikipédia

Ginkgo biloba
Wikipédia

Ephedra distachya
http://www.hlasek.com/ephedra_distachya_4746.html

4. Les **Conifères (Coniférophytes = Pinophytes)** rassemblent la plupart des Gymnopsermes [env. 600 espèces] ; il s'agit d'un groupe diversifié mais bien caractérisé par ses **caractères dérivés** :
Présence d'un cône
Présence de canaux résinifères
Caractères embryonnaires (existence d'un proembryon dont seulement une cellule donne l'embryon)

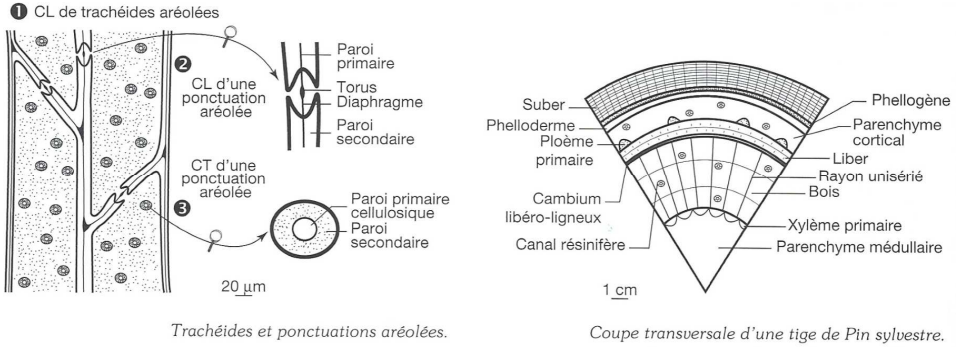


Phylogénie des Pinophytes (pour information)
D'après MEYER *et al.* (2008)

FIGURE 20. Diversité des Gymnopermes (commence à la page précédente).

b. Appareil végétatif

- L'appareil végétatif est un **cormus**. Généralement, les espèces sont **arborescentes** (cas de tous les Conifères). Leur **morpho-anatomie** s'apparente donc à celle des arbres de type **Angiosperme** (voir TP 2.5.).
- Attention toutefois aux **niveaux anatomiques et histologiques** (figures 21-23) :
  - Le **bois** est **homoxylé**, c'est-à-dire qu'il ***ne comprend que des trachéides*** (par opposition au **bois hétéroxylé** des **Angiospermes** où on trouve ***aussi des vaisseaux vrais***). Les **trachéides** sont **aréolées** (figure 21).



Trachéides et ponctuations aréolées. *Coupe transversale d'une tige de Pin sylvestre.*

FIGURE 21. Histologie des Pinophytes. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

