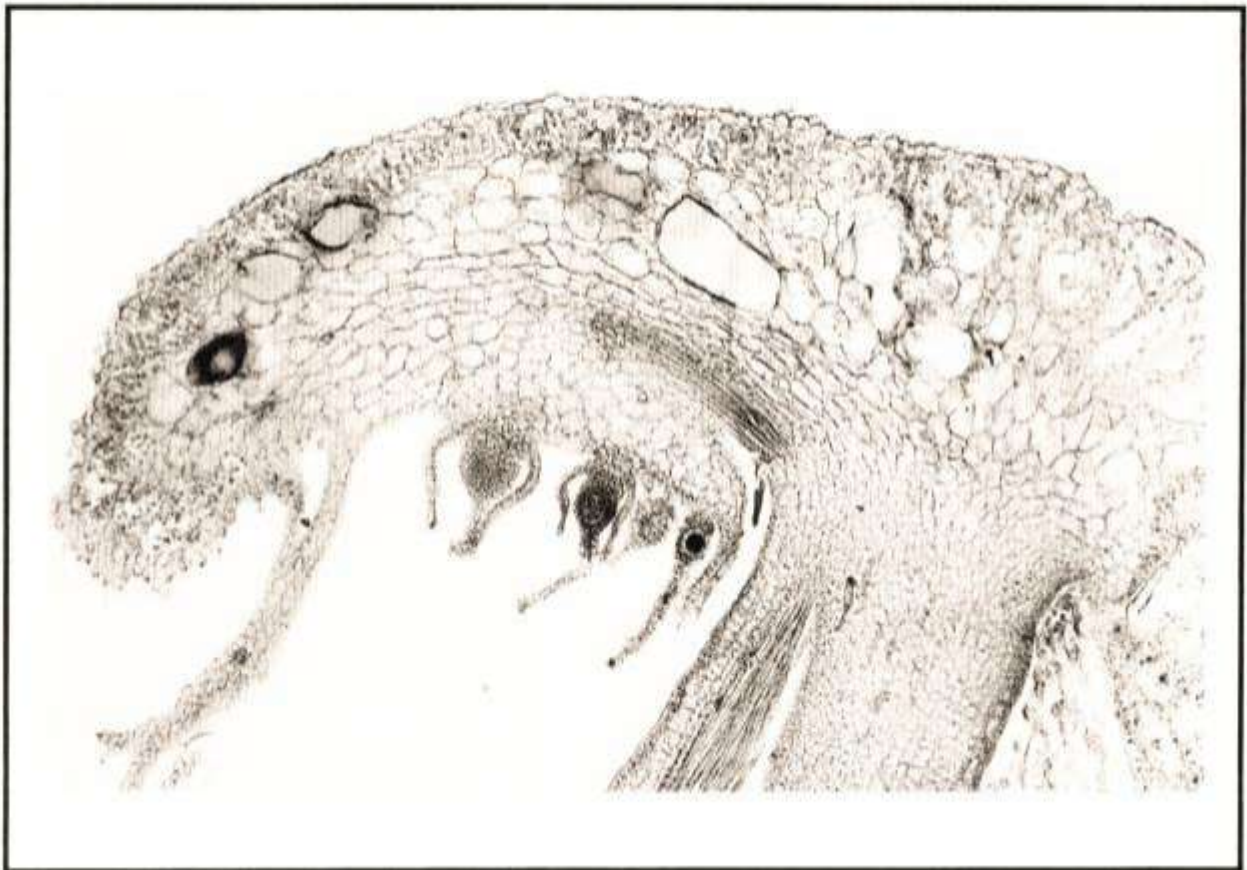


Maurice Reille

Images

de la reproduction des végétaux

et notions fondamentales associées



Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie
U. F. R. de Propédeutique scientifique
Université d'Aix-Marseille 3

A mes étudiants,
et à la mémoire de Jean Motte,
en souvenir de son admirable "Biocycle".

M. R.

Remerciements

J'exprime ma gratitude envers tous ceux qui ont aidé à l'élaboration de cet opusculé d'enseignement, mon épouse Claudine qui a assuré toute la dactylographie et la mise en page du texte, mes collègues L. Affre et A. Geslot qui ont aimablement mis à ma disposition les collections de préparations microscopiques dont ils sont les gestionnaires, P. Ponel et V. Andrieu-Ponel qui ont été des relecteurs attentifs, T. Keller qui a façonné l'image de couverture, F. Cheylan et C. Poggi les reprographes du service Imprimerie de notre Faculté pour l'excellence de leur travail et la qualité de leur accueil.

Le professeur J.-P. Zahra a accepté que l'UFR de Propédeutique scientifique qu'il dirige soit le producteur de cet ouvrage qui sera offert à nos étudiants. J.-L. de Beaulieu, le directeur du Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie en est l'éditeur.

ISBN : 2-9507175-5-1

Reproduction asexuée, multiplication végétative et reproduction sexuée

Si le terme de reproduction (= produire à nouveau) est univoque il ne désigne pas un processus exclusif.

Reproduction asexuée

On réserve cette appellation au processus qui, chez les Thallobiontes (Algues et Champignons), conduit à la production et à la dissémination de **cellules** qui, en germant restitueront (avec un génome identique) l'organisme qui les a engendrées. Ces cellules spéciales, propres aux Thallobiontes sont désignées sous le terme de **conidies**.

Ces conidies sont produites par des cellules, toujours isolées du reste du thalle par une cloison, qui se sont différenciées c'est à dire qui ont acquis de nouveau tous les caractères des cellules embryonnaires, en particulier l'aptitude à une intense activité mitotique. Ces cellules sont des conidiocystes. Ils sont de deux types :

- **l'endoconidiocyste** ([voir *Rhizopus* page 29](#)) est une cellule dans laquelle les conidies, en nombre fini (de 1 chez l'algue *Oedogonium*, à plusieurs centaines chez les Phycomycètes et les Zygomycètes tel *Rhizopus*) sont mises en liberté par ouverture ou rupture de la paroi cellulaire du conidiocyste,

- **l'exo ou ectoconidiocyste** encore appelé **phialide** est un conidiocyste qui reste ouvert et qui émet de façon continue, théoriquement illimitée, un chapelet de conidies produites les unes après les autres par division du noyau de la phialide (exemple : les Champignons [Aspergillus et Penicillium, page 45](#)).

Ce type de reproduction par phialides et ectoconidies est si actif et si efficace que certains champignons chez lesquels la reproduction sexuée n'a jamais été observée, n'en utilisent pas d'autre. Ces champignons dits "imparfaits" forment le groupe des "*Fungi imperfecti* " ou Adélomycètes (= Deutéromycètes) qui ne peut être qu'un groupe artificiel, un "fourre-tout" dans lequel se rencontrent à la fois des Ascomycètes et des Basidiomycètes. C'est un assez vaste groupe de quelque 15 000 espèces.

La multiplication végétative

Elle met en jeu des processus différents de ceux de la reproduction asexuée. Ce n'est le plus souvent qu'une simple fragmentation du corps végétatif, soit accidentelle, soit en utilisant des parties plus ou moins spécialisées dans la désarticulation. Dans les champignonnières industrielles, le "champignon de Paris" est multiplié etensemencé à partir d'un broyat de mycélium (= blanc de champignon). L'algue brune *Sphacelaria* produit, dans certaines conditions, de petites ramifications du thalle, des bourgeons, qui se détachent naturellement et restituent un thalle. Chez les organismes unicellulaires, la scissiparité est une forme de multiplication végétative.

Chez les Cormobiontes, chez lesquels il n'y a pas de reproduction asexuée, la multiplication végétative revêt des aspects variés que l'on peut grouper en deux rubriques :

- **multiplication végétative par propagules.** Les propagules sont typiquement de petits bourgeons ou de petites masses paucicellulaires (comme chez *Sphacelaria*) différenciées pour la dissémination. Les propagules sont abondantes et variées chez les Bryophytes ([voir Marchantia, page 49](#)). Dans un sens plus large, on peut qualifier de "propagules" tous les éléments, si variés chez les végétaux vasculaires, qui assurent une multiplication végétative naturelle (stolons, drageons, marcottes, tubercules, bulbilles, boutures, caïeux) ou artificielle (greffons, cultures de cellules, de tissus, d'organes).

- **multiplication végétative par apomixie.** Ce terme désigne un mode de reproduction sans fécondation qui se rencontre surtout chez les Angiospermes, dans les fleurs et au moment de la formation des graines. Les processus qui y conduisent sont considérés comme des "dégradations de la sexualité" aboutissant - soit par apogamie (absence de fécondation) soit par apoméiose (absence de réduction chromatique) soit par "parthénogenèse diploïde" - à des embryons viables qui cohabitent parfois avec des embryons normaux issus de la fécondation. De tels phénomènes sont fréquents dans la famille des Asteraceae (= Composées) dans les genres *Erigeron*, *Hieracium*, *Taraxacum*. « Sur le plan pratique, l'apomixie équivaut à la formation de clones, donc génétiquement à la conservation des variations individuelles. D'où la multiplicité de "petites espèces" décrites par certains systématiciens dans les genres où l'apomixie est souvent de règle, mais qui n'ont pas la signification biologique de l'espèce telle qu'on l'entend habituellement et qui encombrant inutilement la Systématique» (Gorenflot 1992^{*}).

La reproduction sexuée

Elle est caractérisée par la fécondation ou gamie qui consiste en la fusion de deux cellules haploïdes distinctes, les gamètes, en une cellule diploïde le zygote ou œuf. La fusion des gamètes se fait en deux étapes toujours dans le même ordre : fusion des cytoplasmes (plasmogamie) puis fusion des noyaux (caryogamie). La caryogamie peut être retardée. Deux noyaux haploïdes (dicaryon) cohabitent alors dans la cellule issue de la plasmogamie. Chez les Champignons Septomycètes de tels dicaryons se divisent synchroniquement et constituent un mycélium dicaryotique à partir duquel s'édifie le carpophore (le pied + le chapeau des Champignons). Tôt ou tard la caryogamie intervient, donnant un noyau dans lequel se retrouvent associés les chromosomes des gamètes parentaux.

La fécondation est toujours précédée par un ensemble de comportements (sous influence hormonale ou tout au moins "chimique") qui intéressent l'ensemble de l'individu ou seulement les gamètes et dont le stade ultime est la copulation. Ces manifestations peuvent être groupées sous le vocable de sexualité ou comportement sexuel. L'attirance réciproque des gamètes en est le signe le plus évident. Lorsque deux filaments de *Spirogyra* entrent en conjugaison scalariforme ([voir page 17](#)) la première manifestation de cette "reproduction sexuée" est l'émergence de protubérances cellulaires qu'émet chaque gamétocyste en direction du gamétocyste antagoniste. Mais il y a encore loin entre ce premier signe de comportement sexuel à la réalisation d'un zygote fertile, effectivement utile à la

^{*} Dans *Flora Europaea* le genre *Hieracium* est ainsi représenté par 2 432 taxons !

reproduction" ...il n'y a pas lieu de confondre, même chez les êtres les moins évolués (qu'ils soient végétaux ou animaux) sexualité et reproduction. D'ailleurs, la meilleure définition du gamète, celle proposée par Motte : "**haplocyte apte à copuler**", ne fait pas référence à la reproduction. En effet parmi les gamètes produits par un individu, seul un très petit nombre participeront à la reproduction*, mais tous, qu'ils soient ♂ ou ♀ sont capables de copuler.

La notion de gamète (mise à part le caractère nécessairement haploïde de ces cellules) est exclusivement associée à un comportement. "Tout haplocyte, s'il acquiert cette aptitude copulatoire, peut donc se comporter en gamète. Les cellules végétatives, les haploconidies, les spores peuvent être dans ce cas" (Motte 1962).

La réduction chromatique ou méiose est le corollaire antithétique de la fécondation. Par ce mécanisme qui associe deux mitoses subintrantes non identiques, le nombre de chromosomes est réduit de moitié. C'est à cette occasion que les chromosomes échangent des fragments de chromatides (chiasma, crossing-over) et que peuvent être réalisés des chromosomes dans lesquels les séquences de gènes sont réarrangées de façon nouvelle.

Les cellules issues de la méiose, dont l'apparition par 4 (tétrade) est la signature de la réduction chromatique, sont les **spores**.

C'est seulement pour une question de vocabulaire inadapté que la notion de Spore est l'une des plus ambiguës et des plus confuses de toute la Biologie. Une revue de quelques termes construits avec le suffixe **Spore** est assez édifiante : aplanospore, archéspore, arthrospore, ascospore, basidiospore, carpospore, chlamydospore, coccospore, diaspore, dictyospore, diplospore, éciospore, haplospore, macrospore, microspore, oospore, planospore, pycniospore, télispore, urédiospore, zoospore, zygosporé. De l'analyse de ces mots il apparaît que la notion de spore est le plus souvent associée à un objet de signification biologique non précisée, assez souvent unicellulaire ou paucicellulaire, haploïde ou diploïde, généralement dispersé, grâce à une mobilité propre ou non, parfois enkysté... on ne peut être plus vague !

Tout s'éclaire si on réserve le terme de **spore** aux seules cellules issues de la méiose (sans même avoir besoin de préciser que ce sont des tétraspores ou méiospores) et si on attribue un nom plus précis ou moins ambigu à tous les autres objets de l'énumération précédente :

- Planospore et aplanospore, haplospore et diplospore se reportent à des cellules (des cytes), probablement des conidies (mais rien ne permet d'en être sûr ou de s'y restreindre), flagellées ou non, haploïdes ou diploïdes,
- Zoospore est synonyme de zoïde (= cellule flagellée mobile) sans plus de précision,
- Zygosporé est employé à la place de zygote (= œuf),
- Oospore désigne le zygote sphérique des Péronosporales ([Oomycètes, page 33](#)),
- Chlamydospore, c'est ainsi que sont parfois désignés des zygotes enkystés à paroi épaisse (*Chlamydomonas*, *Mucor*, *Spirogyra*),
- Coccospore est la forme enkystée des Bactéries.
- Dictyospore et arthropode désignent des propagules qui se rencontrent chez certaines algues (*Sphacelaria*),

*Chez les vertébrés, le nombre de gamètes ♂ est si grand que la possibilité pour que l'un d'eux participent à la reproduction est quasi nulle.

- Carpospore, c'est ainsi que sont traditionnellement désignés les deutérozygotes (= zygotes seconds) des algues Floridées (page 23),
 - Pycniospore, c'est une spermatie ou une haploconidie de Basidiomycète parasite (Puccinia, page 40, figure 27),
 - Urédiospore et éciospore sont deux types de dicaryoconidies de (Puccinia, page 40, figure 27),
 - Téliospore (= téléutospore), c'est un court filament dizygotique enkysté de (Puccinia, page 40, figure 27),
 - Basidiospore, c'est la spore des Basidiomycètes,
 - Ascospore, c'est la spore ou la deutéropore (lorsqu'il y en a 8 dans l'asque) des Ascomycètes,
 - Macrospore et microspore désignent les spores ♀ et ♂ des végétaux vasculaires hétérospores,
 - Diaspore désigne la "masse disséminée" sans autre précision.
 - Archéspore. Ce terme particulièrement mal choisi, désigne chez les Phanérogames des cellules qui, dans les étamines, sont à l'origine des sacs polliniques. Parmi les termes construits avec le suffixe spore, c'est le seul qui ne fait référence ni à la dispersion, ni à la mobilité, ni à l'enkystement, ni à la réduction chromatique.
-

Le biocycle

Le biocycle est un schéma qui résume, sur un cercle, les grands traits de la biologie d'une espèce. Il est jalonné par les deux événements-clés de la vie : **fécondation et méiose**.

La fécondation produit le **zygote** qui est le premier des diplocytes, la méiose produit la **spore** qui est le premier des haplocytes.

Spore et zygote sont à l'origine **d'individus biologiques** dont toutes les cellules sont soit haploïdes soit diploïdes. C'est le biologiste allemand Heckel qui fut en 1866 à l'origine de la notion de **bionte**. Selon Heckel, "*un bionte est un individu biologique compris entre deux crises caryologiques successives*". Ces "crises caryologiques" ce sont la fécondation et la méiose entre lesquelles rien ne se passe du point de vue du noyau cellulaire.

Le haplobionte (= haplophase) va de la spore à la fécondation et toutes les cellules qui le composent sont haploïdes ; le diplobionte (= diplophase) va du zygote à la méiose et toutes les cellules qui le composent sont diploïdes.

La fonction biologique du haplobionte, c'est de produire les gamètes qui serviront à la fécondation, c'est pourquoi on le qualifie de **gamétophyte** alors que la fonction biologique du diplobionte est de produire les spores d'où l'appellation de **sporophyte**. Le suffixe "phyte" n'indique nullement que ces notions sont réduites aux seuls végétaux ; elles sont applicables à tout le monde vivant : on pourrait dire gamétobionte et sporobionte.

Lorsque les deux biontes sont également représentés dans le biocycle on dit que celui-ci est dibiontique (ou haplo-diplobiontique) isomorphe (*Ulva lactuca*, [figure 4, page 8](#)). L'un des biontes peut être plus développé que l'autre ou même s'annuler complètement. Le biocycle est alors monobiontique, soit haplobiontique, soit diplobiontique. Dans le premier cas, le sporophyte est réduit au zygote qui subit immédiatement la réduction chromatique (*Spirogyra*, *Mucor*, [figure 17, page 28](#), *Peronosporales*); dans l'autre cas, ce sont les spores qui se comportent en gamètes et donnent immédiatement le zygote (ce biocycle est le nôtre et celui des tous les animaux).

Ces variations conduisent à cinq types fondamentaux de biocycles ([figures 3 à 9, pages 7 à 10](#)) qui sont tous représentés chez les Algues.

Les cycles asexués, indépendants de la méiose et de la fécondation sont figurés par des boucles, soit à l'intérieur du haplobionte, soit à l'intérieur du diplobionte.

Le schéma du biocycle peut encore être enrichi de la précision concernant l'apparition de la **sexualisation**, c'est à dire de la ségrégation des sexes. Celle-ci intervient au plus tard immédiatement avant la fécondation lorsque les gamètes se forment, plus ou moins tôt pendant le cours de la vie du haplobionte. Dans ce cas, elle est dite **haplophénotypique** (exemple : *Spirogyra* à conjugaison latérale, *Polypodium*) mais elle peut apparaître bien plus tôt, rétrogradant progressivement sur le tracé du biocycle :

- La ségrégation des sexes peut se faire au moment de la méiose (*Ulva*, *Polysiphonia*, *Mnium undulatum*) elle est dite haplogénotypique,

- Pendant le courant de la vie du sporophyte, elle est alors **diplophénotypique** (*Fucus evanescens*, *Selaginella*, *Pinus*). Cette situation impose une hétérosporie à l'origine d'une hétérogamétophytie. Elle impose aussi que les lieux de formation des spores (les sporocystes des Thallobiontes, les sporanges des Cormobiontes) soient sexués : il y a hétérosporocystie chez les Thallobiontes et hétérosporangie chez les Cormobiontes.

- **La sexualisation** peut se faire enfin au moment de la formation du zygote, elle est alors **diplogénotypique** (comme chez nous-mêmes et les autres animaux, les *Fucus* dioïques et les végétaux vasculaires dioïques). Cette situation impose une sexualisation complète de tout le biocycle, il y a non seulement hétérogamétophytie mais aussi **hétérosporphytie**.

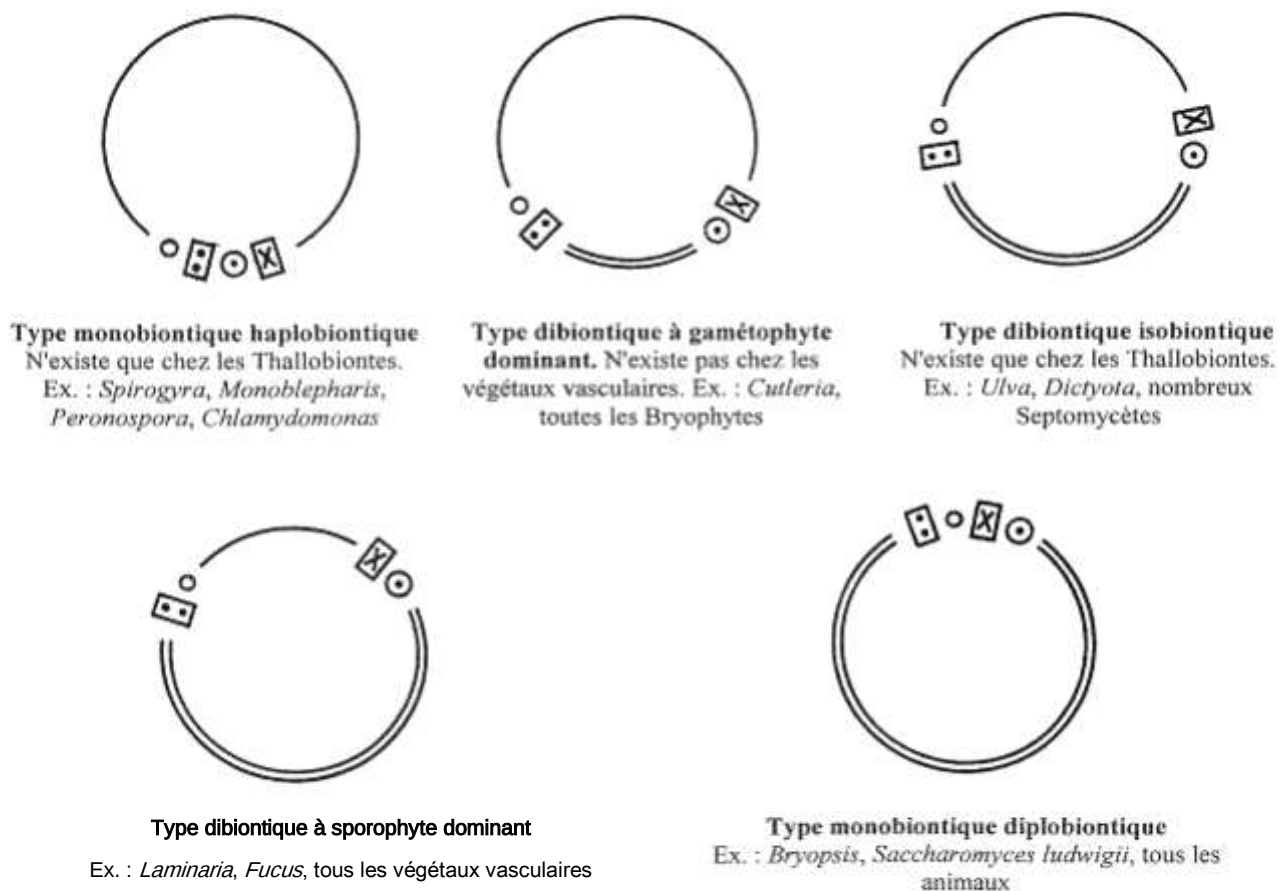


Figure 1 : Schématisation des 5 types de biocycle

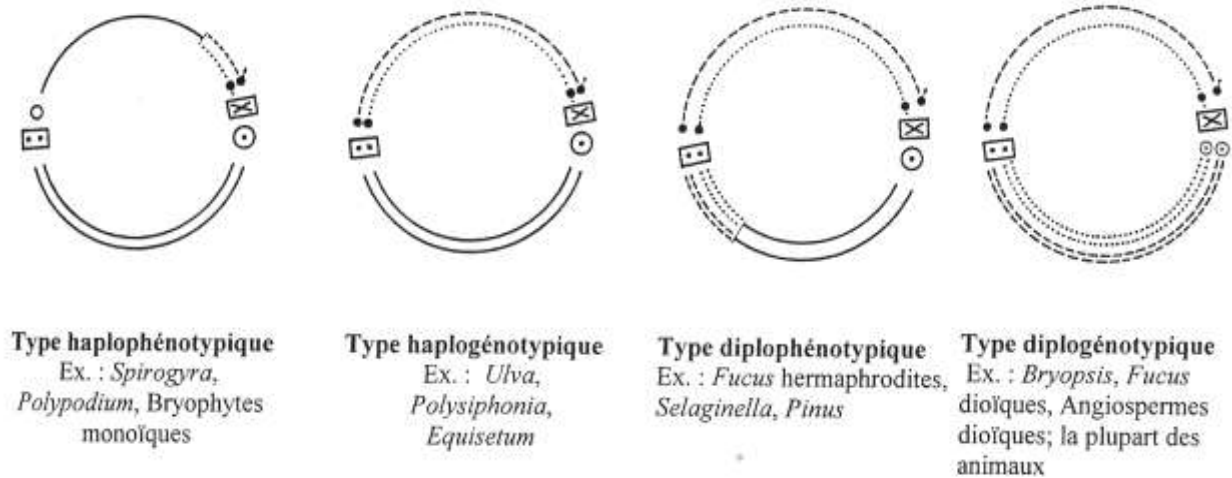
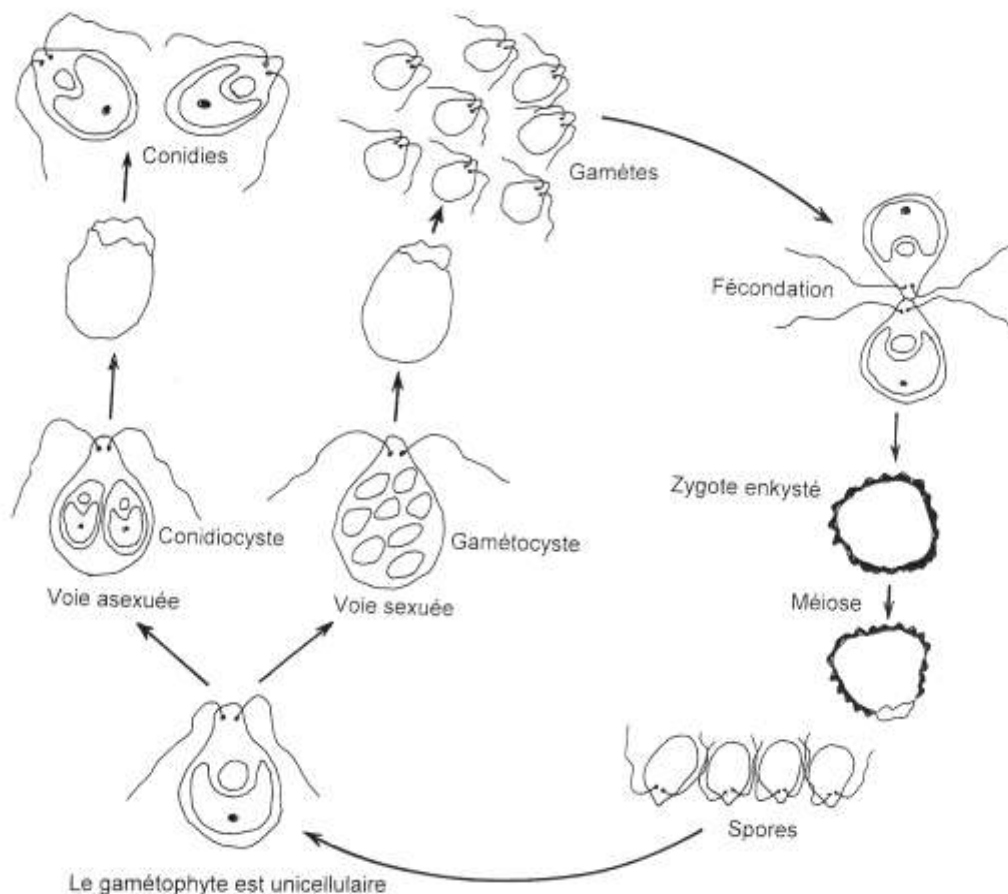
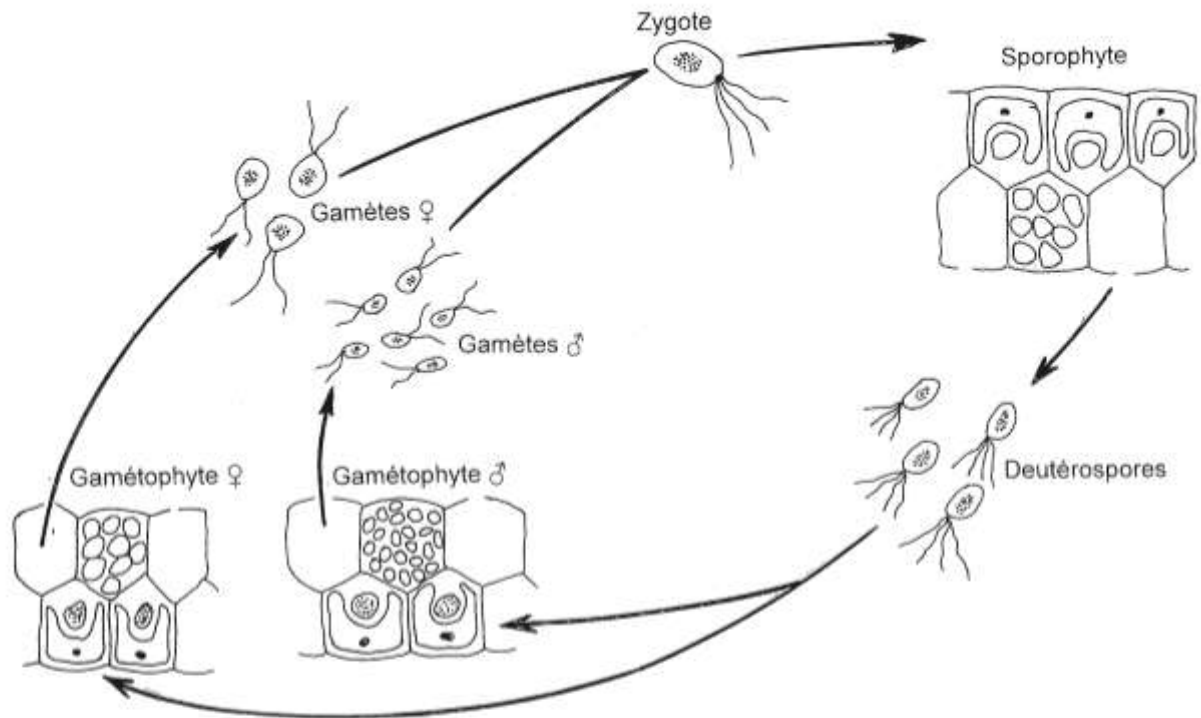


Figure 2 : Schématisation de la place possible de la sexualisation dans le biocycle



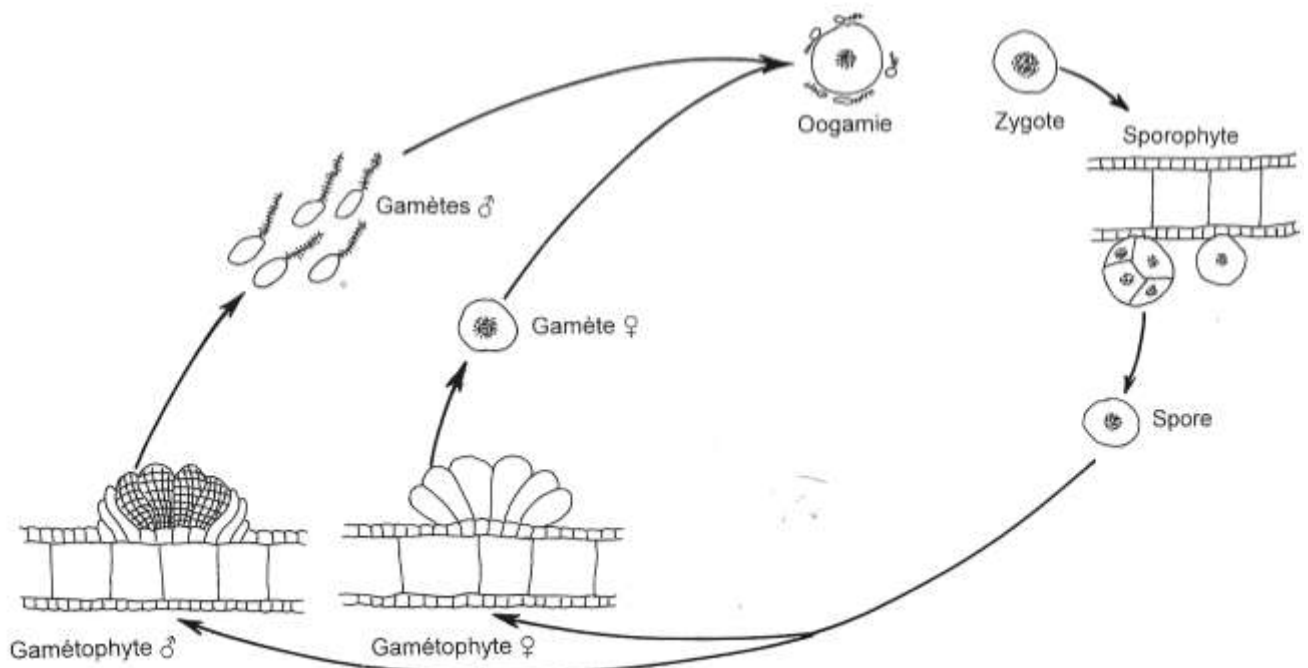
Le sporophyte est réduit au zygote. La différenciation du sexe est haplophénotypique.
Il y a planogamie et isogamie.
Le zoïde acroconté et isoconté à flagelles acronématés est une cellule végétative ou un conidiocyste ou une conidie ou un gamétocyste ou un gamète ou une spore.

Figure 3 : Exemple de biocycle monogénétique haploïde, *Chlamydomonas*, Chlorophytes



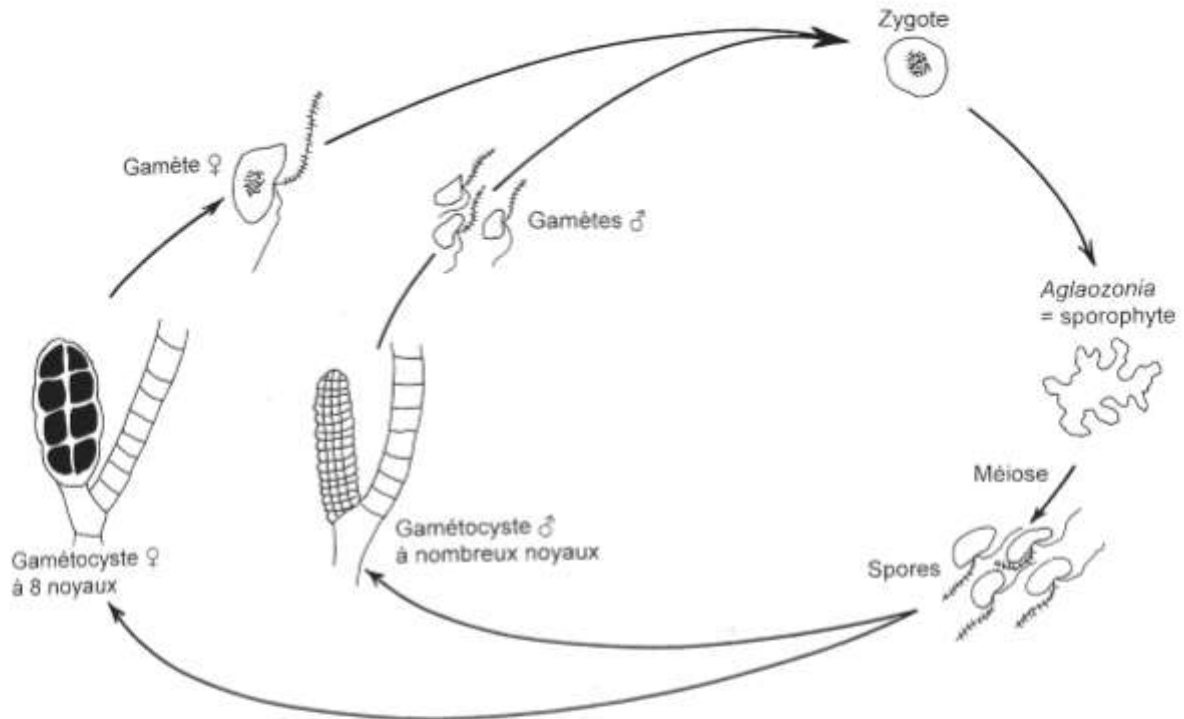
Il y a planogamie et anisogamie. Les zoïdes acrocontés et isocontés, à flagelles acronémats sont des gamètes biflagellés, des zygotes ou des deutéropores tétraflagellés. Ils peuvent être aussi des haploconidies biflagellées ou des diploconidies tétraflagellées, la reproduction asexuée existant sur les deux biontes.

Figure 4 : Exemple de biocycle digénétique isomorphe, *Ulva lactuca*, Chlorophytes



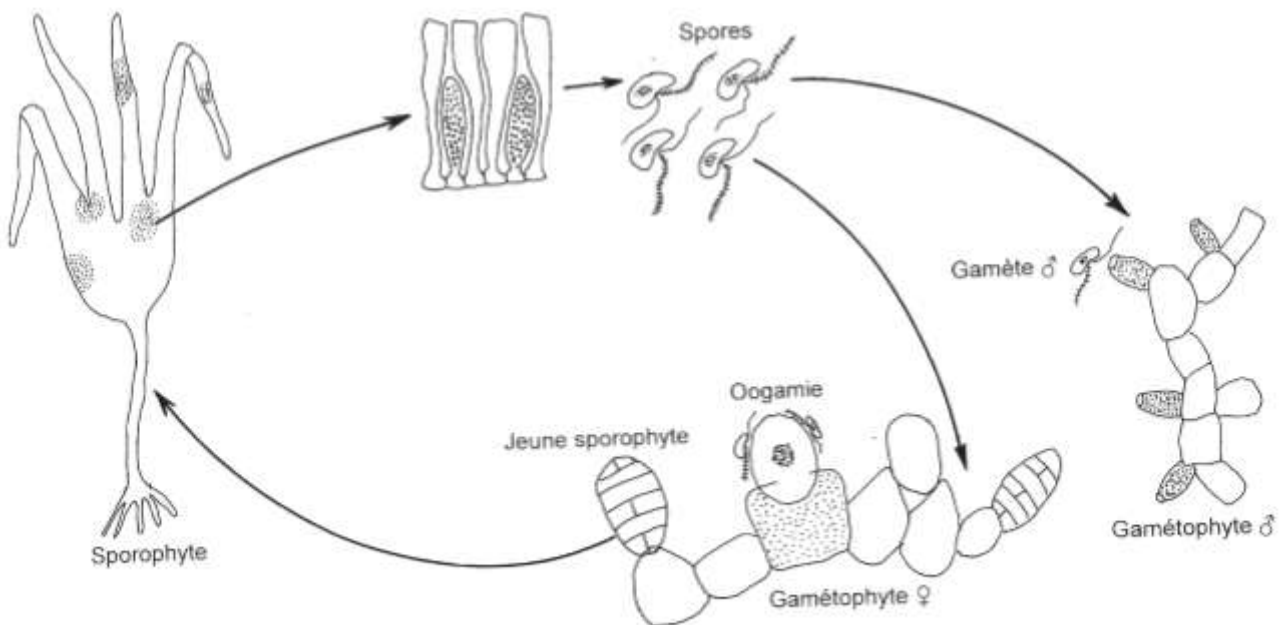
Il y a oogamie. Les zoïdes acrocontés et pleuronémats sont des gamètes ♂. La différenciation du sexe est haplogénotypique. La multiplication végétative par propagule est limitée au diplobionte.

Figure 5 : Exemple de biocycle digénétique isomorphe, *Dictyota*, Chromophytes.



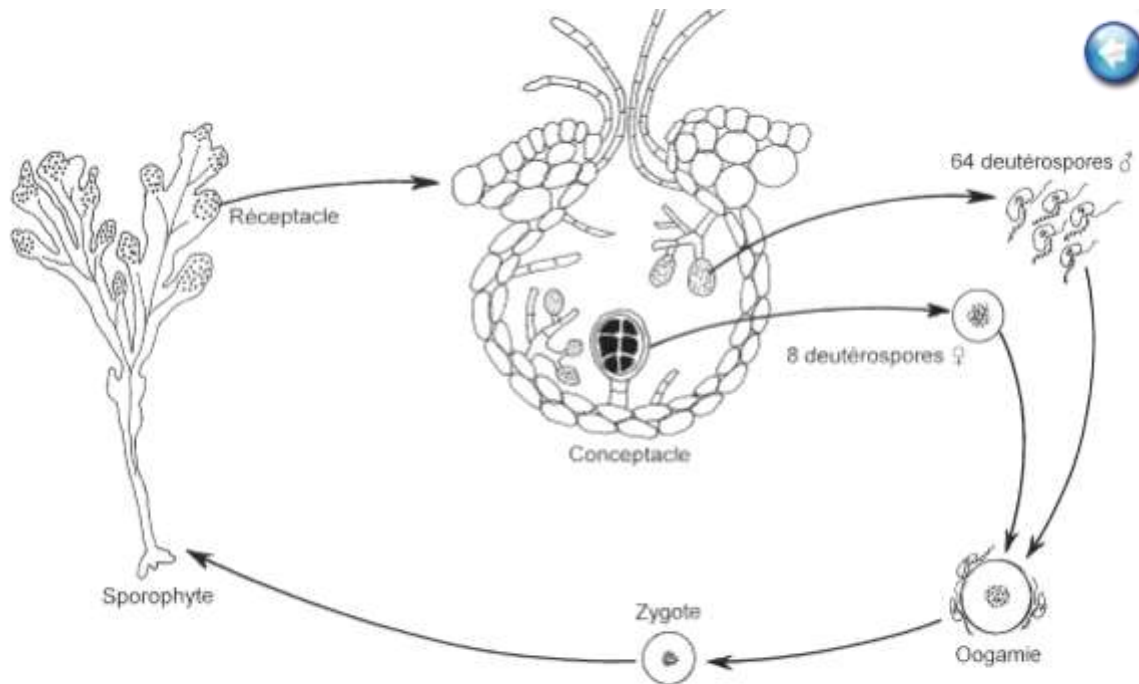
La reproduction asexuée n'existe pas. Il y a planogamie et anisogamie. Le zoïde, hétéroconté et pleuroconté, comme chez toutes les Fucales, est soit un gamète soit une spore. La différenciation du sexe est haplogénotypique.

Figure 6 : Exemple de biocycle hétéromorphe à gamétophyte dominant, *Cutleria*, Chromophytes



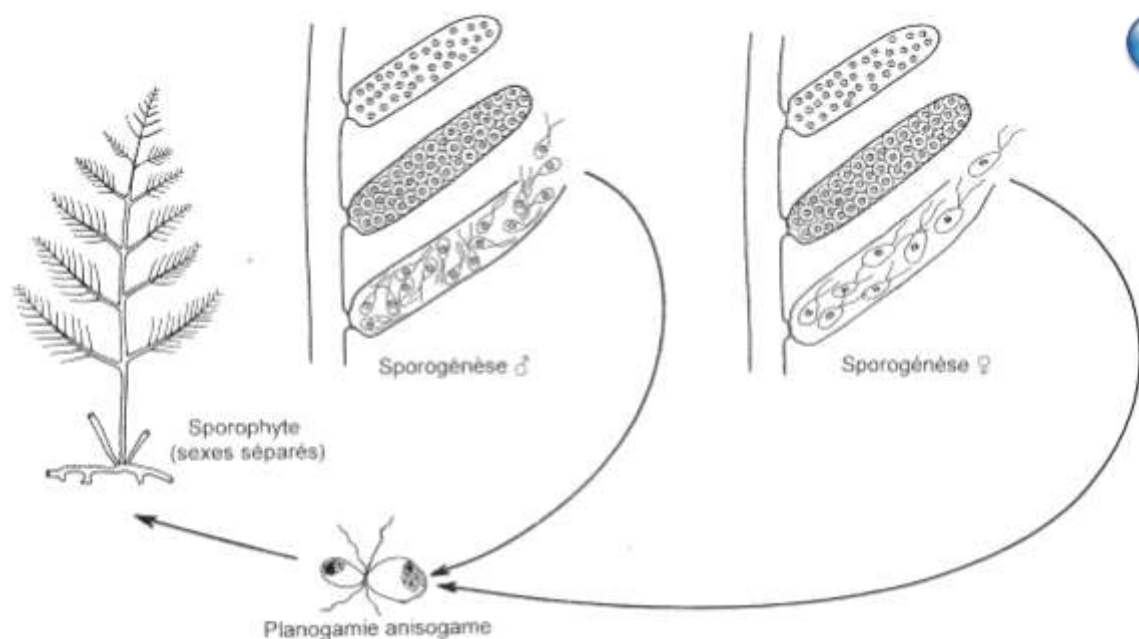
Pas de reproduction asexuée. Il y a oogamie : le gamète ♀, unique (oogone) demeure dans le gamétocyste ♀. Le zoïde, hétéroconté et pleuroconté est soit un gamète ♂, soit une spore

Figure 7 : Exemple de biocycle digénétique hétéromorphe à sporophyte dominant, *Laminaria*, Chromophytes



Pas de reproduction asexuée. Il y a hétérogamie et planogamie. Le zoïde, hétéroconté et pleuroconté, est une deutérospore ♂ gamétisée. Le gamétophyte est réduit aux deutérospores.

Figure 8 : Exemple de biocycle digénétique presque entièrement diploïde, *Fucus*, Chromophytes



Il y a anisogamie et planogamie. Les gamètes (= spores gamétisées) sont des zoïdes acrocontés et isocontés, seules cellules du gamétophyte. La différenciation du sexe est diplogénotypique.

Figure 9 : Exemple de biocycle monogénétique diploïde, *Bryopsis*, Chlorophytes

Terminologie : Les éléments de description du biocycle*

Les trois éléments fondamentaux du biocycle que l'on retrouve chez tous les Eucaryotes, sont le **gamète**, le **zygote** et la **spore**.

- Le **gamète** est un haplocyte apte à copuler. Il est en principe haploïde. Le cénogamète est un cénocyte haploïde à noyaux multiples tous capables de copuler. Le planogamète est flagellé, l'aplanogamète ne l'est pas. Le gamète n'est jamais endormi ni enkysté, il n'y a pas d'hypnogamète ni de chlamydogamète.

- Le **zygote** est le résultat de la fécondation. Il est le premier des diplocytes. Le dicaryozygote est un zygote dans lequel la caryogamie est retardée et dans l'enveloppe duquel cohabitent, côte à côte, les noyaux haploïdes des gamètes parentaux. Le **cénozygote** résulte de la copulation de deux cénogamètes ([Mucor, figure 17, page 28](#)). Le **planozygote** est flagellé, l'**aplanozygote** ne l'est pas. Le **chlamydozygote** est revêtu d'une paroi protectrice épaisse qui réduit les échanges, provoquant la vie ralentie : c'est aussi un **hypnozygote** ([Mucor, figure 17, page 28](#)). Chez les Algues Florideae ([Polysiphonia, figure 13, page 22](#)), le zygote se divise en "diploconidies" responsables de la dissémination précoce du diplobionte. Le terme de deutérozygotes (= zygotes seconds) peut être appliqué à ces éléments.

- La **spore**, immédiatement issue de la réduction chromatique, est le premier des haplocytes. La **planospore** est flagellée, l'**aplanospore** ne l'est pas. La **chlamydospore** est enkystée, en principe c'est aussi une **hypnospore** (la spore des Fougères). Les **deutérospores**, si fréquentes chez les Thallobiontes (Ascomycètes, *Ulva*, *Fucus*), ne sont séparées de la spore que par une ou deux divisions mitotiques, leur vraie nature est celle de conidies postsporales ([Fucus, figure 9, page 10](#)).