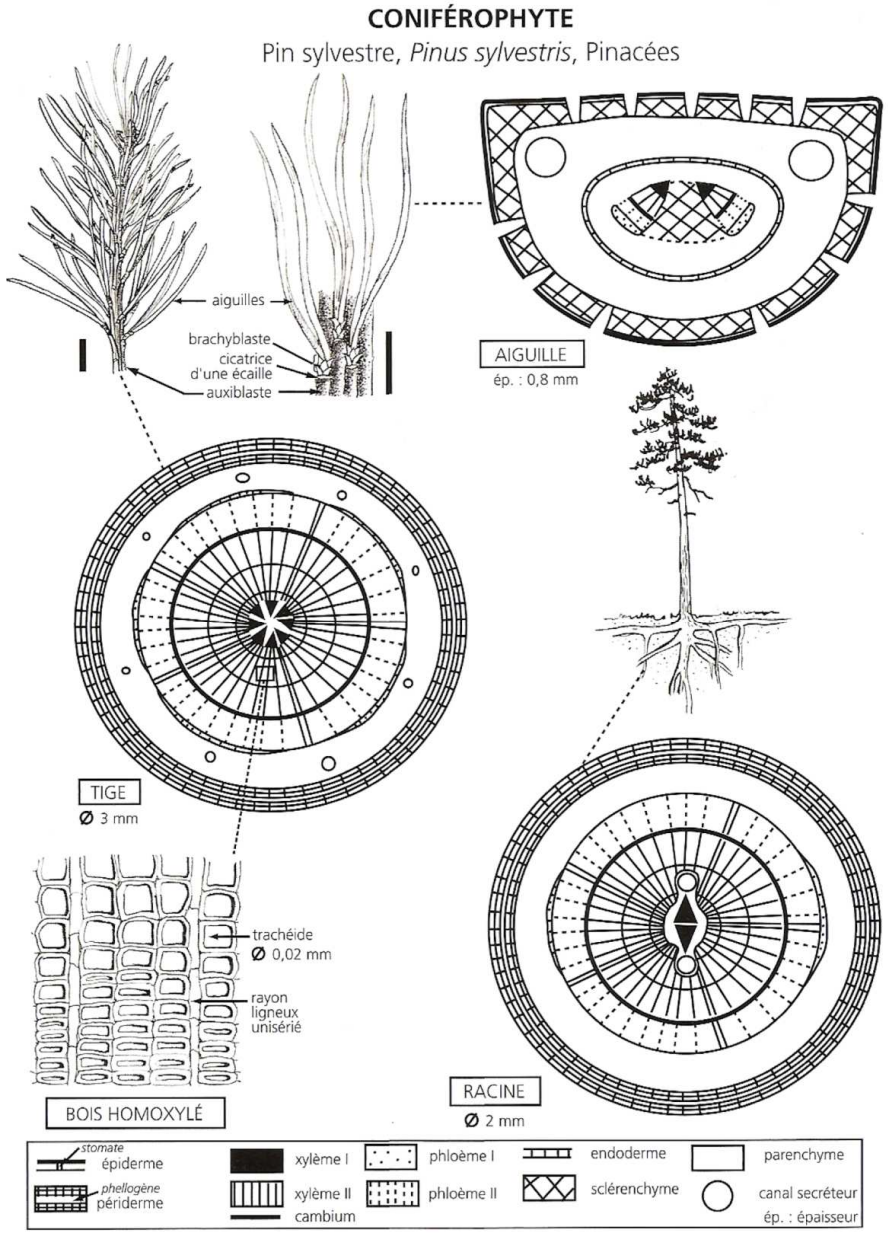


FIGURE 22. Histologie des Pinophytes. D'après MEYER *et al.* (2008).

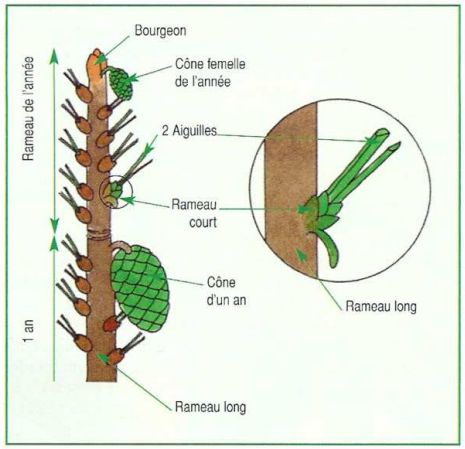


Fig. 1 : Morphologie d'un rameau de pin portant des cônes femelles.

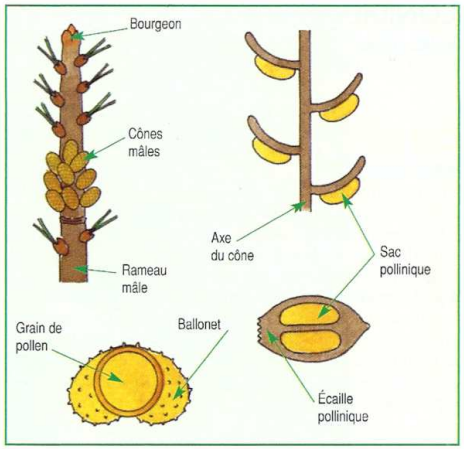


Fig. 2 : Rameau, cône mâle et grain de pollen de pin.

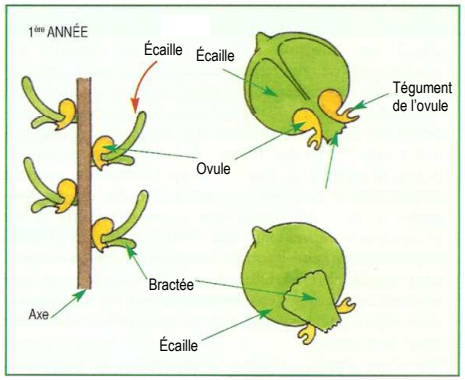


Fig. 3 : Structure

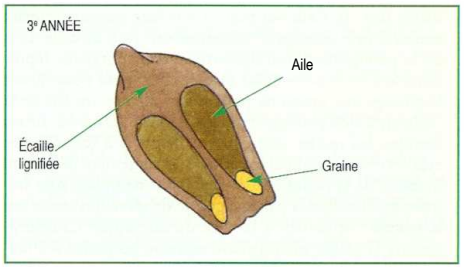


Fig. 5 : Écaille du cône de pin et ses deux graines ailées.