La distinction Thallobiontes-Cormobiontes (les cystes et les anges)

- Les **Thallobiontes** (du grec *thallos* = rameau) regroupent les Champignons (Mycètes, du grec *mukês* = Champignon) et les Algues (Phycée, du grec *phukos* = algue). Ils ont un corps végétatif simple, parfois unicellulaire ou fait d'amalgames de cellules (= cytes) jamais organisés en tige, racine, feuille. On admet qu'ils ne présentent **jamais de tissus** – morphologiquement définis comme des ensembles de cellules ayant les mêmes formes et les mêmes propriétés physiologiques – **ni d'organes** – physiologiquement définis comme des ensembles de tissus groupés en vue d'accomplir une fonction. Cette assertion est bien difficile à soutenir à la vue des thalles à plectenchyme comme ceux des *Fucus* ([page 27](#)) ou plus encore des grandes Laminariales. L'absence de tissus et organes permet de désigner les Thallobiontes sous le vocable de **Cystobiontes**.

Du point de vue des éléments servant à la reproduction (conidies, gamètes, spores), ceux-ci tirent toujours leur origine de cellules uniques dont le noyau s'est le plus souvent divisé plusieurs fois. On désignera ces cellules reproductrices sous le nom de conidiocystes (à l'origine de **conidies**, agents d'une reproduction asexuée qui n'existe que chez les Thallobiontes), **gamétocystes** et **sporocystes**.

* Cette terminologie à la fois pertinente et cohérente est celle de Motte (1962)

- **Les Cormobiontes** (du grec *cormus* = tige) sont des végétaux à "tige, racine, feuilles". Même lorsque leur corps végétatif est thalloïde comme celui de certaines Bryophytes ([Marchantia, page 47](#)), il est toujours constitué de vrais tissus : la dénomination de végétaux tissulaires les désigne de façon peut-être plus juste.

Une autre caractéristique fondamentale les distingue des Thallobiontes : elle concerne leurs appareils reproducteurs qui fournissent spores et gamètes. Ces derniers ne sont pas formés dans des cellules (**cystes**) comme chez les Thallobiontes, mais dans des organes qui présentent toujours deux types de tissus : une paroi stérile de structure cellulaire et un tissu fertile (gamétogène ou sporogène). Ces organes sont les **gamétanges** et les **sporangies** (du grec *aggeion* = boîte, enveloppe, capsule). De ce point de vue, les végétaux tissulaires (= Cormobiontes) peuvent aussi être désignés par l'appellation d'**Angiobiontes**.

Chez les Angiobiontes la reproduction asexuée n'existe pas ... il n'y a jamais de "conidiange".

Chez tous ces végétaux, le jeune sporophyte vit toujours, à ses débuts, en parasite de l'organisme maternel. C'est pourquoi on peut les qualifier d'**Embryophytes**.

Angiobiontes, Cormobiontes, Végétaux tissulaires, Embryophytes (... et aussi **Archégoniates**, voir ci-dessous) désignent le même ensemble de végétaux.

Ces distinctions justifient l'emploi de deux vocabulaires distincts, l'un qui est propre aux Cystobiontes, l'autre aux Angiobiontes.

Le vocabulaire des Cystobiontes

Les termes de description relatifs au gamète, à la spore et au zygote, qui sont des éléments unicellulaires, sont évidemment communs aux Cystobiontes et aux Angiobiontes.

- le **cyte** (du grec *kutos* = cellule) ou cyste, c'est la cellule au sens le plus large, abstrait du terme,
- le **haplocyte** est une cellule à noyau haploïde,
- le **diplocyte** est une cellule à noyau diploïde,
- le **dicaryocyte** est une cellule dans laquelle cohabitent deux noyaux haploïdes (dicaryon) à divisions généralement synchrones,
- le **cénocyte** est à noyaux multiples,
- le **planocyte** est flagellé,
- l'**aplanocyte** ne l'est pas,
- l'**hypnocyte** est une cellule en état de vie ralentie,
- le **chlamydocyte** (du grec *chlamydos* = chemise), est une cellule à paroi épaisse, c'est généralement aussi un **hypnocyte**,
- le **gamétocyste** est la cellule qui forme les gamètes,
- le **sporocyste** est la cellule qui forme les spores,
- le **conidiocyste** est la cellule qui élabore les conidies,
- la **conidie** (= gonidie) est la cellule disséminée agent de la reproduction asexuée ; en germant, elle restitue à l'identique l'organisme qui lui a donné naissance,
- l'**haplonoconidie** est une conidie haploïde,

- la **diploconidie** est une conidie diploïde,
- la **dicaryoconidie** est une conidie dont le noyau est un dicaryon,
- la **cénoconidie** est une conidie à noyaux multiples,
- la **planoconidie** est une conidie flagellée,
- l'**aplanoconidie** est sans motilité propre,
- l'**hypnoconidie** est à l'état de vie ralentie,
- la **chlamydoconidie** est une conidie enkystée.

Le vocabulaire des Angiobiontes

- L'**archégone** (du grec *arkhaios* = ancien et *gynê* = femme) est le gamétange ♀ . C'est l'organe le plus constant. On le trouve typiquement représenté chez les Bryophytes ([Marchantia, page 55](#), [Mnium, page 59](#)) mais il est encore reconnaissable, en dépit d'une extrême réduction des structures, chez les Angiospermes ([page 93](#)) c'est pourquoi la dénomination d'**Archégoniates** leur convient parfaitement,

- l'**oosphère** est le nom donné au gamète ♀. Prisonnier du ventre de l'archégone il est toujours immobile et gorgé de réserves,

- l'**anthéridie** (du grec *antheros* = fleur) est le gamétange ♂. Dans son état d'extrême réduction, chez les Phanérogames, elle n'a que deux cellules seulement, chacune représentant l'un des tissus indispensables à la caractérisation de cet organe : paroi stérile et tissu gamétogène,

- les **anthérozoïdes** sont les gamètes ♂ formés dans les anthéridies. Ce nom ne peut évidemment s'appliquer qu'aux gamètes ♂ flagellés (= [zoïdes, page 14](#)) qui existent dans tous les groupes sauf les Gymnospermes siphonogames et les Angiospermes.

Quelques termes ne sont employés que chez les seuls végétaux vasculaires :

- **prothalle**, c'est ainsi que l'on désigne le gamétophyte des végétaux vasculaires en raison de l'aspect thalloïde de celui des Ptéridophytes ([page 67](#)),

- **microprothalle** = prothalle ♂,
- **macroprothalle** = prothalle ♀,
- **microspore** = spore ♂ issue d'un microsporange,
- **macrospore** = spore ♀ issue d'un macrosporange,
- **sporophylle** = feuille portant des sporanges.



Les zoïdes (du grec *zoon* = animal)

On désigne ainsi toute cellule végétale pourvue de mobilité, en raison de la ressemblance avec certains Protistes animaux (Protozoaires).

Quelques éléments de description permettent de caractériser les cils et flagelles qui constituent "l'appareil cinétique".

Cils et flagelles dont l'ultra structure est identique sont de deux types :

- les uns sont à axonème (ou acronème) lisse, on les dit acronématés,
- les autres ont un axonème pourvu de mastigonèmes latéraux, on les dit pleuronématés.

Lorsque la cellule présente plusieurs cils ou flagelles elle est dite isocontée s'ils sont tous de même type et hétérocontée si elle réunit des flagelles les uns lisses (acronématés) les autres à mastigonèmes latéraux (pleuronématés).

La position des flagelles est variée :

- **à l'avant de la cellule** (déterminé par le sens du déplacement). Le zoïde est qualifié de **acroconté** ou **antéroflagellé** (= **prosomastigié**), c'est le cas des zoïdes de *Chlamydomonas*,
- **à l'arrière de la cellule**. Le zoïde est qualifié de **postéroconté** ou **postéroflagellé** (= **opisthomastigié**) comme ceux du champignon *Monoblepharis*,
- **sur le côté**, en position dite **pleurocontée**. Dans ce cas les flagelles sont différents et le flagelle antérieur est pleuronématé, l'autre acronématé (*Peronosma*, *Fucus*, *Laminaria*),
- **en une ou plusieurs couronnes** antérieures dans la disposition **stéphanocentée** (du grec *stephanos* = ceinture) comme chez les zoïdes de l'algue *Oedogonium* ou ceux de *Ginkgo* et *Cycas*,
- **en une touffe** antérieure comme chez ceux d'*Equisetum* et *Polypodium*.

La nature biologique des zoïdes, c'est à dire leur signification dans le biocycle, est très variée :

* **chez les Thallobiontes**, tous les éléments du biocycle peuvent être représentés par des zoïdes :

- des cellules végétatives isolées (*Chlamydomonas*) ou coloniales (*Volvox*),
- des conidiocystes (*Chlamydomonas*),
- des haploconidies (*Monoblepharis*, *Peronospora*, *Ulva*),
- des diploconidies (*Ulva*),
- des gamétocystes (*Chlamydomonas*),
- des gamètes (*Ulva*, *Ectocarpus*, *Chlamydomonas*),
- des zygotes (*Ulva*),
- des spores (*Laminaria*, *Cutleria*),
- des deutérospores (*Ulva*, *Fucus*),
- des spores qui sont aussi des gamètes (*Bryopsis*),

* **chez les Cormobiontes**, les zoïdes existent également mais leur signification est réduite aux seuls gamètes ♂ (anthérozoïdes) qui existent dans tous les groupes sauf les Gymnospermes siphonogames et les Angiospermes.

Le rôle systématique des zoïdes

La classification des Champignons Phycomycètes est basée sur la structure des zoïdes :

- les Phycomycètes dimastigiés (= biflagellés) ont des zoïdes à flagelles hétérocontés insérés en position acrocentée ou pleurocentée (comme les Péronosporales) parfois les deux, successivement, comme les haploconidies des Saprolegniales (diplanétisme),
- les Phycomycètes, prosomastigiés (ou antéroflagellés) sont à fouet unique, pleuronématé, à l'avant,
- les Phycomycètes opisthomastigiés (ou postéroflagellés) sont à flagelle unique, acronématé, inséré à l'arrière (*Monoblepharis*).

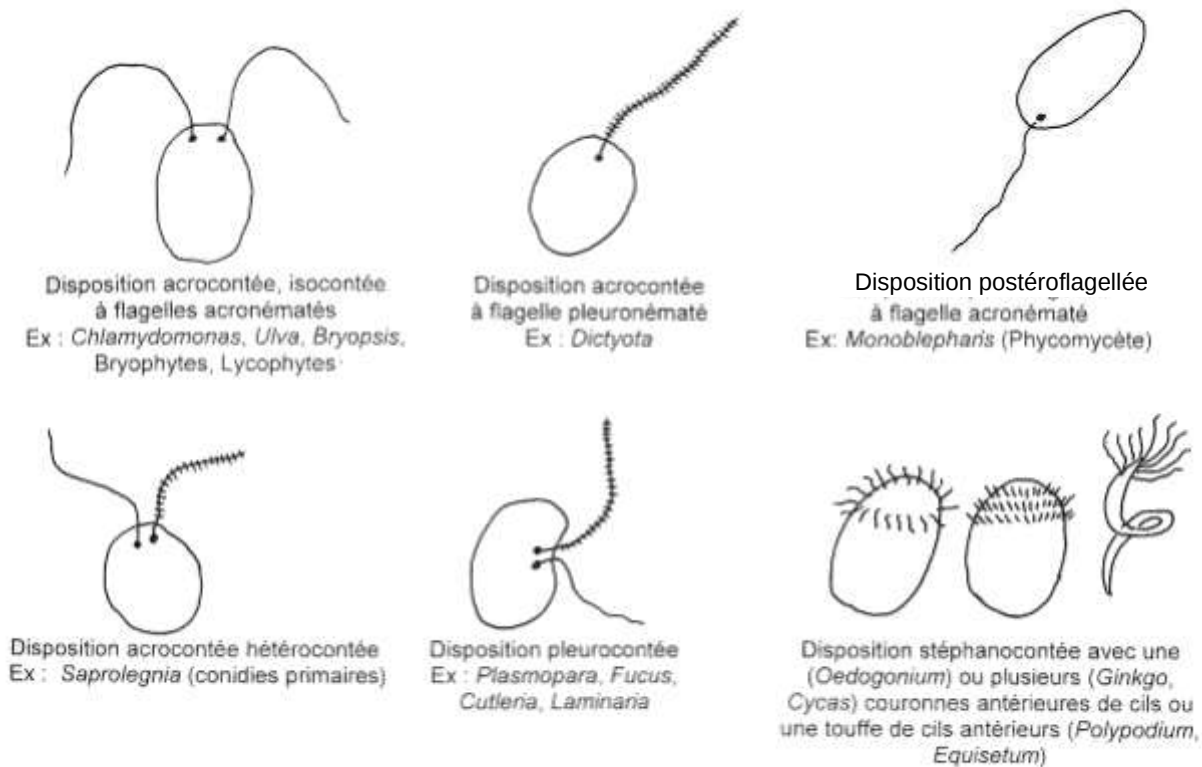


Figure 10 : Nature et position des flagelles sur les zoïdes

Conseils pour réussir un schéma de "Sciences Naturelles"

On ne dessine jamais "ce que l'on voit" mais seulement "ce que l'on sait !" C'est ce qui a fait dire à Gaston Bachelard que "le microscope n'est pas un instrument d'observation, c'est une prolongation de l'esprit plutôt que de l'œil".

Pour pouvoir figurer les structures, il faut les avoir interprétées et comprises dans toutes les situations révélées par une étude minutieuse de la préparation microscopique à étudier. C'est pourquoi, le présent opuscule offre, autant que faire se peut, plusieurs images d'un même état.

Le schéma n'est en fin de compte, pour son auteur, qu'une manière graphique et synthétique d'exprimer de façon **non ambiguë** son opinion (qu'elle soit juste ou fausse).

Plus que dans tout autre domaine, celui-ci est un de ceux où le lecteur, qui est presque toujours le correcteur du schéma, ne peut " **se fier qu'aux apparences**". Il faut donc apporter du soin à tout ce qui permet une meilleure lisibilité du schéma par l'application de quelques règles simples ... on pourrait presque dire typographiques :

- le schéma ne doit pas être enfermé dans un rectangle ou un cercle,
- l'usage des couleurs est superflu,
- la légende doit être assez loin du dessin, par souci de clarté, à droite et/ou à gauche de celui-ci, jamais dans le dessin lui-même,
- pour raison d'esthétisme, il est préférable que le texte des légendes soit aligné de part et d'autre du dessin, derrière un **trait vertical fictif** ou qui sera **impérativement effacé à la fin**,
- le trait de rappel (si possible rectiligne) ne sera jamais terminé ni par un point, ni par une flèche. Son origine doit indiquer **très exactement** l'objet qui est désigné par la légende. Du côté de la légende le trait de rappel se termine au pied de la première lettre,
- la légende doit toujours être écrite en toutes lettres, jamais en abrégé. La première lettre est une lettre majuscule. S'assurer de la cohérence orthographique des légendes : un seul trait de rappel ne peut pas être à l'origine d'une légende écrite au pluriel,
- tout dessin de "Sciences naturelles" doit avoir **un titre**. Le titre se met indifféremment au-dessus ou au-dessous du dessin. **Le titre n'est jamais souligné**. Il doit avoir une valeur explicative qui vient en appui de la légende et doit indiquer la nature de l'objet figuré et l'identité du taxon auquel il appartient. Comme pour la légende, la première lettre est une majuscule. Titre et légendes qui ne sont généralement pas des phrases n'ont pas à être terminés par un point.

Spirogyra, Chlorophycophytes, Zygnemataceae

Le thalle de *Spirogyra* est un archéthalle filamenteux. Un archéthalle est un thalle dont toutes les cellules sont identiques, morphologiquement et physiologiquement.

Selon les espèces, chaque cellule est pourvue de un (2)*, deux (3) et jusqu'à 5 (1) ou plus, chromatophores rubanés appliqués contre la paroi cellulaire et enroulés en spirale. Ces chromatophores portent des pyrénoides. Le noyau de la cellule est central (1) et semble suspendu au centre par des trabécules cytoplasmiques qui séparent une série rayonnante de vacuoles (que leur contenu transparent rend inapparentes sur la photo). La croissance en longueur est intercalaire.

Il n'y a pas de reproduction asexuée mais la multiplication végétative existe par fragmentation accidentelle du filament.

Selon les espèces les modalités de la fécondation qui sont celles de la cystogamie (ou conjugaison) suivent deux voies possibles : celle de la conjugaison scalariforme (de *scalaris* = échelle) ou celle de la conjugaison dite latérale.

Conjugaison scalariforme

Toutes les cellules d'un même filament peuvent se comporter en gamétocyste (archéthalle) et émettre en direction des cellules d'un filament voisin antagoniste des évaginations qui entrent en contact, réalisant ainsi des "ponts de conjugaison" (3). Par ces ponts, les noyaux des cellules d'un filament, auxquels on attribue la potentialité ♂ en raison de leur mobilité, entrent en contact avec ceux restés immobiles (♀) des cellules de l'autre filament, copulent et fusionnent avec eux pour former un zygote. Les gamètes de *Spirogyra* sont donc des noyaux nus. Le fait que les uns soient mobiles et les autres non, traduit une anisogamie. Les photos 5, 7, 9 attestent la disparition du chromatophore pendant la cystogamie. Certaines cellules à l'origine de tentatives infructueuses de ponts de conjugaison (3, 5, 7) ont conservé leur chromatophore.

Le zygote apparaît dans l'enveloppe du gamétocyste femelle (5, 7, 9), il est à paroi épaisse (qui le rend opaque) : c'est un chlamydozygote (*chlamydos* = chemise). À la fin de la cystogamie, les gamétocystes mâles sont vides alors que les gamétocystes femelles contiennent chacun un zygote. Pendant ces modalités, les images font penser à une échelle dont les filaments antagonistes seraient les montants et les ponts de conjugaison les barreaux, d'où le nom de conjugaison scalariforme.

Les images 5, 7, 9 montrent que les zygotes se rencontrent tous dans le même filament et qu'il y a des filaments de gamétocystes ♂ et des filaments de gamétocystes ♀ : l'espèce est dioïque, les sexes sont séparés.

Conjugaison latérale

Dans les espèces qui pratiquent ce type de conjugaison, la cystogamie se fait entre cellules voisines d'un même filament. Les ponts de conjugaison s'établissent entre cellules contiguës de part et d'autre de la membrane mitoyenne, réalisant une sorte de genou (6, 12). C'est par ce passage que le noyau gamétique ♂ rejoint, dans le gamétocyste ♀ le noyau gamétique antagoniste. Comme dans le cas de la conjugaison scalariforme à la fin de la cystogamie, l'un des gamétocystes est vide, c'est le gamétocyste ♂, l'autre contient un zygote. Le déterminisme des gamétocystes en ♂ ou ♀ est aléatoire ce qui conduit à différentes situations des zygotes et des gamétocystes vides en fin de conjugaison (4). Certaines espèces présentent parfois des cloisons intercellulaires d'un type particulier (6, 8, 10, 12) équipées d'une grosse ponctuation centrale (12).

Synthèse des observations

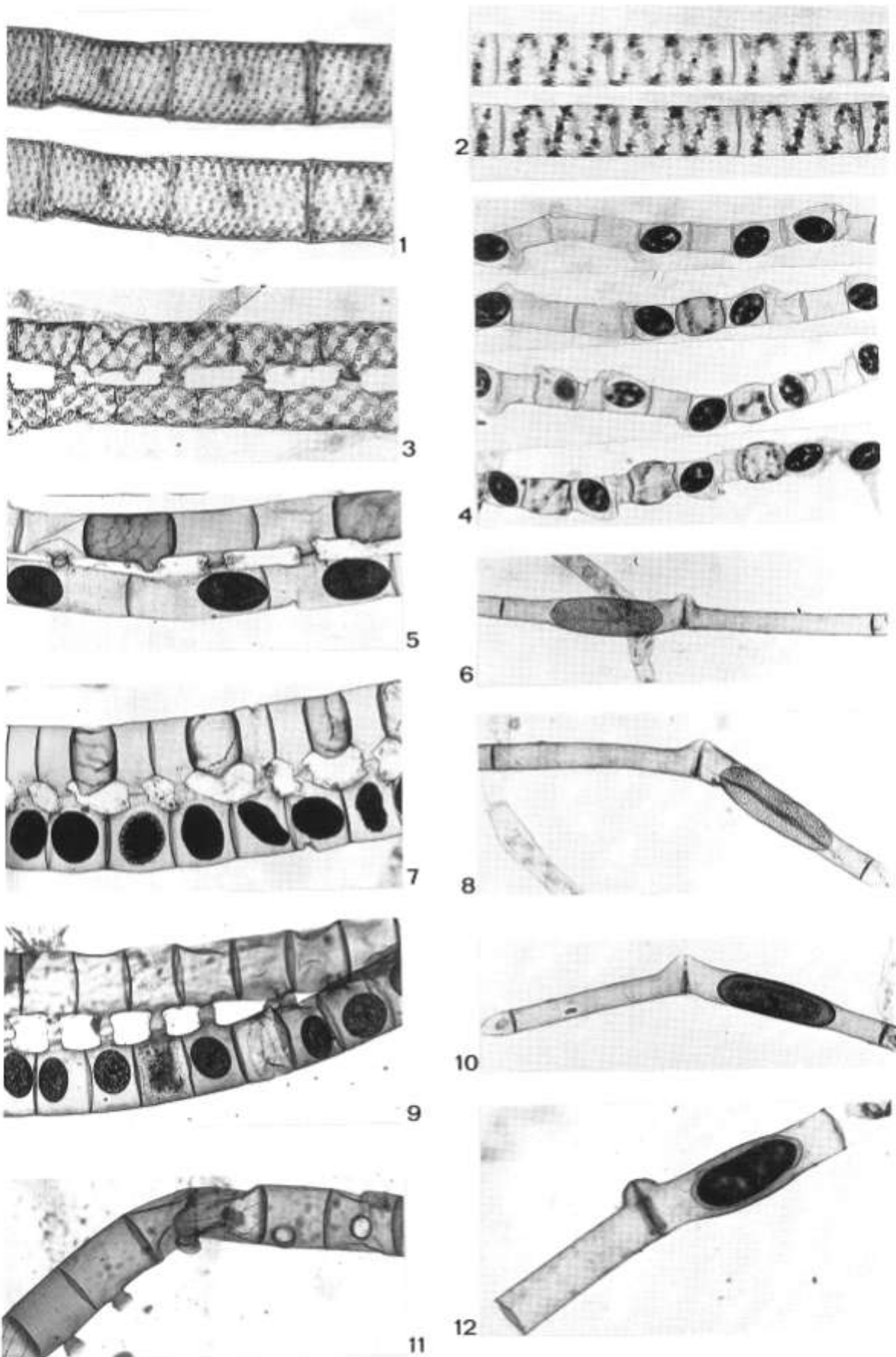
Puisque toutes les cellules des filaments de *Spirogyra* peuvent se comporter en gamètes, c'est la preuve qu'elles sont haploïdes. Le sporophyte est réduit au zygote et sa germination débute par une réduction chromatique à l'origine de 4 spores. On sait que 3 de ces spores dégénèrent, la 4^{ème} étant à l'origine d'un filament. Chez les espèces qui pratiquent la conjugaison scalariforme, les sexes sont séparés : c'est la méiose qui est responsable de cette ségrégation ; la différenciation du sexe est haplogénotypique. Chez les espèces qui pratiquent la conjugaison latérale, la différenciation sexuelle apparaît pendant le cours de la vie du filament, non sexué à l'origine : elle est haplophénotypique.

Le biocycle est monobiontique haploïde. La fécondation est une cystogamie anisogame. La masse disséminée est réduite au zygote qui sort par effraction de l'enveloppe du gamétocyste femelle.

* Les nombres entre parenthèses indiquent le numéro de la photo de la page de droite



Pirogyra : une algue filamenteuse d'eau douce



Ulva lactuca, Chlorophycophytes, *Ulvaceae*

La laitue de mer est une algue commune sur toutes nos côtes. Le thalle, de quelques décimètres, est une simple lame fixée au substrat par un crampon fait d'un enchevêtrement de rhizoïdes. Une coupe transversale dans l'épaisseur du thalle montre qu'il s'agit d'une lame bistratée (1). Les parois cellulaires externes sont épaissies en vue de résister à la dessiccation à laquelle l'algue est soumise dans les estuaires et certaines lagunes côtières. Les cellules présentent un chromatophore cupuliforme (1) dans la concavité duquel se trouve le noyau.

Les sexes sont séparés et il y a 3 types de thalles, tous identiques par leur forme : des thalles gamétophytiques ♂ et ♀ et des thalles sporophytiques.

À maturité, certaines cellules des thalles gamétophytiques évoluent en gamétocystes : leur noyau se divise et les noyaux fils évoluent en zoïdes biflagellées acrocontés et isocontés qui se comporteront en gamètes. Ils sortent des gamétocystes qui les ont formés par un pore (6, 9). Les gamétocystes ♂ produisent de 16 à 32 gamètes (5, 6) et les gamétocystes ♀ 8 à 16 seulement. Les gamètes ♂ sont plus petits et plus actifs que les gamètes ♀.

Parmi les zoïdes produits par les thalles gamétophytiques, certains ne copulent jamais mais germent pour restituer des thalles ♂ et ♀. Ces zoïdes sont parfois interprétés comme des gamètes parthénogénétiques. Il paraît plus logique de les considérer comme des haploplanoconidies, agents d'une reproduction asexuée.

Le zygote issu de la fécondation planogamie conserve un certain temps les 4 flagelles hérités des 2 gamètes parentaux, puis il s'immobilise, se fixe et germe en un thalle diploïde semblable aux thalles haploïdes. À maturité, certaines cellules de ces thalles diploïdes évoluent en sporocystes : leur noyau subit la méiose ; les 4 spores formées subissent une nouvelle division. Les 8 deutérospores libérées (3, 4) sont des zoïdes tétraflagellés acrocontés et isocontés qui après avoir nagé un certain temps germeront par moitié en thalles gamétophytiques ♂ et ♀.

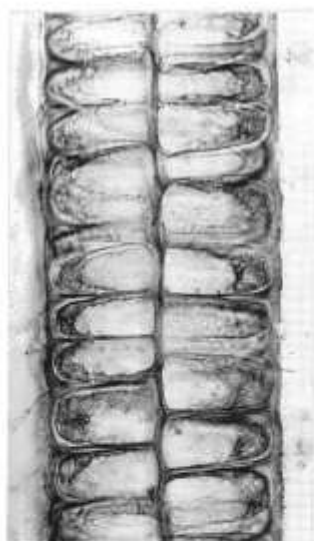
Certains thalles sporophytiques produisent des zoïdes tétraflagellés comme des deutérospores sans qu'il y ait eu réduction chromatique. Ces zoïdes sont à l'origine de clones d'individus diploïdes sur lesquels la méiose pourra avoir lieu. Ces zoïdes sont parfois interprétés comme spores apoméiotiques (= formées sans méiose) mais leur comportement est celui de conidies, on peut les considérer comme des planodiploconidies.

Conclusion

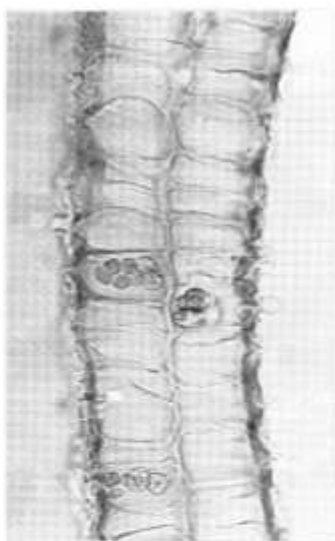
Le biocycle est exactement isomorphe avec phase de reproduction asexuée existant sur chacun des 2 biontes. La fécondation est une planogamie anisogame. La masse disséminée est représentée par des zoïdes qui sont des gamètes ou des haploconidies biflagellés, des zygotes, des diploconidies ou des deutérospores tétraflagellés. La différenciation du sexe est haplogénotypique.

[Schéma du biocycle, page 8, figure 4](#)

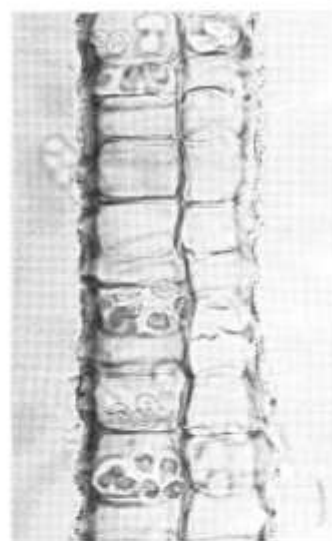
Ulva lactuca : une algue marine à thalle bistraté



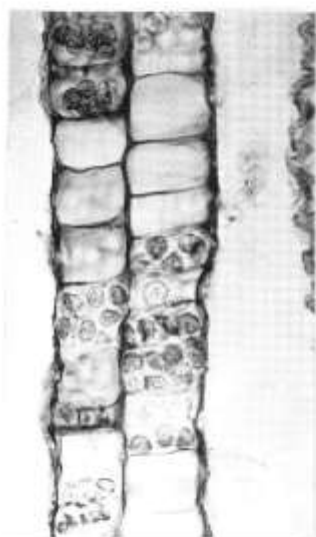
1



2



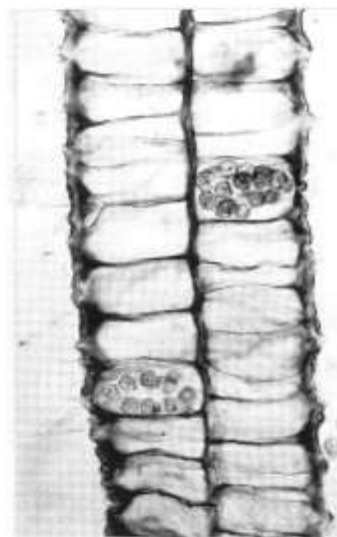
3



4



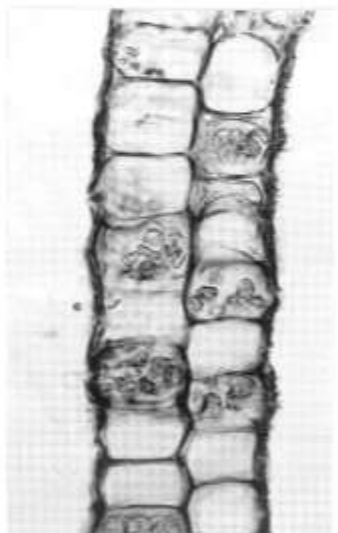
5



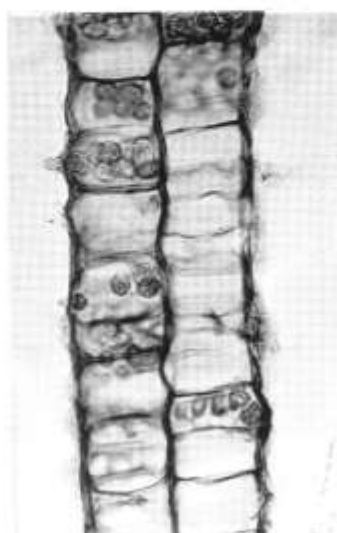
6



7



8



9

Polysiphonia, Rhodophycophytes, *Florideae*

Les Rhodophycophytes sont un embranchement d'algues, toutes marines, caractérisées notamment par la présence de rhodamylon et de glycogène comme glucides de réserve et par leur aplanocytie totale.

Polysiphonia est une algue de nos côtes de la Manche et de l'Océan. Les sexes sont séparés et il y a 3 types de thalles : gamétophytique ♂, gamétophytique ♀ et sporophytique. Tous ces thalles sont identiques par leur forme, leur taille et leur couleur. Ce sont des thalles de type cladomien de quelques décimètres, abondamment ramifiés, avec un axe central et des pleuridies latérales. La partie apicale des pleuridies porte des poils pluricellulaires, ramifiés ou non (1, 2), précocement caducs : les trichoblastes. Les cellules du thalle sont de forme allongée, elles sont groupées en verticilles et les parois cellulaires gélifiées et transparentes sont responsables de leur aspect caractéristique (1, 4, 5).

La reproduction asexuée n'existe pas.

La reproduction sexuée fait intervenir des gamétocystes ♂ et ♀ qui se forment à partir des trichoblastes.

Sur les thalles gamétophytiques ♂, les cellules centrales du trichoblaste s'entourent, par une série de divisions longitudinales, d'une gaine de cellules péricentrales dont chacune bourgeonne sur sa face externe en deux cellules ayant valeur de gamétocystes (**figure 11**). Chacun de ces gamétocystes ne formera qu'un seul aplanogamète ♂ qui sortira du gamétocyste par effraction ou désagrégation de la paroi.

L'ensemble se présente sous la forme d'une grappe de gamétocystes.

C'est ce que montrent les images. On devine l'axe du trichoblaste au centre de ces manchons de gamétocystes (4, 5) qui peuvent être ramifiés, à l'occasion (3).

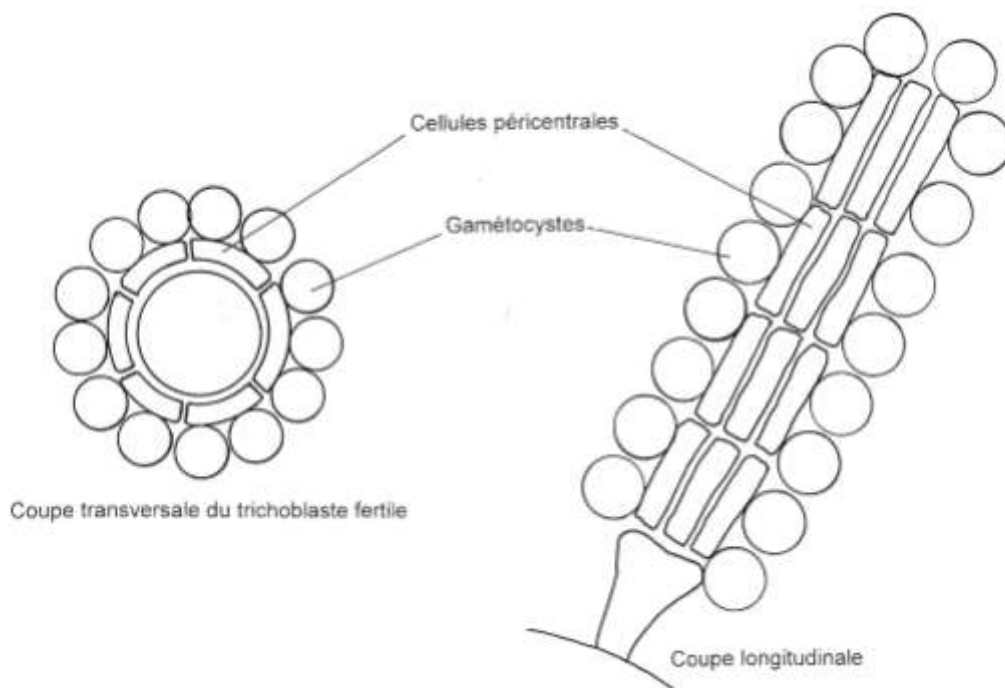


Figure 11 : Schématisation de la formation des gamétocystes ♂ de *Polysiphonia*

Le thalle gamétophytique mâle de *Polysiphonia*

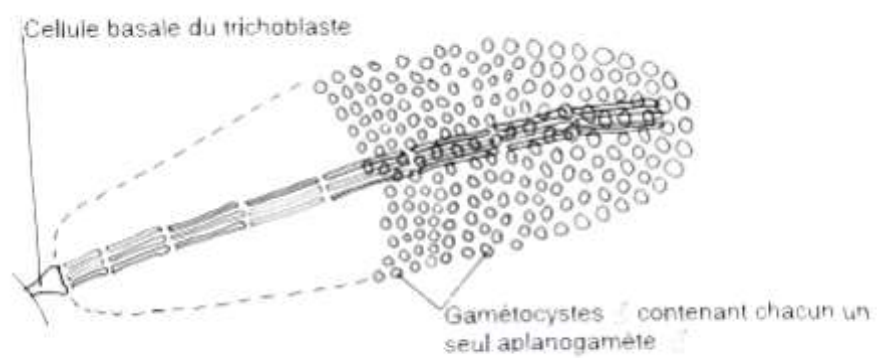
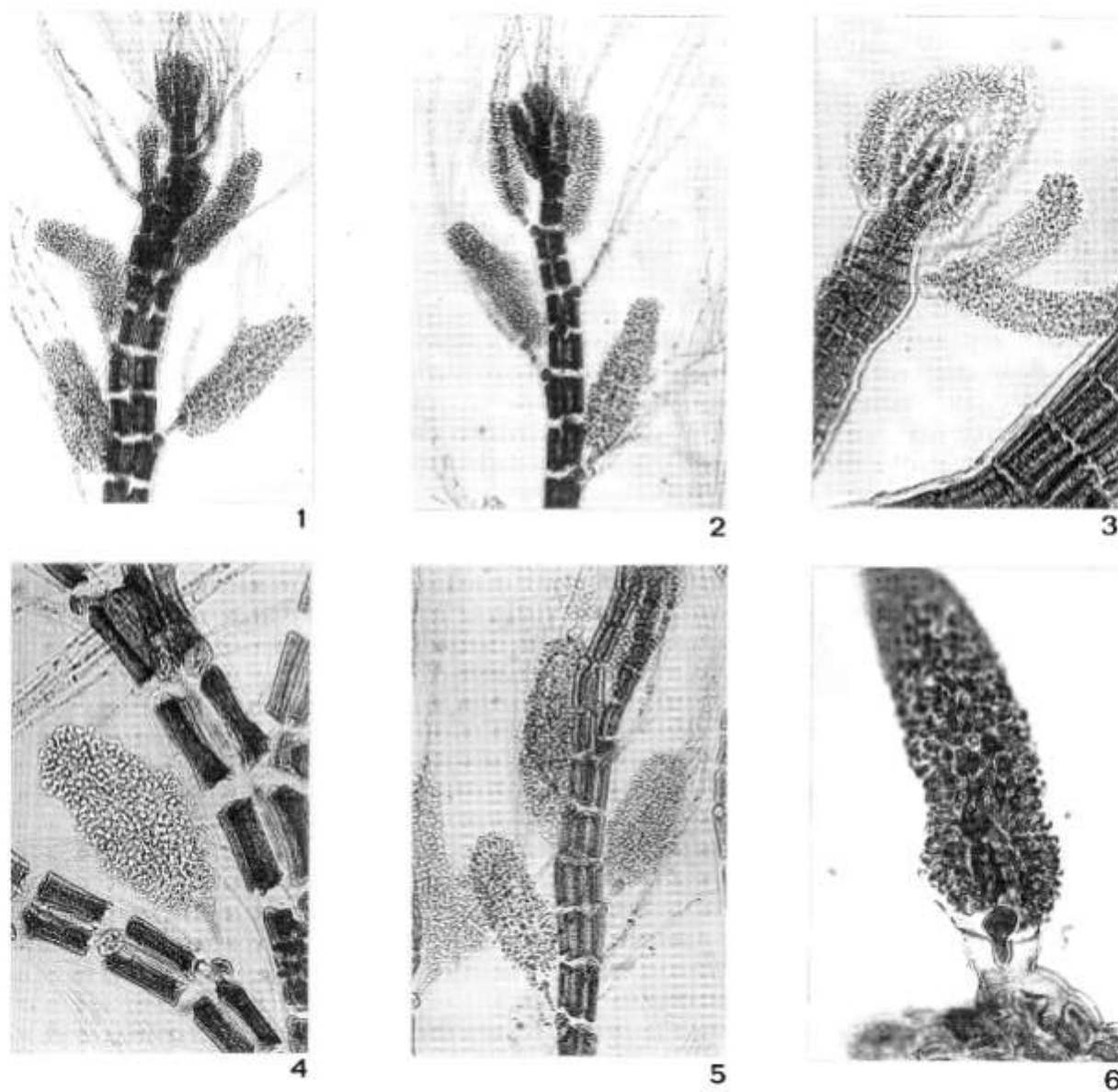


Figure 12 : Schéma d'une grappe de gamétocystes ♂ sur un trichoblaste fertile

Polysiphonia, Rhodophycophytes, *Florideae*

Sur le **pied femelle** certains trichoblastes évoluent en ce que l'on désigne sous le nom de " filament carpogonial ". C'est un court filament qui n'a généralement que 5 cellules dont la cellule terminale, le carpogone, est pourvue d'une longue expansion, le trichogyne. Ce carpogone est en fait un gamétocyste ♀ dont le noyau unique ayant valeur de gamète ♀ demeurera à l'intérieur du gamétocyste. Les cellules de la base du filament carpogonial édifient autour de lui une petite urne protectrice (4, 5). Seul le trichogyne fait saillie à l'extérieur.

La fécondation est une **trichogamie** : le trichogyne capte un ou plusieurs gamètes ♂ apportés à son contact par l'agitation de l'eau. Le noyau gamétique ♂ passe dans le carpogone où il s'unit au noyau ♀. Chez les *Florideae*, le noyau du zygote ainsi formé ne reste pas dans le gamétocyste ♀, il est presque immédiatement transféré dans une cellule annexe. Le jeune sporophyte évolue à l'intérieur et à la base de la cupule carpogoniale qui devient accrescente et vit, au début, en parasite sur l'organisme maternel*. C'est une petite masse syncytiale qui n'a qu'une courte durée de vie (quelques jours) et qui se désarticule en cellules piriformes en vue de sa dissémination.

Ces cellules diploïdes désarticulées à partir du placenta embryonnaire sont traditionnellement désignées sous le nom de **carpospores**. Tombées au fond de la mer, elles germeront chacune en un thalle sporophytique identique morphologiquement aux thalles gamétophytiques ♂ ou ♀. Elles sont bien visibles, par transparence à travers la paroi de la cupule carpogoniale (3, 7, 8, 9) ou à l'occasion de l'écrasement de celle-ci (6).

Malgré leur nom, les carpospores ne sont pas des spores, elles sont diploïdes, sans rapport avec la méiose. On ne peut pas non plus les homologuer à des diploconidies puisqu'elles ne restituent jamais en germant la masse syncytiale qui leur a donné naissance. Le terme de **deutérozygotes** (= zygotes seconds) proposé par Motte est bien celui qui exprime le mieux leur vraie nature.

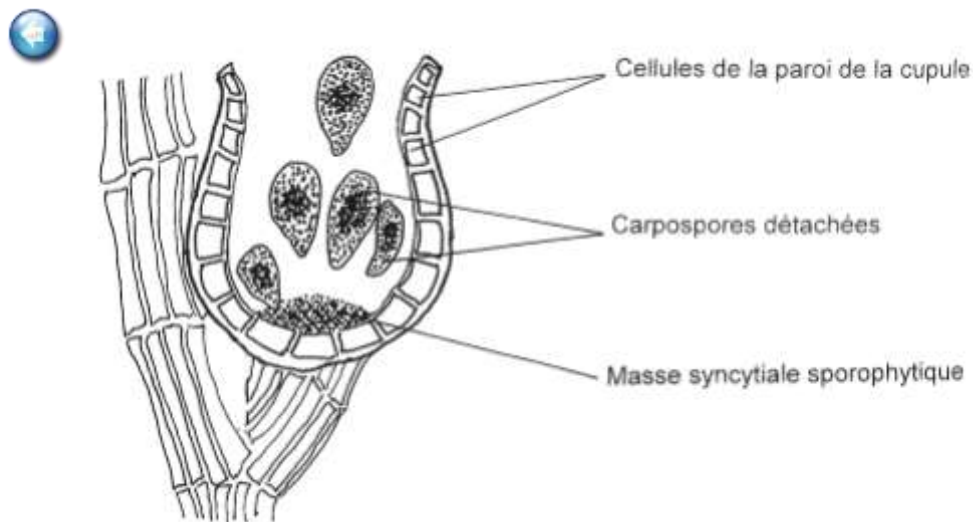


Figure 13 : Cupule carpogoniale sur un thalle gamétophytique ♀ de *Polysiphonia*

* Cette particularité, rare chez les Thallobiontes (elle se rencontre aussi chez *laminaria*) est générale chez les Cormobiontes qualifiés à cause de cela d'Embryophytes.

* Les nombres entre parenthèses indiquent le numéro de la photo de la page de droite

Le thalle gamétophytique femelle de *Polysiphonia*



1



2



3



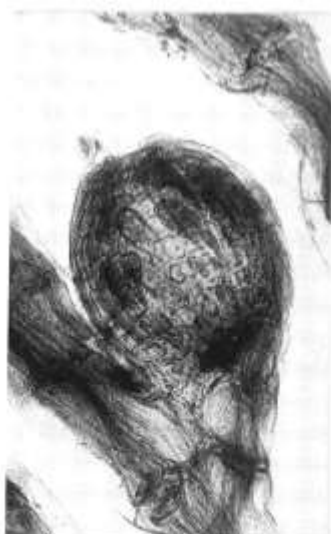
4



5



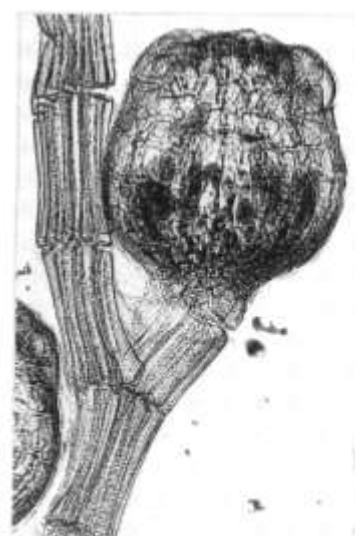
6



7



8



9

Polysiphonia, Rhodophycophytes, *Florideae*

Sur les thalles sporophytiques issus de la germination des carpospores (= deutérozygotes), se produit la réduction chromatique (méiose).

Celle-ci intervient dans des cellules centrales du thalle à l'extrémité des pleuridies (1). Une cellule ayant valeur de sporocyste voit son noyau subir la méiose pour aboutir à la formation de 4 spores réunies en une tétrade tétraédrique bien visible sur les photos 3, 4, 5. La maturation des spores est acropète (1, 2).

L'expulsion des spores se fait par effraction du thalle (6). La tétrade se désagrège et les spores germent, deux d'entre elles en thalles gamétophytiques ♂, les deux autres en thalles gamétophytiques ♀.

Conclusion

Le biocycle est assez équilibré entre gamétophyte et sporophyte, mais ce dernier est scindé en deux générations très dissemblables. La première génération est représentée par la masse syncytiale et les carpospores, la deuxième est semblable aux gamétophytes. C'est pour cette raison que le biocycle des *Florideae* est qualifié de **trigénéétique** (la troisième génération c'est le gamétophyte)...et non pas parce qu'il y a 3 types de thalles !

La fécondation est une trichogamie, une modalité peu fréquente chez les Algues dont la biologie aquatique favorise la mobilité des gamètes ♂.

La masse disséminée est représentée par les gamètes ♂ (aplanogamètes), les carpospores (= deutérozygotes), les spores (aplanospores). La différenciation du sexe est haplogénotypique.

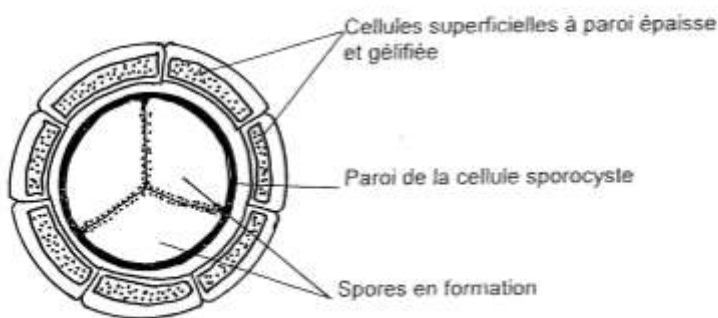


Figure 14 : Schéma d'une coupe transversale du thalle sporophytique de *Polysiphonia* expliquant l'origine profonde du sporocyste et la sortie des spores par effraction

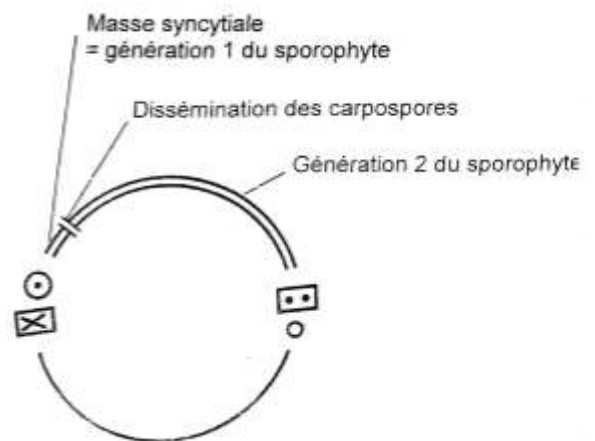


Figure 15 : Schéma du biocycle trigénéétique des *Florideae*

Le thalle sporophytique de *Polysiphonia*

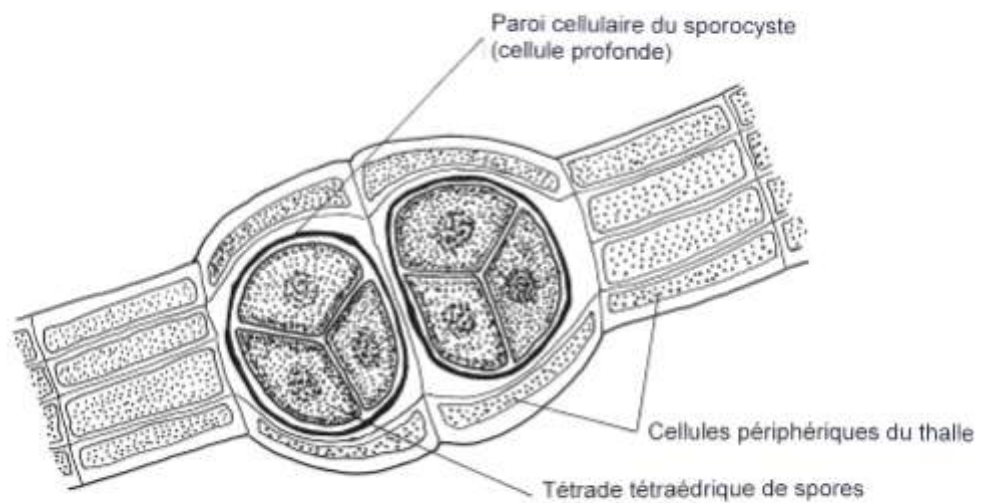
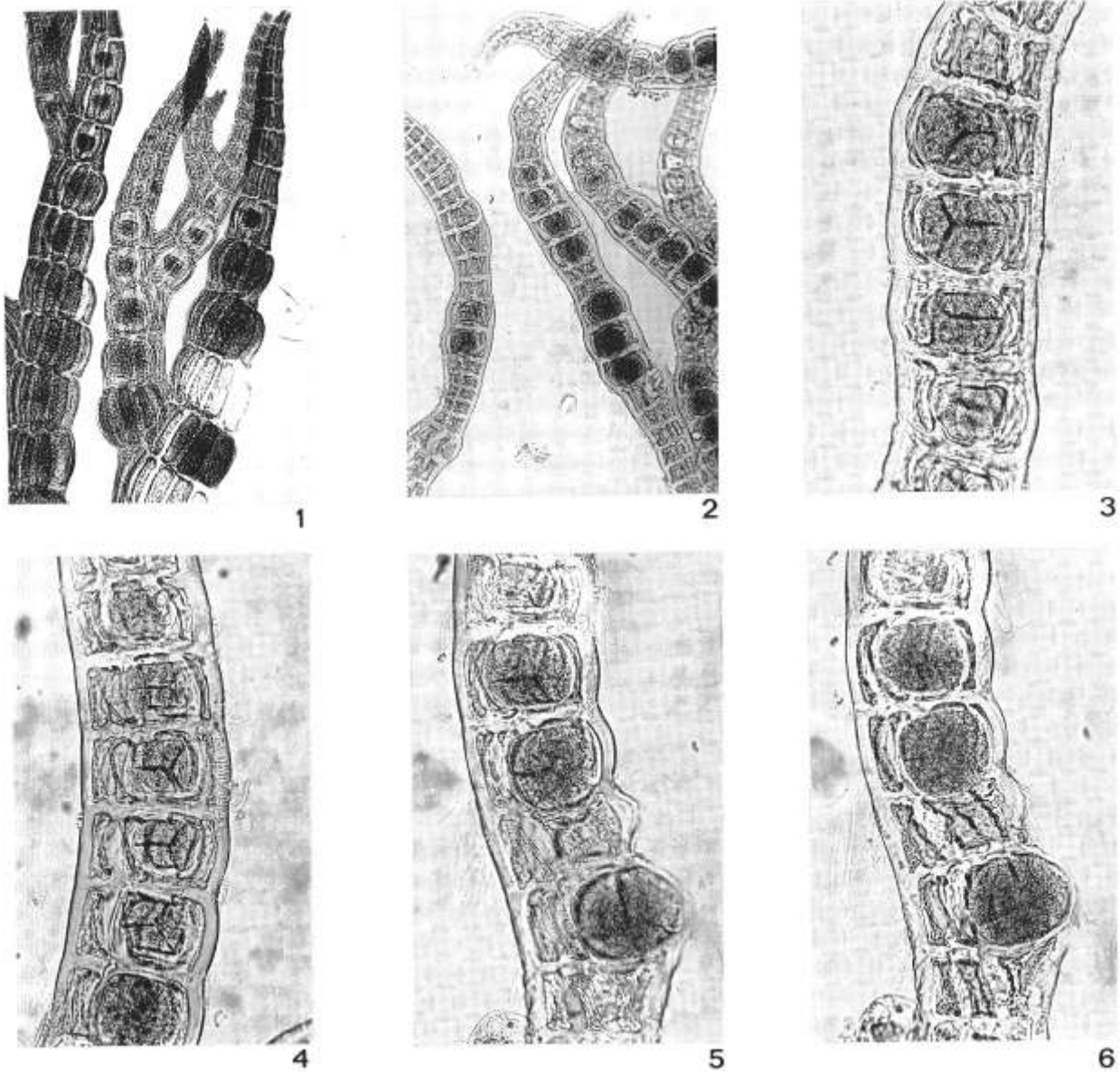


Figure 16 : Portion de thalle sporophytique de *Polysiphonia*

Fucus evanescens, Chromophycophytes, *Fucaceae*

Les *Fucus* sont des algues marines côtières qui ont besoin de l'alternance des marées pour accomplir leur cycle. C'est la raison pour laquelle ces algues, connues en Bretagne sous le nom de goémon ou varech, sont rares en Méditerranée.

Le thalle des *Fucus* qui correspond au sporophyte, est constitué de lanières ramifiées, de consistance coriace. La coupe du thalle (1, 2) révèle une organisation qui s'apparente beaucoup à celle des végétaux tissulaires : on parle de **plectenchyme**.

À l'extérieur se rencontre une assise de petites cellules serrées les unes contre les autres qui ressemble fort à un épiderme ; au-dessous, quelques assises cellulaires miment un parenchyme cortical alors que le centre de la coupe est occupé par des cellules qui évoquent celles du parenchyme médullaire des tiges.

Chez plusieurs espèces de *Fucus* (*F. vesiculosus*, *F. serratus*) les sexes sont séparés et il y a des thalles ♂ et ♀, mais *Fucus evanescens* est une espèce hermaphrodite chez laquelle les deux sexes sont réunis dans des cryptes fertiles appelées conceptacles, groupées en paquets aux extrémités des lanières du thalle (réceptacles).

Les conceptacles ou cryptes fertiles sont des cavités creusées dans le plectenchyme et qui s'ouvrent à l'extérieur (la mer) par un ostiole. Ces conceptacles sont tapissés de poils de 3 types :

- des poils filamenteux unisériés dont certains sortent par l'ostiole ; ce sont des paraphyses ou poils stériles (1, 2),
- des poils ramifiés dont chaque ramification est terminée par une vésicule fertile ; (5, 6, 7) ; ce sont des poils fertiles ♂,
- des poils non ramifiés bicellulaires dont la cellule terminale, de grande taille, renferme un contenu opaque, ce sont des poils fertiles ♀ (4, 5, 8).

Les sporocystes ♂ occupent l'extrémité des poils ♂. Dans ces cellules survient la méiose qui conduit à la formation de spores qui ne sont pas disséminées et subissent 4 mitoses supplémentaires, qui portent le nombre de noyaux à 64. Le cytoplasme se répartit autour de ces noyaux qui acquièrent une structure cellulaire et se transforment en 64 zoïdes biflagellées pleurocontés. Ce sont ces 64 zoïdes mâles ayant valeur de deutérospores (= spores secondes) qui vont être libérés.

Les sporocystes ♀ sont les grosses cellules terminales des poils ♀. La méiose conduit à la formation de 4 spores qui ne sont pas disséminées, elles subissent une nouvelle division qui porte leur nombre à 8 deutérospores. Ce sont de grosses cellules immobiles et gorgées de réserves qui seront expulsées par l'ouverture du sporocyste.

La fécondation a lieu dans la mer. Les deutérospores des deux sexes se comportent en gamètes, elles copulent en une oogamie typique. C'est sur ce matériel qu'a été observée en 1852 par le biologiste français Thuret, la 1^{ère} fécondation *in vitro*.

Le zygote se fixe et germe en un thalle sporophytique.

Conclusion

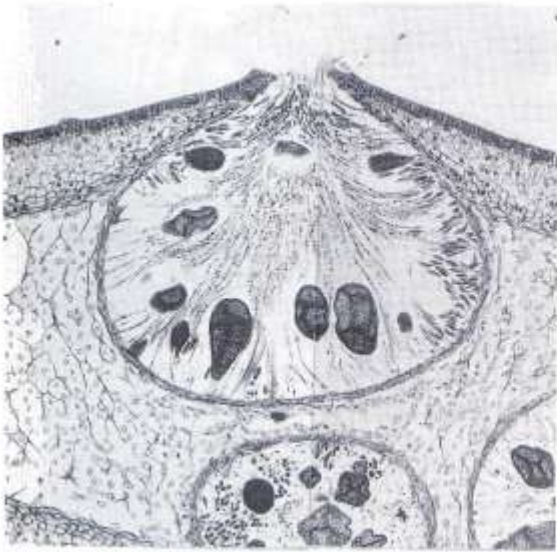
Dans le biocycle, le sporophyte domine très largement mais le gamétophyte n'est pas totalement annulé. Il est réduit à 4 générations cellulaires qui suivent la formation des spores chez le gamétophyte ♂ et 1 seule génération cellulaire chez le gamétophyte ♀.

La masse disséminée est représentée par les deutérospores. Les zoïdes sont des deutérospores ♂ (ce sont aussi des gamètes ♂). La fécondation est une oogamie. La différenciation du sexe est diplophénotypique.

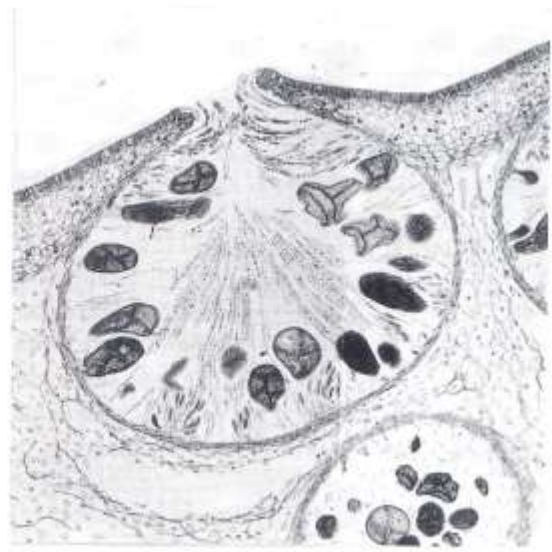
La reproduction asexuée n'existe pas. ([Schéma du biocycle figure 8, page 10](#)).



Le thalle sporophytique de *Fucus evanescens*



1



2



3



4



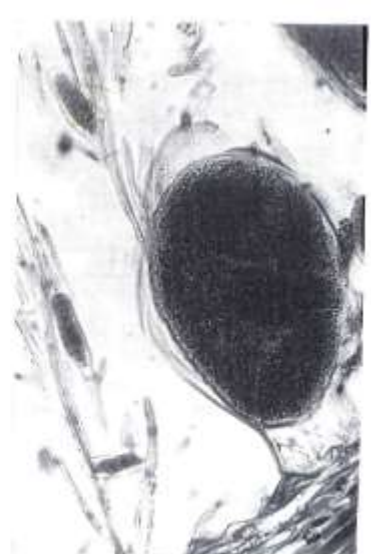
5



6



7



8

Rhizopus nigricans, Zygomycètes, Mucoraceae

Rhizopus nigricans est une moisissure banale extrêmement fréquente dans le milieu domestique. C'est elle qui forme un feutrage blanc et épais sur les restes de nourriture cuisinée abandonnés à l'air libre pendant deux à trois jours.

Le mycélium, entièrement siphonné, est différencié en touffes de rhizoïdes fixateurs (1), stolons plagiotropes d'assez gros diamètre par rapport aux rhizoïdes (1) et siphons orthotropes dressés ou conidiocystophores.

À l'extrémité de ces siphons dressés, une cloison isole une portion plurinucléée ; la cloison séparatrice s'arrondit et la partie sous-jacente au siphon se renfle en une columelle. Dans le conidiocyste isolé par la columelle, des cytokinèses séparent des groupes de 2 à 10 noyaux associés à un peu de cytoplasme dont chacun va acquérir une membrane propre. Ce sont ces conidies plurinucléées (= cénoconidies), de couleur noire qui colorent les conidiocystes mûrs.

L'affaissement de la columelle (3, 4) provoque la rupture de la paroi du conidiocyste, mettant en liberté toutes les cénoconidies qu'il contenait. Ces conidies sont disséminées et transportées par l'air. Ce sont des **cénoaplanconidies**. Elles sont haploïdes, comme tous les éléments du thalle décrits précédemment. En germant, elles vont restituer un thalle identique à celui qui les a produites : ce sont les agents d'une active et très efficace **reproduction asexuée**.

La photo 4 représente ce qui reste du conidiocyste après son ouverture : la columelle s'est affaissée sur elle-même, elle est retournée comme un doigt de gant. Il n'y a plus aucune trace de la paroi du conidiocyste qui a disparu ; seules quelques conidies sont encore accrochées à la columelle.

Conclusion : Les conidies sont des céno-haplo-aplano-conidies.

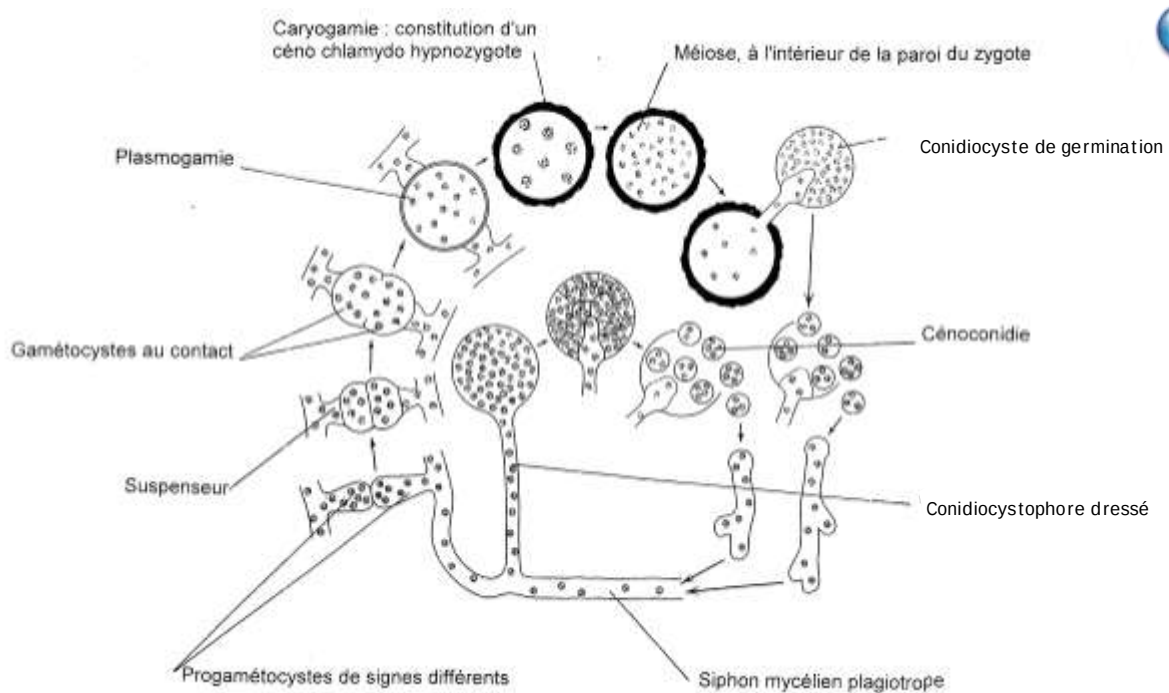
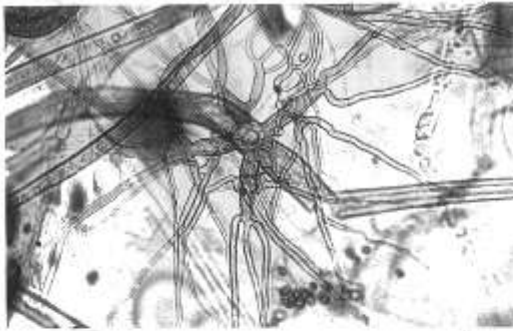


Figure 17 : Schéma du biocycle des *Mucoraceae* (d'après Motte)



Rhizopus nigricans, reproduction asexuée



1

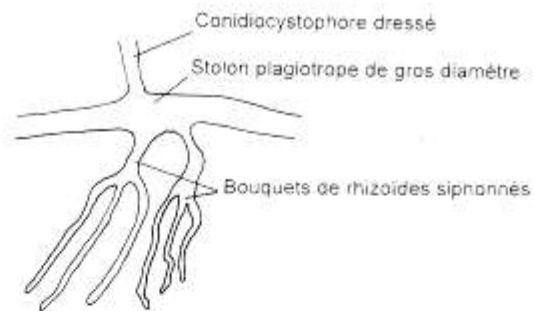
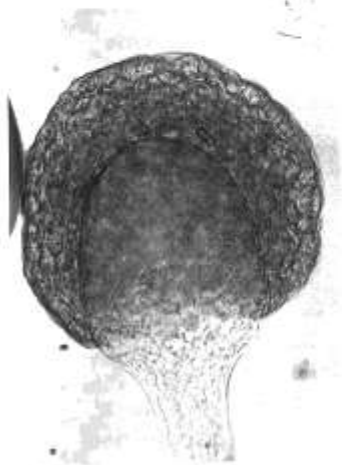


Figure 18 : Portion végétative de thalle de *Rhizopus*



2

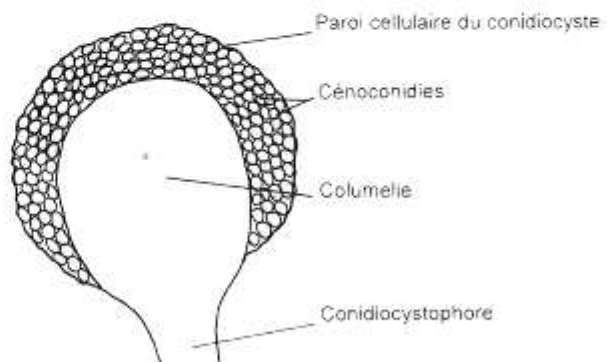
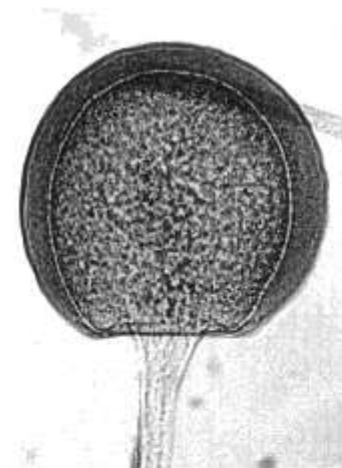


Figure 19 : Le conidiocyste de *Rhizopus*



3

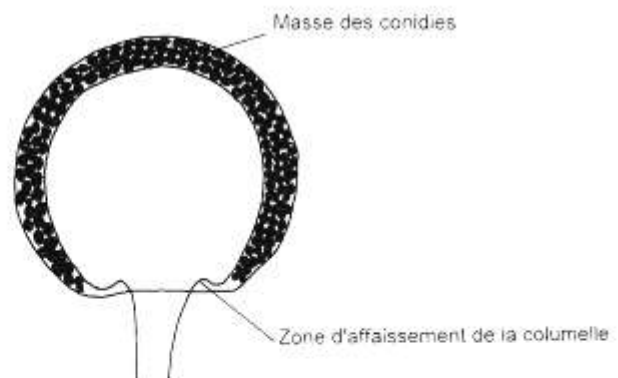
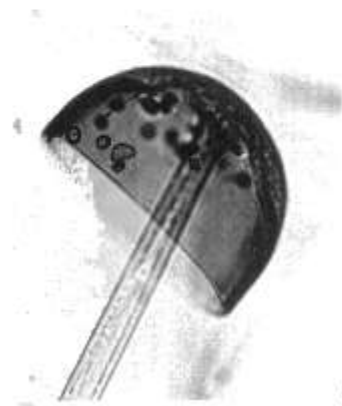


Figure 20 : Le conidiocyste mûr de *Rhizopus*



4

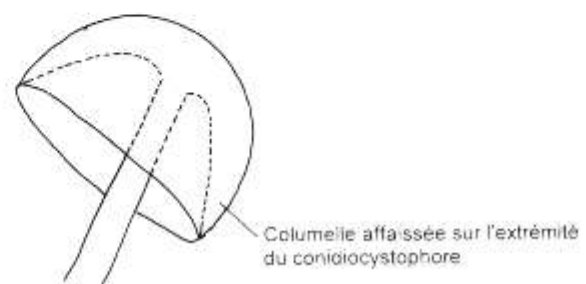


Figure 21 : État de l'extrémité d'un conidiocystophore de *Rhizopus* après l'ouverture du conidiocyste

Mucor sp., Zygomycètes, Mucoraceae

Les *Mucor* sont, comme *Rhizopus*, des moisissures blanches très communes sur les restes organiques en décomposition. Le mycélium siphonné est ramifié (1). La paroi des siphons est chitineuse. La reproduction sexuée inaugure une phase de résistance qui s'oppose à la phase d'expansion que réalise, comme chez *Rhizopus*, une active reproduction asexuée.

L'espèce représentée est homothallique comme l'attestent les photos 7 et 8.

Deux siphons voisins produisent en direction l'un de l'autre de courtes ramifications qui viennent au contact l'une de l'autre et isolent leur partie terminale par une cloison (3).

Les parties isolées sont des gamétocystes. La portion sous-jacente au gamétocyste est le suspenseur. Les gamétocystes s'accroissent et multiplient leurs noyaux. Les suspenseurs se développent en même temps.

Par un pore de contact, les contenus des gamétocystes fusionnent en une cystogamie parfaitement isogame qui ne dépasse pas le stade de la plasmogamie. Le cénozygote qui en résulte s'entoure d'une paroi épaisse et ornementée et passe à l'état de vie ralentie : c'est un **céno-chlamydo-hypno-zygote**. Il paraît comme porté par les suspenseurs renflés et qui ont eux aussi acquis une certaine ornementation (2, 4, 6).

Finalement, par désagrégation des siphons qui l'entourent, le cénozygote enkysté s'isole des suspenseurs (8). L'opacité de la paroi est un handicap à l'observation directe. Il est généralement admis que la caryogamie s'accomplit peu avant la germination du zygote et que tous les noyaux diploïdes sauf un dégénèrent. La réduction chromatique précède immédiatement la germination. Trois des spores formées dans l'enveloppe du zygote dégénèrent. La germination fait généralement intervenir un conidiocyste de germination qui contient des conidies haploïdes qui inaugurent une nouvelle phase de reproduction asexuée.

Conclusion

Le sporophyte est réduit au zygote. Le biocycle est monobiontique haploïde. La fécondation est une cystogamie isogame. La caryogamie est médiate. L'aplanocytie est totale.

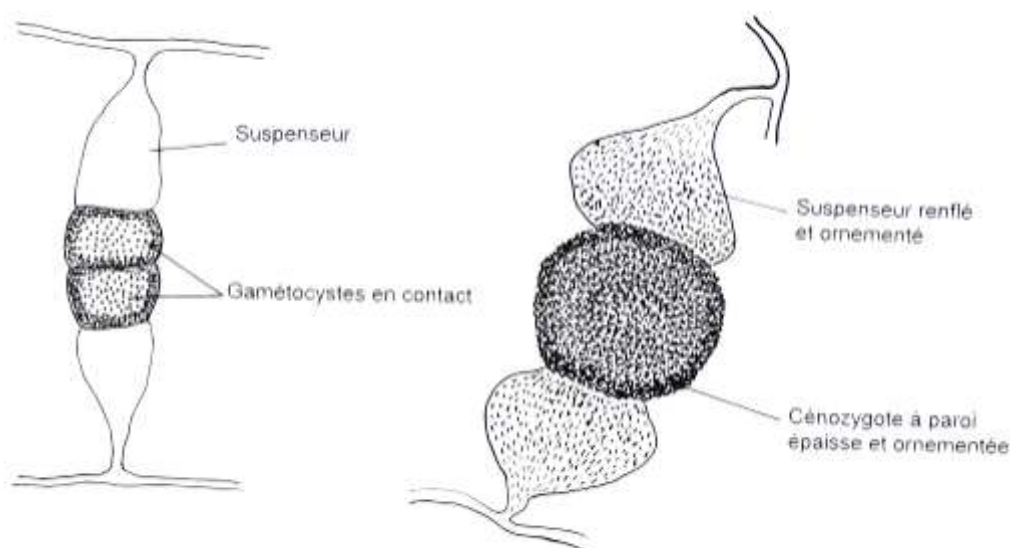
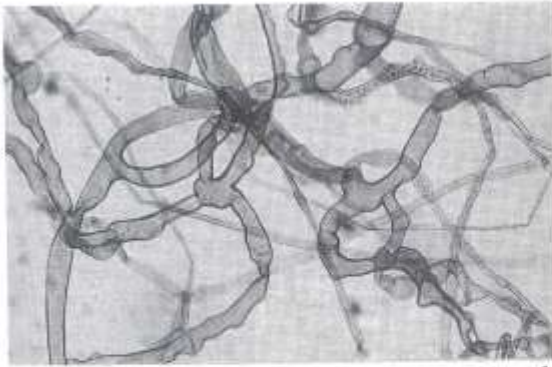
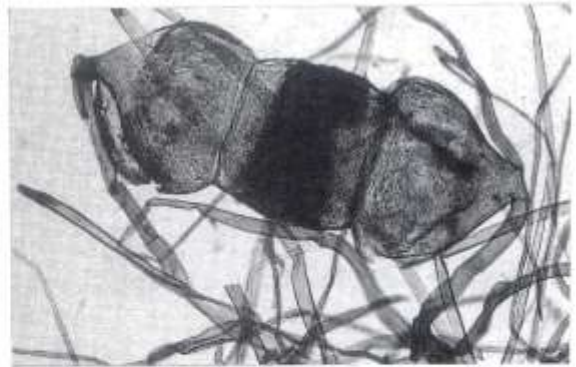


Figure 22 : Deux étapes de la cystogamie chez *Mucor*

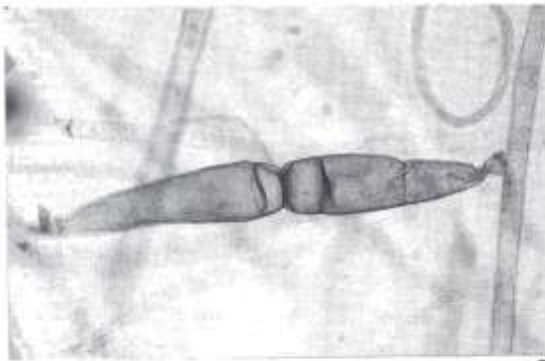
Mucor sp. : reproduction sexuée



1



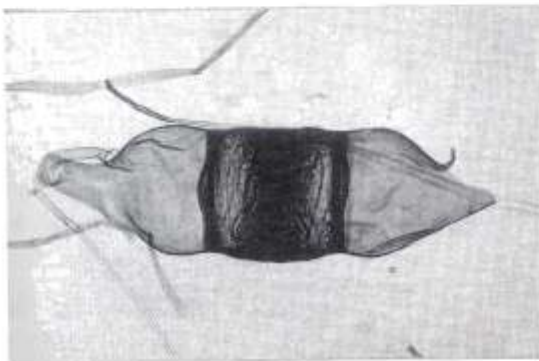
2



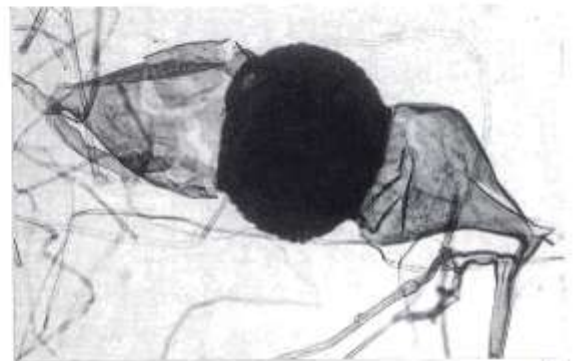
3



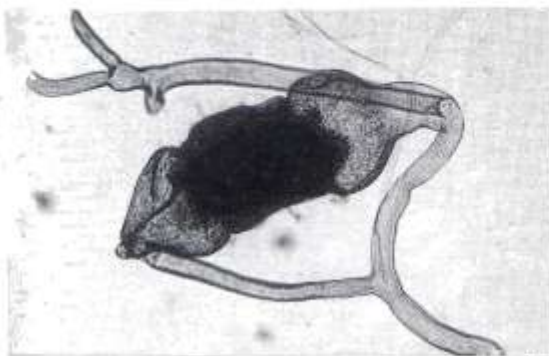
4



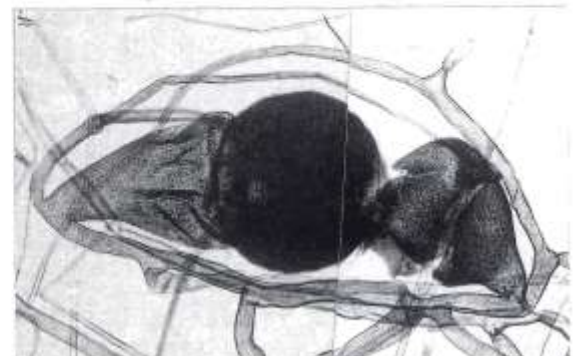
5



6



7



8

Plasmopara viticola, Phycomycètes, *Peronosporaceae*

Le mildiou de la vigne est un champignon parasite de tous les organes aériens de la vigne (d'origine nord-américaine, il a été introduit en Europe en 1878)

Le mycélium, fait de siphons ramifiés, chemine dans les méats intercellulaires des tissus de l'hôte. On dit du parasite qu'il est intramatriciel et intercellulaire. Les siphons envoient à l'intérieur des cellules de l'hôte, des suçoirs (= haustoriums) subsphériques qui assurent la nutrition.

La photo 4 rend bien compte de ces faits : les siphons du mycélium (qui apparaissent en gris) sont visibles, appliqués aux parois cellulaires de l'hôte et occupent les méats. Les haustoriums arrondis à contenu dense et granuleux occupent parfois la quasi-totalité de la lumière cellulaire. Deux cellules semblent entièrement occupées par le parasite : ce mycélium est extérieur aux cellules, il est seulement appliqué aux parois transversales qui sont dans le plan de la coupe et qu'il recouvre entièrement.

Après une période d'infestation des tissus de l'hôte, le mycélium surtout localisé dans les parenchymes périphériques, envoie vers l'extérieur, à travers l'ostiole des stomates (1, 2, 3, 6) quelques siphons à rôle reproducteur.

Ce sont des sortes d'arbuscules ramifiés (5, 6) (conidiocystophores) qui isolent à l'extrémité de leurs branches des cellules dont les noyaux se divisent plusieurs fois. À l'intérieur de la vésicule, les noyaux évoluent en cellules qui se transforment en zoïdes réniformes biflagellés et pleurocontés. À la fin de cette évolution, les extrémités porteuses de ces vésicules sont très effilées, leur attache est extrêmement fragile. Ces conidiocystes sont emportés et dispersés par le vent avant leur ouverture. Le conidiocyste, transporté sur un nouvel hôte, germe dans une goutte d'eau, de pluie ou de rosée. Les planoconidies qu'il contenait sont libérées et nagent puis s'immobilisent et germent en un siphon infestant qui s'introduit dans les tissus de l'hôte par un stomate.

Conclusion

La reproduction asexuée de *Plasmopara* associe deux mécanismes de dissémination, l'un anémochore dont l'objet est le conidiocyste, l'autre hydrochore, met en jeu des planoconidies, « celui-ci traduit un aspect ancestral du phénomène et rappelle l'origine aquatique des Phycomycètes ; celui-là, au contraire représente une adaptation à la vie aérienne » (Motte 1962).

On sait que tout le mycélium est haploïde, le sporophyte est réduit au zygote.

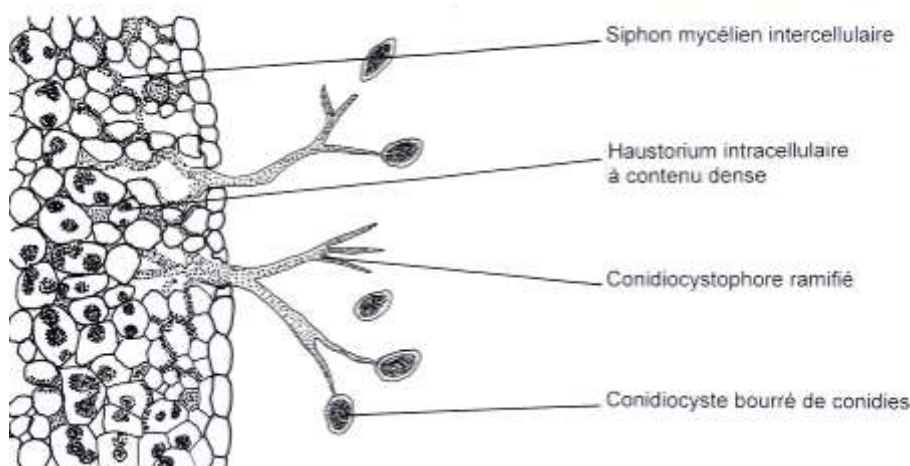
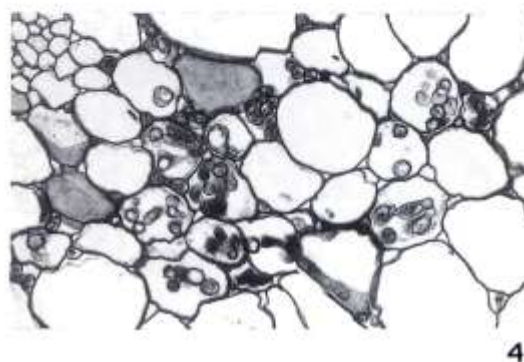
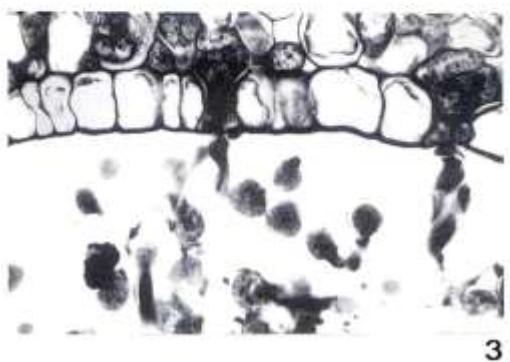
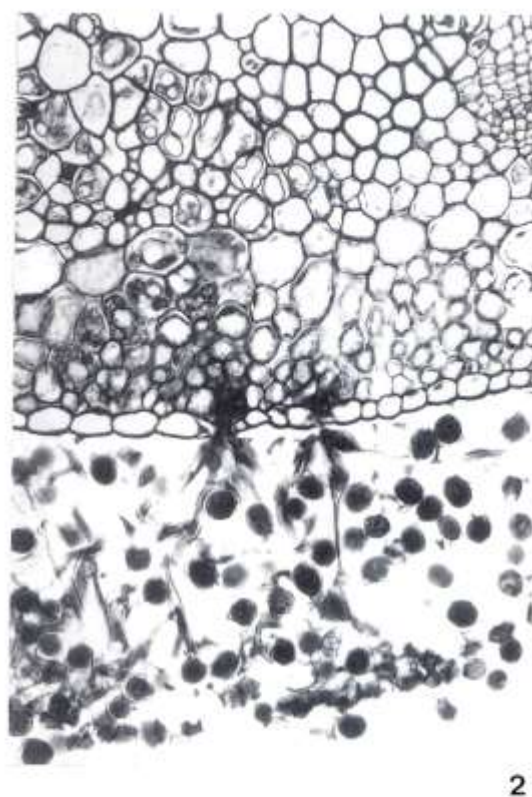
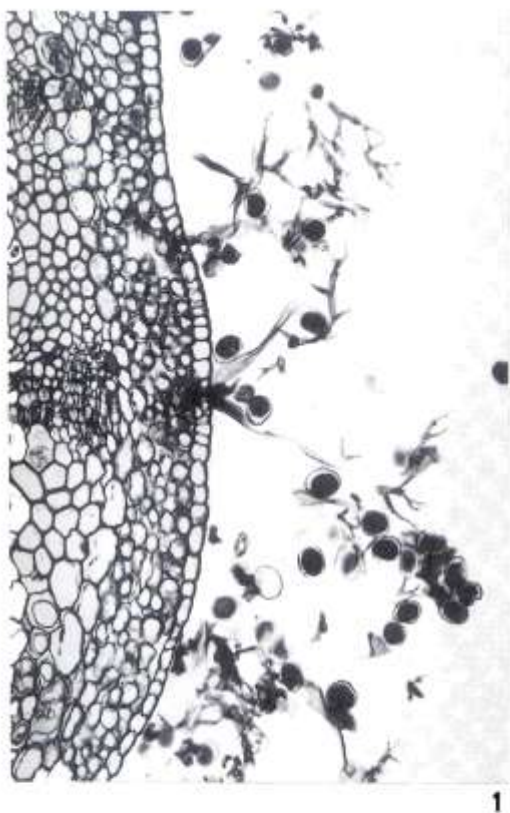


Figure 23 : Pétiole de *Vitis* infesté par *Plasmopara* (coupe transversale)



Plasmopara viticola : le mildiou de la vigne, reproduction asexuée



Albugo candida, Phycomycètes, *Albuginaceae*

Albugo candida (= *Cystopus candidus*) est un parasite intercellulaire des organes aériens de diverses crucifères (chou, moutarde, navet, radis, raves... parmi les plantes cultivées) chez lesquelles il est la cause de la "rouille blanche" qui déforme les organes et se manifeste en surface par une poussière blanchâtre issue de nombreux chancres. Sa biologie est proche de celle du mildiou de la vigne. De nombreux suçoirs, petits et sphéroïdaux (1, 2) plongent dans les cellules de l'hôte.

Les extrémités fertiles, à l'origine des conidiocystes ne sont pas extériorisées par les stomates, elles restent sous-épidermiques et produisent des chaînes de conidiocystes (2, 3) dont la prolifération finit par soulever, puis rompre l'épiderme de la plante-hôte (1). La séparation des conidiocystes est favorisée par l'occurrence de "disjoncteurs" qui sont de petits anneaux de callose formés entre les conidiocystes. Chaque conidiocyste contient plusieurs noyaux qui se différencient en zoïdes biflagellés pleurocontés. Les conidiocystes sont disséminés par le vent, ils s'ouvrent dans une goutte d'eau, les planoconidies en sortent, se dispersent en nageant puis s'immobilisent, perdent leurs flagelles et germent en un nouveau mycélium infectant.

Conclusion

Comme chez le mildiou de la vigne, il y a deux phases de dissémination, l'une aérienne intéresse le conidiocyste, l'autre aquatique a la conidie pour objet.

Tout le mycélium est haploïde. La conidie est une **haplo-plano-conidie**.

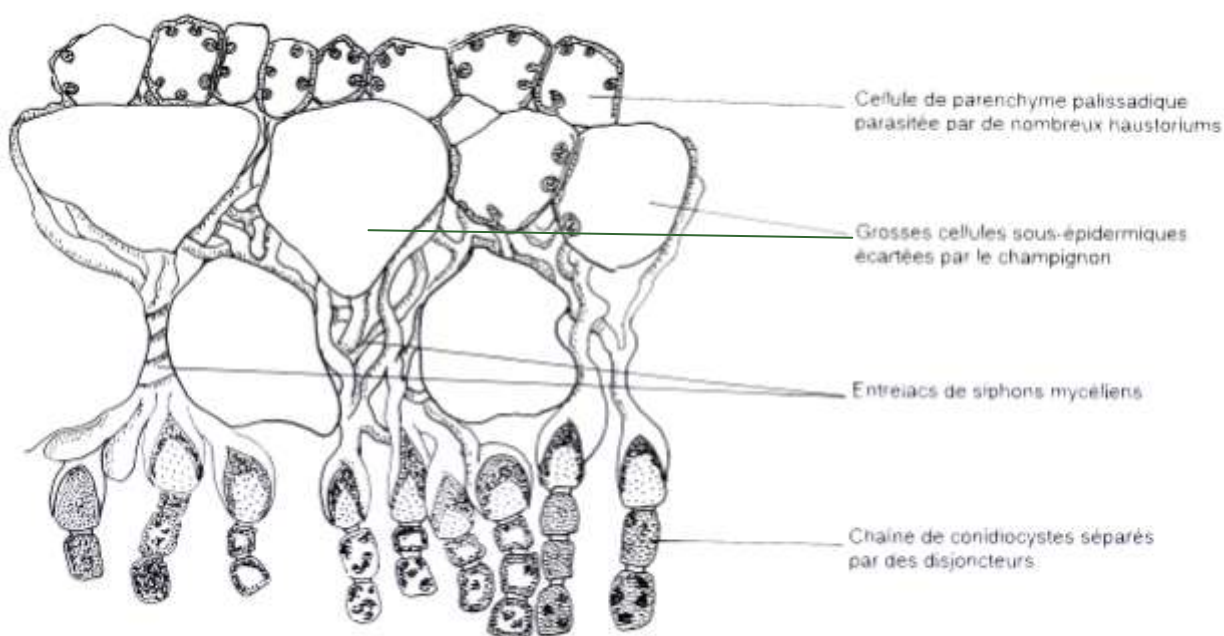
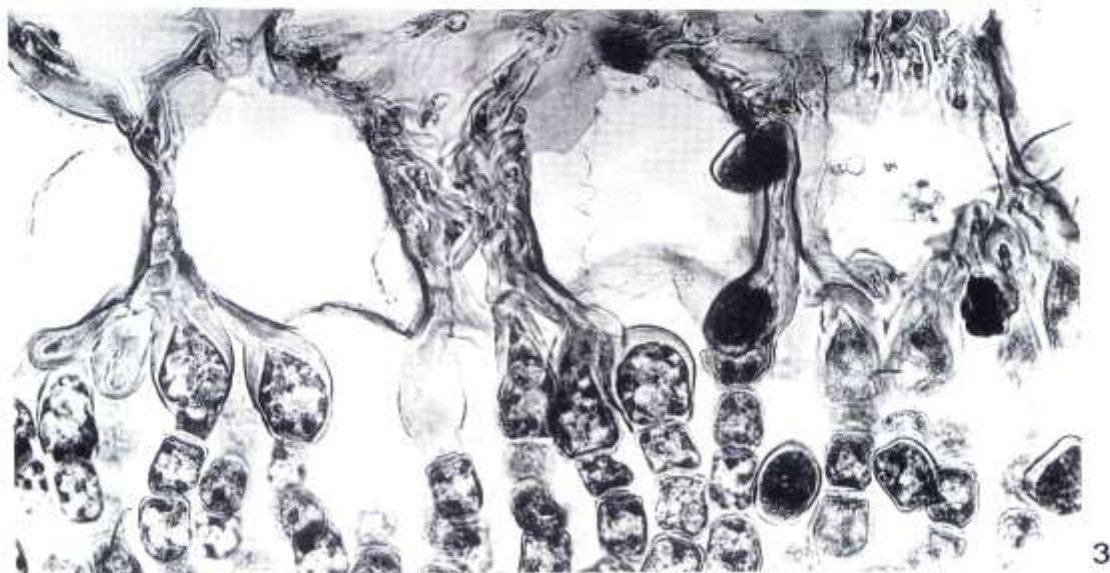
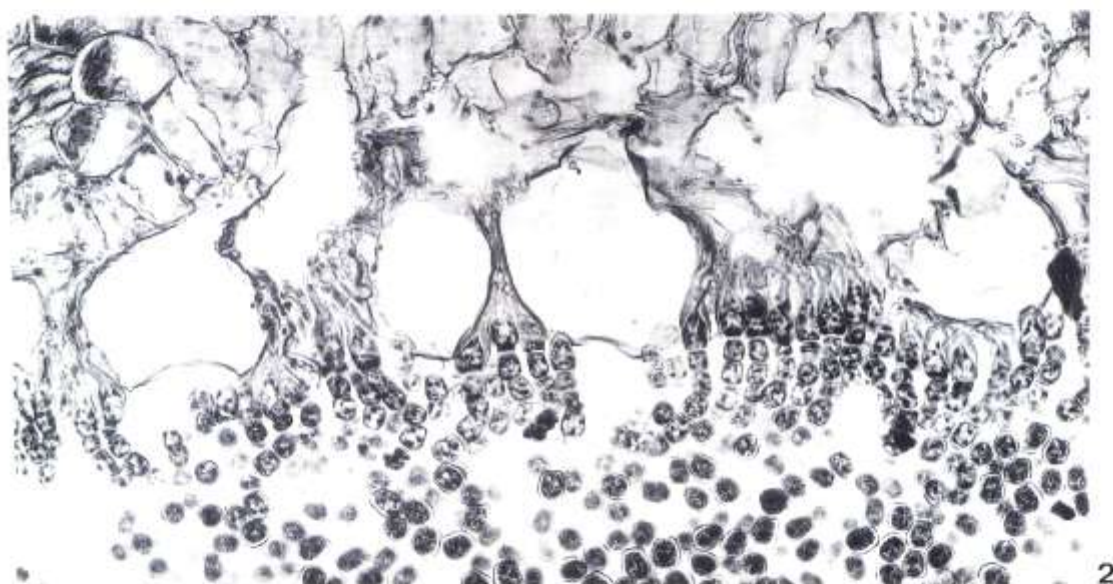
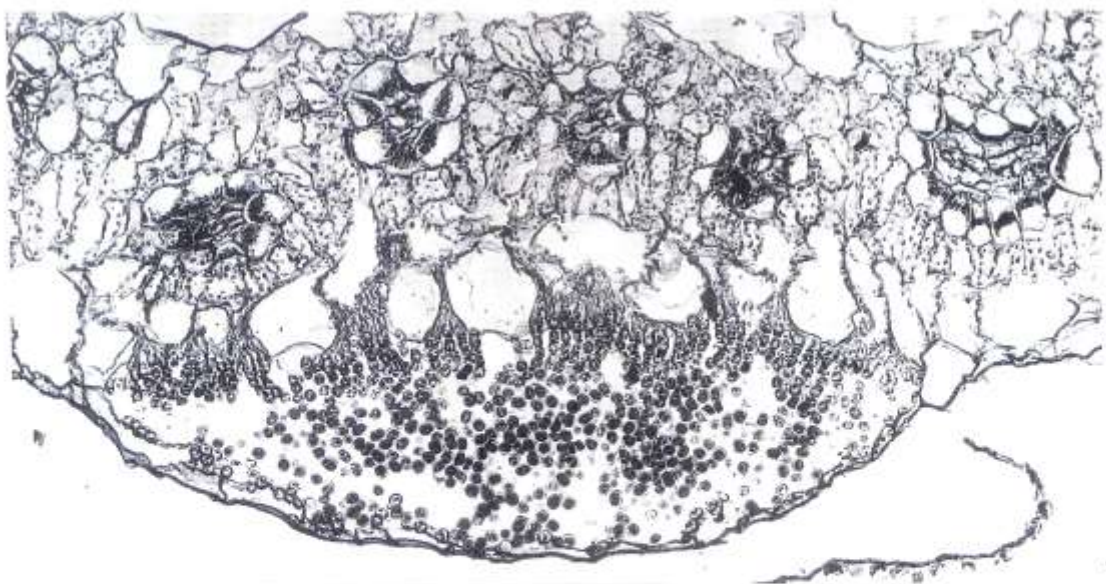


Figure 24 : Portion de coupe transversale d'une feuille de Crucifère infestée par *Albugo*

Albugo sp. : une rouille blanche, reproduction asexuée



Albugo et *Plasmopara*, Phycomycètes, Péronosporales

Les images de la page de droite, réalisées à partir d'organes parasités par *Albugo* pourraient aussi bien se rapporter à *Peronospora* : les modalités de la reproduction sexuée sont identiques dans les deux genres de l'ordre des Péronosporales.