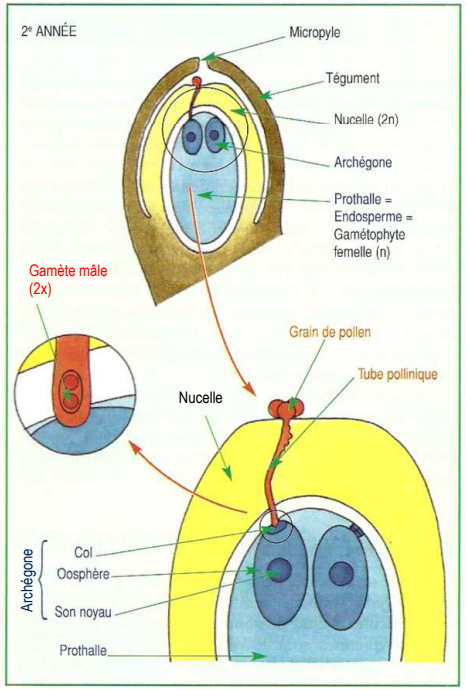


Fig. 4 : Section longitudinale de l'ovule de pin au moment de la fécondation.

FIGURE 22bis. <u>Planche sur le Pin</u>. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003), complété.

- Les **feuilles** peuvent se présenter souvent sous forme d'**aiguilles** (figure 23). Elles contiennent, chez les **Conifères**, des **canaux résinifères** qui favorisent la **cicatrisation** et permettent aussi la **résistance aux températures basses**, le **feuillage** étant souvent **persistant (= sempervirent).**

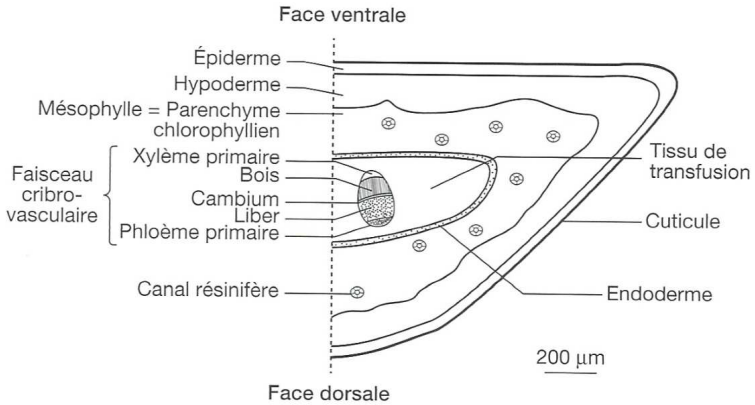


FIGURE 23. <u>Histologie des feuilles (aiguilles) de Pinophytes</u>. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

c. Reproduction

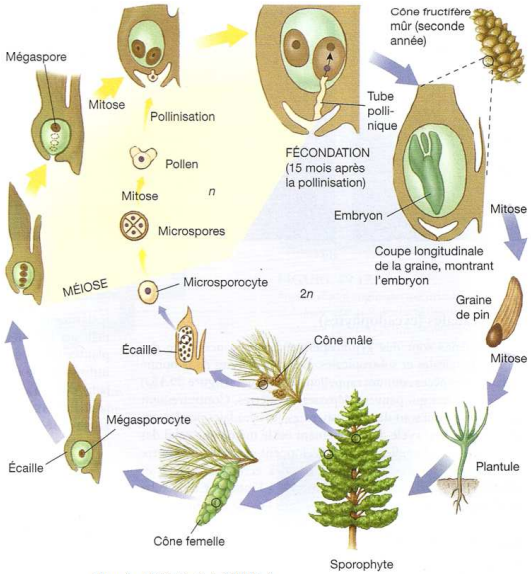
- Ce sont des **organismes** possédant des **ovules** – mais des ovules « nus » (d'où le nom « Gymnospermes », non ~~enfermés dans un ovaire~~ (d'où le nom « Angiospermes ») – et des **grains de pollen** permettant une ***fécondation par germination d'un tube pollinique*** : c'est la **siphonogamie**.
- Le **grain de pollen** est **adapté à l'anémogamie** : il présent deux **ballonnets** latéraux remplis d'air.
- Les **espèces** sont **monoïques** ou **dioïques**.
- Voir figures 24-25 pour le cycle (un peu complexe…) du **Pin**.

Cycle du Pin *Pinus sylvestris*

*1. Le **sporophyte diploïde** est l'arbre. Il est **monoïque dicline** (les organes reproducteurs mâles et femelles se développent sur des rameaux différents).*

*2. Les cônes mâles libèrent des **gamétophytes microscopiques** que sont les **grains de pollens**. Ceux-ci dérivent d'un **microsporocyte** qui subit la **méiose** donnant **4 microscopores haploïdes.** Chaque microspore subit **2 mitoses**, ce qui donne des **grains de pollens à 4 cellules** (1 cellule générative, 2 cellules prothalliennes et 1 cellule de tube). Notez que le grain porte des **ballonnets aérifères**, favorisant la **pollinisation anémophile**.*

*3. Les **cônes femelles** se développent complètement en deux ans. Les cônes de **1e année (chlorophylliens)** portent des **ovules nus** (mégasporanges : nucelle pluricellulaire + 1 mégasporocyte). Le **mégasporocyte** subit la **méiose** et donne **quatre mégaspores haploïdes** dont seule une perdure (les 3 autres dégénèrent). La **mégaspore restante** se différencie en un tissu nommé **endosperme** (coenoyctique a départ, il se cellularise 13 mois après la pollinisation) qui correspond au **gamétophyte femelle**. Quelques cellules se différencient en **archégones** avec une oosphère unique (il y a donc plusieurs archégones).*



D'après RAVEN *et al.* (2007a)

Cycle de développement d'un pin typique. Les gamétophytes mâle et femelle ont une taille extrêmement réduite chez ces plantes. Le vent disperse généralement le gamétophyte mâle (pollen) qui produit les gamètes mâles. Le tube pollinique apporte le gamète mâle à l'oosphère sur le cône femelle. Le tégument assure une protection supplémentaire à l'embryon en se développant en spermoderme.

*4. Dès la **1e année**, la **pollinisation** a lieu. Les grains de pollens transportés par le vent sont acheminés jusqu'au **micropyle** grâce à l'aérodynamisme des écailles du cône femelle. Une goutte de **liquide micropylaire** sécrétée par le **nucelle** capte les **grains de pollens**. Cette goutte **se résorbe** ensuite, amenant le pollen au contact du nucelle.*

*5. Après un **repos hivernal**, les écailles grandissent et le **cône se ferme**. **L'endosperme coenocytique se cellularise** : au terme de sa différenciation (printemps-été de **2e année**), il renferme quelques **archégones** et des **tissus de réserve**. Chaque archégone comporte une volumineuse **oosphère** (100 µm).*

*6. L'été de la **1e année**, le grain de pollen germe en un **tube pollinique** qui pénètre dans le **nucelle**. Sa croissance cesse pendant l'hiver et reprend au **printemps de la 2e année**. La **fécondation** a lieu la 2e année : il y a **mitose** de la cellule générative du gdp qui aboutissent à des **gamètes mâles** qui **pénètrent dans l'oosphère** mais un seul la féconde (**fécondation par siphonogamie**) ; l'autre dégénère.*

*7. Tous les **archégones** sont normalement **fécondés** et commencent le développement d'un **proembryon**, mais **un seul embryon** finira par perdurer (il y a toutefois anecdotiquement des graines à plusieurs embryons).*

*8. Les **couches protectrices** de l'embryon s'épaississent ; l'embryon et l'endosperme se déshydratent et entrent en vie ralentie : l'ovule devient une **graine** qui est libérée lors de l'ouverture du **cône femelle** (transport par le vent grâce à son aileron : **anémochorie**).*

*9. La graine **germe** quand les conditions sont favorables, parfois seulement la **3e année**.*

FIGURE 24. Cycle du Pin sylvestre *Pinus sylvestris*.

Cône mâle de Pin d'Alep
Pinus halepensis
Cliché D. BUSTI
http://biologie.ens-lyon.fr/ressources/Biodiversite/Documents/image-de-la-semaine/2011/semaine-44-31-10-2011/

Cônes femelles (immature et mature) de Pin d'Alep
Pinus halepensis
Wikipédia

FIGURE 25. Les cônes de Pin d'Alep.

4. Les Angiospermes

- Voir les TP concernés !

B. Positionnement phylogénétique et classification des Embryophytes

1. Positionnement phylogénétique

- Les **Embryophytes** émergent des « algues vertes » au sens large (figure 25bis) et sont caractérisées par **diverses innovations** qu'on se propose d'inventorier grâce à l'**étude phylogénétique**.

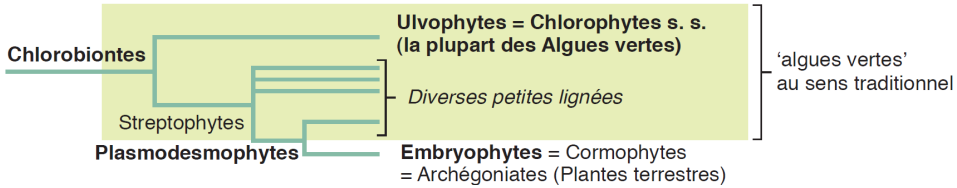


FIGURE 25bis. Arbre des Embryophytes : une vision simplifiée.
D'après SEGARRA *et al.* (2015). [Revoir l'encadré A].

2. Phylogénie et classification simple du groupe

a. Construction d'une phylogénie simple par analyse cladistique

Activité 5. Construction d'une phylogénie par analyse cladistique

Comment peut-on reconstituer les liens de parenté entre Embryophytes ?

Savoirs à construire	Phylogénie des Embryophytes

	Capacité ou attitude visée	**Évaluation**
Savoir-faire sollicités	Manipuler, maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Analyse cladistique	
	Analyse, interpréter, raisonner, mettre en relations des données	

*On se propose de produire, par **analyse cladistique**, un **arbre phylogénétique** comprenant les espèces suivantes :*
- *Une Brophyte : le Polytric*
- *Une Filicophyte : le Polypode*
- *Une Pinophyte : le Pin*
- *Une Angiosperme : le Coquelicot*

On utilisera l'Ulve comme extragroupe.