La reproduction sexuée est une phase de résistance qui intervient à l'automne dans les tissus profonds de l'hôte, entre filaments siphonnés voisins.

Le gamétocyste ♀ correspond à l'extrémité plurinucléée d'un siphon qui s'isole par une cloison transversale. Cette extrémité s'arrondit et les noyaux se répartissent en 2 groupes : un noyau central, tous les autres à la périphérie. Seul le noyau central jouera le rôle de gamète ♀, les noyaux périphériques, isolés par une cytokinèse dégénèrent.

Le gamétocyste ♂, plus petit et appliqué au gamétocyste ♀ correspond lui aussi à l'extrémité plurinucléée d'un siphon, isolée par une cloison basale.

Le gamétocyste ♂ forme un tube ou bec de fécondation qui perce la paroi du gamétocyste ♀ et le périplasme périphérique et pénètre jusqu'au voisinage du noyau gamétique ♀. Par ce siphon, l'un des noyaux ♂ est injecté au contact du gamète ♀ avec lequel il s'unit pour former le zygote. Les autres noyaux ♂ dégénèrent.

Le zygote ainsi réalisé se forme à l'intérieur de l'enveloppe du gamétocyste ♀. Il s'entoure d'une membrane épaisse et ornementée et passe à l'état de repos : c'est un **hypno-chlamydo-zygote**.

C'est ce stade qui est illustré par les photos. Les images ne montrent plus aucune trace du gamétocyste ♂. Même lorsque la paroi du zygote n'est pas encore totalement formée (3, 5), les gamétocystes ♀ sphéroïdaux ne doivent pas être confondus avec des cellules du parenchyme de l'hôte.

Les zygotes passent l'hiver sur le sol avec les feuilles mortes qu'ils infestent.

Au printemps, les premières divisions du zygote sont réductionnelles mais les spores ne sont pas dispersées, leurs noyaux se divisent encore et lorsque leur nombre atteint quelques dizaines, le zygote s'ouvre et extériorise un conidiocyste de germination d'où s'échappent des zoïdes haploconidiens ayant valeur de deutéropores qui sont à l'origine d'une nouvelle phase de reproduction asexuée.

Conclusion

La différenciation du sexe est haplophénotypique. La fécondation est une siphonogamie. Le biocycle est monobiontique haploïde. Le sporophyte est réduit au zygote. La masse disséminée est représentée par des conidiocystes dispersés par le vent et des zoïdes biflagellés pleurocontés qui sont des haploconidies ou des deutéropores.

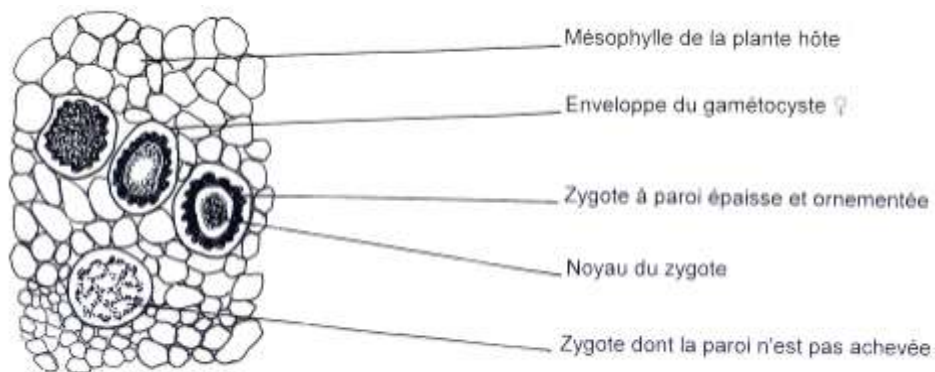
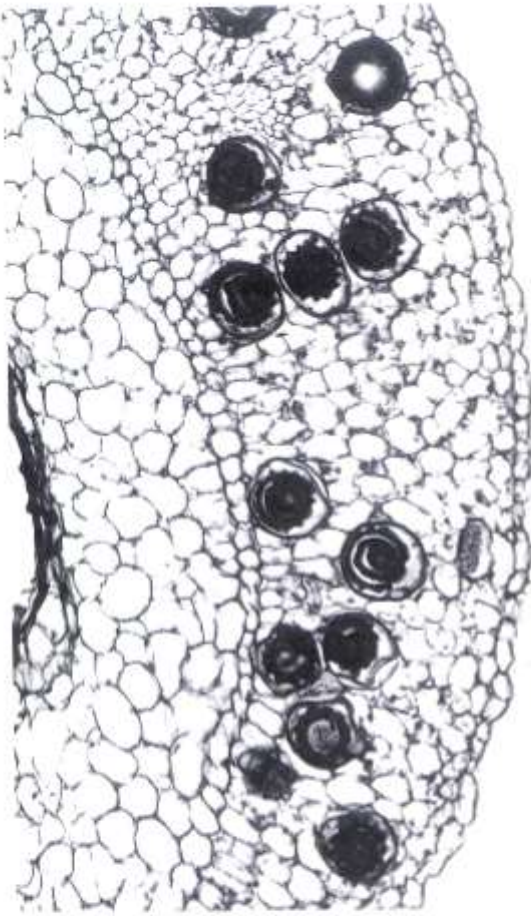
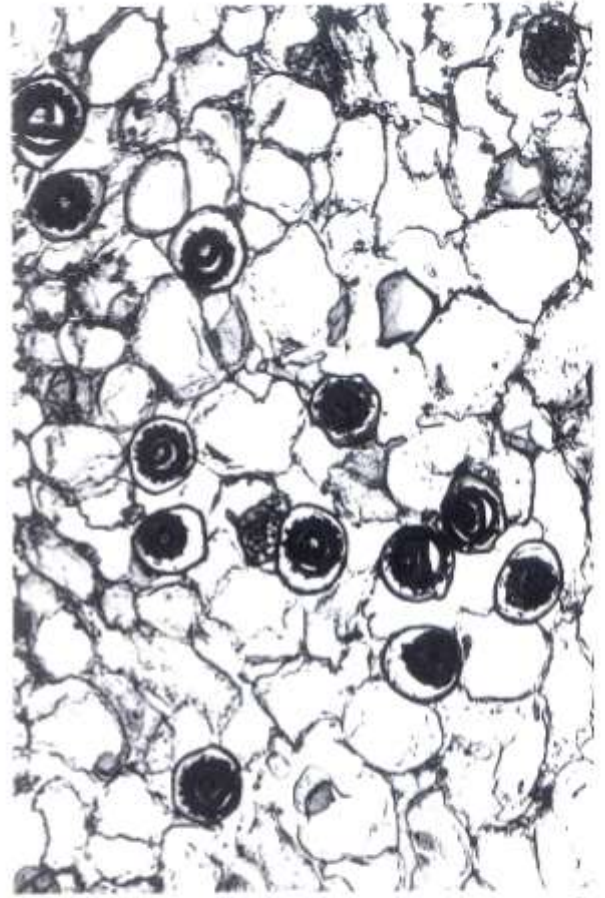


Figure 25 : Portion de parenchyme d'une Crucifère contenant des zygotes

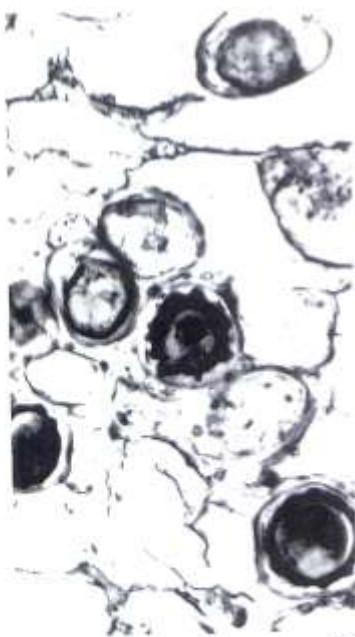
Albugo sp. : reproduction sexuée



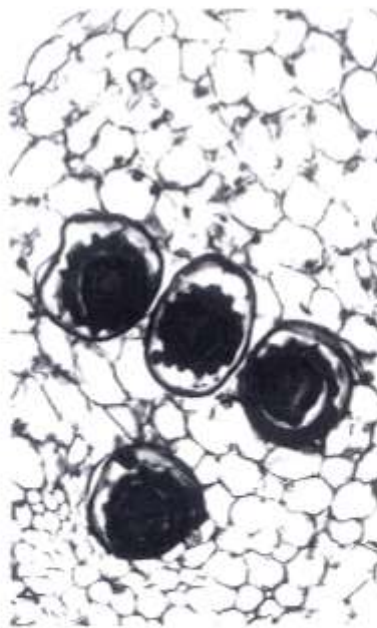
1



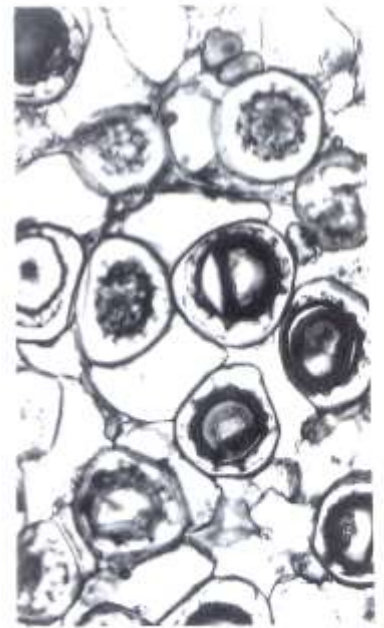
2



3



4



5

Puccinia graminis, Basidiomycètes, *Pucciniaceae*

La rouille du Blé est un champignon parasite hétéroxénique, c'est à dire qui accomplit son cycle sur plusieurs hôtes (du grec *xénos* = étranger). Les hôtes de *Puccinia graminis* sont l'épine-vinette (*Berberis vulgaris*), un petit buisson épineux et le blé. Les images de la page de droite illustrent ce qui se passe sur l'épine-vinette.

Les basidiospores germent au printemps sur les feuilles d'épine-vinette en un mycélium primaire haploïde qui envahit le parenchyme foliaire en s'introduisant par un stomate. Au bout d'un certain temps, deux sortes de chancres apparaissent : le **pycnium**, à la face supérieure, l'**écium** à la face inférieure.

Le **pycnium** est un chancre ouvert à l'extérieur, par où sort un pinceau de filaments du mycélium primaire formé soit de longs trichogynes dépendants d'une cellule terminale d'une hyphe, soit d'hyphes se désarticulant en cellules disséminées (1, 2, 3). Ces cellules désignées sous le nom de "pyniospores" (bien qu'elles soient sans rapport avec la méiose) ont un double rôle ; soit elles germent ailleurs en un autre mycélium primaire - généralement peu viable - elles ont alors valeur de **haplo-aplano-conidies**, soit elles se comportent en gamètes à l'égard du noyau, de signe sexuel antagoniste, d'une cellule à trichogyne d'un autre pycnium. Dans ce cas, seule la plasmogamie a lieu, un dicaryocyte est formé donnant aussitôt un mycélium dicaryotique intra-matriciel (mycélium secondaire).

Ce mycélium secondaire peut aussi se former sans l'intermédiaire des cellules à trichogyne par simple somatogamie réalisée entre cellules de deux hyphes de signes sexuels différents du mycélium primaire. Quelle que soit son origine, le mycélium secondaire s'organise en courts filaments perpendiculaires à l'épiderme inférieur qui se rompt sous leur poussée. Ainsi se forment les éciums qui apparaissent à la face inférieure des feuilles d'épine-vinette (1, 4, 5).

L'**écium** est organisé comme une petite urne bordée de cellules à parois épaisses constituant un mur (pseudo peridium) et qui contient des files d'hyphes de mycélium dicaryotique qui se désarticulent en dicaryocytes dispersés par le vent connus sous le nom d'"éciospores" ; ce sont des **dicaryo-aplano-conidies** (6) qui ne pourront germer que sur les feuilles de blé.

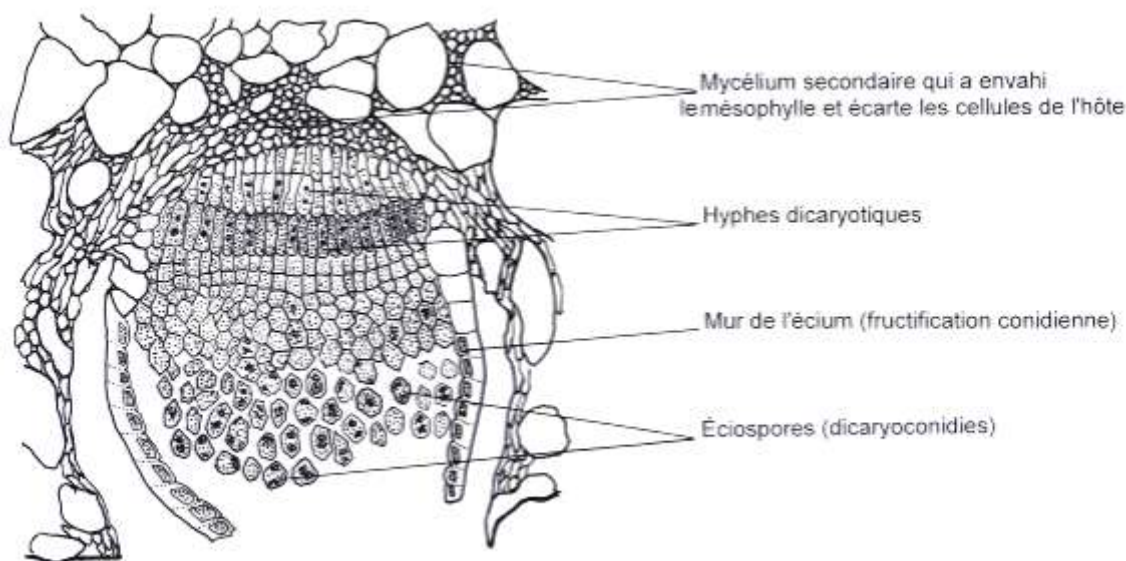
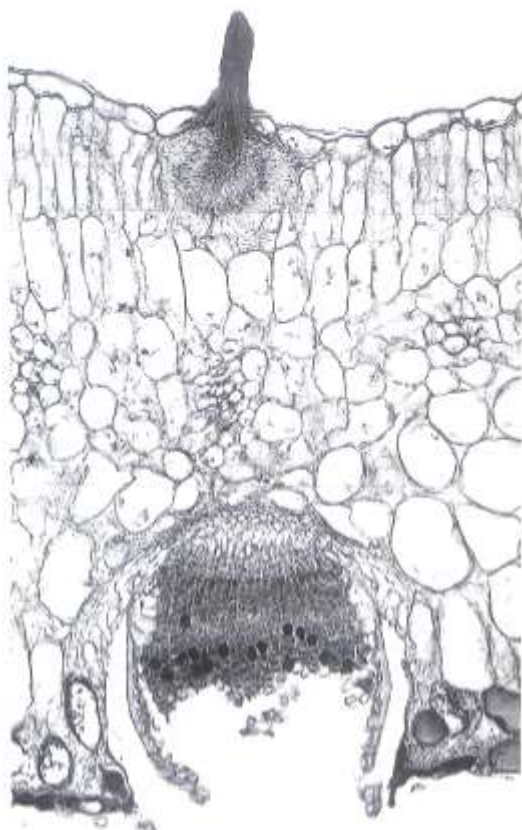
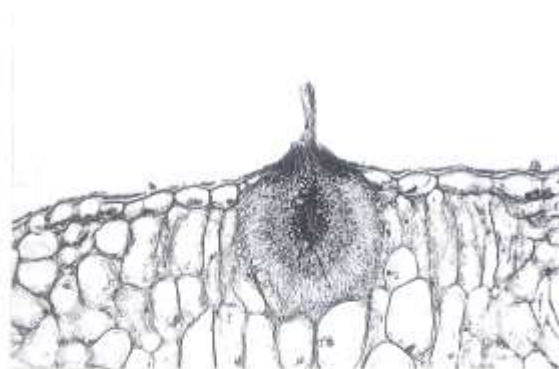


Figure 26 : Écium de *Puccinia* à la face inférieure d'une feuille de *Berberis*

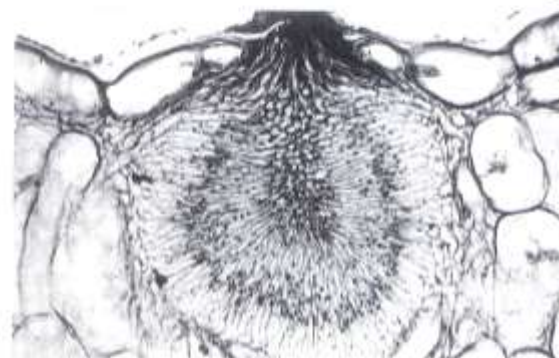
Puccinia graminis : la rouille du blé, pycnium et écium



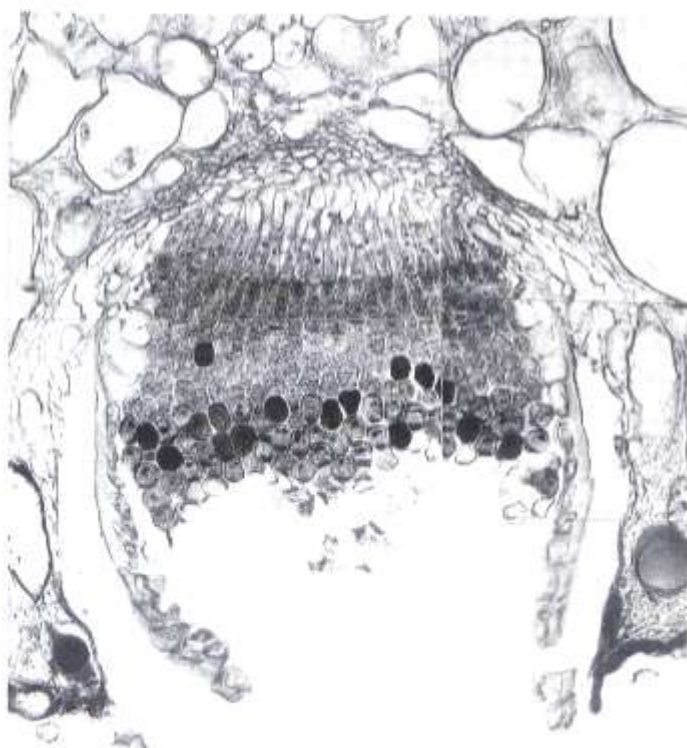
1



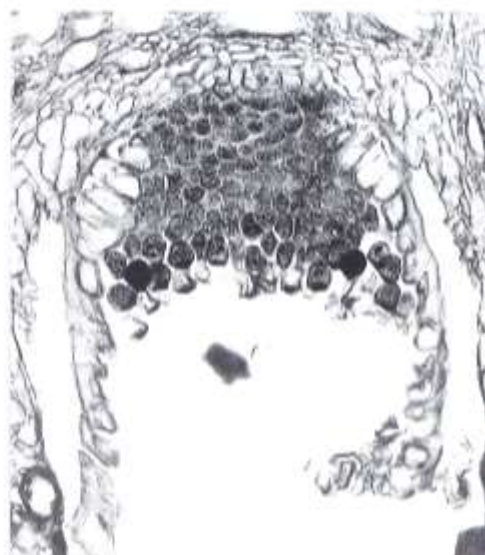
2



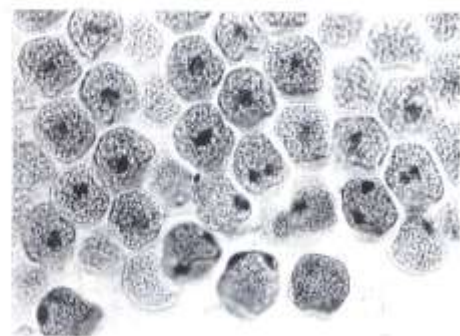
3



5



4



6

Puccinia graminis, Basidiomycètes, *Pucciniaceae*

Sur les feuilles de blé, les éciospores (= dicaryoconidies) germent en un mycélium dicaryotique dont la reproduction asexuée est à l'origine d'un nouveau type de chancre, l'urédium. L'urédium résulte de la prolifération sous-épidermique d'hyphes dicaryotiques qui se désarticulent en cellules à parois épaisses qui finissent par soulever l'épiderme et le rompre (2, 3, 4, 5). Ces "urédiospores" de couleur rouille sont à l'origine du nom vernaculaire du champignon. Ce sont encore des dicaryoconidies ; elles propagent la maladie sur le blé. Leur paroi épaisse leur permet aussi une vie ralentie grâce à laquelle le champignon peut se maintenir longtemps sur place sans accomplir la totalité de son cycle : ce sont des **dicaryo-chlamydo-conidies**. La photo 1 représente une image dans laquelle s'observent deux organes emboîtés (c'est aussi le cas de la photo 6). L'organe extérieur - sur lequel sont localisés les chancres - est la partie basale de la feuille, la gaine ; elle entoure la tige creuse ou chaume, dont la vascularisation est bien visible.

C'est à la fin de l'été qu'apparaissent sur les feuilles de blé d'autres types de chancres, les téliums. Ce sont des taches brunes issues du même mycélium qui a engendré les urédiums mais qui contiennent des éléments désarticulés d'un autre type : les "téliospores" (6, 7).

La téliospore est un court filament bicellulaire entouré d'une paroi épaisse (8). C'est à ce stade qu'a lieu la caryogamie : chaque cellule de la téliospore est un authentique zygote qui se comportera en sporocyste et germera en une baside cloisonnée (phragmobaside) dont 4 stérigmates portent autant de spores, par moitié de signes sexuels différents. Ces **basidiospores** sont les vraies spores. Elles seront disséminées et germeront sur les feuilles d'épine-vinette en hyphes de mycélium primaire.

Conclusion

Le haplobionte est représenté par les basidiospores et tout le mycélium primaire. Le diplobionte débute avec la formation du premier dicaryon.

La fécondation est soit une trichogamie, par l'intermédiaire d'une "**pycniospore**", soit une somatogamie entre cellules banales d'hyphes de mycélium primaire. Il y a 5 phases de dissémination. La différenciation du sexe est haplogénotypique.

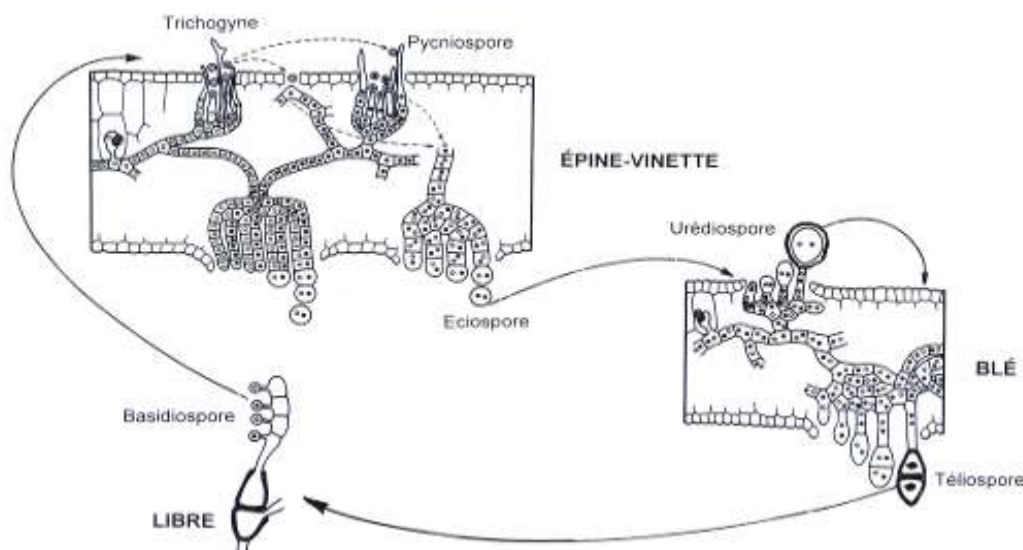
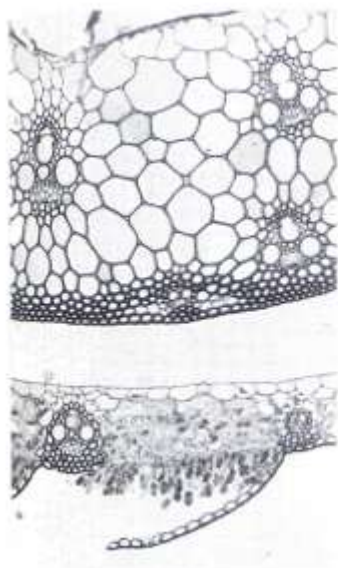


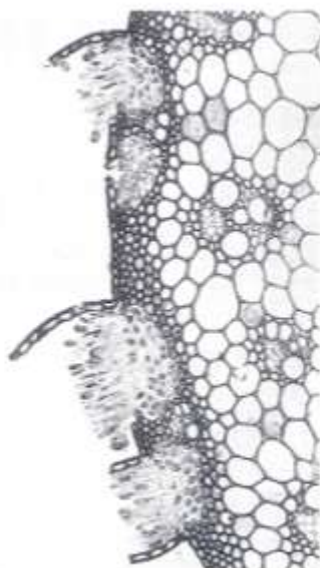
Figure 27 : Schématisation du biocycle de *Puccinia graminis* (d'après Motte)

* Les nombres entre parenthèses indiquent le numéro de la photo de la page de droite

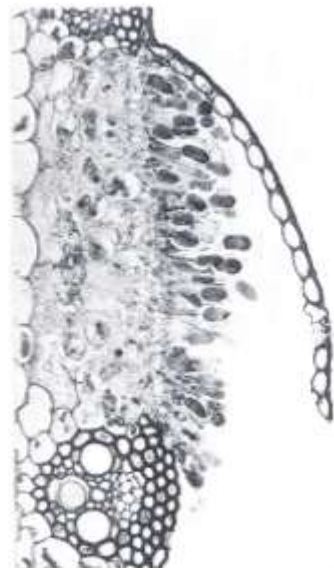
Puccinia graminis: la rouille du blé, uredium et telium



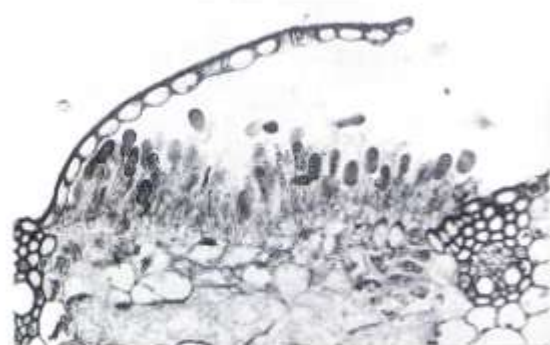
1



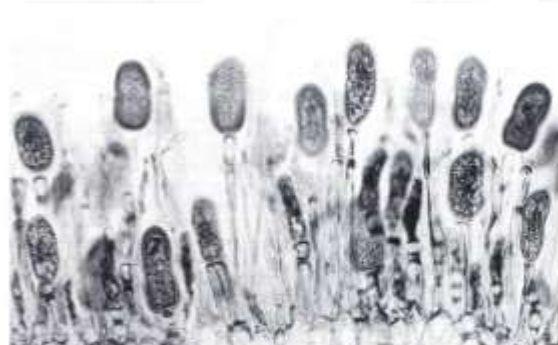
2



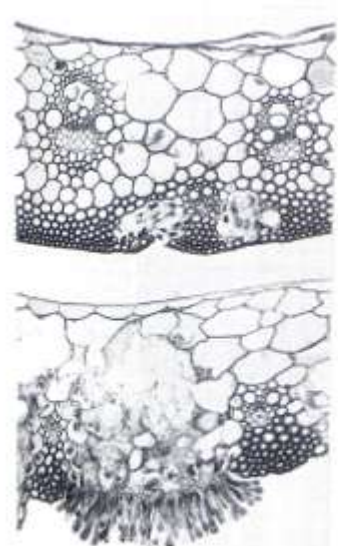
3



4



5



6



7



8

Ascomycètes et Basidiomycètes, Septomycètes

Ascomycètes et Basidiomycètes qui sont les 2 grandes classes de Septomycètes (environ 60 000 espèces et 40 000 espèces respectivement), sont caractérisés par leurs sporocystes qui apparaissent généralement au sein de "fructifications" formées par le mycélium secondaire dicaryotique (figure 29, page 44). C'est au sein de ces "fructifications" que la caryogamie finit par se produire dans des cellules qui prennent alors la valeur de zygotes. La réduction chromatique suit immédiatement et le zygote se comporte en sporocyste.

Chez les Ascomycètes, les spores formées restent à l'intérieur de l'enveloppe du sporocyste qui est un endosporocyste : c'est l'**asque**.

Chez les Basidiomycètes, les spores sont extériorisées et portées à l'extrémité de fins stérigmates formés par l'exosporocyste : c'est la **baside**.

Chez les Ascomycètes, il est fréquent que les spores subissent dans l'asque une division supplémentaire aboutissant à la formation de 8 deutérospores. C'est ce que montrent les photos 1 à 4 qui représentent des asques issus du croisement de deux souches de *Sordaria*, une souche à spores claires, l'autre souche à spores brunes.

La paroi de l'asque, très transparente, est invisible. Les deutérospores, piriformes sont pourvues d'un petit pore germinatif (4). Les photos 2 et 4 figurent quatre des dispositions possibles des deutérospores dans l'asque.

Chez les Basidiomycètes la "fructification" est le carpophore (le chapeau des champignons à chapeau). La caryogamie se produit dans les cellules de l'hyménium qui tapisse les lamelles des champignons à lamelles (coprins, russules, lactaires etc....) ou les tubes des champignons à tubes (bolets etc....).

Les photos 5 à 8 présentent des coupes transversales dans les lamelles d'un *Coprinus*.

Il y a des lamelles longues et des lamelles courtes (5). Dans l'hyménium on reconnaît, à côté de cellules stériles à contenu clair, des cellules à contenu granuleux qui sont des zygotes fonctionnels et des basides qui portent 4 spores à l'extrémité de très fins stérigmates.

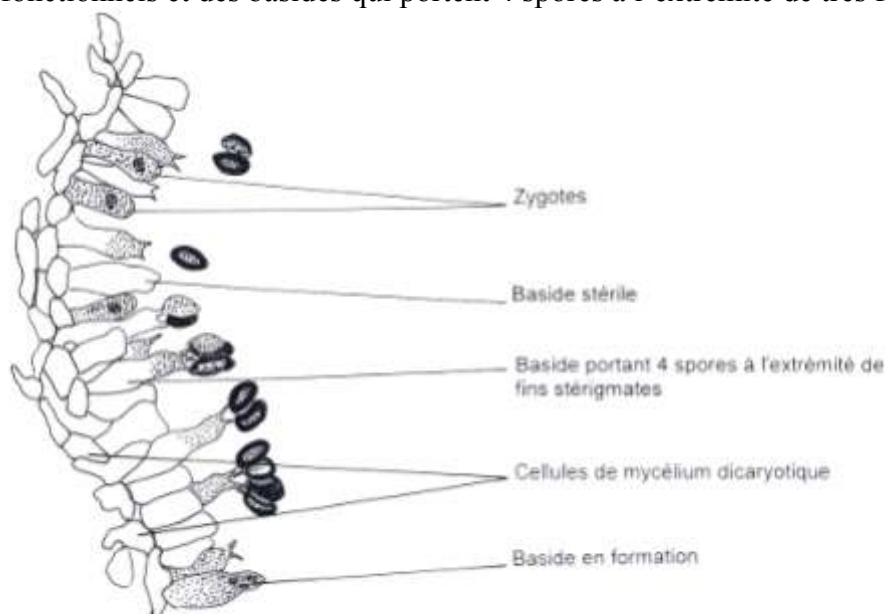
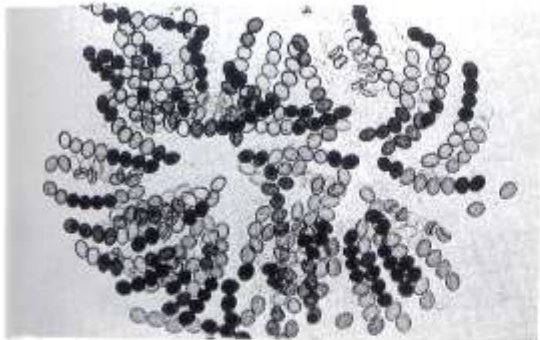
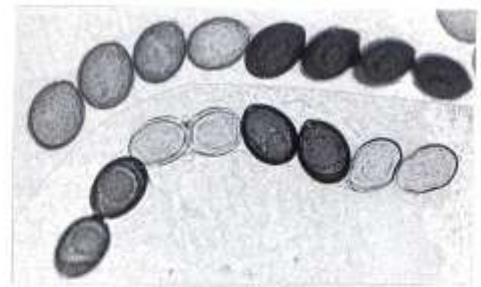


Figure 28 : Portion d'hyménium de *Coprinus*

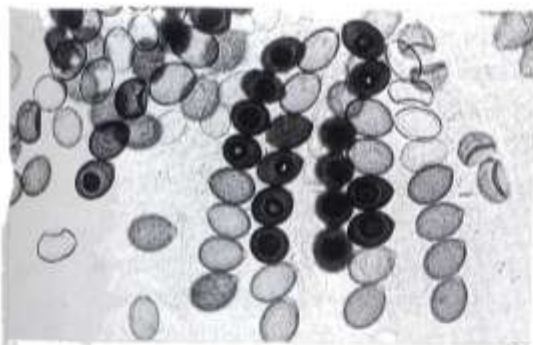
Asques et basides : les sporocystes des Septomycètes



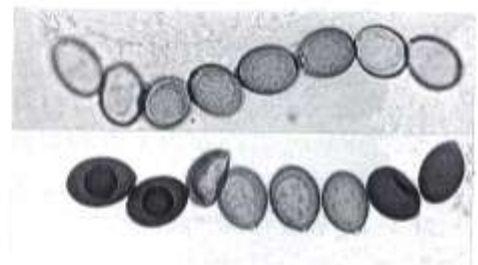
1



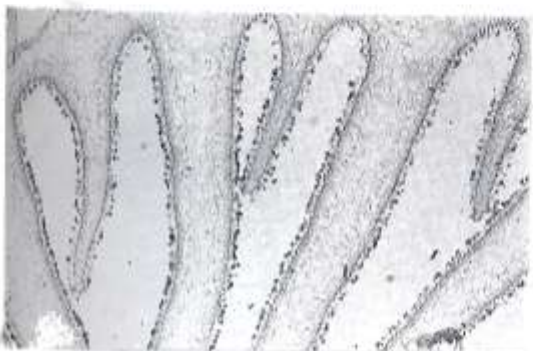
2



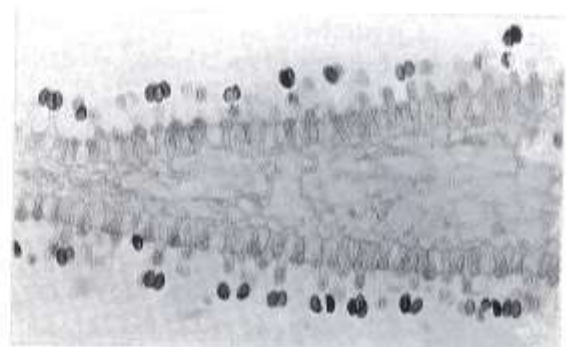
3



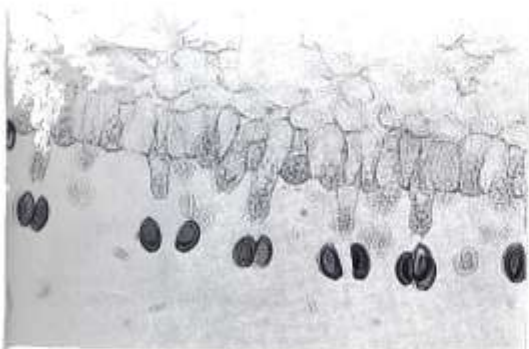
4



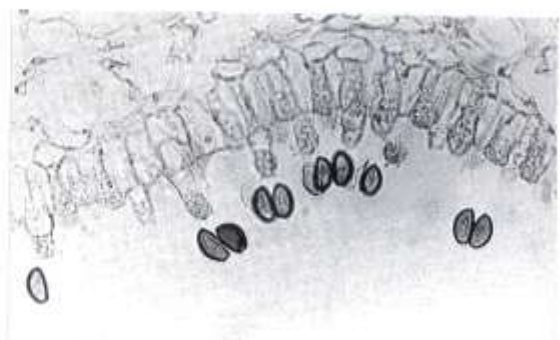
5



6



7



8

Aspergillus repens, Septomycètes, Ascomycètes

Penicillium et *Aspergillus* sont des genres de *Fungi imperfecti* (= Adéломycètes = Deutéromycètes) qui ont été reconnus et nommés à la vue de leurs **phialides** (appareils conidiens) bien avant que leur reproduction sexuée ne soit connue.

L'appareil reproducteur de type *Penicillium* correspond à plusieurs genres (*Eurotium*, *Emericella*). Il est caractérisé par des phialides réunies en pinceaux (figure 30 A) et séparées de l'extrémité du conidiocystophore par un segment intermédiaire, la **métule** (1, 2, 3).

L'appareil conidien de type *Aspergillus* correspond aussi à plusieurs genres (*Carpenteles*, *Eupenicillium*). Il est caractérisé par un appareil conidien qui est un conidiocystophore à extrémité renflée (figure 30 B) sur laquelle sont directement insérées des phialides rayonnantes (4, 5, 6).

La reproduction sexuée est maintenant connue chez un certain nombre de ces formes, mais pas chez toutes. Un nom a été attribué à la forme sexuée et certaines espèces peuvent avoir deux noms, l'un donné à sa forme conidienne, l'autre à sa forme sexuée. Cette situation exceptionnelle est artificiellement maintenue par tradition.

Aspergillus niger est un Ascomycète chez lequel la forme conidienne (4, 5, 6) et la forme sexuée (7, 8) cohabitent fréquemment.

La forme sexuée se présente à l'état de sphérules creuses qui sont un enchevêtrement de filaments septés à l'intérieur desquelles se forment les asques. Dans les asques sphéroïdaux se trouvent, selon l'état, 4 spores ou 8 deutérospores (7, 8). On donne le nom de **cleistothèce** à la "fructification" close qui contient les asques. Chez d'autres Ascomycètes la "fructification" est ouverte par un pore : c'est un **périthèce**. Chez d'autre encore, elle est **largement étalée** en forme de coupe, comme chez les *Pezizes* : c'est une **apothécie**.

Cleistothèce et **périthèce** caractérisent les **Plectomycètes** et les **Pyrénomycètes**, l'**apothécie** caractérise les **Discomycètes**.

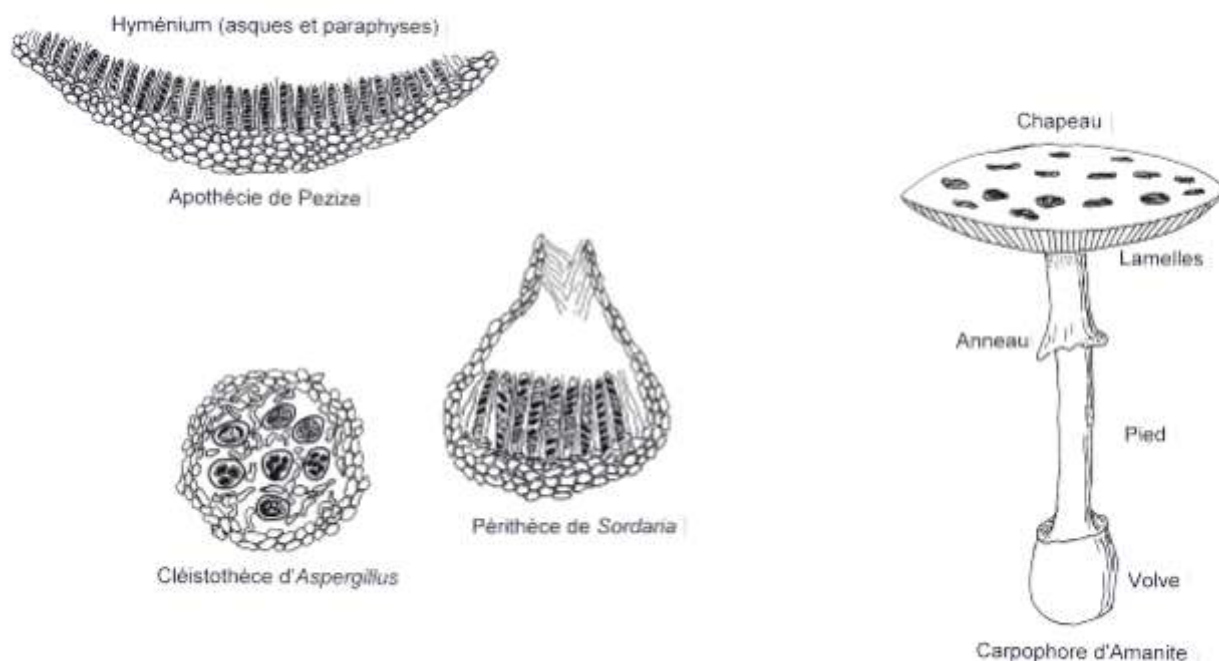


Figure 29 : Différents aspects du carpophore des Septomycètes



Penicillium et *Aspergillus*, Septomycètes

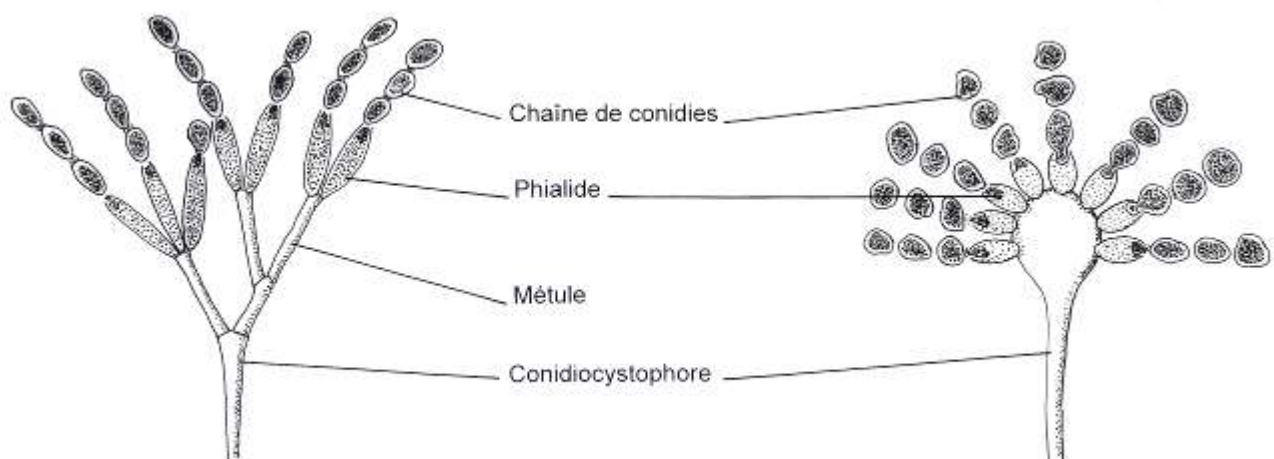
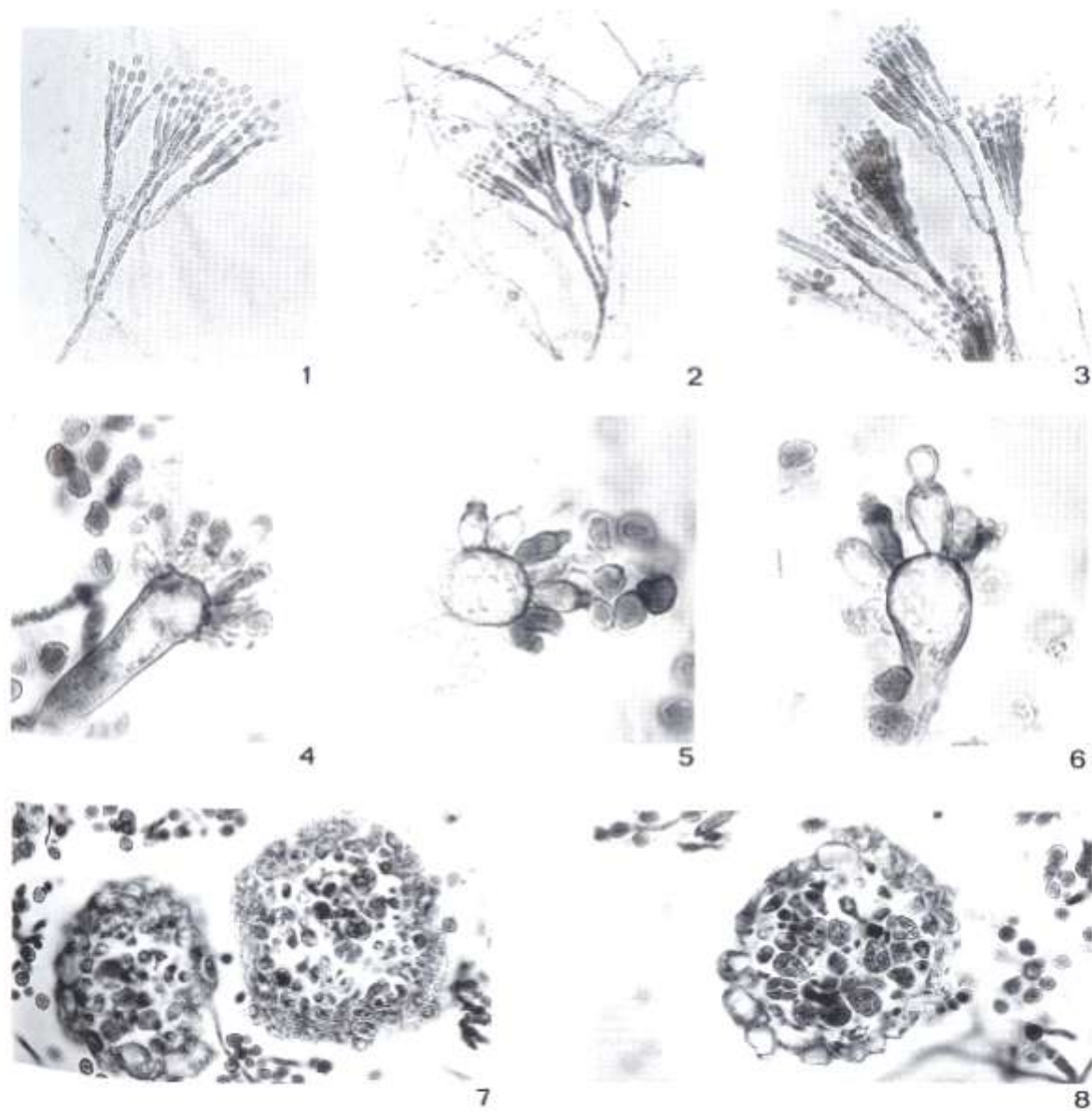


Figure 30 : Appareils conidiens de *Penicillium* A et *Aspergillus* B

Marchantia polymorpha, Bryophytes, Hépatiques

Marchantia polymorpha est une hépatique à corps végétatif (gamétophyte) thalloïde ramifié dichotomiquement et aplati avec une nervure médiane (non vascularisée bien sûr !).

La face ventrale montre deux sortes d'appendices :

des écailles, de structure monoassiale – désignées sous le nom d'amphigastres (que certains auteurs homologuent à des "feuilles") - dont on trouve un équivalent dans certaines parties aériennes, notamment à la base des anthéridiophores (figure 33, page 50),

des rhizoïdes à paroi épaisse pourvue d'épaississements internes (2) à rôle à la fois fixateur et rétenteur d'eau.

La face dorsale présente des structures losangiques régulièrement emboîtées comme des pavés, pourvues d'un pore central. La coupe du "thalle" (3, 4) dévoile que chaque losange correspond à une logette (chambre aérifère) dont le toit, uniassial, présente un ostiole bordé de cellules tandis que le plancher est tapissé de courts filaments dressés, plus ou moins ramifiés, composés de cellules riches en chloroplastes. Chaque logette est une unité ou "cellule assimilatrice".

L'épaisseur du corps végétatif est constituée de grosses cellules d'aspect pavimenteux, non chlorophylliennes, parmi lesquelles se rencontrent de grosses cellules rondes contenant des oléocorps (huiles essentielles) mais aussi des cellules à rôle de soutien dont la paroi montre des épaississements réticulés (3, 4).

Cette structure assez complexe se rencontre jusque dans les chapeaux des anthéridiophores (page 51) et les digitations des archégoniophores (5, 6) qui contiennent en plus des rhizoïdes (6) dont l'origine sera détaillée page 52.

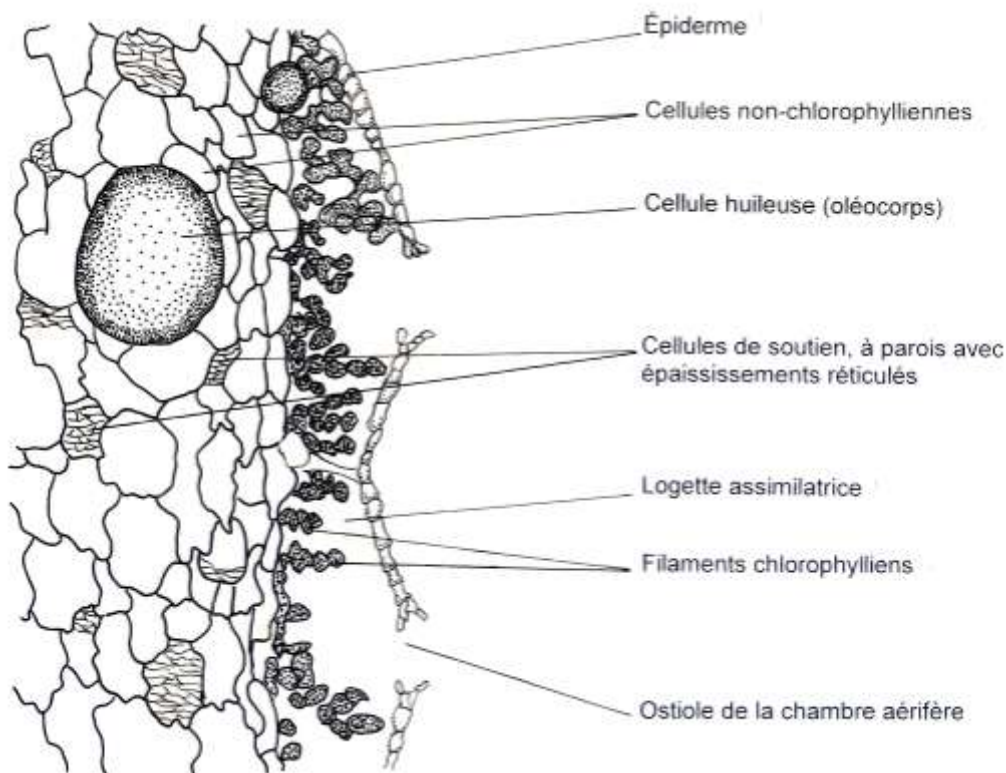
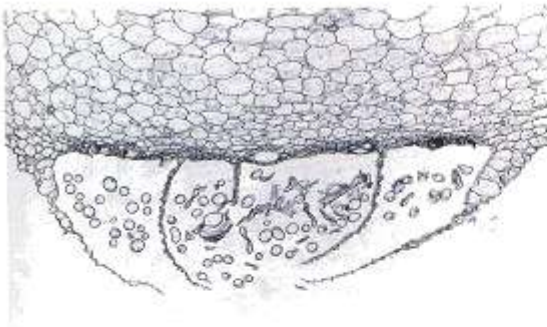
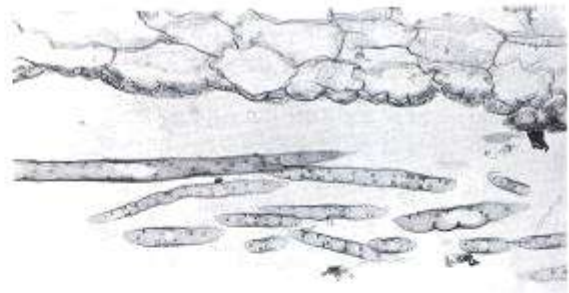


Figure 31 : Schéma d'une portion de coupe transversale du "thalle" de *Marchantia* (face supérieure)

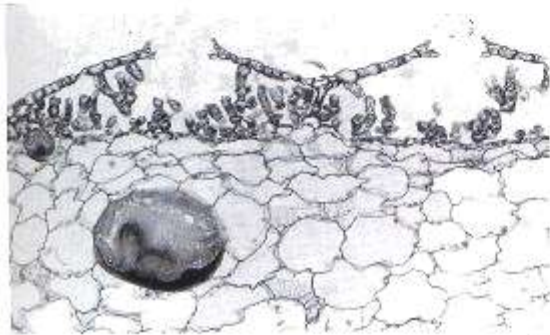
Quelques éléments des tissus gamétophyte de *Marchantia*



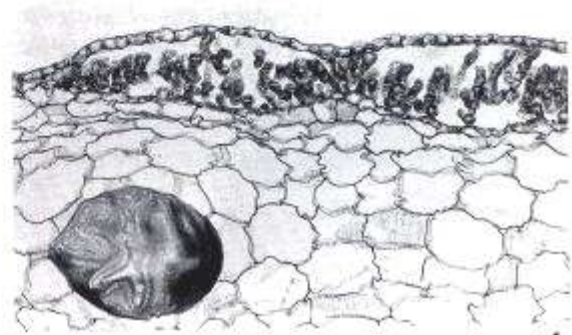
1



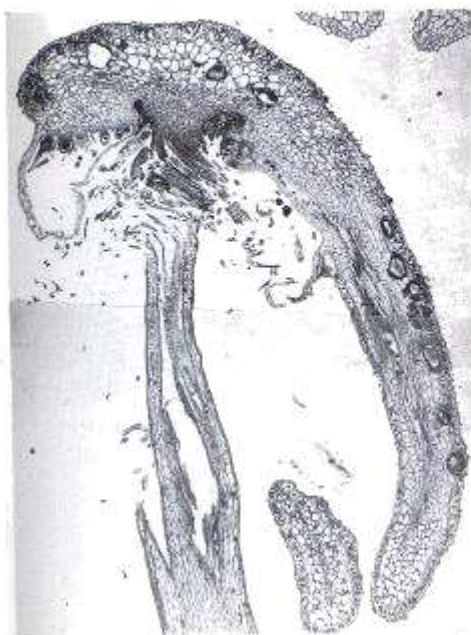
2



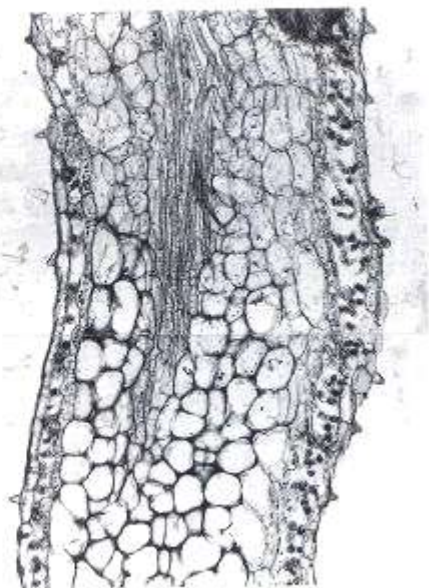
3



4



5



6

Marchantia polymorpha, Bryophytes, Hépatiques

La multiplication végétative se fait à partir d'éléments spécialisés formés dans des corbeilles à propagules. Ces corbeilles à propagules apparaissent çà et là à la face supérieure des gamétophytes. Ce sont d'élégantes petites boîtes de quelques millimètres de diamètre qui élaborent de petits bourgeons, brièvement pédonculés qui au moment de leur libération possèdent déjà en miniature, tous les éléments tissulaires du corps végétatif maternel.

La classification des Bryophytes

Elle est fondée sur les caractères de structure de la capsule sporangiale, ce qui conduit à distinguer 3 classes (figure 32) :

- les Anthocerotes (= *Anthocerotopsida*)

La capsule sporangiale présente une columelle stérile et contient des élatères. Le gamétophyte est thalloïde ;

- les Hépatiques (= *Hepaticopsida*)

La capsule sporangiale est sans columelle mais contient des élatères. Le gamétophyte peut être thalloïde (*Marchantia*) ou feuillé à symétrie bilatérale ;

- les Mousses *sensu stricto* (= *Bryopsida*)

La capsule sporangiale présente une columelle mais ne contient pas d'élatères.

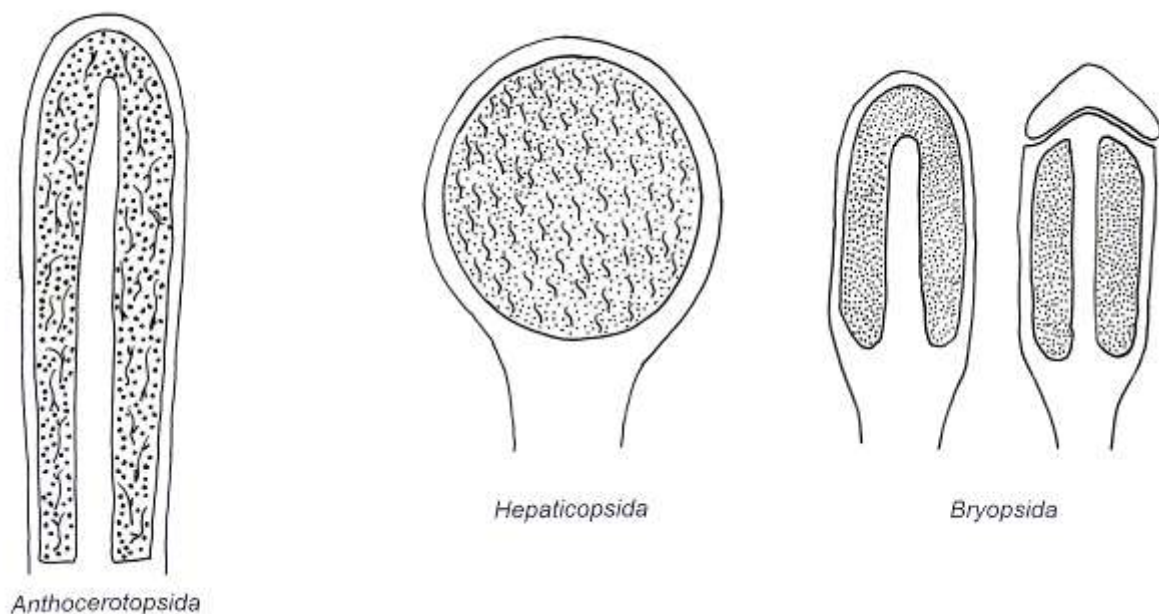
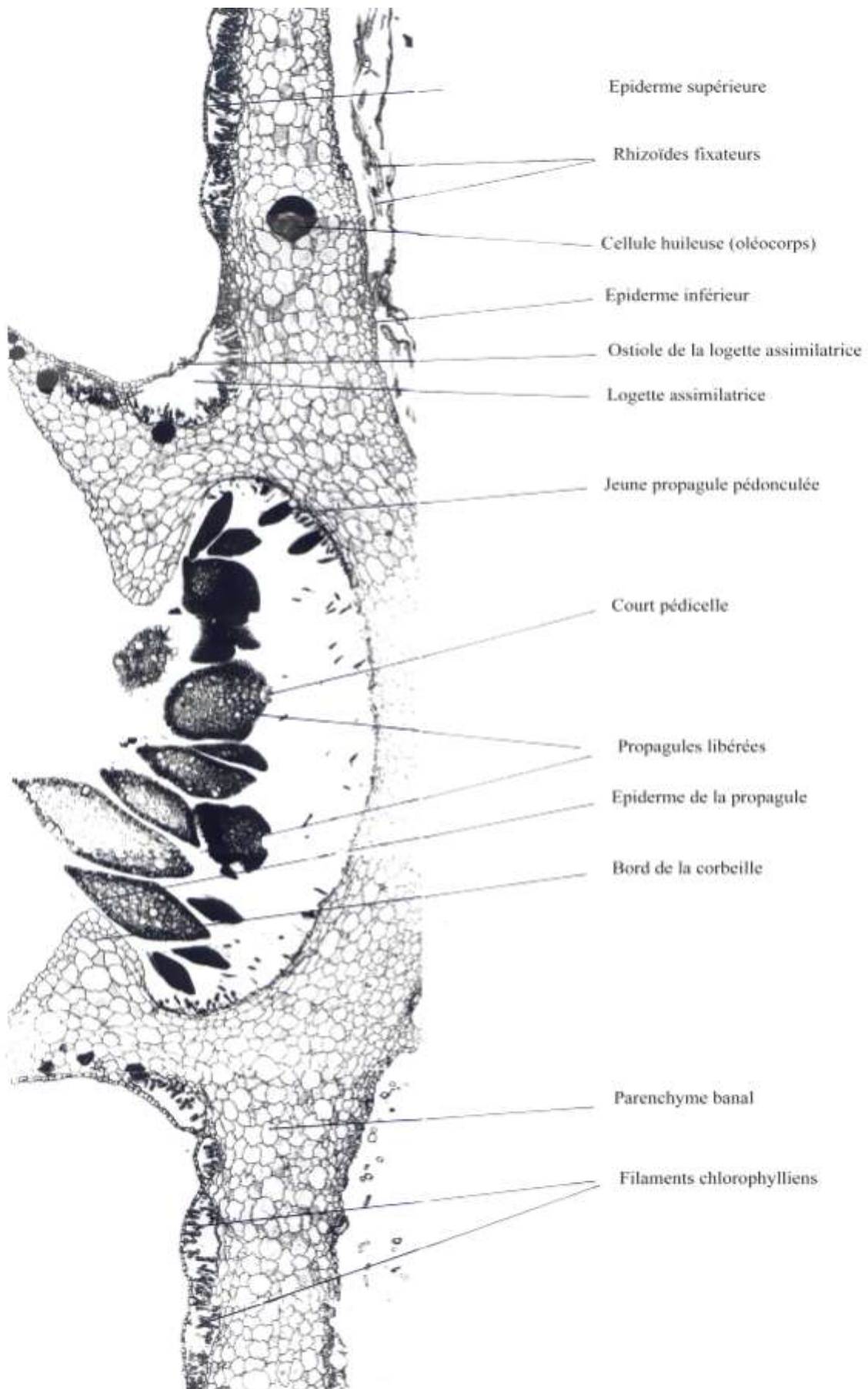


Figure 32 : Les 3 classes de Bryophytes d'après la structure de la capsule sporangiale



Coupe transversale dans une corbeille à propagules de *Marchantia polymorpha*



Marchantia polymorpha, Bryophytes, Hépatiques

Marchantia polymorpha est une espèce dioïque, les sexes sont séparés. Au moment de la reproduction, les gamétophytes ♂ forment des anthéridiophores, ou chapeaux ♂. Ce sont des organes en forme d'ombrelle, de 1 à 2 cm de hauteur avec un pédicelle et un chapeau dont le bord a généralement 8 lobes dans lesquels on retrouve la structure du "thalle".

Les anthéridies se développent dans des cavités qui débouchent par un canal à la face supérieure du chapeau.

Chaque anthéridie a la forme d'un sac à paroi uniassisiale porté par un court pédicelle fixé à la base de la cavité. À l'opposé, au sommet de l'anthéridie, quelques cellules forment un opercule. L'anthéridie est occupée par un tissu gamétogène dont les cellules se sont, au début, divisées activement. Elles se différencient en gamètes ♂ qui sont des zoïdes biflagellés acrocontés et isocontés. La maturation des anthéridies est centrifuge.

Les anthérozoïdes sont expulsés par l'éclatement de l'anthéridie qui les projette à la face supérieure du chapeau dans une goutte de liquide d'aspect laiteux. Ils devront nager pour rejoindre les archégonies que portent les pieds ♀. La distance parcourue est parfois de plusieurs décimètres.

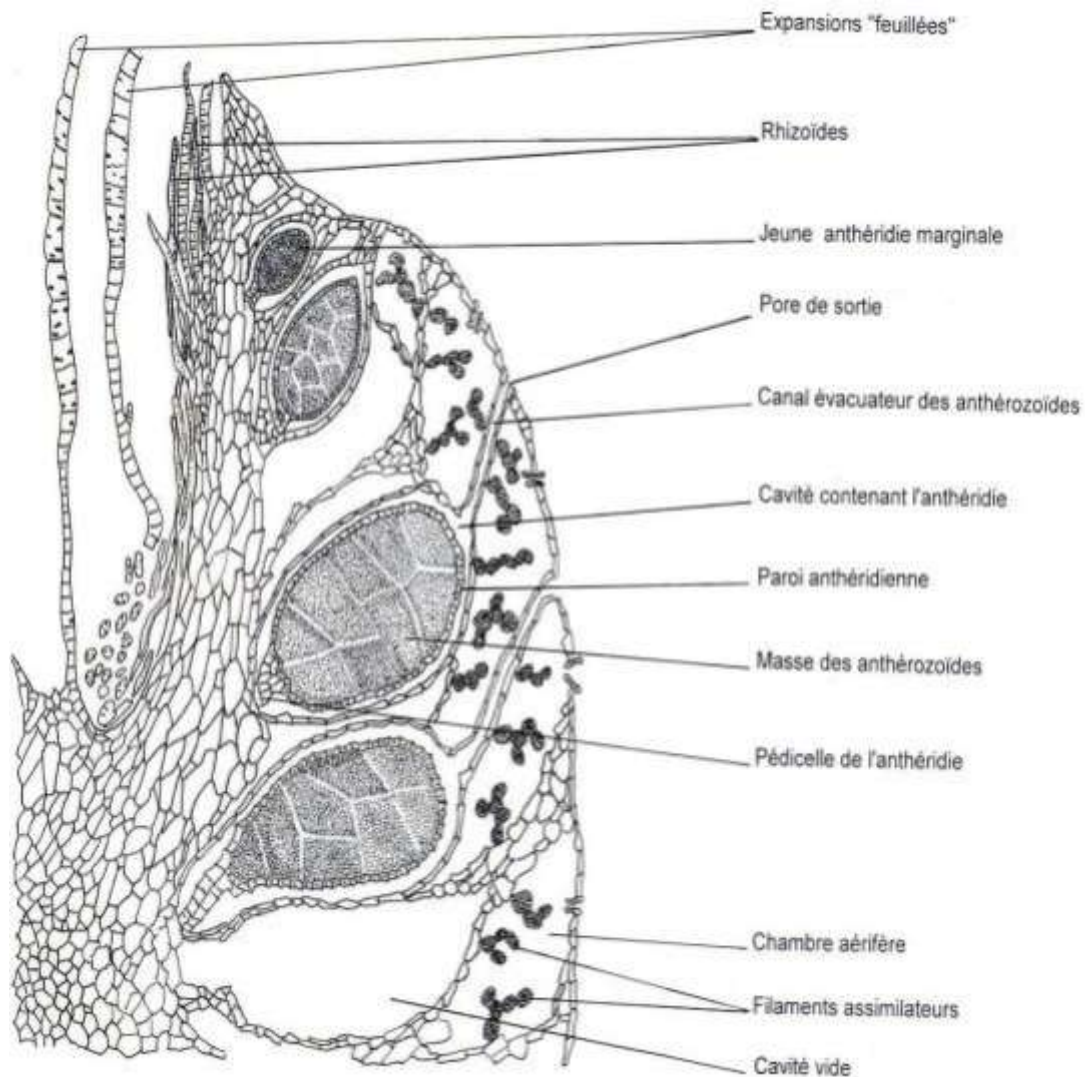
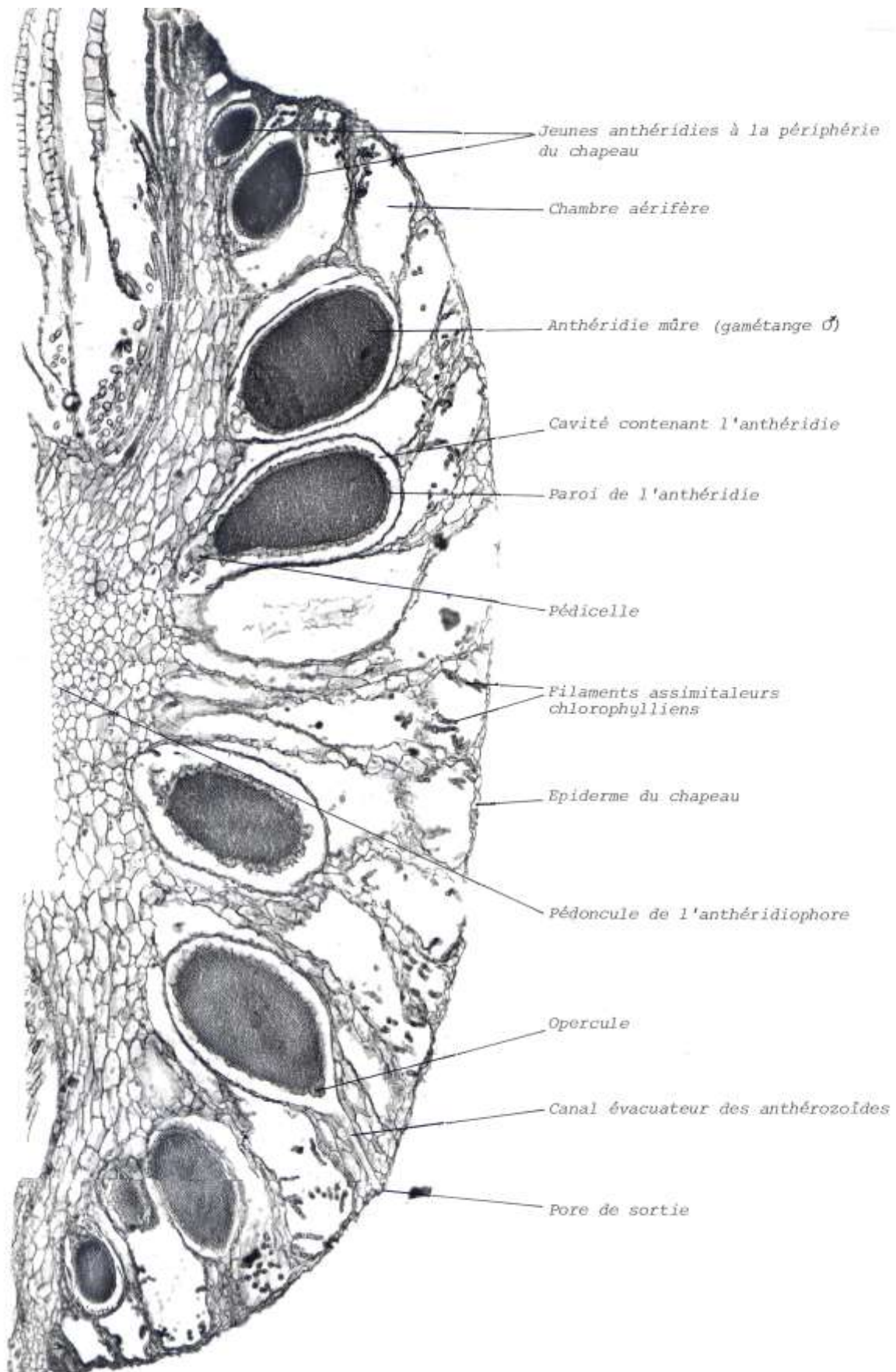


Figure 33 : Schéma de portion de coupe longitudinale de l'anthéridiophore de *Marchantia*

Coupe longitudinale dans l'anthéridiophore de *Marchantia*



Marchantia polymorpha, Bryophytes, Hépatiques

Sur les pieds ♀ apparaissent, au moment de la reproduction, les chapeaux ♀ ou archégoniophores. Ils sont de plus grande taille que les chapeaux ♂, atteignant 3 ou 4 cm. Les bords du chapeau, généralement à 9 lobes sont profondément digités.

Le pied de l'archégoniophore est parcouru de paquets de cellules à rôle de soutien dont la structure est identique à celle des rhizoïdes fixateurs (1, 2) situés à la face ventrale du "thalle". C'est en raison de cette identité que ces éléments de soutien sont aussi désignés comme rhizoïdes. Ces paquets de rhizoïdes se ramifient jusque dans les doigts du chapeau (1, 2). Dans l'épaisseur du chapeau ♀, ces rhizoïdes sont localisés au fond de sortes de gouttières creusées dans les tissus de l'archégoniophore.

Selon le sens d'orientation de la coupe réalisée dans le chapeau ♀, ces paquets de rhizoïdes apparaissent coupés en long (3) ou, au contraire, transversalement (4, figure 35, page 54).

À la face inférieure de la partie centrale du chapeau, pendent des groupes d'archégonies. Chaque groupe de 4 ou 5 archégonies est entouré et protégé par de longues expansions membraneuses (1, 2, 3, 4) constituant **le voile**.

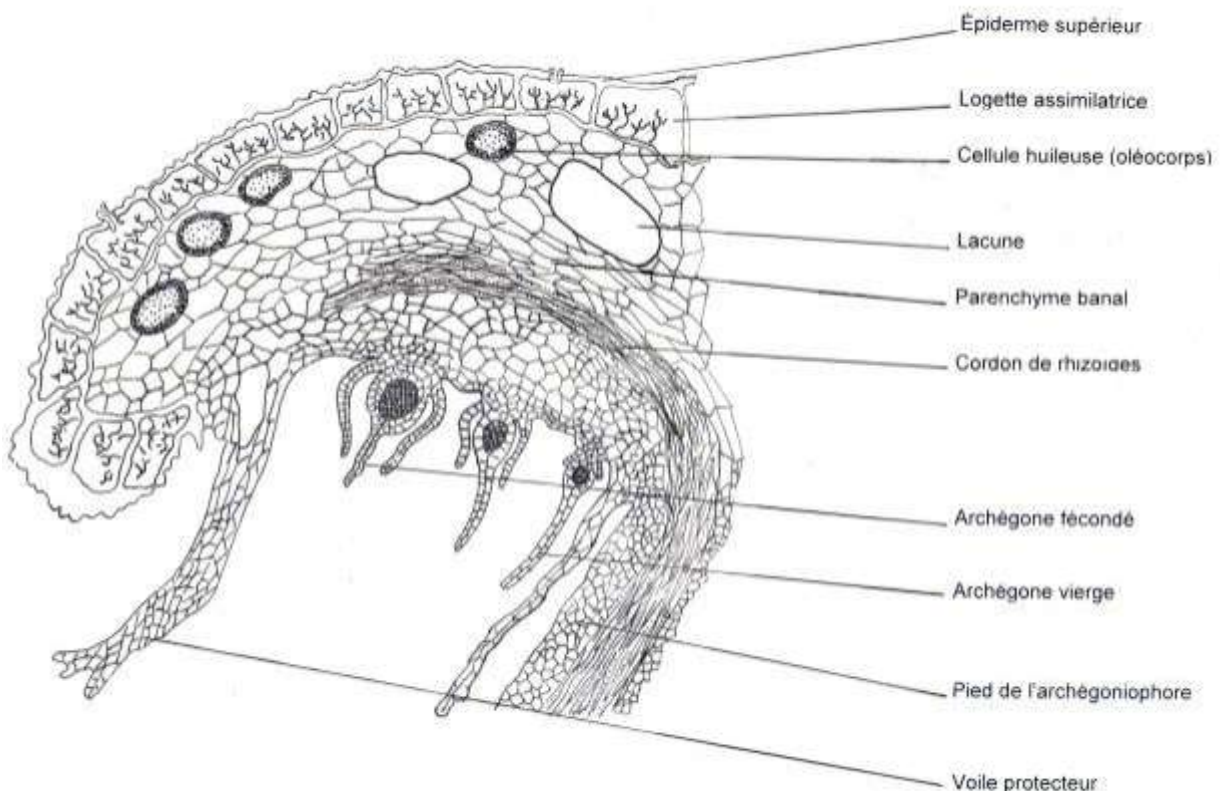
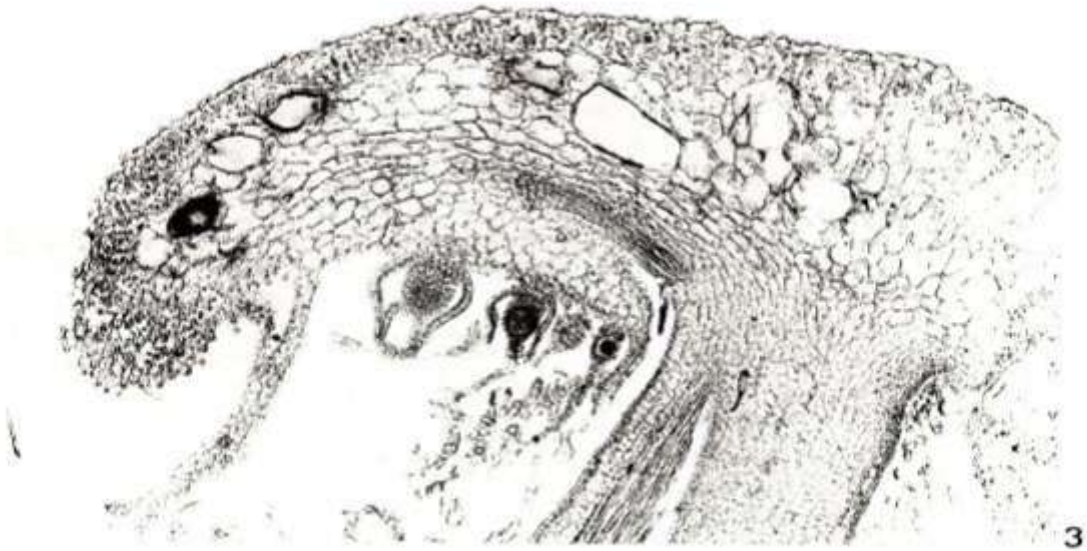
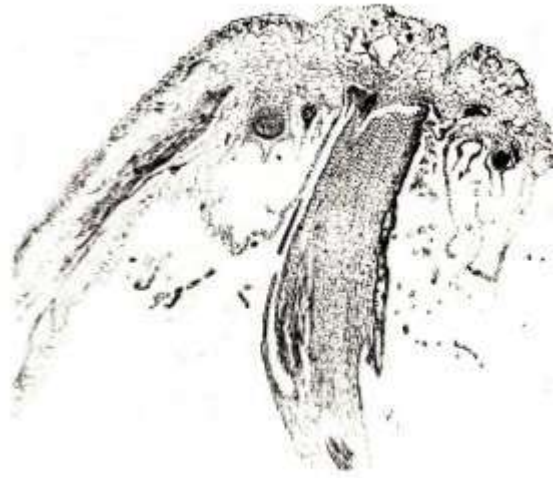


Figure 34 : Schéma de la coupe longitudinale d'un archégoniophore de *Marchantia*

L'archégoniophore (= chapeau femelle) de *Marchantia*



Marchantia polymorpha, Bryophytes, Hépatiques

L'archégone de *Marchantia* est probablement l'un des plus typiques et des plus classiques des Cormobiontes (1, 2).

Il est fixé par un court pédicelle trapu (5). Le ventre, bien individualisé contient l'oosphère. Le col est long, c'est une gaine monoassiale (on dit aussi monostromatique) qui laisse au centre le canal, occupé par des cellules allongées, les cellules du col (3, 4). Celles-ci se gélifient à maturité, laissant libre le canal qu'emprunteront les gamètes ♂ (anthérozoïdes) (6).

Comme chez toutes les Bryophytes, la fécondation est une oogamie.

Dès que le zygote est formé dans le ventre de l'archégone, des cellules du pédicelle qui formaient un simple bourrelet à la base du ventre (2) vont s'accroître et se multiplier pour former autour de l'archégone une **gaine** protectrice (parfois appelée "périanthe") (4, 5, 6, 7).

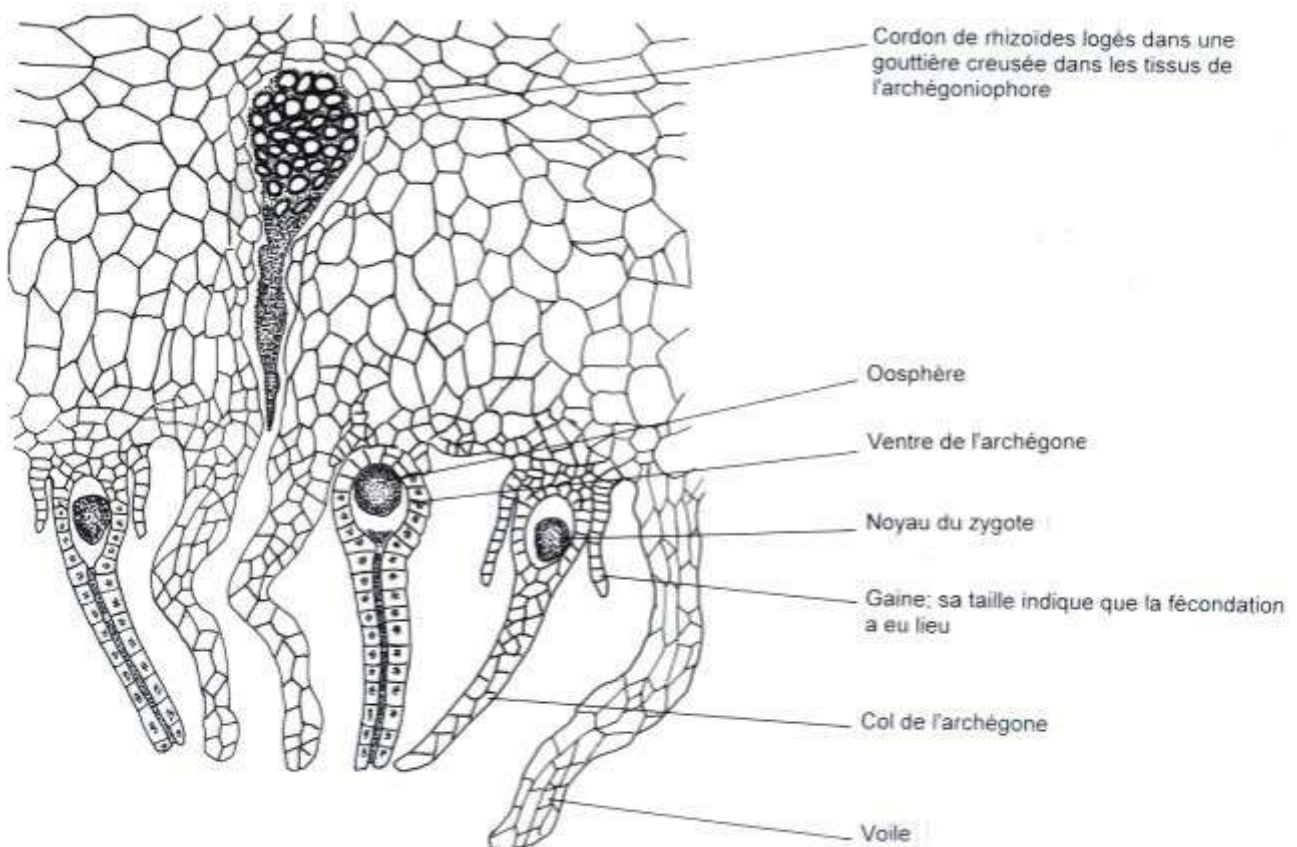
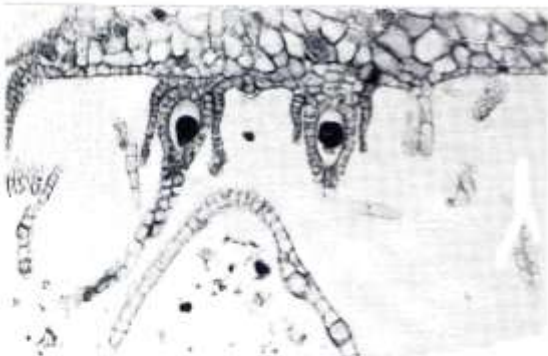


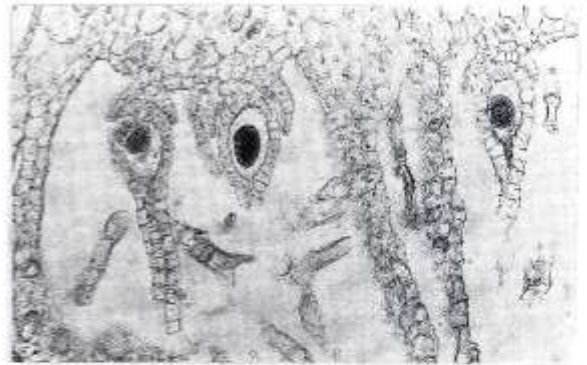
Figure 35 : Archégonies de *Marchantia* à la face inférieure d'un archégoniophore, coupe longitudinale



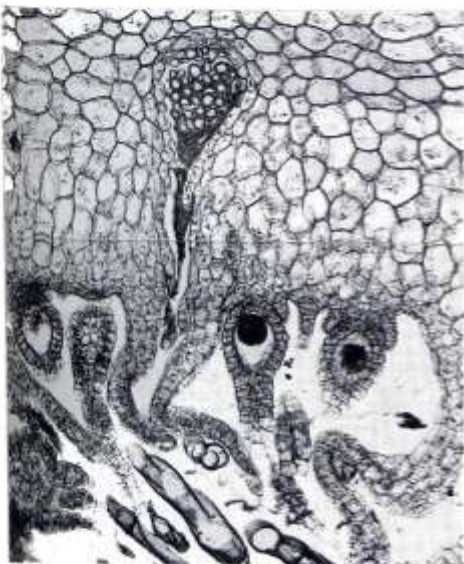
L'archégone de *Marchantia*



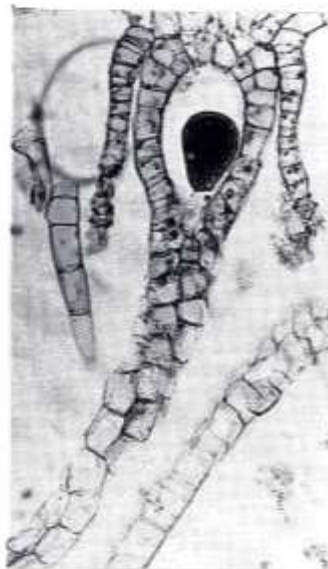
1



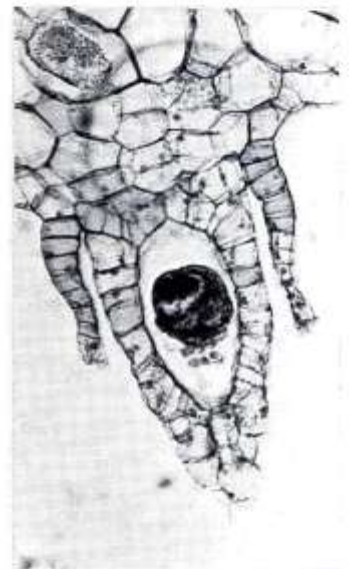
2



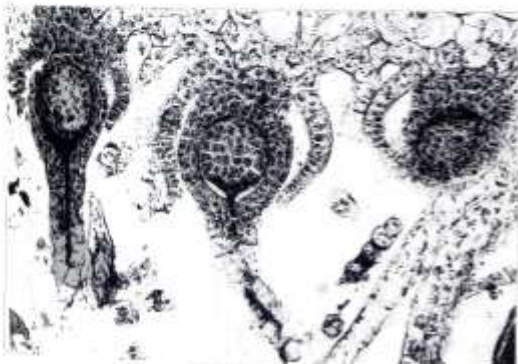
3



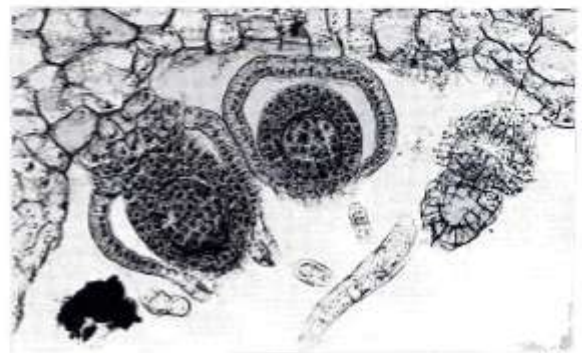
4



5



6



7

Marchantia polymorpha, Bryophytes, Hépatiques

La capsule sporangiale se différencie précocement dans le ventre de l'archégone accrescent. Même dans des stades juvéniles où le col de l'archégone est encore visible (2, 3) tous les tissus de la capsule sont déjà différenciés : la paroi stérile, le tissu sporogène organisé en files parallèles de cellules, le pédicelle, encore court et trapu, le suçoir qui plonge dans les tissus de l'archégoniophore. La gaine qui ne cesse de s'accroître entoure cet ensemble (1, 2, 3).

L'allongement du pédicelle et l'augmentation de taille de la capsule finissent par déchirer la paroi de l'archégone qui se transforme en enveloppe protectrice, le calyptra (= *calyptra*) à l'intérieur de celle déjà réalisée par la gaine.

Les cellules du tissu sporogène (cellules mères des spores) subissent la réduction chromatique, chacune d'elles est à l'origine d'une tétrade tétraédrique de spores (4). Certaines cellules du tissu sporogène échappent à la méiose et se différencient en cellules allongées qui évoluent en élatères. À maturité de la capsule, ces élatères (8) sont des cellules mortes dont la paroi présente des épaississements cellulodiques spirales. Par leurs mouvements occasionnés par la dessiccation, les élatères aident à l'éclatement apical de la capsule (7) et la dispersion des spores.

Le protonéma issu de la germination des spores, peu ramifié, est à l'origine de gamétophytes thalloïdes soit ♂ soit ♀.

Conclusion

Le sporophyte est réduit à la capsule sporangiale et vit en parasite du gamétophyte, largement dominant. La fécondation est une oogamie. La différenciation du sexe est haplogénotypique. La masse disséminée est représentée par les propagules, les gamètes ♂, les spores et les élatères.

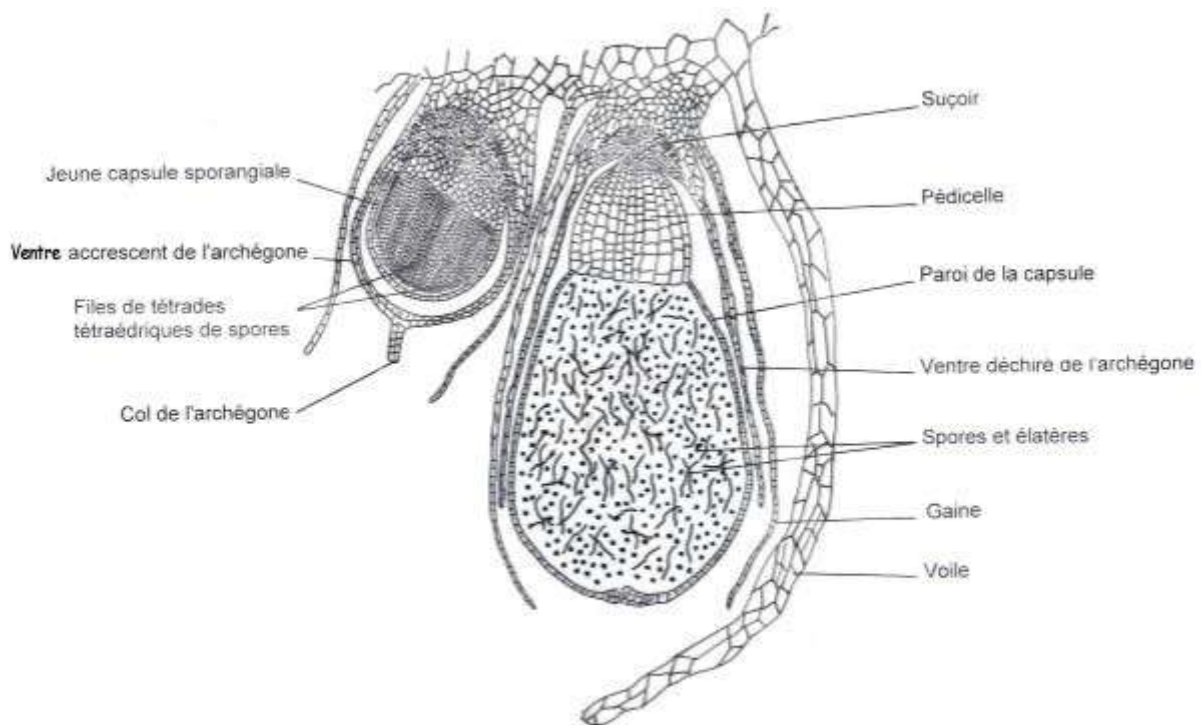
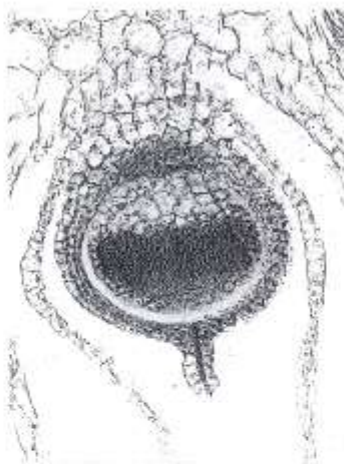


Figure 36 : Capsules sporangiale de *Marchantia*, à la face inférieure du chapeau ♀

La capsule sporangiale (= sporophyte) de *Marchantia*



1



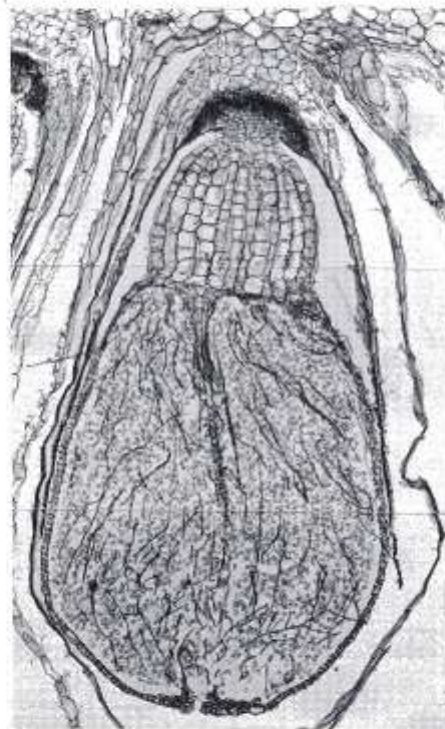
2



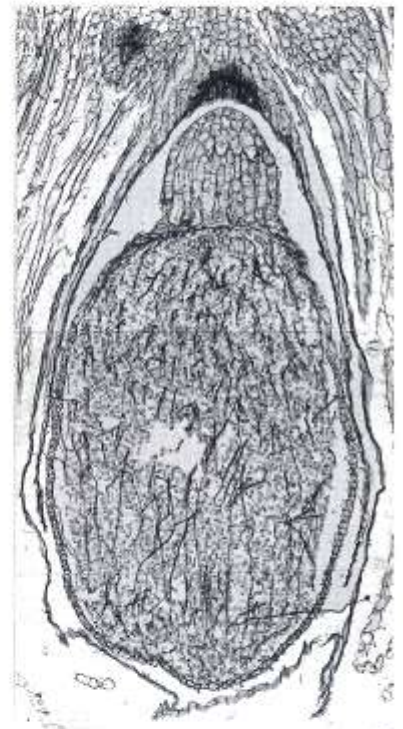
3



4



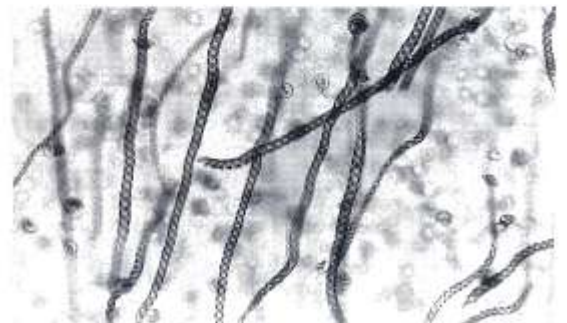
5



6



7



8

Mnium sp., Bryophytes, Mousses

Chez *Mnium undulatum* il y a dioecie ; archégonés et anthéridies sont localisés à l'extrémité élargie en plateau de gamétophores de sexes différents. Sur ces plateaux, entourés de "feuilles" protectrices (= "feuilles" périchaetiales) les gamétanges des deux sexes sont mêlés à des paraphyses (1, 2, 4), poils stériles unisériés à extrémité renflée.