Travail à effectuer

1. **Complétez** la matrice de caractères proposée. **Polarisez** ainsi les caractères.
2. **Produisez**, en utilisant l'annexe avec des arbres pré-tracés, les arbres phylogénétiques possibles et **placez**-y les étapes évolutives.
3. **Choisissez** l'arbre le plus parcimonieux et **recopiez**-le sur ce document, avec les innovations évolutives.

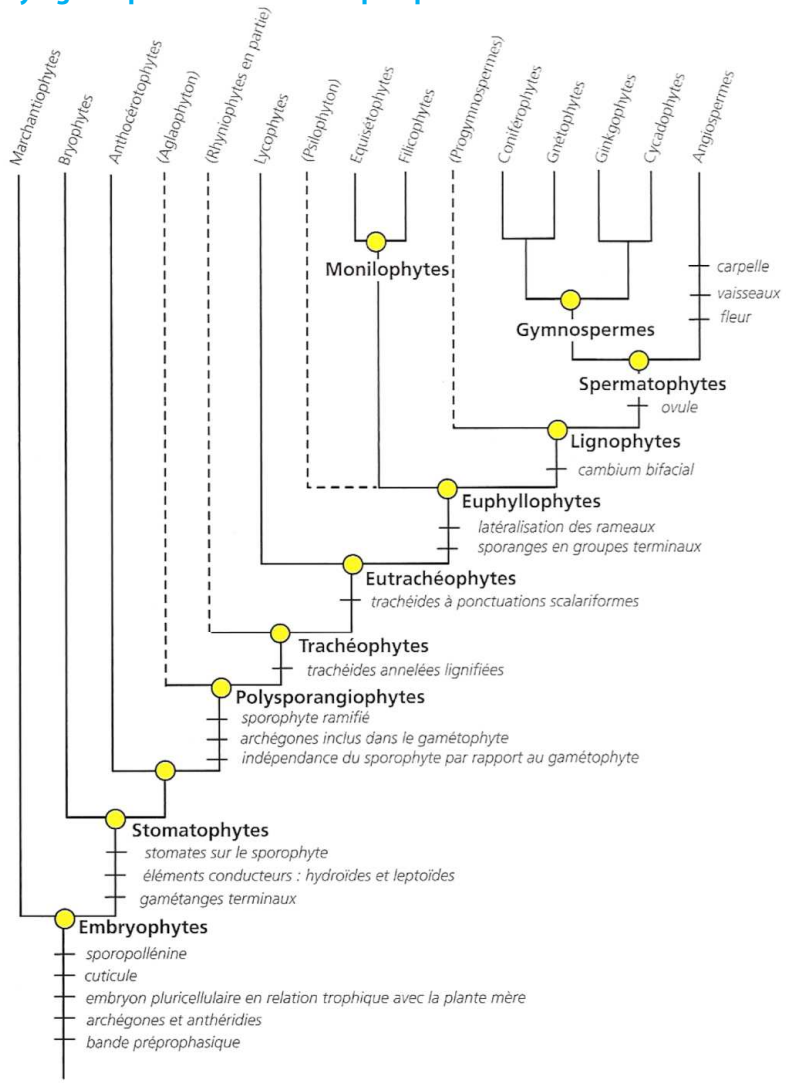
TABLEAU III. Matrice de caractères. D'après MORÈRE, PUJOL *et al.* (2003).

Caractère **Taxon**	Thalle (1)	Embryon lié à la plante mère (2)	Cuticule et sporopollénine (3)	Archégones et anthéridies (4)	Trachéides >> Plantes vasculaires (5)	Ovule (6)	Cambium bifacial (7)	Fleur (8)	Vaisseaux vrais (9)
Ulve									
Polytric									
Polypode									
Pin									
Coquelicot									

Polarisation des caractères :

Arbre phylogénétique le plus parcimonieux (avec placement des pas évolutifs)

b. Phylogénie plus détaillée avec quelques caractères dérivés



arbre phylogénétique des Embryophytes

L'étude de Qiu (2006) porte sur des gènes chloroplastiques, mitochondriaux et nucléaires, des caractères structuraux mitochondriaux (absence/présence d'introns) et des séquences d'ADN et d'acides aminés. Elle est aujourd'hui la plus complète. Les groupes fossiles sont en tirets. Les Anthocérotophytes sont proposés comme groupe frère des Polysporangiophytes ou des plantes vasculaires actuelles. La résolution des Spermatophytes fait ressortir aujourd'hui les Gymnospermes comme monophylétiques (d'après Burleigh, 2004, *Am. J. Bot.*, 91 : 1599-1613 ; Crane, 2004, *Am. J. Bot.*, 91 : 1683-1699 ; Palmer, 2004, *Am. J. Bot.*, 91 : 1437-1445 ; Qiu, 2006, *PNAS*, 103 : 15511-15516).