L'archégone des Mousses est un filament de 2 ou 3 mm. Le pédicelle est long (1) et le ventre très peu renflé contient deux cellules : l'oosphère (= gamète ♀) et une cellule dite du canal du ventre (2). Le col est long (1) occupé au centre par les cellules allongées du canal (2).

Les anthéridies sont libres, à l'extrémité des plateaux ♂ (4). Elles sont semblables à celles de *Marchantia*, bien que plus allongées, avec un court pédicelle basal (5) et une ou deux cellules apicales servant d'opercule (6). Leur paroi stérile, monostomatique est visible tant en coupe longitudinale (5, 6) qu'en coupe transversale (8).

Les gamètes ♂ sont des zoïdes biflagellés acrocontés et isocontés. La fécondation est une oogamie. Le jeune sporophyte (3) qui différencie précocement un suçoir, se développe dans le ventre de l'archégone accrescent.

La photo 9 représente une coupe transversale dans une "feuille" de *Polytrichum* qui montre les lamelles chlorophylliennes à la face supérieure.

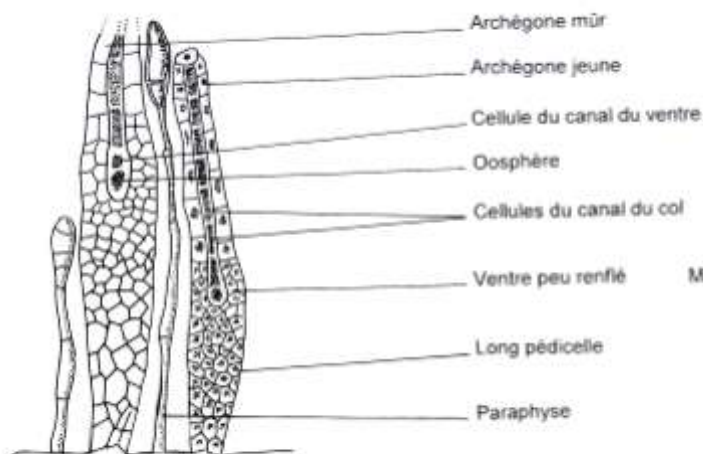


Figure 37 : Archégonés de *Mnium* à l'extrémité d'un plateau ♀

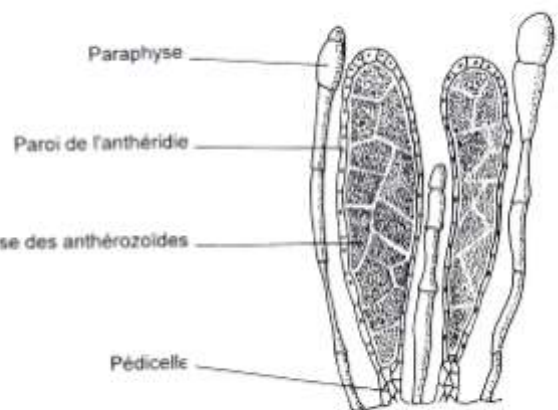
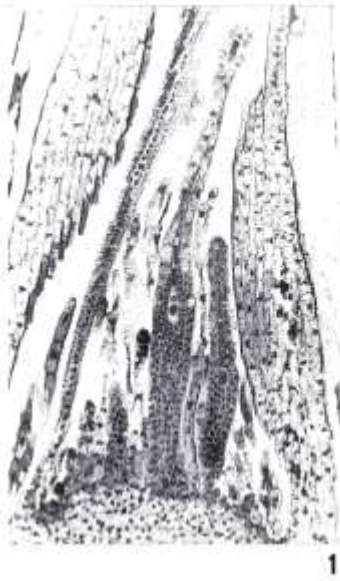


Figure 38 : Anthéridies de *Mnium* à extrémité d'un plateau ♂

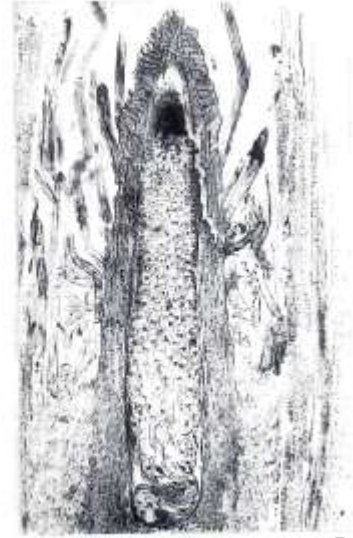
Les gamétanges des Mousses



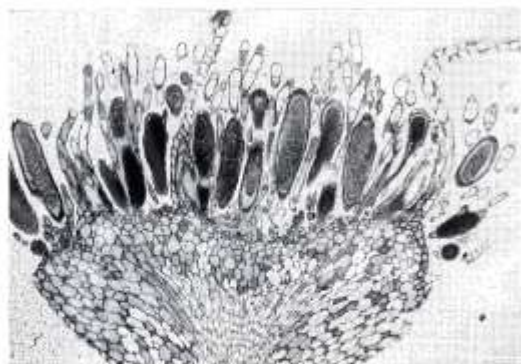
1



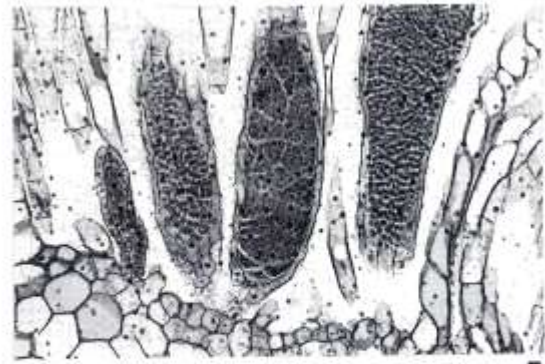
2



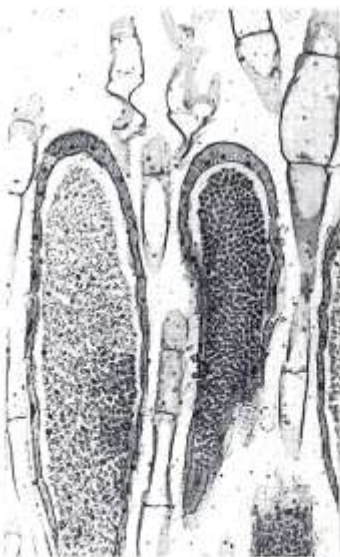
3



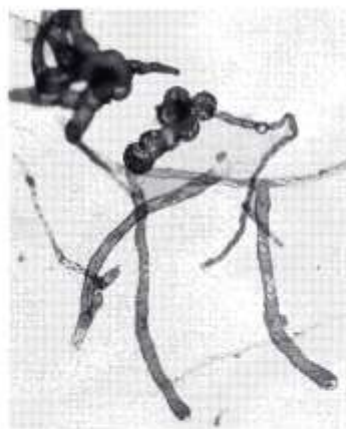
4



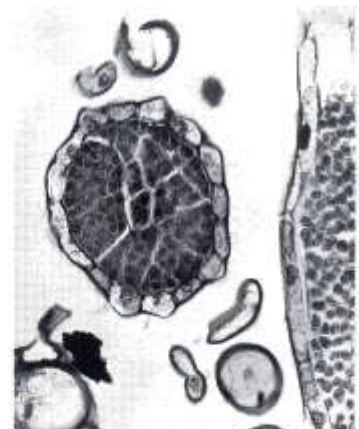
5



6



7



8



9

Mnium undulatum, Bryophytes, Mousses

L'ensemble du sporophyte constitue le **sporogone**, dans lequel on peut reconnaître trois régions :

- un **suçoir** (= haustorium) qui plonge dans les tissus du gamétophyte et autour duquel ce dernier édifie la **vaginule** qui sert d'enveloppe à la base de la soie ;
- un **pédicelle** où **soie** qui résulte de l'allongement de la base du sporophyte. Cet allongement provoque la déchirure du ventre de l'archégone dont le sommet, portant le col, sera entraîné par la croissance de la soie à l'extrémité de laquelle il reste attaché, constituant la **coiffe** ou **calyptra** (= calyptra) qui est haploïde puisque dérivant de l'archégone ;
- une **capsule sporangiale** de structure complexe qui se différencie à l'extrémité de la soie et dont le sommet reste encapuchonné par la coiffe.

La **capsule sporangiale** est une petite urne dont la base renflée constitue l'apophyse. L'épiderme de cette urne porte de véritables stomates qui, comme chez tous les végétaux vivants, sont l'apanage du sporophyte. Les tissus sous-épidermiques sont chlorophylliens. Le sporogone n'est donc pas entièrement parasite du gamétophyte. Un manchon de tissu sporogène se forme autour d'une columelle centrale stérile. La méiose interviendra au sein de ce tissu sporogène dont chaque cellule sera à l'origine d'une tétrade de spores à paroi épaissie et ornementée.

Le sommet de la capsule, protégé par la coiffe, se différencie en opercule, sorte de chapeau conique dont un dispositif d'abscission facilite la chute. Sous l'opercule, le parenchyme se résorbe en cavité sous-operculaire. Certaines cellules non résorbées (ou ce qu'il en reste) participent à la formation des dents du péristome (de forme caractéristique et en nombre fixe pour chaque espèce) qui bordent l'ouverture du sac sporifère.

La dessiccation est à l'origine de la chute de la coiffe et de l'opercule, de l'ouverture du péristome et de la dispersion des spores.

Conclusion

Le biocycle dibiontique est à gamétophyte dominant. La fécondation est une oogamie. La masse disséminée est réduite aux spores. Il n'y a pas de reproduction asexuée. La différenciation du sexe est haplogénotypique. La capsule sporangiale est un sporangie : un eusporangie de type particulier.

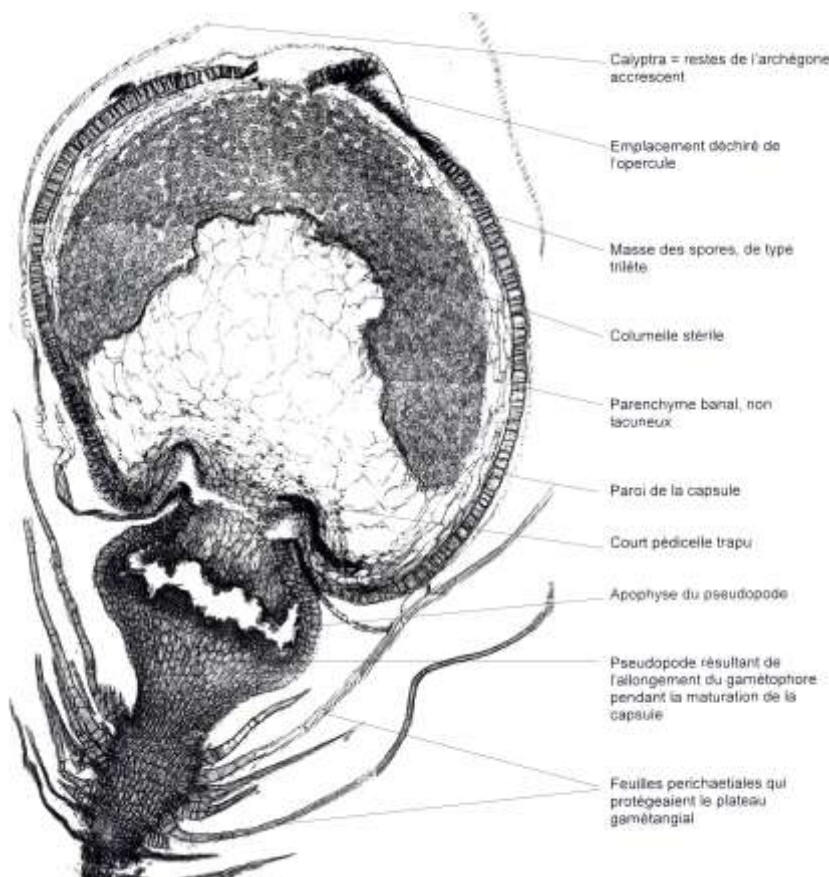
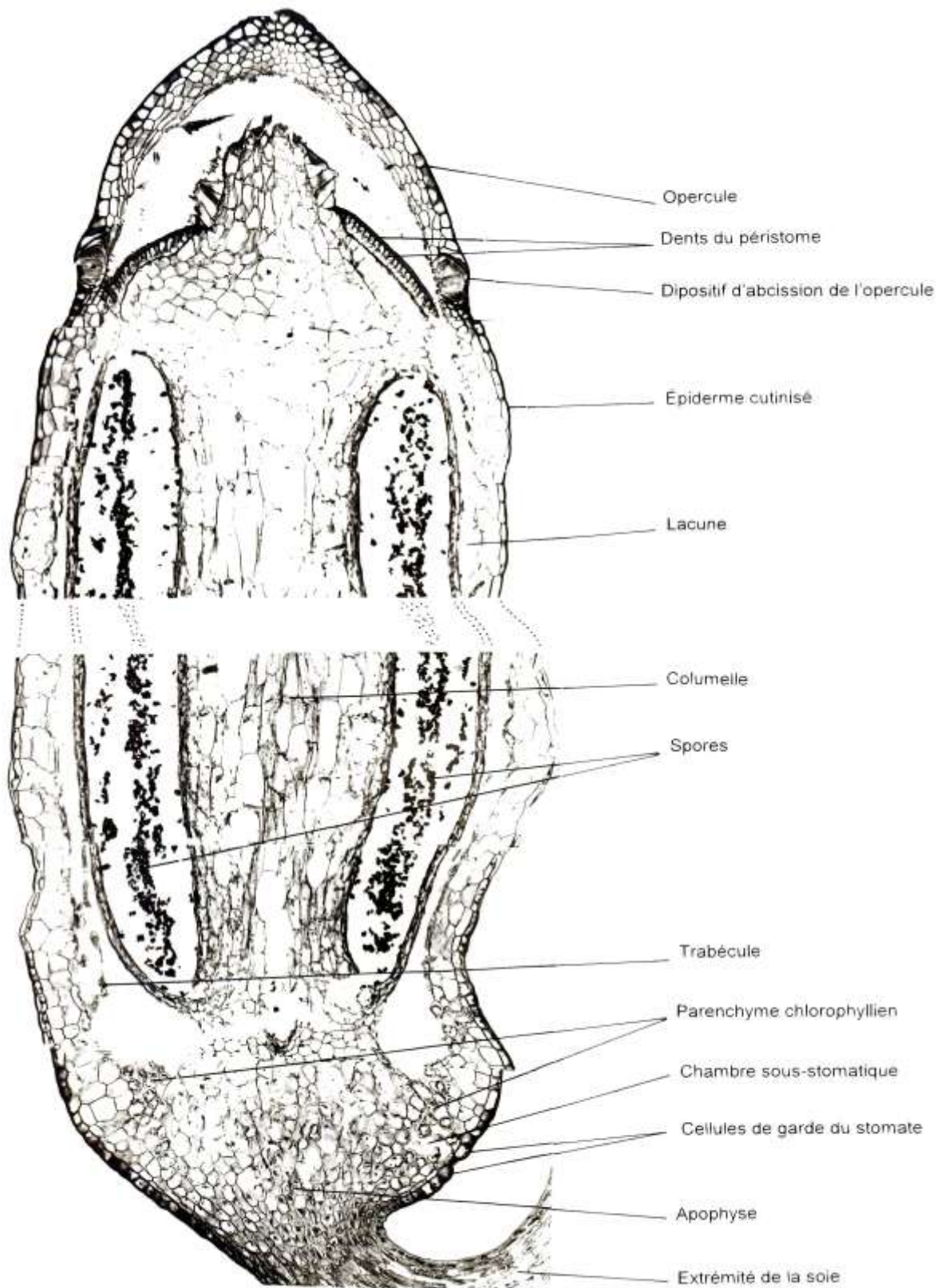


Figure 39 : Coupe longitudinale dans une capsule sporangiale de *Sphagnum*

Coupe longitudinale dans une capsule sporangiale de *Mnium*,
coiffe enlevée



L'eusporange des Ptérophytes

L'eusporange est caractérisé par une paroi pluristrate (1, 2), un pédicelle court ou absent, un tapis nourricier qui est une dépendance de la paroi (et non pas du tissu sporogène comme celui du leptosporange) et jamais d'indusie. Le nombre de spores produites par les eusporanges est toujours élevé, de l'ordre de quelques centaines (et jusqu'à 1 million chez *Isoetes*). Fréquemment l'anneau de déhiscence est absent des eusporanges : c'est le cas de ceux de *Ophioglossum* (1) et *Botrychium* (2).

La fougère *Osmunda* présente des sporanges dont les caractères sont intermédiaires entre ceux du leptosporange et de l'eusporange (3, 4) : le pédicelle est court et le sporange est plutôt massif, il n'y a pas d'anneau de déhiscence et les spores sont nombreuses (de 128 à plus de 500) comme chez celui-ci ; la paroi du sporange mûr est unistrate, le tapis est d'origine sporogène comme chez celui-là. La photo 4 représente une coupe de sporange d'*Osmunda* avant la méiose alors que dans la photo 3, la méiose a eu lieu et les spores sont encore réunies en tétrades tétraédriques.

Ce qui vient d'être mentionné à propos de l'eusporange des fougères est valable pour le sporange de tous les autres végétaux vasculaires. Les sporanges d'*Equisetum* (1, 2, page 69), *Selaginella* (1, 2, page 72) ou *Lycopodium* sont d'autres exemples typiques d'eusporanges.

Il en est de même des sacs polliniques des Angiospermes comme *Lilium* (5) ou des Gymnospermes tel *Pinus* (7, page 77).

Quant au nucelle des plantes à ovules qui est le sporange ♀ (mégasporange) de ces végétaux, c'est lui aussi un eusporange mais il est indéhiscent et tégumenté.

Aperçu sur la classification des Végétaux vasculaires

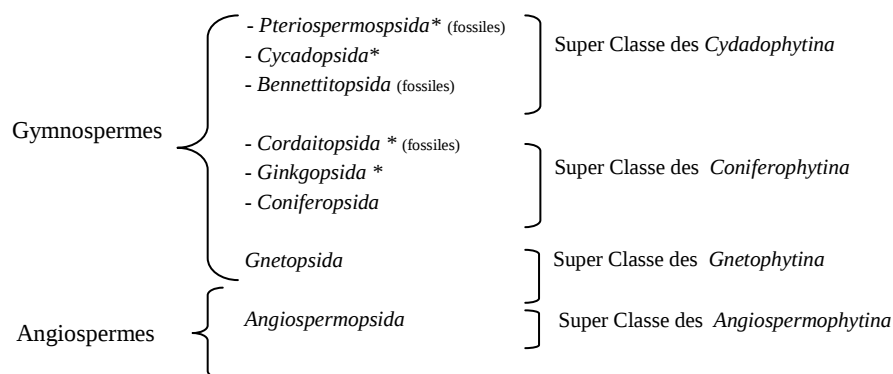
La classification ancienne toujours classique reconnaît deux grands embranchements :

- les **Pteridophytes** ou Cryptogames vasculaires ;
- les **Spermatophytes** (= Spermaphytes = Phanérogames) avec deux sous-embranchements :
- les **Gymnospermes** à ovules nus, les **Angiospermes** à ovules enfermés dans des carpelles.

Entre les deux était placé le groupe des Ptéridospermales (= Fougères à graines) qui montre des relations étroites entre Fougères et plantes à ovules.

La classification moderne, phylogénétique, reconnaît 4 embranchements :

- **Psilophyta**, presque toutes fossiles, avec deux genres vivants seulement dont *Psilotum* ;
- **Lycophyta** avec de nombreuses formes fossiles comme les *Lepidodendron* du Primaire. Parmi les genres vivants : *Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes* ;
- **Sphenophyta** avec de nombreuses formes fossiles et un seul genre vivant : *Equisetum* ;
- **Pterophyta**. C'est un très vaste embranchement qui groupe à la fois les Fougères, sous-embranchement des *Pterophytina* (= *filicophytina*) et les Phanérogames (sous-embranchement des *Spermatophytina*), ce dernier avec 8 classes :



* Préphanérogames selon Emberger

L'eusporange des végétaux vasculaires

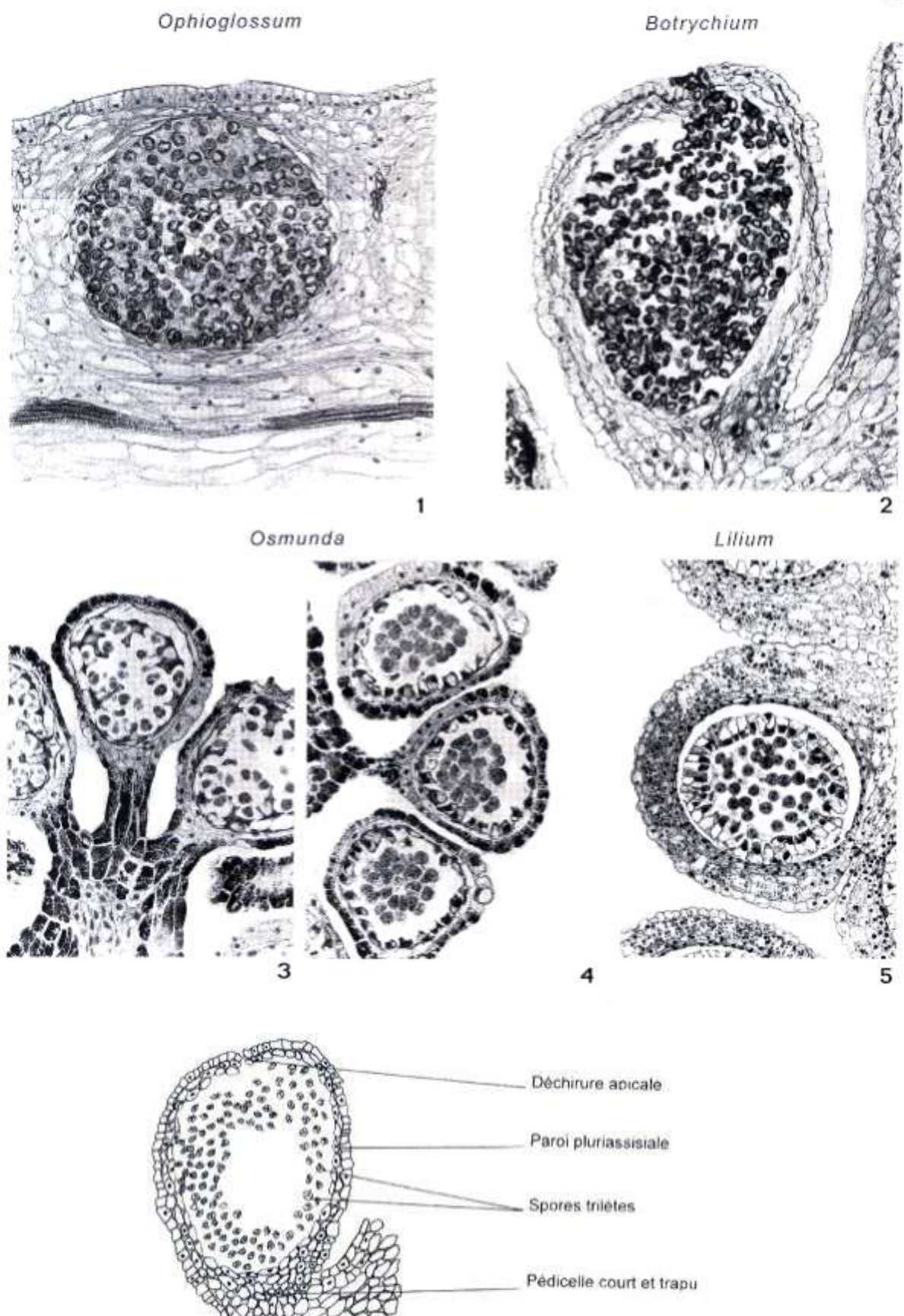


Figure 40 : Schéma d'un eusporange de *Botrychium*

Fougères leptosporangées, Filicales

Cet ordre groupe environ 800 espèces abondantes dans les régions tropicales où elles représentent un élément important de la végétation.

Les sporanges, toujours localisés à la face inférieure des frondes sont rarement solitaires (*Acrostichum*), ils sont presque toujours réunis en sores qui sont de petits bouquets protégés ou non par un repli épidermique appelé indusie (1, 2). La forme des indusies est assez variée et joue un rôle en systématique, dans la caractérisation des espèces.

Chez *Cyathea* qui est un genre intertropical de fougères à port arborescent, certaines espèces présentent une indusie en forme de coupe (2).

Le leptosporange (du grec *leptos* = filament) est caractéristique des espèces de ce groupe. Il est typiquement issu d'une seule cellule initiale. Le plus souvent, il est porté par un pédicelle long et grêle (3, 4) et à maturité, sa paroi est monostromatique, formée d'une seule assise de cellules (5, 6). Le tapis nourricier, d'origine interne, comme le tissu sporogène, ne persiste jamais. Le nombre de spores produites, toutes identiques (isosporie), est peu élevé, rarement plus de 64.

Fréquemment certaines cellules de la paroi sont différenciées en assise mécanique. Les cellules de l'assise mécanique peuvent être en nombre réduit - 4 cellules seulement (5), dix cellules (6) - ou former un anneau discontinu (3, 4). Ces cellules ont leurs parois radiales et tangentielle profonde, fortement épaissies de lignine (7, 8) et rendues rigides, indéformables. Leur paroi externe tangentielle est restée cellulosique, sensible à la sécheresse et à l'humidité. Par temps sec, ces parois cellulaires se rétrécissent (7, 8). La sommation de ces raccourcissements élémentaires provoquera, en même temps qu'une inversion de courbure (5, 6) la déchirure brutale de la paroi et l'expulsion violente des spores.

Il est facile et démonstratif d'observer cela sous la loupe binoculaire (réaliser un frottis de sporanges sur une lame de verre) à partir de matériel conservé dans l'alcool dont la dessiccation est assez rapide.

Dans le sore, les sporanges peuvent arriver à maturité tous en même temps. Ce type, considéré comme relativement primitif, caractérise les **simplices**. Chez d'autres, les sporanges mûrs en premier sont ceux du centre du sore. Ce développement graduel caractérise les **gradata**. L'état le plus évolué est celui dans lequel différents états de maturation existent sans ordre, dans le même sore ; il caractérise les **mixtae**.

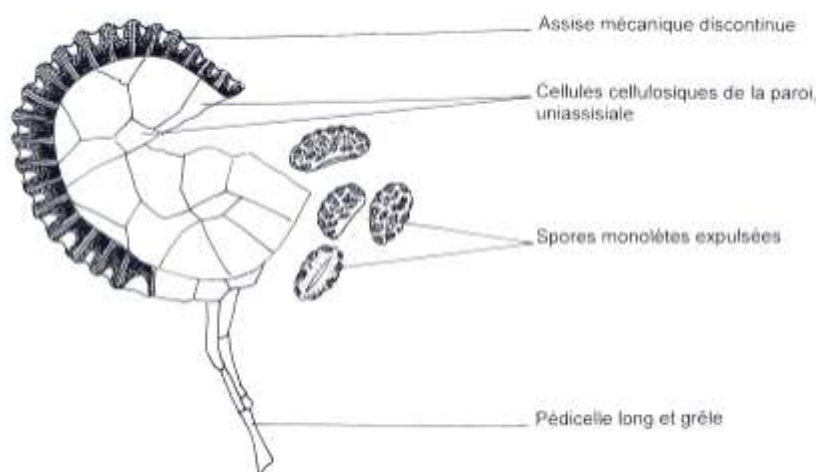
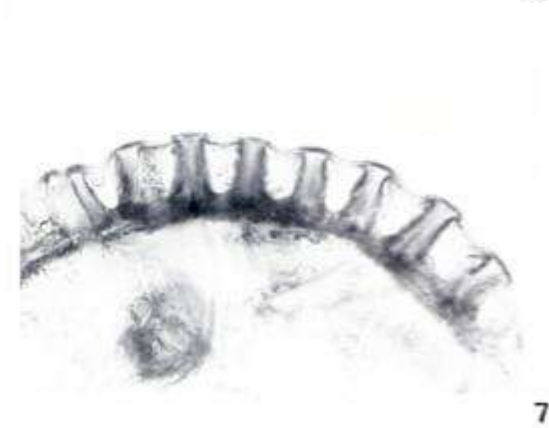
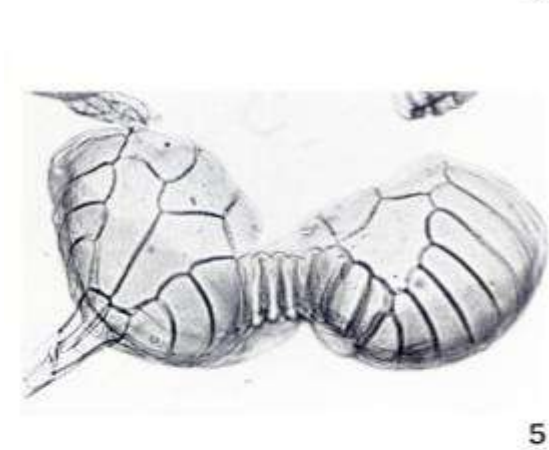
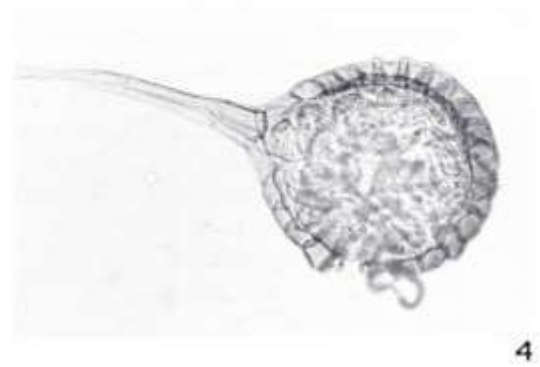
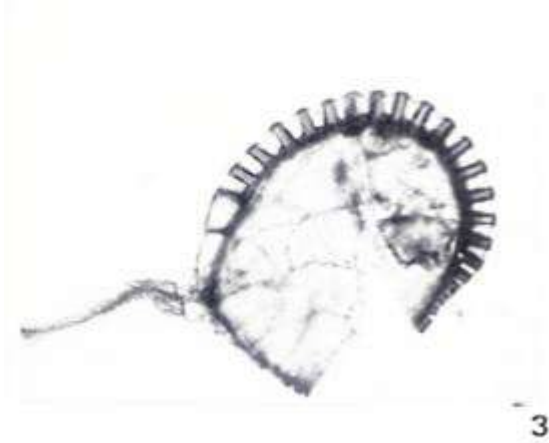
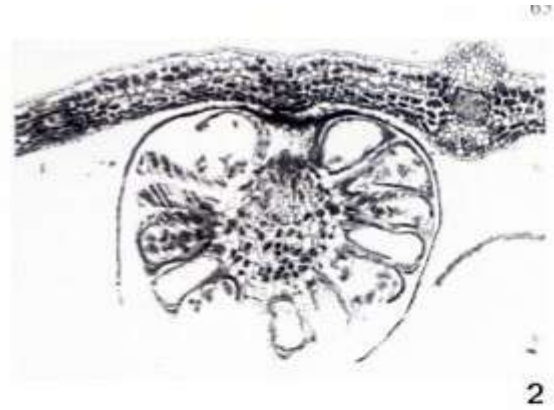
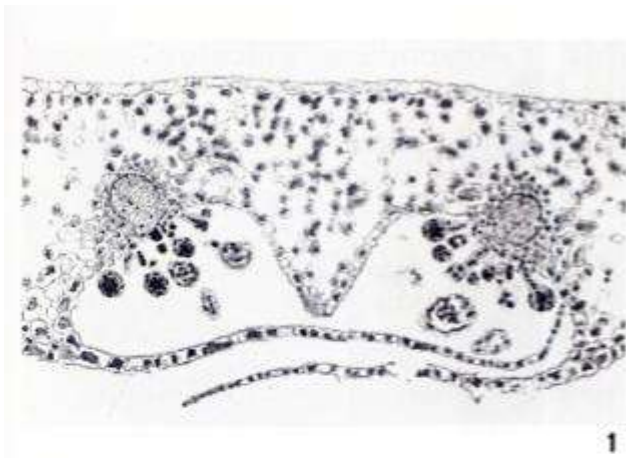


Figure 41 : Schéma d'un leptosporange de fougère

Le leptosporange des Fougères



Equisetum, Sphénophytes et *Polypodium*, Filicales

C'est parce que le gamétophyte de ces Ptéridophytes est une petite lame chlorophyllienne d'aspect algal qu'on lui a donné le nom de prothalle. Celui d'*Equisetum* est lobé (1, 2) alors que celui de *Polypodium* est cordiforme comme la plupart de ceux des fougères leptosporangées (4).

Par extension, on désigne sous le nom de **prothalle**, le gamétophyte dans tous les groupes de végétaux vasculaires, des Psilophytes aux Angiospermes. Lorsqu'il y a hétérosporie comme chez les Sélaginelles ou les végétaux à ovules et que les termes de microspore et macrospore (= mégaspore) sont employés pour désigner les spores ♂ et les spores ♀, ceux de **microprothalle** et **macroprothalle** (= mégaprothalle) désigneront les gamétophytes ♂ et ♀ de ces végétaux.

Chez *Equisetum* il y a une légère anisosporie révélée par la biométrie des spores qui présentent deux populations de tailles légèrement différentes. Les plus petites spores ne donnent que des prothalles ♂ dans lesquels les anthéridies sont localisées à l'extrémité des lobes (1, 2, 3). Les plus grosses spores sont à l'origine de prothalles bisexués chez lesquels les archégonies mûres les premiers (**protogynie**) apparaissent à la base de l'échancrure des lobes. Les anthérozoïdes ont un corps cellulaire spiralé pourvu d'une touffe de cils antérieurs.

Chez *Polypodium*, il y a isosporie et tous les prothalles sont bisexués mais les anthéridies apparaissent toujours en premier (**protandrie**). Cette **dichogamie** (du grec *dichos* = séparé) favorise la fécondation croisée.

Les **anthéridies** sont localisées vers la pointe du prothalle (4) à sa face inférieure (5). Ce sont de petites vésicules subsphériques dont la paroi monostomatique n'est constituée que de 4 cellules, l'une d'elles, plus grosse servant de socle (6). Ces anthéridies contiennent quelques dizaines de gamètes ♂ qui sont des zoïdes hélicoïdaux portant, sur la partie antérieure de leur arête externe, de nombreux cils.

Les archégonies sont localisés près de l'échancrure du prothalle (7). Seul leur col court, constitué de quelques étages de 4 cellules, fait saillie à la face ventrale du prothalle parmi les rhizoïdes fixateurs (7, 9). L'image la plus caractéristique de ces archégonies vus de dessus est celle de quatre cellules disposées en croix (cellules du col) entourant une cellule du canal (8).

Conclusion

Comme chez toutes les Ptéridophytes, la fécondation est une oogamie. La masse disséminée est réduite à la spore. Le jeune sporophyte vit à ses débuts en parasite du gamétophyte (Embryophytes). Le biocycle est dibiontique à sporophyte dominant. La différenciation du sexe est haplophénotypique.

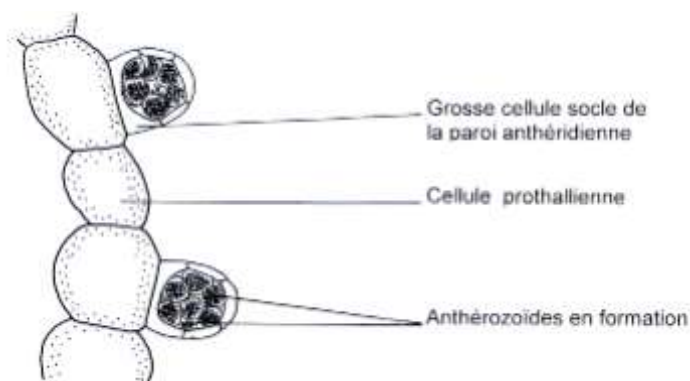


Figure 42 : Coupe transversale de prothalle de Fougère avec anthéridies à la face inférieure



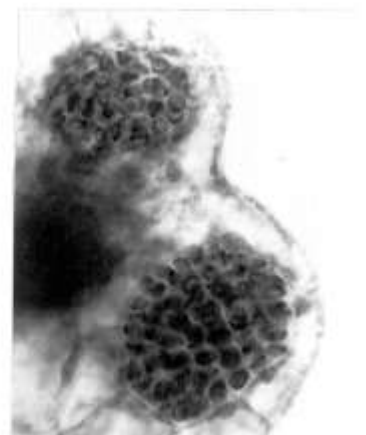
Equisetum et *Polypodium* : prothalles et gamétanges



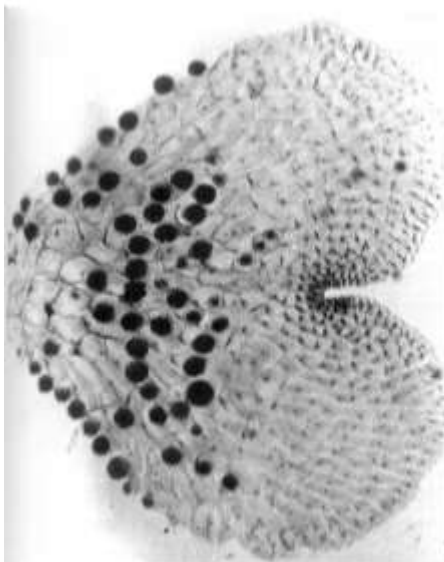
1



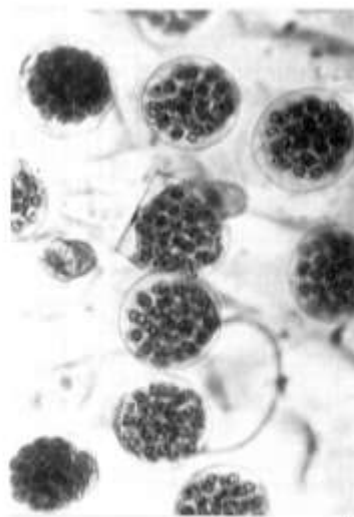
2



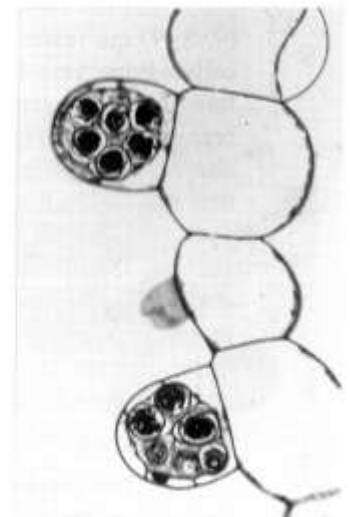
3



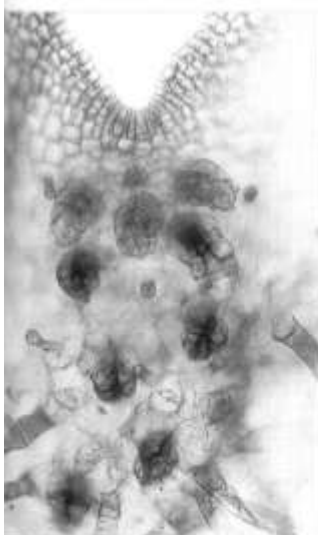
4



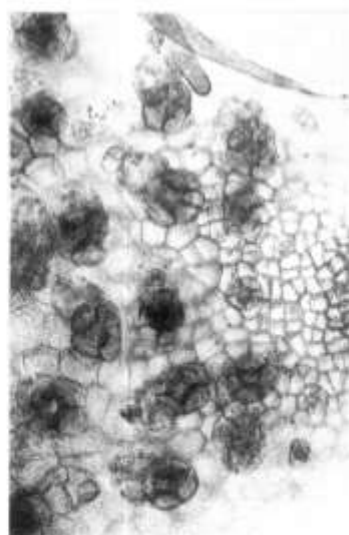
5



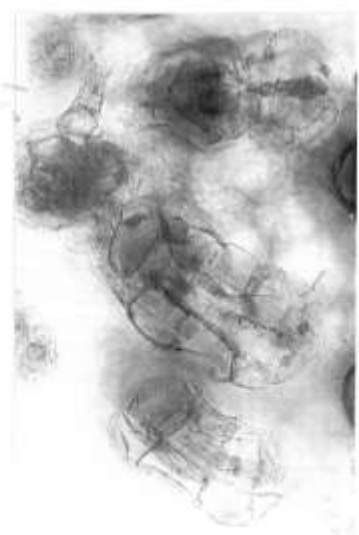
6



7



8



9

Equisetum palustre, Sphénophytes

Les sporanges sont réunis en épis sporifères ou "**strobiles***" portés à l'extrémité d'axes particuliers non ramifiés qui apparaissent au printemps plus précocement que les axes végétatifs stériles. Des coupes transversales dans le strobile montrent que les sporanges pendent à la surface inférieure de sporangiophores peltés (1, 2). Chaque sporangiophore a la forme d'un clou à tête aplatie et hexagonale. Il est fixé à l'axe du cône par un pédicelle vascularisé (2) qui s'attache au centre de la partie libre (insertion peltée) d'où pendent, en direction de l'axe du strobile, 5 à 10 sporanges.

La photo 1 montre une coupe qui ne passe par l'axe d'aucun sporangiophore.

Dans la photo 2, la vascularisation du pied du sporangiophore est bien visible. Les sporanges sont des eusporanges dont la paroi est constituée de deux assises cellulaires doublées d'un tapis intérieur (qui disparaît à maturité) (2) mais l'extrémité du sporange, du côté de l'axe du strobile (2) présente une paroi uniassisiale (6).

Les spores sont très abondantes dans chaque sporange (3). Elles sont sphériques, de type alète, sans cicatrice (page 75) ce qui atteste la brièveté du stade tétrade. À maturité, la partie la plus externe de la paroi sporale se découpe en 4 bandelettes à extrémités élargies (7, 8, 9) qui restent attachées à la spore en un point. La structure de ces élatères est double, cellulosique vers l'intérieur, cutinisée vers l'extérieur ce qui les rend très déformables en fonction de l'hygrométrie. Par temps sec, les élatères se déroulent, occasionnant l'"expansion" brutale de la masse sporale (5) qui provoque l'éclatement du sporange. À l'air libre, les élatères aident à la dispersion des spores dont la longévité est réduite : privées d'une partie de leur paroi, elles ne peuvent que germer immédiatement ou mourir.

C'est un spectacle fascinant de voir, sous la loupe binoculaire "fonctionner" les élatères. Il suffit d'écraser quelques sporanges conservés dans l'alcool sur une lame de verre et de suivre la dessiccation de cette bouillie de spores (débarrassée des plus gros restes des tissus du sporangiophore). Lorsque les élatères se sont déroulés, on peut provoquer leur réenroulement en soufflant délicatement avec la bouche un peu de buée sur la préparation... dans les secondes qui suivent, on voit les élatères se dérouler de nouveau.

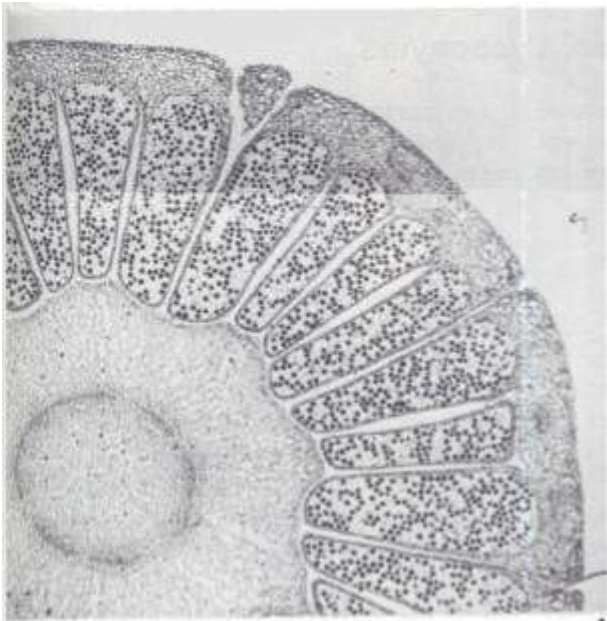
Conclusion

Les élatères d'*Equisetum* ont une origine différente de ceux de *Marchantia* et des Bryophytes chez lesquels ils existent. Chez ces végétaux, ce sont des cellules alors que chez *Equisetum*, ce sont des lambeaux de parois. Le terme d'élatère (du grec *elateros* = disperser) ne s'adresse qu'à leur fonction.