FIGURE 26. Arbre phylogénétique des Embryophytes [pour information].
D'après MEYER *et al.* (2008).

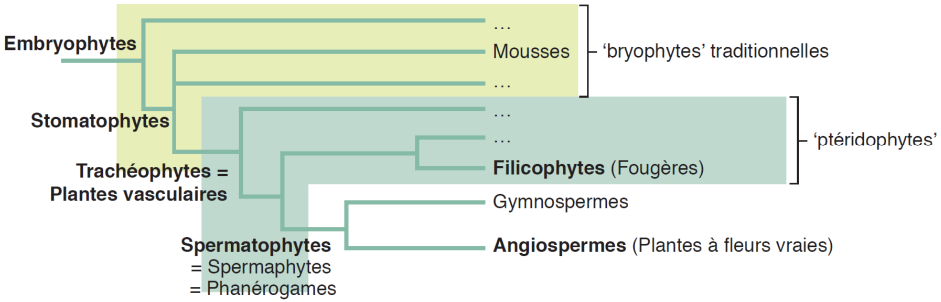


FIGURE 27. Arbre des Embryophytes : une vision simplifiée.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Voir figures 26-27.
- ***À connaître : principaux caractères dérivés permettant de définir les groupes principaux.*** Vous devez ainsi pouvoir classer une **Embryophyte**.
- **Embryophytes** :
  - Embryon pluricellulaire se développant aux dépens de la plante-mère
  - Cuticule, sporopollénine
  - Archégones, anthéridies [*parfois secondairement perdues*]
  - Cormus
- **Trachéophytes** :
  - Trachéides (xylème) + phloème différencié
  - Lignine, bois
  - Vraies feuilles [Euphyllophytes : majorité des Trachéophytes]
  - Archégones inclus dans le gamétophyte [*parfois secondairement perdu*]
  - Indépendance du sporophyte et du gamétophyte [*parfois secondairement perdu*]
- **Spermatophytes** :
  - Cambium bifacial
  - Ovule
  - Grain de pollen [souvent siphonogamie]
  - Perte des gamétanges
  - Perte de l'indépendance des générations
- **Gymnospermes** :
  - Structure particulière du xylème (trachéides aréolés) et du phloème
  - Ovule nu (unitégumenté)
  - *[Pas de fleurs]*
- **Angiospermes** :
  - Fleur vraie [convergence avec les Gnétophytes]
  - Vaisseaux vrais
  - Carpelles protégeant l'ovule [« angiosperme »]
  - Cellules compagnes dans le phloème

C. Un regard sur l'évolution du groupe et son lien avec le milieu aérien

- Voir encadré D.

Encadré D L'évolution des Angiospermes et le milieu aérien

D'après mon cours de Capes

Innovations ayant permis aux Embryophytes de conquérir le milieu aérien :

1. Construction d'un **sporophyte ramifié**, **homéohydre** (contrôlant sa quantité d'eau interne) et produisant des **spores par méiose** ou bien des **graines** qui seront des ***formes de résistance et de dissémination en milieu sec***.

2. Certaines organismes (exemples de Mousses, Hépatiques…) **supportent une dessication** avant réhydratation.

3. ***Réduction de la génération gamétophytique (notamment chez les Plantes vasculaires) au profit de la génération sporophytique***.

*NB Chez les **Spermaphytes**, le **gamétophyte femelle est même contenu dans le sporophyte**. Seul le gamétophyte mâle, très réduit (pollen), se désolidarise du sporophyte ; il est protégé par une enveloppe.*

4. Chez les **Spermaphytes** : **affranchissement du besoin d'eau** pour assurer la **rencontre des gamètes** : plus de zoïdogamie >> **siphonogamie**.

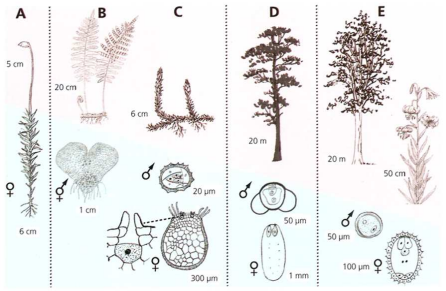
5. **Protection des structures de reproduction** :
a) La phase sexuée étant la plus précieuse, la réduction du stade gamétophytique limite les risques.
b) Protection des gamétophytes et structures reproductrices chez les Spermaphytes (fleur, cônes…)

Les pièges dans lesquels ne pas tomber quand on évoque ces sujets évolutifs et adaptatifs :

1. **Faire du gradisme** : « Les Angiospermes viennent des 'ptéridophytes' qui viennent des 'bryophytes au sens large'… »

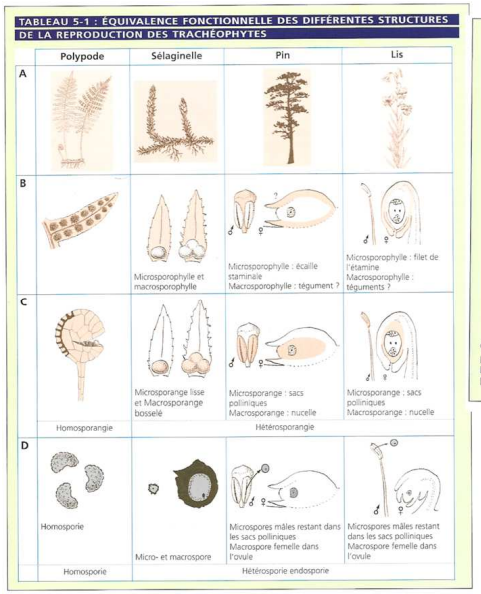
2. **Prétendre que, plus on s'approche des Angiospermes, plus les organismes s'affranchissent du milieu aquatique**, c'est **FAUX** (même si on le lit souvent). C'est la ***reproduction*** qui s'affranchit de la présence d'eau mais il existe des Mousses ou des Fougères qui vivent en milieux secs (pensez simplement aux Mousses sur les toits des maisons) et des Angiospermes qui vivent en milieux humides… Il faudra simplement aux Mousses et Fougères un peu d'eau (parfois très peu et juste une journée !!) pour assurer la reproductions sexuée.

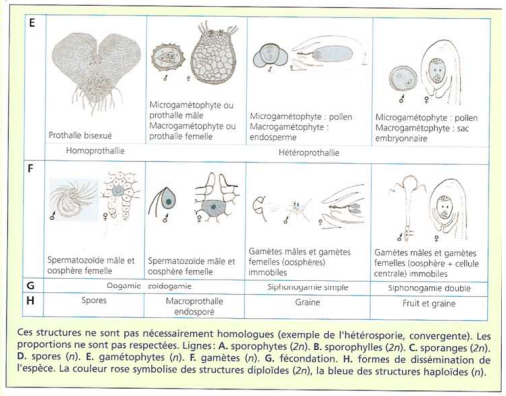
3. **Décrire les innovations qui ont permis d'aboutir aux Angiospermes comme des « tendances évolutives »**, ce qui revient à adopter une vision où toute l'évolution des Embryophytes est décrite **comme si son aboutissement nécessaire était l'apparition des Angiospermes**, plantes « les plus évoluées » [sic].



comparaison des tailles relatives des phases diploïde (rose) et haploïde (bleu) chez les différents groupes d'Embryophytes
A. Bryophyte : pied femelle de polytric portant un sporogone. **B.** Filicophyte : pied feuillé de polypode et prothalle bisexué. **C.** Lycophyte : pied feuillé de sélaginelle et prothalles endosporés unisexués. Le détail d'un archégone est indiqué. **D.** Coniférophyte : pin et gamétophytes unisexués (pollen et endosperme). **E.** Angiosperme : hêtre et lis et gamétophytes unisexés (pollen et sac embryonnaire).

Comparaison des tailles relatives des phases chez les Embryophytes
D'après MEYER *et al.* (2008)





Ces structures ne sont pas nécessairement homologues (exemple de l'hétérosporie, convergente). Les proportions ne sont pas respectées. Lignes : **A.** sporophytes (*2n*). **B.** sporophylles (*2n*). **C.** sporanges (*2n*). **D.** spores (*n*). **E.** gamétophytes (*n*). **F.** gamètes (*n*). **G.** fécondation. **H.** formes de dissémination de l'espèce. La couleur rose symbolise des structures diploïdes (*2n*), la bleue des structures haploïdes (*n*).

Comparaison des structures de reproduction chez les Plantes vasculaires
D'après MEYER *et al.* (2008)

	Dissémination par spore	Dissémination par graine	
Taille	< mm	mm à cm	mm à cm
Organisation embryon réserves tégument	Une cellule riche en réserves et à paroi résistante	Une plantule + réserves importantes (endosperme) + tégument	Une plantule + réserves importantes (albumen) + 1 ou 2 téguments + [paroi du fruit (vert) dans le cas des fruits indéhiscents]
Ploïdie	Haploïde	Embryon et tégument diploïdes Endosperme haploïde	Diploïde, sauf l'abumen triploïde
Métabolisme	Déshydratation Vie ralentie	Déshydratation Vie ralentie, parfois dormance	Déshydratation Vie ralentie, dormance
Vecteur de dissémination	Vent, eau, animaux	Vent, eau, animaux	Vent, eau, animaux. Coévolution avec les disséminateurs animaux
Groupes illustrés	Bryophytes, Filicophytes	Coniférophytes	Angiospermes

Dans les deux cas :
a) Réserves
b) Déshydratation
c) Résistance à la dessiccation
d) Structures de dissémination (permettent la colonisation du milieu, assurent la dispersion des nouveaux organismes)

Comparaison des structures de dissémination des Embryophytes
D'après MEYER *et al.* (2008)

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).