* Du grec *strobilos* = toupie, spirale. En botanique descriptive ce terme est employé pour désigner des objets condensés dont les pièces sont serrées les unes contre les autres : une pomme de pin, un cône ♂ de *Cycas* sont des strobiles. Certaines inflorescences d'Angiospermes pourraient être aussi bien désignées par ce mot, on leur réserve plutôt les appellations d'épi, chaton ou glomérule

* Les nombres entre parenthèses indiquent le numéro de la photo de la page de droite

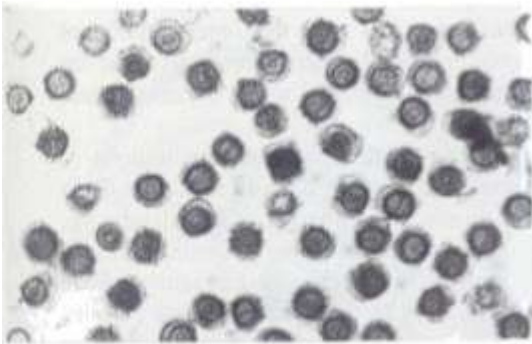
Equisetum arvense : la prèle des marais



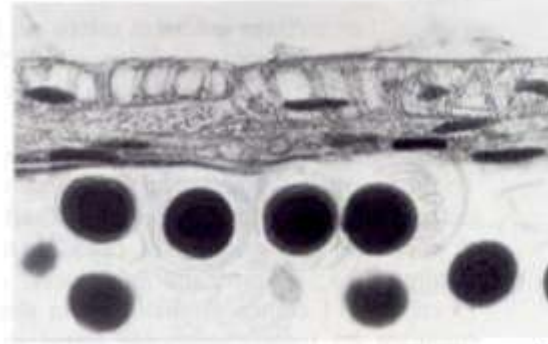
1



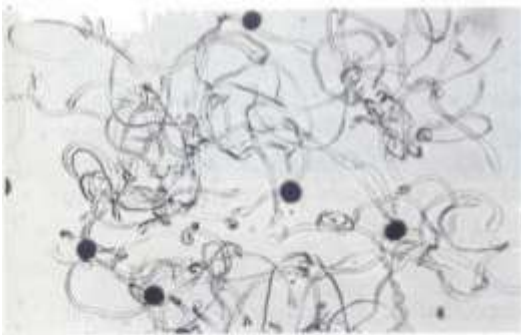
2



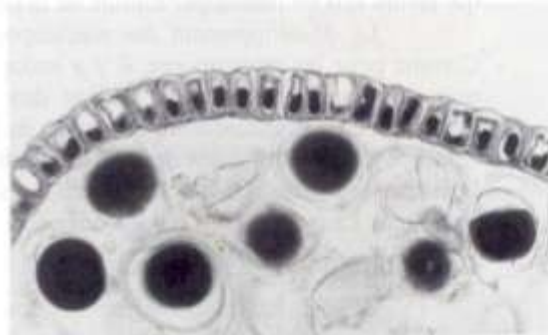
3



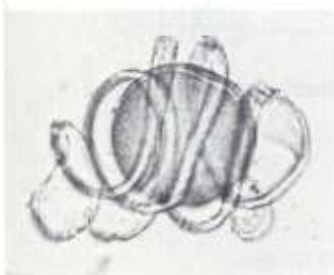
4



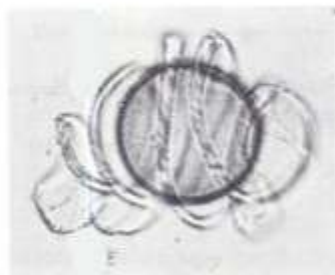
5



6



7



8



9

Selaginella, Lycophytes

Chez les *Selaginella*, l'épi sporifère est terminal. Les sporanges qui sont des eusporanges à tapis persistant (2, 3) sont portés sur la face adaxiale de sporophylles (= feuilles fertiles). Comme les feuilles végétatives ordinaires, les sporophylles sont pourvues, à la face supérieure, d'une ligule qui est une petite expansion qui se retrouve chez d'autres Lycophytes vivantes (*Isoetes*) ou fossiles (*Lepidodendron*, de grands arbres de l'ère Primaire ; l'accumulation de leurs troncs a participé à la formation de la houille).

Il y a **hétérosporangie**, celle-ci étant à l'origine d'une **hétérosporie**. Vers le sommet de l'épi sporifère, se rencontrent des sporanges de petite taille producteurs de microspores (= spores ♂) : ce sont les **microsporangies**. Dans ces microsporangies, les cellules du tissu sporogène (= cellules mères des spores) subissent la méiose et engendrent des spores de type trilète (2 et page 73) d'environ 30 µm. Ces **microspores** sont nombreuses dans chaque sporange.

Les **macrosporangies** ou sporanges ♀ sont localisés à la base de l'épi sporifère. Ils ne contiennent qu'une seule grosse tétrade tétraédrique de macrospores, visible à l'œil nu à travers la paroi du sporange (3, 4). Dans ces macrosporangies toutes les cellules mères de spores ont avorté sauf une seule, à l'origine de la tétrade. Les **macrospores** (ou **mégaspores**) sont de grande taille (250 à 500 µm).

Une structure presque identique se retrouve chez les *Lepidostrobus* qui sont les grands épis sporifères (parfois 1 m) des *Lepidodendron* (dans lesquels la taille des macrospores atteint 5 mm).

Les préfixes **macro** et **micro** qui font d'abord référence à la taille des objets, indiquent aussi leur sexe : macro = ♀, micro = ♂. C'est souvent avec cette seule acception abusive que les botanistes utilisent ces préfixes (au lieu de gyno = ♀ et andro = ♂) mais l'usage est maintenant consacré*.

Le développement des microspores, c'est à dire leur germination en gamétophyte ♂ (= **microprothalle**), débute à l'intérieur même du sporange et il a lieu dans l'enveloppe de la microspore : on dit qu'il y a **endoprothallie**. Ce qui sort du microsporange pour être disséminé, ce n'est pas une microspore mais un microprothalle dont l'évolution se poursuit après la dissémination. Le prothalle mûr, inclus dans l'enveloppe de la microspore est constitué de 13 cellules : 1 cellule prothallienne et une seule anthéridie, dont la paroi est formée de 8 cellules entourant un tissu gamétogène formé de 4 cellules. Ces cellules vont se multiplier et se différencier en zoïdes assez semblables à ceux des Bryophytes, biflagellés, acrocontés et isocontés qui seront mis en liberté par rupture de la paroi sporale.

Le développement des macrospores débute lui aussi à l'intérieur du macrosporange. Comme pour les microspores, il y a endoprothallie. Le développement est d'abord cénocytique puis des parois apparaissent à l'un des pôles. Le développement du prothalle fait éclater l'enveloppe de la macrospore au niveau de la cicatrice et le prothalle extériorise une petite masse chlorophyllienne qui porte des touffes de rhizoïdes entre lesquels se différencient les archégones. C'est par ces rhizoïdes que les microspores sont retenues après avoir subi un transport aérien ou aquatique. La fécondation est une oogamie.

Conclusion

Il y a hétérosporangie, hétérosporie et endoprothallie. La masse disséminée est représentée par des prothalles inclus dans l'enveloppe des spores qui leur ont donné naissance. La différenciation du sexe est **diplophénotypique**.

*Quand on parle de microsporophylle et macrosporophylle pour désigner étamine et carpelle, il n'est pas fait référence à la taille mais au sexe.

* Les nombres entre parenthèses indiquent le numéro de la photo de la page de droite

Sporanges d'un même épi sporifère de *Selaginella*

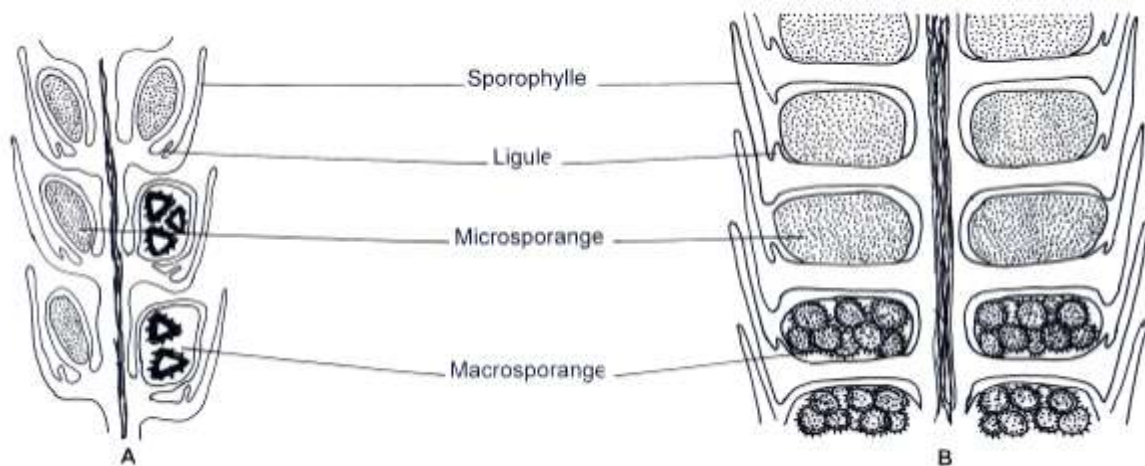
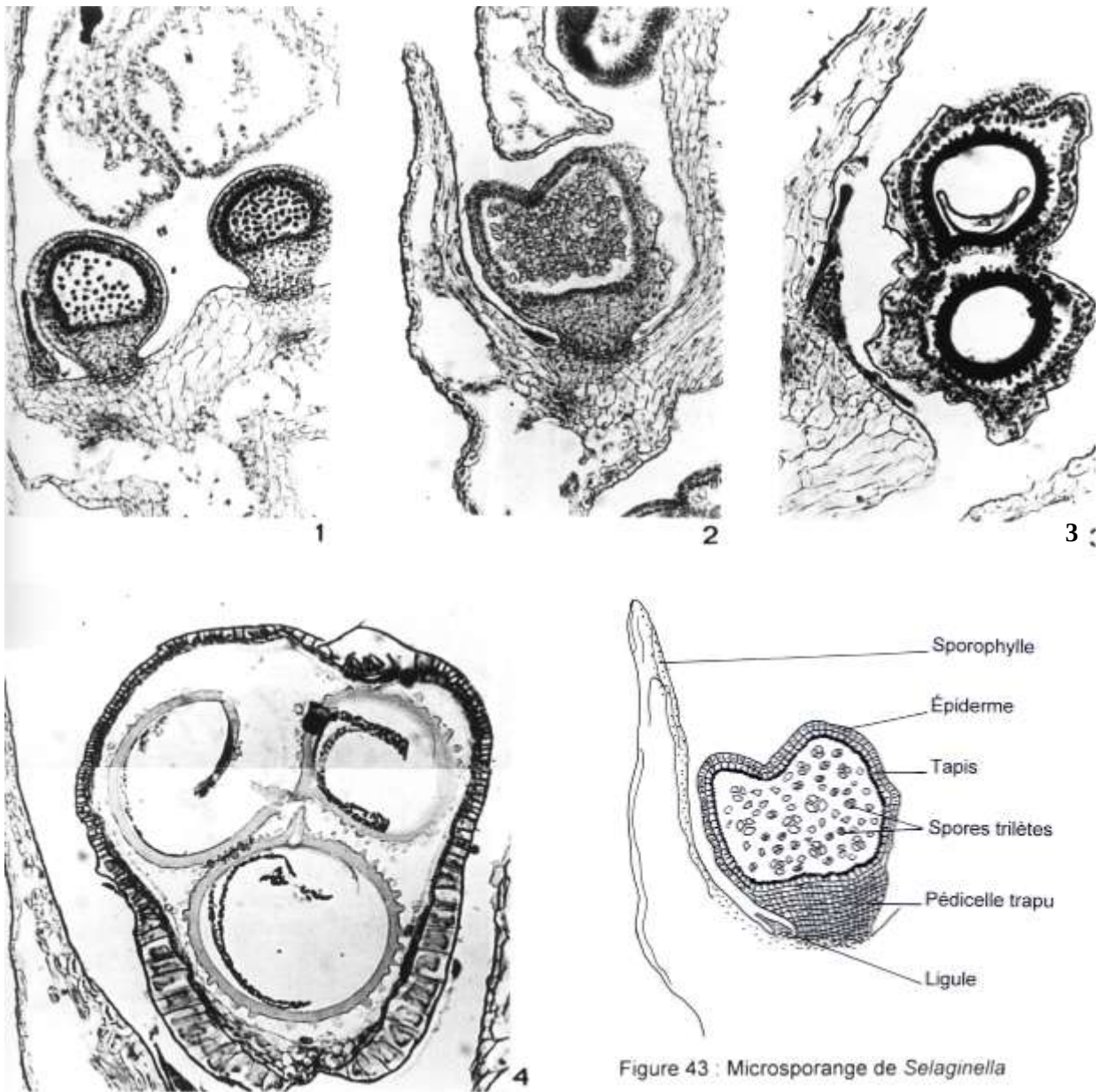


Figure 44 : Schématisation de la coupe longitudinale d'un épi sporifère de *Selaginella* A et de *Lepidostrobus* B

Formation des spores trilètes

Au cours des deux divisions successives et subintrantes (dont l'une commence avant que l'autre ne soit achevée) qui caractérisent la réduction chromatique, les cloisons séparatrices des cellules peuvent apparaître successivement, après chaque division, ou simultanément, toutes à la fois, à la fin de la méiose.

Dans le stade d'apparition simultanée des cloisons, les deux divisions de la méiose ont lieu sans qu'aucune cloison n'apparaisse. Les quatre noyaux des spores entourés de leur cytoplasme et contenus dans l'enveloppe de la cellule mère, constituent ainsi un petit coenocyte au sein duquel (comme c'est toujours le cas dans les syncytiums), les noyaux se disposent à égale distance les uns des autres, occupant les sommets d'un tétraèdre régulier fictif (trois sur un plan, le quatrième en dehors).

C'est à ce moment seulement que les cloisons qui les isoleront apparaissent simultanément pour aboutir à la constitution d'une tétrade dite tétraédrique.

Il est démonstratif de réaliser de telles tétrades avec 4 boules de pâte à modeler comprimées les unes contre les autres. Il apparaît alors à l'évidence que chaque spore est en contact avec 3 des ses sœurs et que, à cause de la compression, la face interne (face **proximale** parce qu'elle est la plus proche du centre de la tétrade) est un trièdre que l'on découvre en désagrégeant le modèle. Ce sont les arêtes de ce trièdre qui apparaissent, dans les spores trilètes, soulignées par une cicatrice triradiée ou **laesura**, par où se fera la germination de la spore.

Les spores trilètes, c'est à dire à **laesura triradiée**, sont donc toutes issues de méioses qui ont suivi la voie de la formation simultanée des cloisons et chez lesquelles le stade tétrade a été long, assez long pour imprimer la forme triédrique aux faces proximales par compression.

Si le stade tétrade est court, aucune cicatrice n'apparaît et les spores, **sans laesura, sont dites alètes** (nombreux Champignons et Bryophytes).

Des ornements spécifiques caractérisent la paroi des spores. Des tétrades tétraédriques sont parfaitement reconnaissables chez l'algue *Polysiphonia* (page 25).

Les images de la page de droite donnent une idée de la variété systématique des taxons à spores trilètes et des formes produites : *Anthoceros punctatus* et *Sphagnum cuspidatum* sont des Bryophytes, les autres sont des Cryptogames vasculaires (Lycophytes comme *Selaginella* et *Lycopodium* ou "Fougères" au sens large).

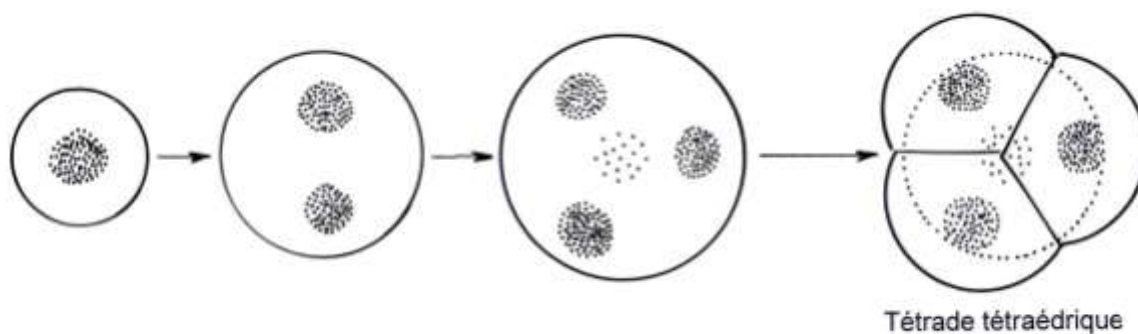
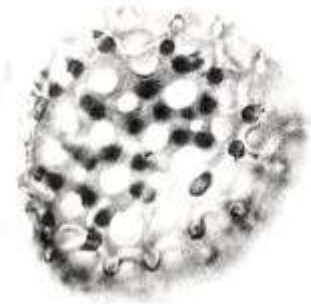
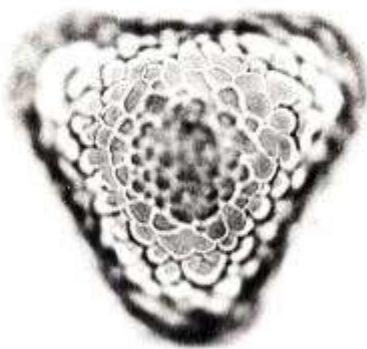


Figure 45 : Formation des tétrades tétraédriques par mode d'apparition simultanée des cloisons au cours de la méiose

La spore trilète des Embryophytes (= Archégoniates)

Anthoceros punctatus*Cryptogramma crista**Ophioglossum azoricum**Selaginella denticulata**Sphagnum cuspidatum**Lycopodium annotinum**Salvinia natans*

20 µm

Botrychium matricarifolium*Marsilea quadrifolia**Pilularia globulifera*

Formation des spores monolètes

Dans le mode d'apparition successive des cloisons, la cellule mère de spores, à $2n$ chromosomes, se divise réductionnellement puis les deux cellules issues de cette division se séparent par une cloison. Chacune de ces cellules se divise à son tour (équationnellement) et de part et d'autre de la première cloison, les cellules filles ainsi formées (les spores) s'isolent par des cloisons qui sont, soit perpendiculaire, soit parallèles à la première cloison formée. Les trois possibilités ainsi offertes réalisent des **tétrades** dites **planes** (figure 46)

Chez les végétaux vasculaires qui utilisent cette voie, le type crucié – ainsi nommé parce que les 4 spores sont disposées en croix – est le plus fréquent. Dans ce type de tétrade, chaque spore est en contact avec deux de ses sœurs et si le stade tétrade a été long, la compression imprime à chacune d'elles, une face interne qui est un dièdre dont l'arête est soulignée par une **laesura** unique. C'est ainsi que se forment les spores monolètes (à une seule laesura), chez diverses fougères (*Polypodium*, *Cystopteris*, *Davallia*, *Asplenium*) ou chez *Psilotum* (Psilophytes) et *Isoetes* (Lycophytes). C'est aussi de cette façon que se forment les microspores (= grains de pollen) de *Lilium* (1, 3, page 85).

Si le stade tétrade a été court, les spores demeurent sphériques sans aucune cicatrice, comme celles d'*Equisetum* (Sphénophytes) ou *Dicranum* (Bryophytes). Chez les Champignons, les deutéropores alignées dans l'asque dérivent d'une tétrade linéaire.

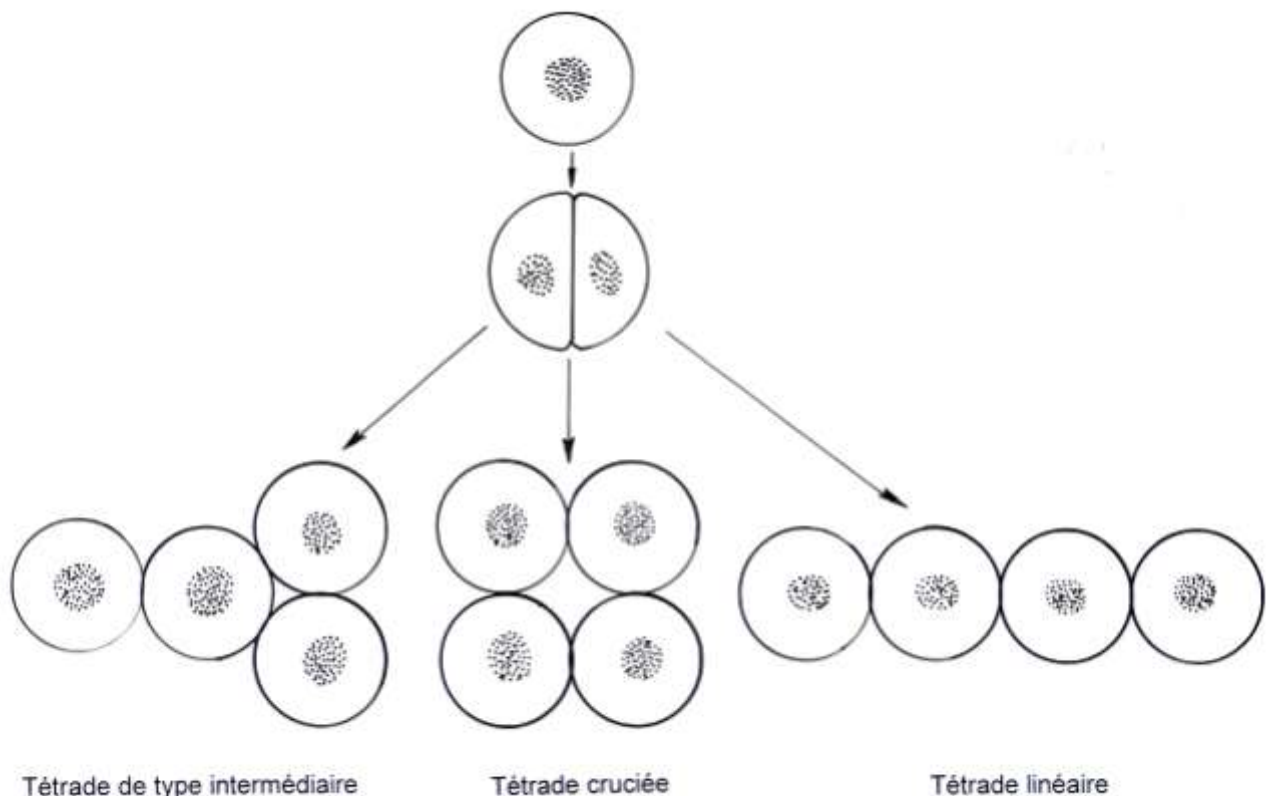
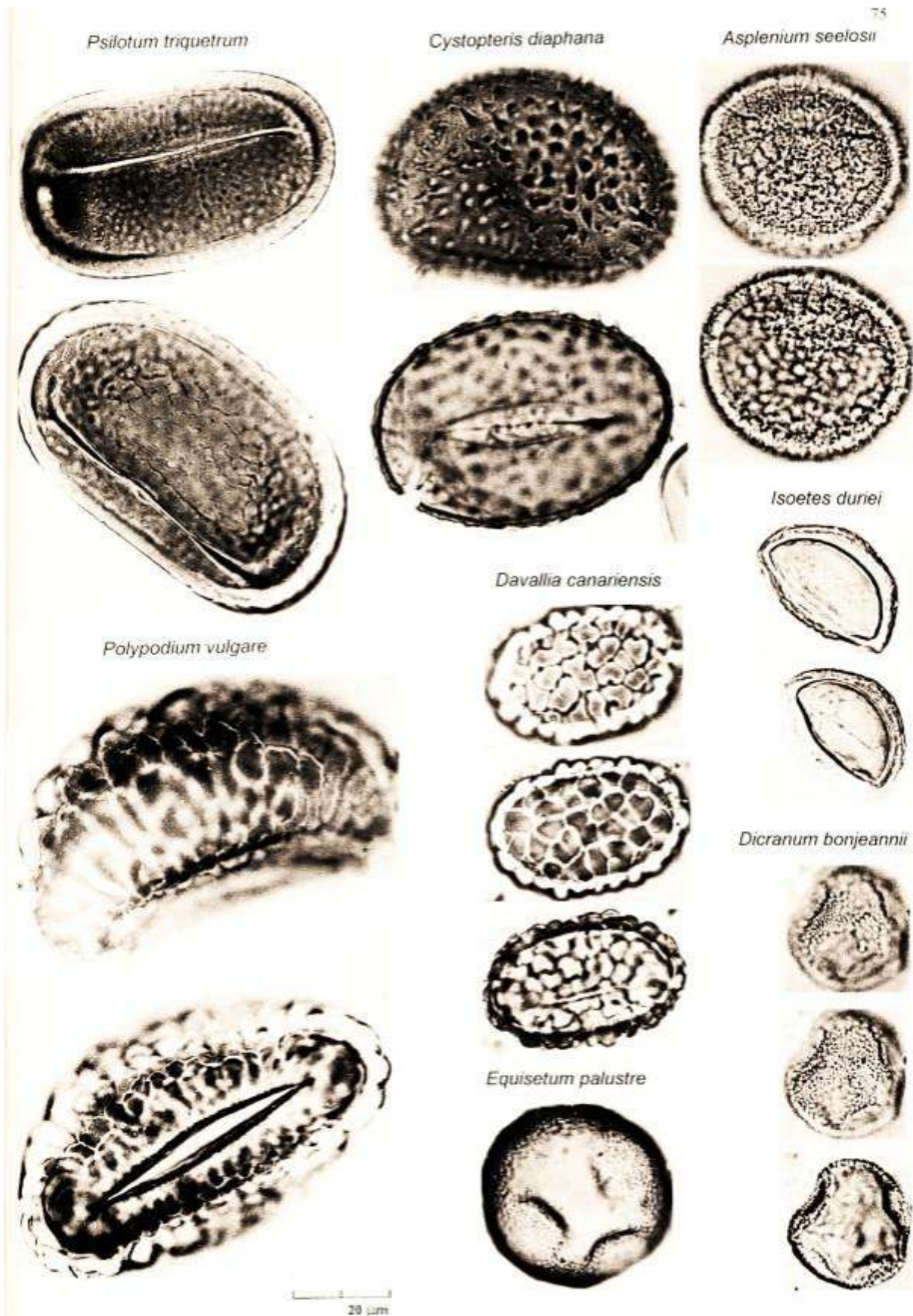


Figure 46 : Formation des trois types de tétrades planes par apparition successive des cloisons au cours de la méiose

Spores monolètes et spores alètes des Embryophytes



Pinus, Gymnospermes, *Pinaceae*

Les pins sont des arbres monoïques, c'est à dire que les fleurs des deux sexes existent sur le même pied. L'appareil reproducteur ♂ est représenté par des strobiles d'environ 1 cm, eux-mêmes groupés en épis et qui sont désignés par l'appellation de "cônes ♂".

La structure du cône présente un axe central et porte des écailles imbriquées dont la partie libre, en forme de limbe (1, 2) traduit la nature foliaire. À la surface inférieure de ces feuilles sont accrochés deux sporanges (eusporanges) qui sont les sacs polliniques. Chaque **microsporophylle** est une étamine. Le cône ♂ est donc une structure simple, non ramifiée : un axe portant des étamines, c'est une fleur ♂. Les sporanges ou sacs polliniques sont soudés (4) en **synange**.

Les microspores produites sont désignées, comme chez toutes les plantes à fleurs, sous le terme de grains de pollen (du grec *palê* = farine, poussière ; le mot pollen ne s'emploie qu'au singulier).

Chez les Pins, les grains de pollen sont d'une forme particulière dite vésiculée ou "à ballonnets" (5, 6, 7). En effet, le corps du grain, dans lequel se trouvent cytoplasme et noyau de la microspore (5), est flanqué de deux ballonnets aérifères qui résultent d'un décollement entre la partie externe de l'**exine** (l'ectexine) et la partie interne (l'endexine) intérieurement doublée de l'**intine** cellulosique. De telles expansions ne peuvent se former qu'à la partie externe de la tétrade qui a engendré les microspores. C'est la raison pour laquelle la zone amincie entre les ballonnets (qui servira de zone germinale) est qualifiée de distale (par rapport au centre de la tétrade).

L'évolution du gamétophyte débute dans le corps du grain de pollen (endoprothallie) avant sa dispersion. C'est un microprothalle qui est dispersé.

Le grain de pollen mûr contient 4 cellules (6) :

- deux cellules dites prothalliennes, aplaties contre la paroi, du côté du pôle proximal ;
- une cellule qui sera à l'origine d'une anthéridie ;
- une cellule végétative dite "cellule du tube" qui sera à l'origine du tube pollinique.

La photo 8 représente un grain de pollen après acétolyse. L'acétolyse a eu pour conséquence de détruire tout le contenu vivant ainsi que l'intine cellulosique. Seule l'exine, de nature chimique très résistante, a persisté.

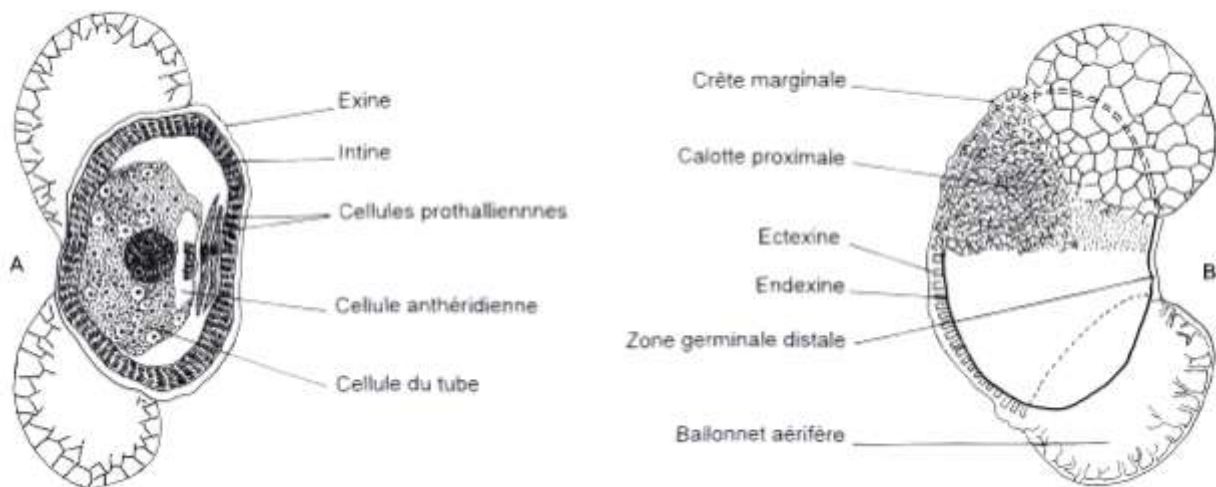
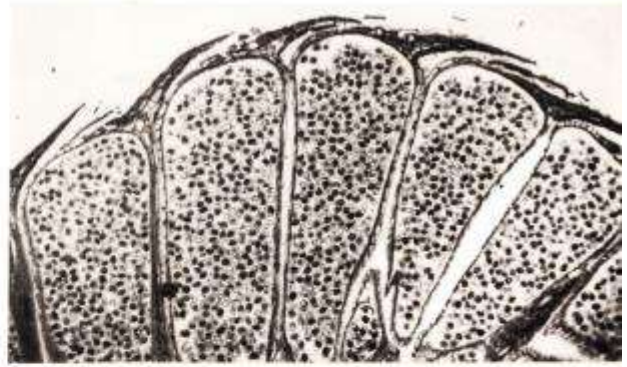


Figure 47 : Le grain de pollen de *Pinus*. A, état vivant. B, après acétolyse

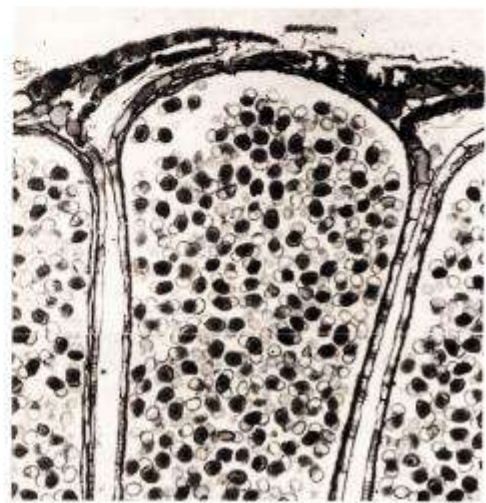
Le cône mâle de *Pinus* : une fleur



1



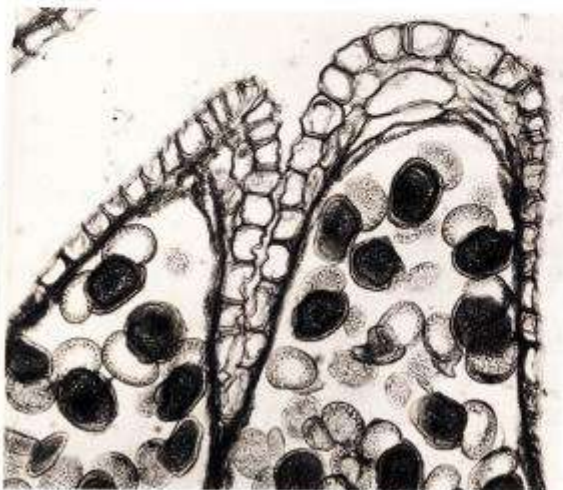
4



3



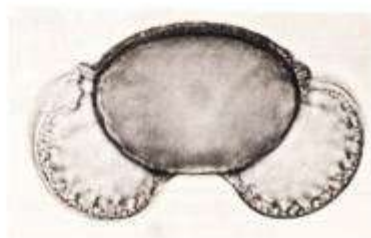
5



7



6



8

Pinus, Gymnospermes, *Pinaceae*

Au moment où ils se forment, au début du printemps, les cônes ♀ de *Pinus* sont des petits strobiles rougeâtres et charnus d'environ 1 cm. Ces "pommes de Pin" miniatures sont portées à l'extrémité de certains rameaux.

L'axe du cône, trapu, porte une succession de pièces aplaties et charnues axillées chacune par une bractée scarieuse libre. La pièce charnue porte du côté de l'axe du cône, deux petites masses arrondies qui sont des ovules. La pièce ovulifère charnue et sa bractée axillante représentent le système dit "écaille-bractée". La paléontologie éclaire l'interprétation de cet organe. Chez les *Lebachia* qui sont des conifères du Carbonifère, chaque bractée du cône axille un rameau qui porte à la fois des pièces stériles et un ovule. L'écaille des Conifères actuels correspond à la condensation et à l'aplatissement d'un rameau comme celui du cône de *Lebachia*.

Le cône ♀ de *Pinus* est donc un organe ramifié : c'est une inflorescence. Les deux ovules sont de type orthotrope sans funicule, et les deux petites expansions cornues dirigées vers l'axe du cône (3, 4) sont les lèvres libres du tégument. Le micropyle est le petit orifice entre les lèvres du tégument. La partie charnue, au centre, c'est le **nucelle** ou **mégasporange**.

La pollinisation a lieu au printemps : les grains de pollen transportés par le vent tombent directement sur le nucelle. Le micropyle se ferme, emprisonnant dans une "chambre pollinique" un ou plusieurs grains de pollen (2).

Évolution des gamétophytes au cours de la première année

La croissance du tube pollinique s'étale sur 2 ans avec arrêt pendant l'hiver.

Le tube pollinique sort entre les ballonnets, la cellule du tube s'y introduit. Puis la cellule anthéridienne restée dans le corps du grain de pollen, se divise pour donner une cellule dite "cellule socle" (que l'on peut homologuer à la paroi de l'anthéridie) et une cellule gamétogène.

Dans le nucelle (= mégasporange) une cellule "mère des spores", à 2 n chromosomes, subit la méiose. Les spores sont généralement disposées en une tétrade linéaire. Parmi ces 4 spores qui restent prisonnières du nucelle, trois dégénèrent, seule persiste la plus profonde qui deviennent la **mégaspore** fonctionnelle à l'origine de tout le gamétophyte ♀ (= macroprothalle). Elle accroît son volume et son noyau se divise.

Ainsi s'édifie un gamétophyte cénocytique nommé **endosperme** qui cesse de se développer après avoir atteint quelques dizaines de noyaux. Sa croissance reprendra l'année suivante.

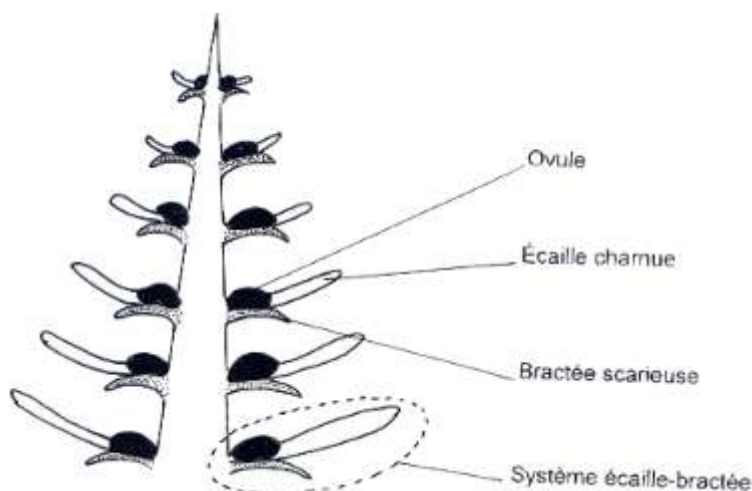


Figure 48 : Schéma interprétatif du cône ♀ de *Pinus*

Le cône femelle de *Pinus* : une inflorescence

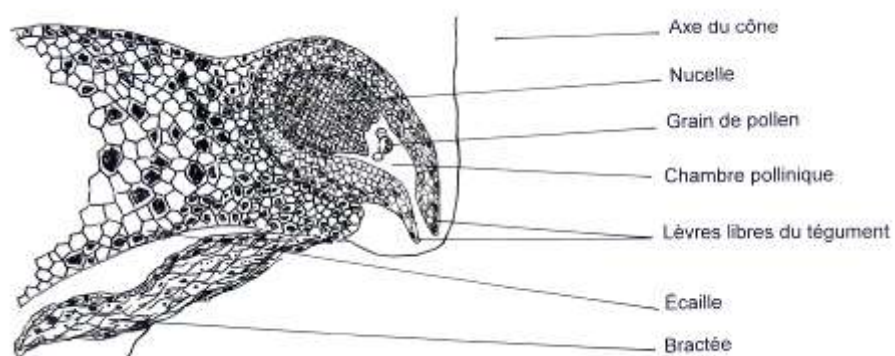
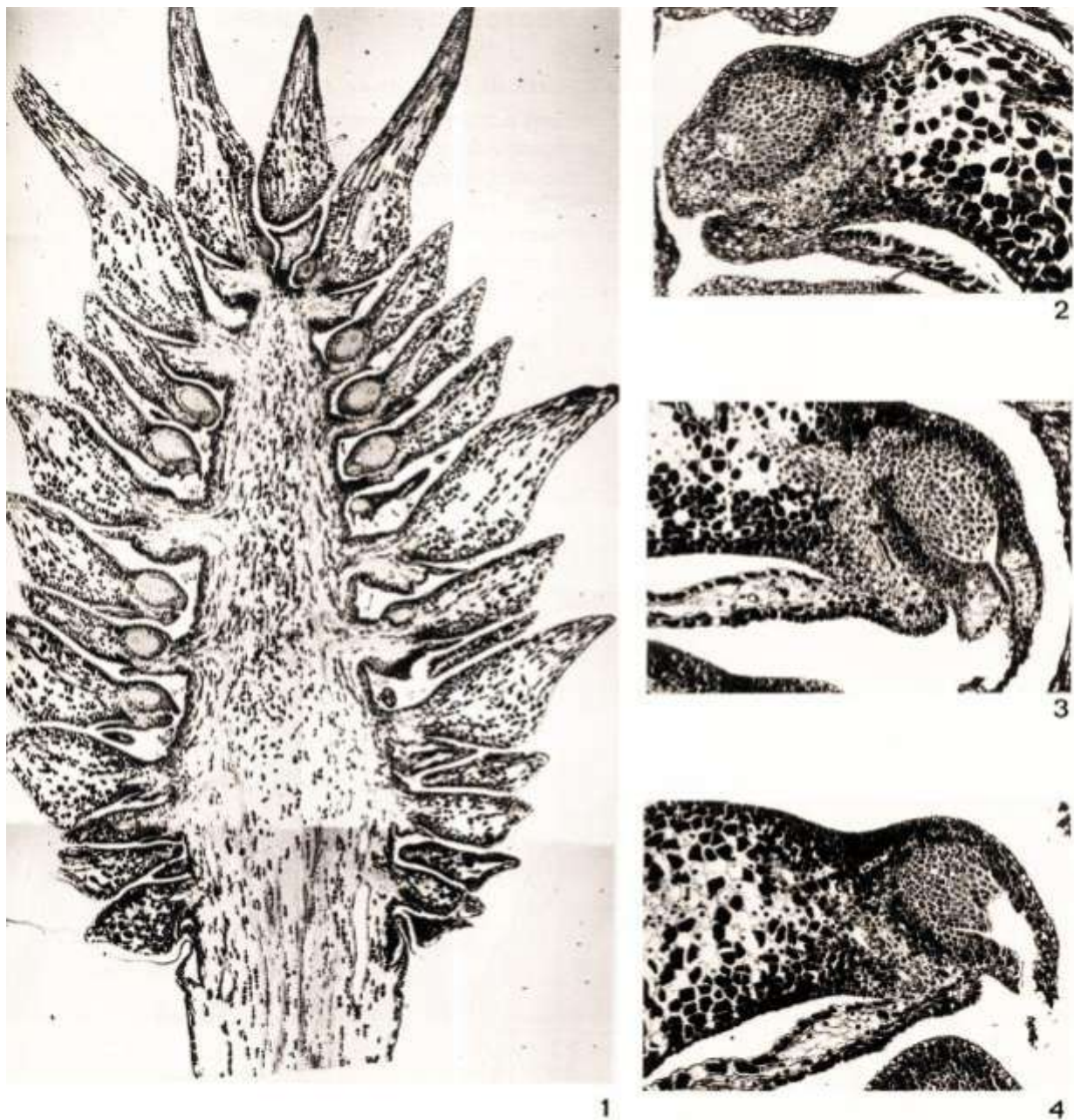


Figure 49 : Coupe longitudinale dans l'écaille ovulifère de *Pinus*

Pinus, Gymnospermes, *Pinaceae*

Évolution des gamétophytes au cours de la seconde année

Le gamétophyte ♀ (**l'endosperme**) acquiert une structure cellulaire et poursuit sa croissance. L'ovule est à ce moment un organe qui peut atteindre 1 cm chez certaines espèces (*Pinus pinea* par exemple) et l'endosperme occupe presque toute la partie centrale (1). Un ou plusieurs **archégones** se différencient du côté du micropyle. Le col, très court, est constitué de deux étages de cellules; le ventre contient une volumineuse **oosphère** (= gamète ♀) (1 à 6).

La croissance du tube pollinique reprend aussi ; il chemine à travers les tissus du nucelle (1, 6) et la cellule spermatogène se divise pour donner naissance à deux noyaux nus ayant valeur de gamètes ♂.

Après avoir pénétré par le col de l'archégone (2), le tube pollinique libère ses éléments, l'un des noyaux ♂ s'unira au noyau de l'oosphère : c'est une **siphonogamie** typique. Plusieurs archégones peuvent être fécondés engendrant plusieurs embryons.