CAMEFORT, H. & H. BOUÉ (1980). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Brophytes. Ptéridophytes. Spermaphytes.* Doin, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale.* Dunod, Paris.

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DUCREUX, G. (2002). *Introduction à la botanique.* Belin, Paris.

GALIANA, D., C. LE ROUX & I. MONCHÂTRE (coord. T.-M. BOTREAU) (2015). *Biologie-Écologie Module M72. Bac technologique STAV. La gestion du vivant et des ressources.* Éducagri, Dijon.

GUIGNARD, J.-L. & F. DUPONT (2004). *Botanique. Systématique moléculaire.* Masson, Issy-les-Moulineaux (92), 13e édition (1e édition 1974).

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

LABERCHE, J.-C. (2004). *Biologie végétale.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2016). *Classification phylogénétique du vivant. Tome 1.* 4e édition (1e édition 2001), Belin, Paris, 584 pages.

LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), A. ANDRÉ, C. BRUNET, J.-Y. DUPONT, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSERAND, G. LÉVÊQUE, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2012). *Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement spécifique.* Bordas, Paris.

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007*a*). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.

RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN (2007*b*). *Biologie végétale.* De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont, révision C. Evrard.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

ROBERT, D. & J.-C. ROLAND (1998*a*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **1**. Organisation cellulaire.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1989).

ROBERT, D., C. DUMAS & C. BAJON (1998*b*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **3**. La reproduction.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1994).

ROBERT, D. & A.-M. CATESSON (2000). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **2**. Organisation végétative.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1990).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ, C. MEUNIER & (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

Plan du TP

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Les organismes photosynthétiques, un ensemble polyphylétique d'organismes 2
A. Position phylogénétique des organismes « végétaux » chlorophylliens 2
1. Notion de « végétal », « plante » ou « champignon » 2
a. Notion de « végétal » 2
b. Notion de « plante » 2
c. Notion de « champignon » 2
2. Phylogénie des eucaryotes montrant la position des organismes photosynthétiques et l'acquisition convergente des plastes 2
3. Quelques arguments en faveur de l'origine endosymbiotique des plastes 3
a. Phylogénies moléculaires du vivant incluant des plastes 4
b. Composition de l'enveloppe plastidiale et restes d'éléments bactériens 4
c. Ultrastructure de plastes, composition pigmentaire, réserves, paroi 4
d. La présence d'un génome d'organisation et fonctionnement procaryotes 6
e. Bilan 6
4. Reconstitution de liens phylétiques entre organismes photosynthétique par la méthode WPGMA (une méthode phénétique simple) 7
B. Notions de thalle et de cormus (« thallophytes » vs. Cormophytes) 9
C. La reproduction végétale : notions fondamentales 9
1. Les cycles de vie et le vocabulaire associé 9
2. Structures impliquées dans la reproduction végétale 9
D. Les 'algues', un ensemble polyphylétique d'organismes eucaryotes photosynthétiques aquatiques sans cormus 9
E. Étude d'une Chlorophyte : l'Ulve Ulva sp. 11
1. Étude de l'appareil végétatif (thalle) 11
2. Étude du cycle de reproduction 11

II. Les Embryophytes (= Cormophytes = Archégoniates), les Plantes terrestres 13
A. Panorama de la diversité des Embryophytes 13
1. Les Mousses et Sphaignes (Bryophytes), Hépatiques (Marchantiophytes) et Anthocérotes (Anthocérotophytes) : ex-'bryophytes' au sens large 13
a. Diversité 13
b. Appareil végétatif 13
c. Reproduction 14
2. Les Lycopodes, Sélaginelles et Isoètes (Lycophytes), Prêles (Équisétophytes) et Fougères (Filicophytes) : ex-'ptéridophytes' 15
a. Diversité 15
b. Appareil végétatif 15
c. Reproduction 17
3. Les Gymnospermes, groupe comprenant notamment les Conifères (= Pinophytes) et d'autres petits groupes 17
a. Diversité 17
b. Appareil végétatif 18
c. Reproduction 19
4. Les Angiospermes 20
B. Positionnement phylogénétique et classification des Embryophytes 21
1. Positionnement phylogénétique 21
2. Phylogénie et classification simple du groupe 21
a. Construction d'une phylogénie simple par analyse cladistique 21
b. Phylogénie plus détaillée avec quelques caractères dérivés 22
C. Un regard sur l'évolution du groupe et son lien avec le milieu aérien 23

Références 24
Plan du TP 25

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.

Document produit en octobre 2017 • Dernière actualisation : septembre 2019.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.