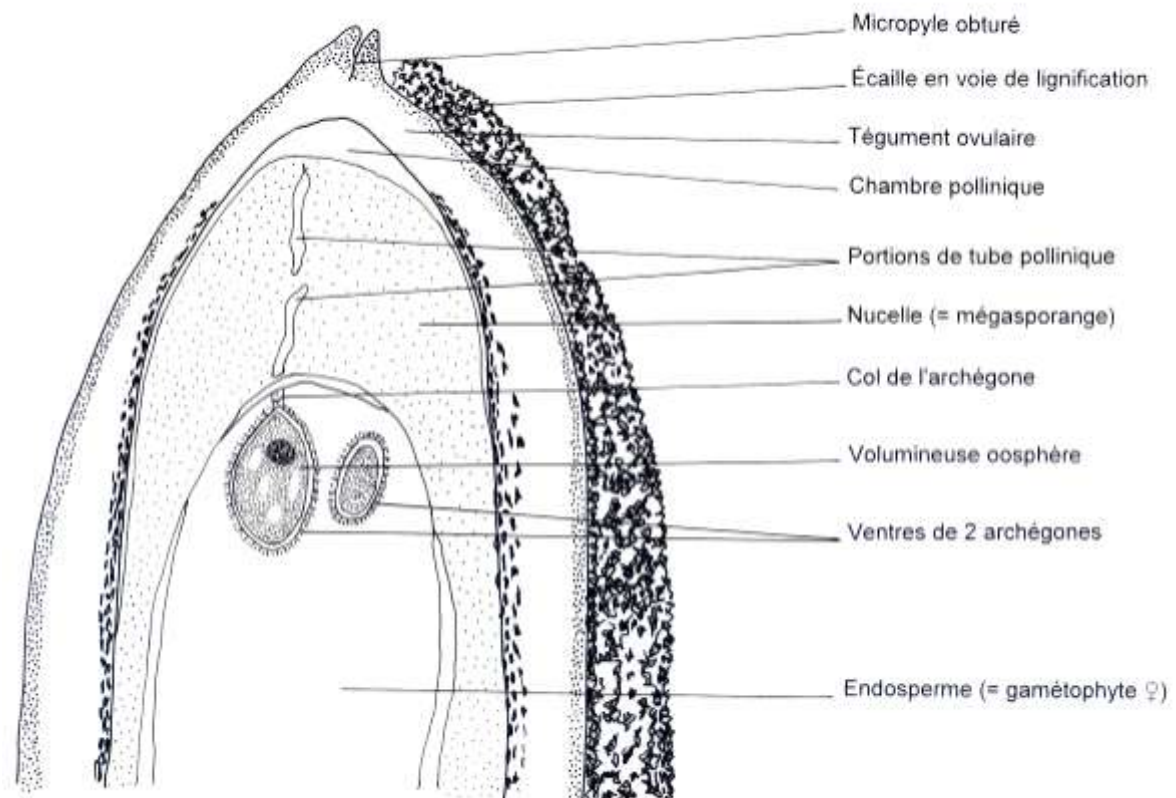
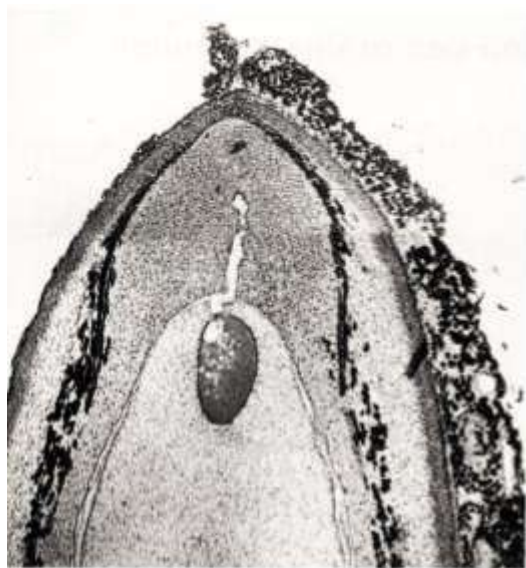
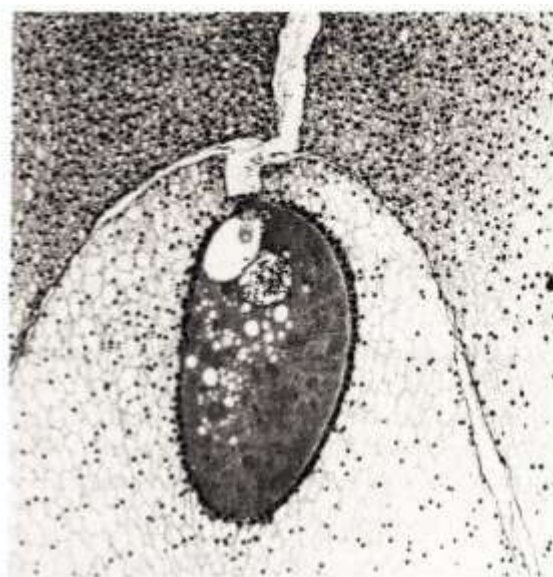


Figure 50 : Coupe longitudinale d'un ovule de *Pinus* au cours de sa seconde année.
Schéma de la moitié apicale

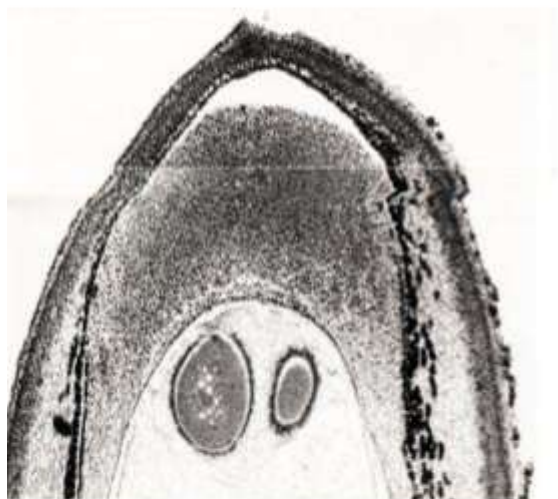
Pinus : évolution des gamétophytes pendant le seconde année



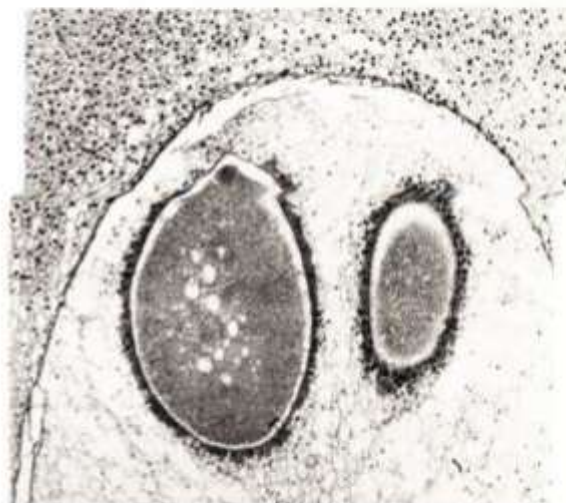
1



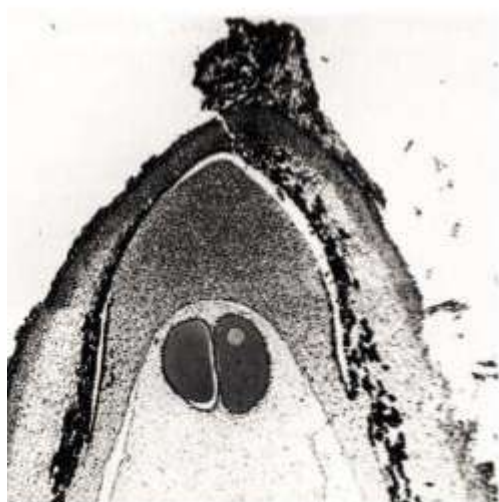
2



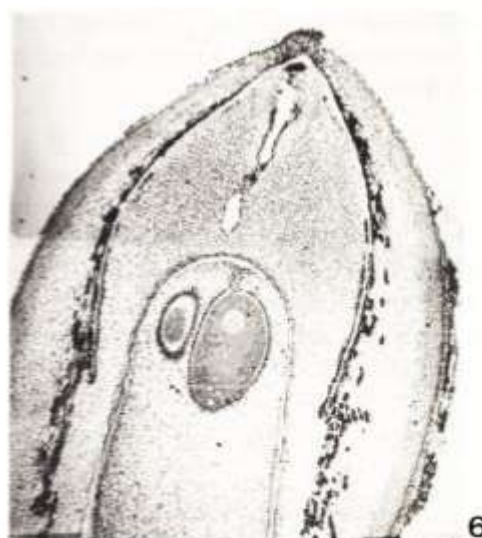
3



4



5



6

Lilium, Angiospermes, formation des grains de pollen

Une série de coupes transversales réalisées dans des anthères de *Lilium* au fur et à mesure de leur maturation, permettent de suivre les étapes de la formation des grains de pollen.

Page 83

La photo 1 montre la coupe transversale d'une jeune anthère dans une fleur en bouton. Les sacs polliniques apparaissent sous forme de sporanges, réunis par paires en synanges. Chaque sac pollinique est un eusporange à paroi pluriassiale. Le centre de chaque sac pollinique est occupé par un petit massif de cellules polygonales, à gros noyau et contenu dense (2) : ce sont les cellules mères des spores. Autour d'elles, un tissu plus clair à grosses cellules constitue le **tapis** (= *tapetum*). Ce tissu est défini par sa fonction physiologique qui est de servir à la maturation des cellules mères des spores pendant la méiose.

Page 84

À ce stade les cellules du tissu sporogène se sont isolées par fonte de leurs lamelles moyennes. Elles baignent dans un pseudoplasmode issu de cette désagrégation de leurs lamelles moyennes et de celles des cellules du tapis (3). La première division de la méiose est en cours ou presque achevée et beaucoup de cellules sporogènes sont à l'état de diades (1, 3). Les cellules de la paroi sporangiale sont vivantes et bourrées de grains d'amidon.

Page 85

Le stade représenté est celui de la fin de la méiose. La plupart des cellules sont à l'état de tétrades cruciées. Les quatre spores en formation sont encore logées dans l'enveloppe de la cellule mère (1). Elles baignent dans un liquide épais qui a perdu toute trace d'organisation histologique (3). Ce pseudoplasmode, riche en substances nutritives va participer à l'édification de l'exine des grains de pollen en formation. Le grain de pollen n'est donc pas d'origine exclusivement gamétophytique puisque le tapis est un tissu sporophytique.

Page 86

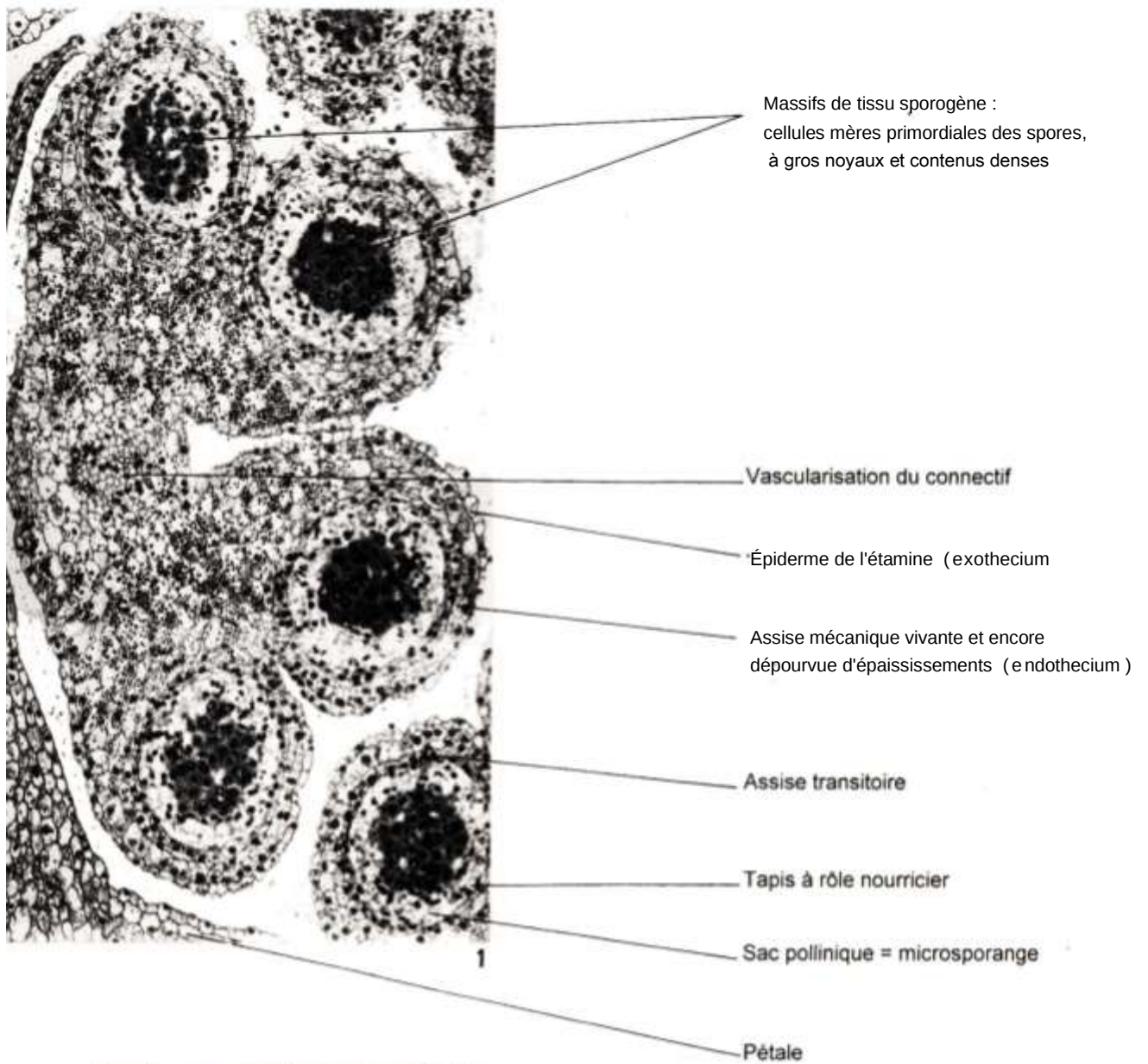
À ce stade, les tétrades se sont désagrégées et les grains de pollen à l'état de microspores (= uninucléées) sont libres à l'intérieur des sacs polliniques. Ce qui reste des parois cellulaires du tapis ne forme plus qu'un liseré desséché entre la masse des microspores et les assises encore vivantes de la paroi.

La désagrégation du parenchyme qui séparait les deux sacs polliniques d'un même synange a provoqué leur confluence en une seule loge. L'étamine tétraloculaire au début est devenue biloculaire (2). Une fente de déhiscence est presque complètement achevée entre les deux microsporangies. Les cellules de l'assise sous-épidermique (= endothecium) présentent déjà des épaississements radiaux de lignine. Deux assises internes de la paroi sporangiale ont encore leurs noyaux.

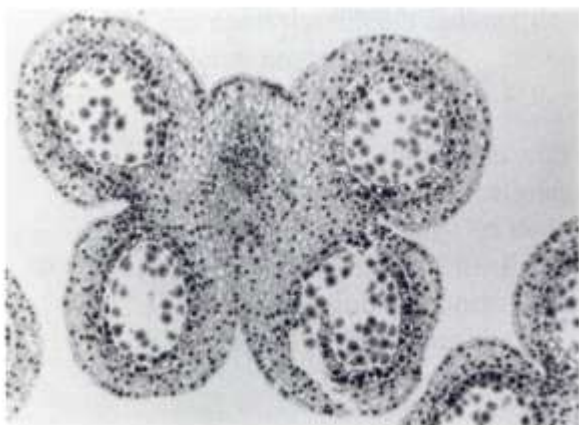
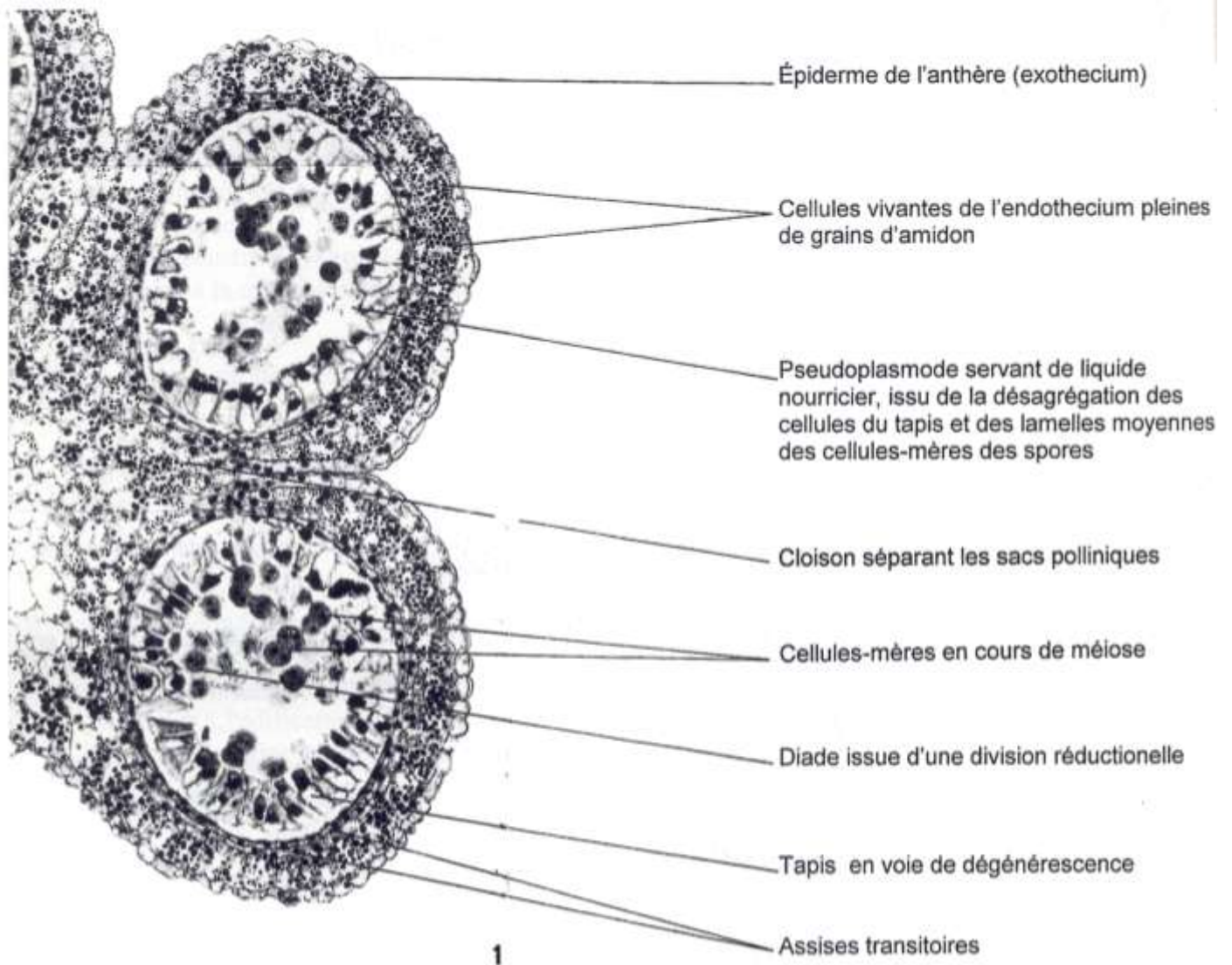
Page 87

Le pollen parfaitement mûr est prêt à être dispersé : il est à l'état de microprothalle binucléé (1, 3). Toutes les cellules de la paroi sont mortes et vidées de leur contenu. À l'intérieur de l'endothécium, les deux assises les plus internes de la paroi sont desséchées (d'où leur nom d'assises transitoires). Les épaississements radiaux des cellules de l'endothécium (1, 3) sont à l'origine du fonctionnement de cette assise morte en assise mécanique. Dans les deux loges de l'anthère, parfaitement ouvertes, les sacs polliniques sont largement confluent (2).

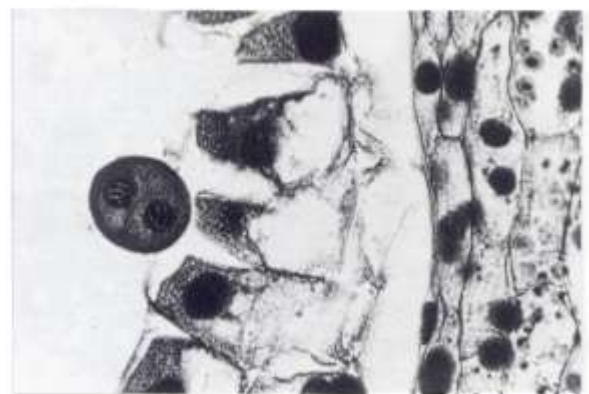
Lilium : formation des grains de pollen 1



Lilium : formation des grains de pollen 2



2



3

Lilium : formation des grains de pollen 3

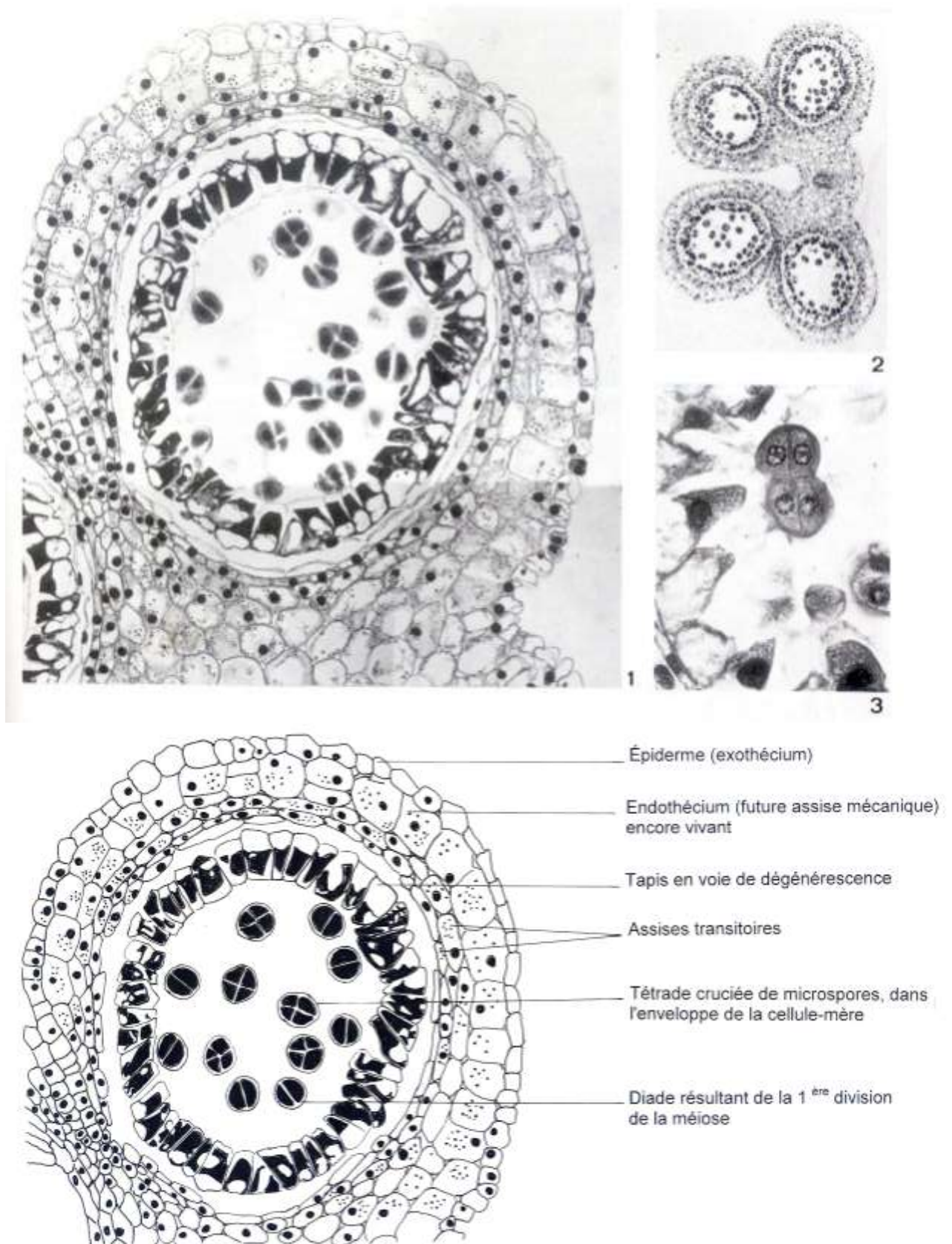
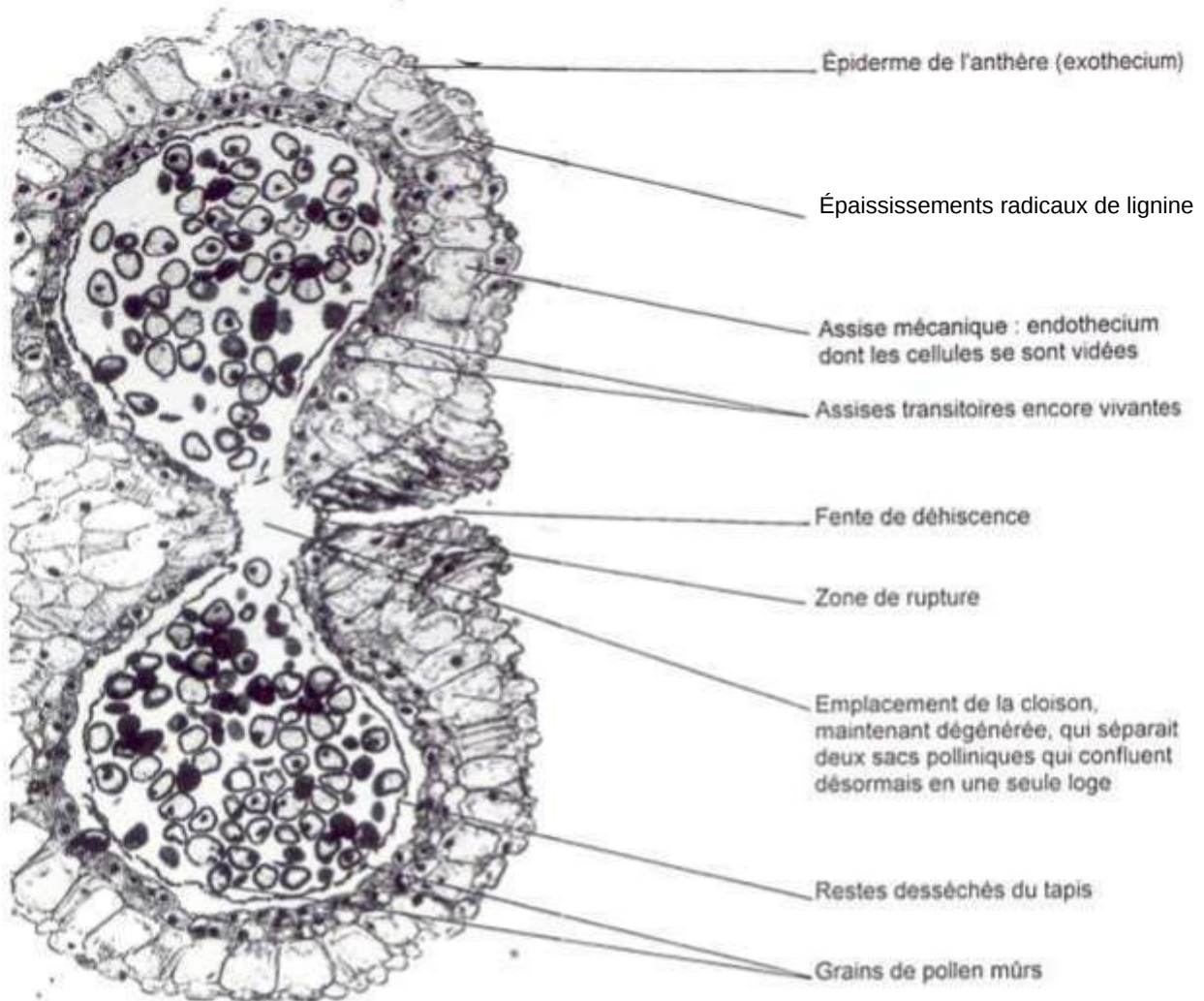
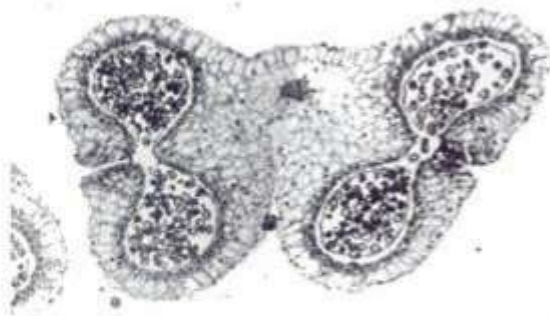


Figure 51 : Sac pollinique (= microsporange) de *Lilium* en fin de méiose

Lilium : formation du grain de pollen 4

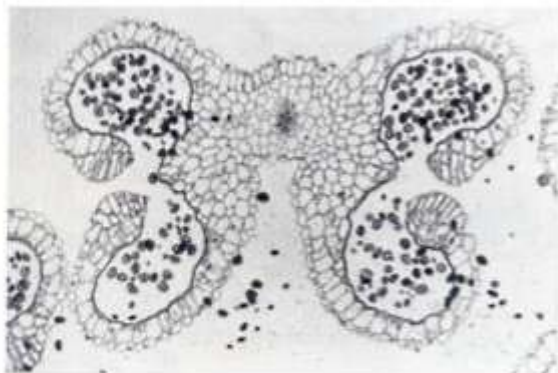
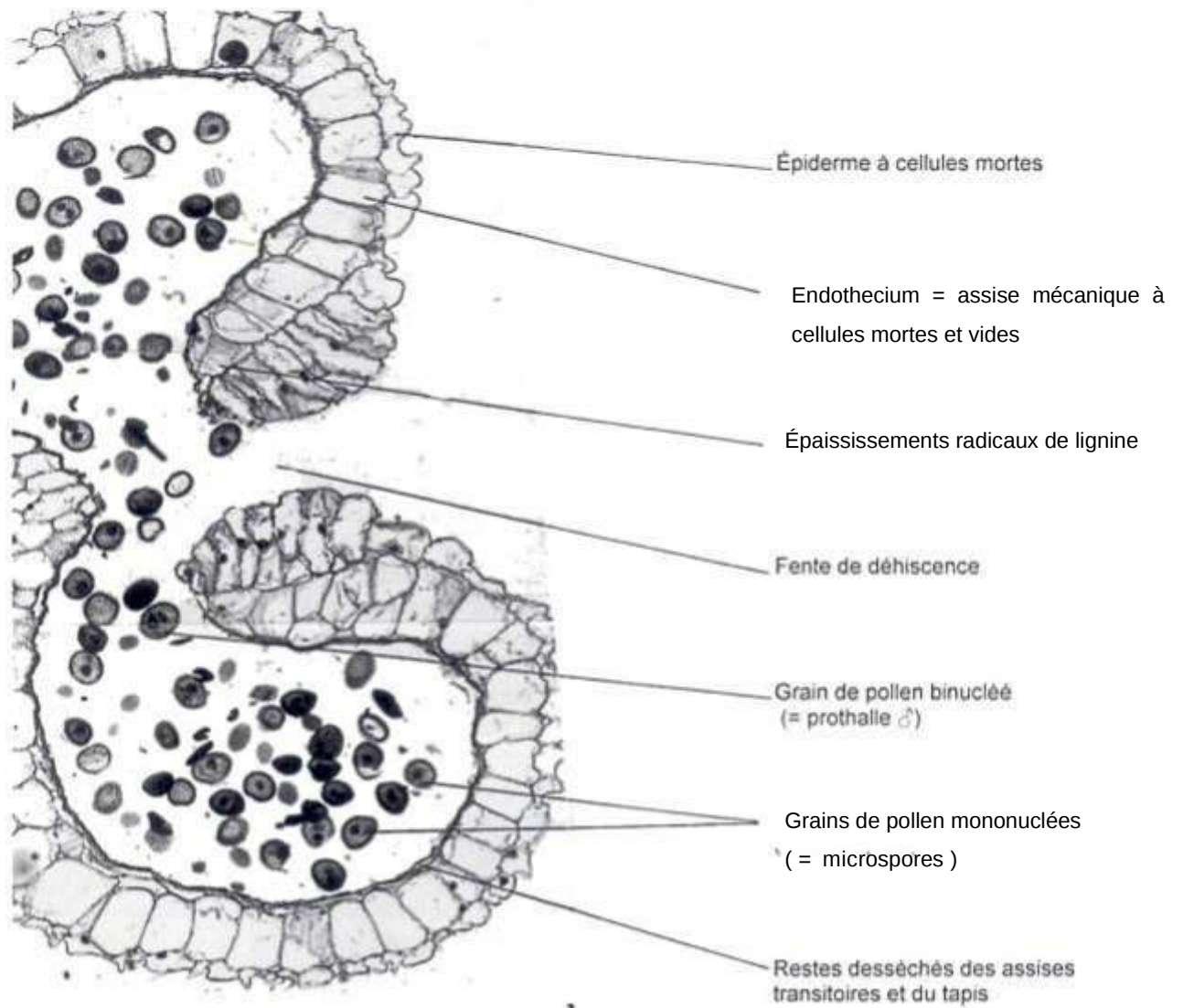


1



2

Lilium : formation du grain de pollen 5



Lilium, Angiospermes, Monocotylédones

Comme chez *Pinus*, le pollen qui est originellement une **microspore**, est dispersé à l'état de microprothalle binucléé (2, 4, 5). Ces deux noyaux sont interprétés comme étant homologues d'une seule anthéridie : l'un des noyaux a valeur de paroi anthéridienne, l'autre de tissu gamétogène.

Parvenu sur le stigmate de la fleur, le grain de pollen germe et développe un tube pollinique qui progresse à travers les tissus du style à la manière d'une hyphe mycélienne. Les deux noyaux se portent à l'extrémité du tube (13). Ce n'est qu'après avoir pénétré dans l'ovule, au contact du sac embryonnaire, que l'un des noyaux (le noyau gamétogène) se divisera pour donner deux noyaux nus dont chacun interviendra dans la double fécondation (page 93). L'autre noyau dégénère.

Pourquoi désigne-t-on la **microspore** et le **microprothalle inclus** des plantes à fleurs sous le non de "grain de pollen" alors qu'ils ont des homologues exacts chez toutes les Ptéridophytes hétérospores (*Selaginella* par exemple) pour lesquelles il n'y a pas de désignation particulière ? La raison est presque exclusivement d'ordre morphologique : on sait reconnaître par leur forme, la microspore des Ptéridophytes et celle des Phanérogames.

Chez les plantes à fleurs, le stade tétrade est court et les microspores ne montrent jamais de cicatrice (laesura) proximale. La germination se fait à travers des ouvertures (ouvertures) qui sont des amincissements de la paroi externe (l'exine) de formes circulaires (pores) ou allongées (sillons = *colpus*). Lorsque l'ouverture est unique, elle n'est jamais en position proximale (du côté du centre de la tétrade) mais au pôle opposé, le pôle distal.

Le grain de pollen de *Lilium* qui présente une seule grande ouverture allongée (3, 9) est qualifié de monocolpé. Le nombre, la forme et la répartition des ouvertures permettent de distinguer **24 types polliniques**.

L'exine des spores et grains de pollen présente une ornementation (page 73 et 75) variée et spécifique de chaque taxon. Cette ornementation est bien visible sur du matériel acétolysé (6 à 11) dans lequel l'exine seule est présente. Chez *Lilium*, l'analyse de l'exine par mises au point successives (L. O. analyse = analyse par Lumière-Obscurité) permet de comprendre l'organisation de ces sculptures : l'exine est faite d'une juxtaposition de petits éléments en forme de raquette, brièvement pédonculés, serrés les uns contre les autres et dont l'alignement figure les murs d'un réseau. La photo 12, en microscopie électronique à balayage en donne une perception directe.

La spécificité de l'ornementation exinique est une des propriétés remarquables de la paroi des spores et grains de pollen, la nature chimique de cette paroi en est une autre. La substance qui la constitue, la **sporopollénine** est, avec la **cutine** des cuticules et la **chitine** des Arthropodes, l'une des trois **substances chimiques les plus résistantes** du monde vivant.

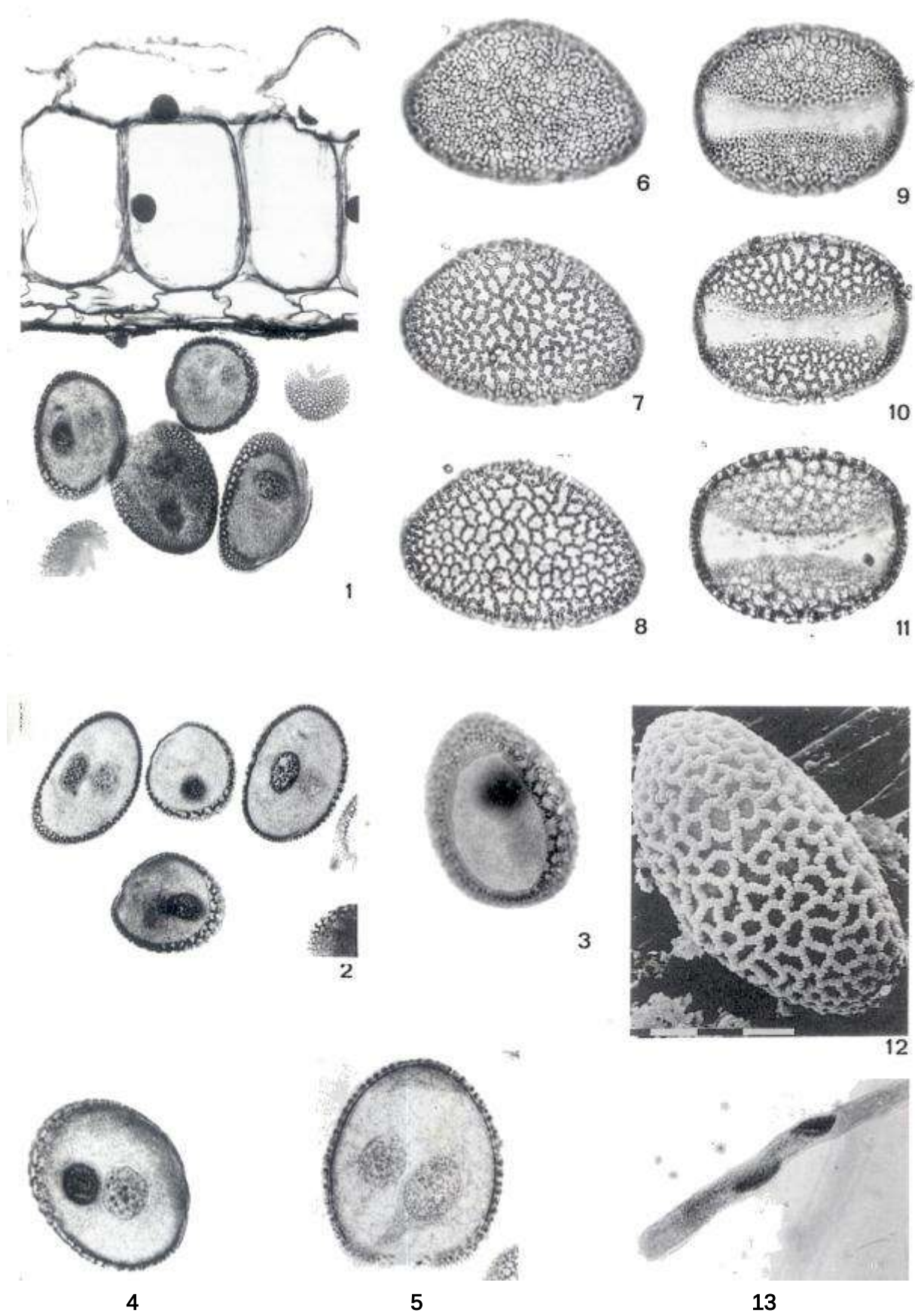
Grâce à cela spores et pollen se conservent dans les sites sédimentaires dans lesquels ils s'accumulent. Leur extraction des sédiments et leur étude permet une connaissance des flores et végétations passées. Bien sûr dans les sédiments, comme après une acétolyse, seule la paroi exinique est conservée, cytoplasme et intine sont détruits. L'exine est donc le seul lien commun entre le pollen vivant et le pollen conservé dans les sédiments.

Conclusion

Le grain de pollen uninucléé est une **microspore**, le grain de pollen binucléé est un **microprothalle**.

Au sens le plus strict, le mot pollen désigne la substance qui constitue l'exine des microspores des plantes à fleurs. La **palynologie** regroupe l'ensemble des recherches dont les spores et le pollen sont l'objet ou le moyen.

Le pollen mûr de *Lilium*



Angiospermes

formation du sac embryonnaire monoprothallé (= monosporé)

Chez presque toutes les Dicotylédones et quelques Monocotylédones, le sac embryonnaire (=gamétophyte ♀) résulte de la germination intrasporangiale (à l'intérieur du nucelle) d'une seule mégaspore issue d'une tétrade linéaire dans laquelle les 3 autres spores ont dégénéré. On dit que le sac embryonnaire est monosporique ou monoprothallé. La mégaspore fertile subit trois divisions qui portent à **huit** le nombre de noyaux qui s'organisent de la façon suivante dans l'enveloppe de la mégaspore (figure 53 A, page 92):

- du côté du micropyle, un groupe de **trois noyaux** est composé du gamète ♀ (oosphère) flanqué de deux synergides ;
- au pôle opposé, se trouve un groupe de **trois noyaux** justement nommés "antipodes" ;
- entre les deux, séparés par une grande vacuole centrale, se trouvent **deux noyaux polaires**.

Tous ces noyaux sont haploïdes.

Au moment où le tube pollinique arrive au contact de l'ovule, la grande vacuole se résorbe, les deux noyaux polaires fusionnent en un noyau diploïde : le noyau **secondaire du sac**. Les deux gamètes ♂ conduits par le tube pollinique vont fusionner :

- l'un avec le noyau secondaire du sac pour former un zygote triploïde (à 3 n chromosomes) qui sera à l'origine de **l'albumen** ;
- l'autre avec le gamète ♀ pour donner un zygote diploïde à l'origine de l'embryon sporophytique normal.

Il y a double fécondation, par siphonogamie.

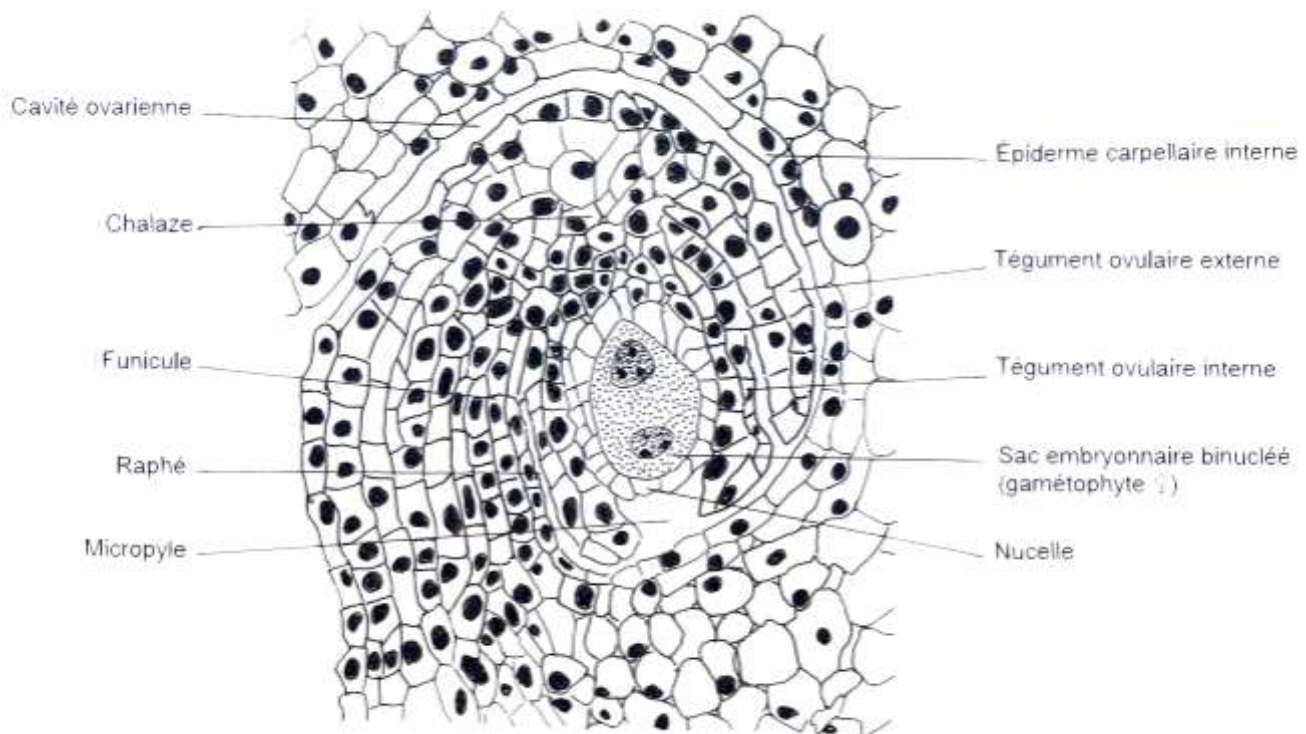
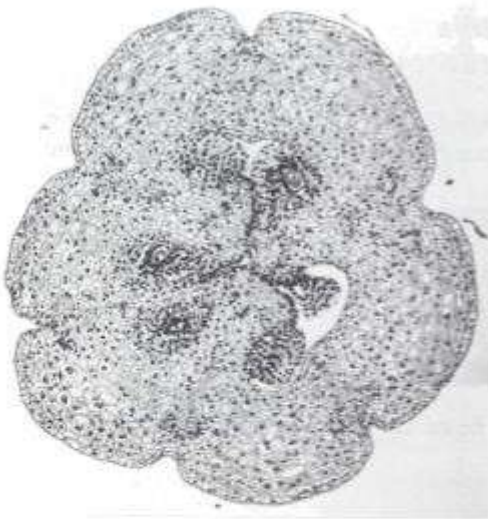
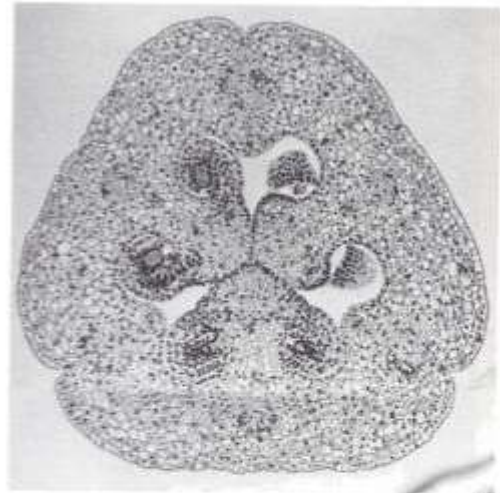


Figure 52 : Coupe longitudinale d'un très jeune ovule anatrophe de *Lilium*

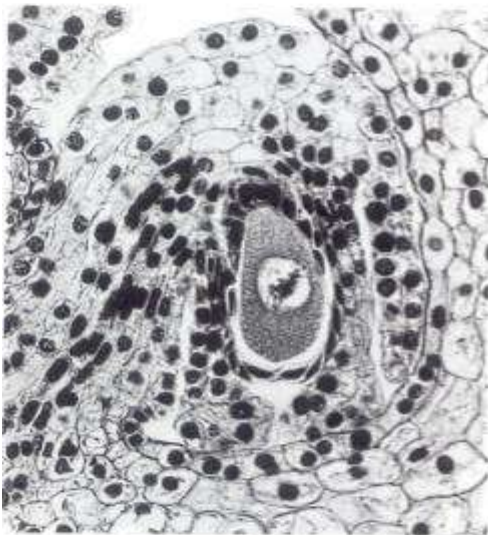
Lilium : formation du sac embryonnaire



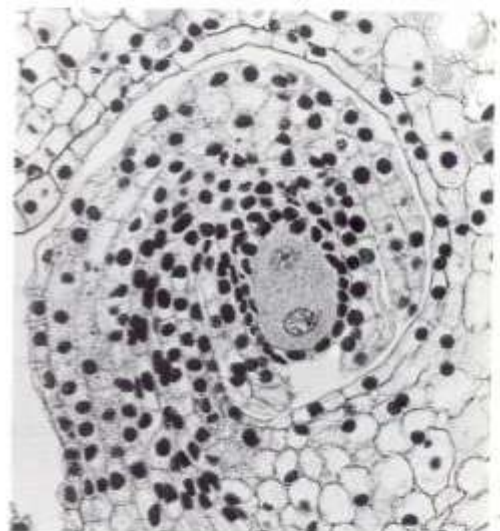
1



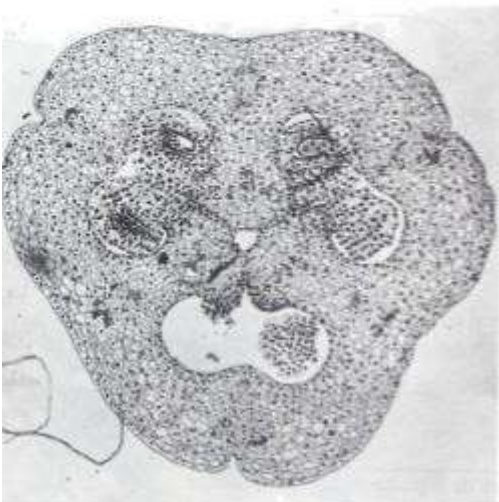
2



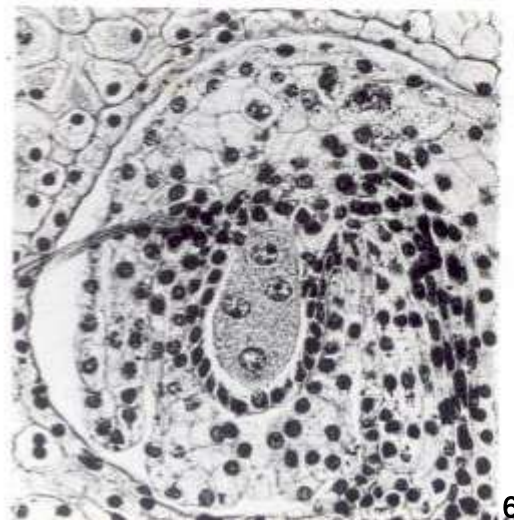
3



4



5



6

Lilium et *Fritillaria* :

Formation du sac embryonnaire tétraprothallé (=tétrasporé)

Chez *Lilium* et *Fritillaria* le sac embryonnaire, à l'issue de sa formation, est bien à 8 noyaux organisés comme dans le cas précédant (3, 4) mais ces noyaux ne tirent pas leur origine de la division d'une seule spore.

La cellule sporogène, de grande taille et à gros noyau (page 91) subit la méiose ce qui conduit à la formation de 4 spores (page 91), toutes haploïdes. Trois de ces spores fusionnent en un seul noyau triploïde. À ce stade, le sac embryonnaire apparaît pour la seconde fois avec deux noyaux mais l'un d'eux est haploïde l'autre triploïde. Chacun de ces noyaux se divise équationnellement deux fois. Le sac embryonnaire final a **8 noyaux, 4 haploïdes** (une oosphère, deux synergides et un noyau polaire) et **4 triploïdes** (trois antipodes et l'autre noyau polaire).

Les 4 macrospores ont servi à la constitution de ce sac embryonnaire qui est qualifié de tétrasporé ou tétraprothallé.

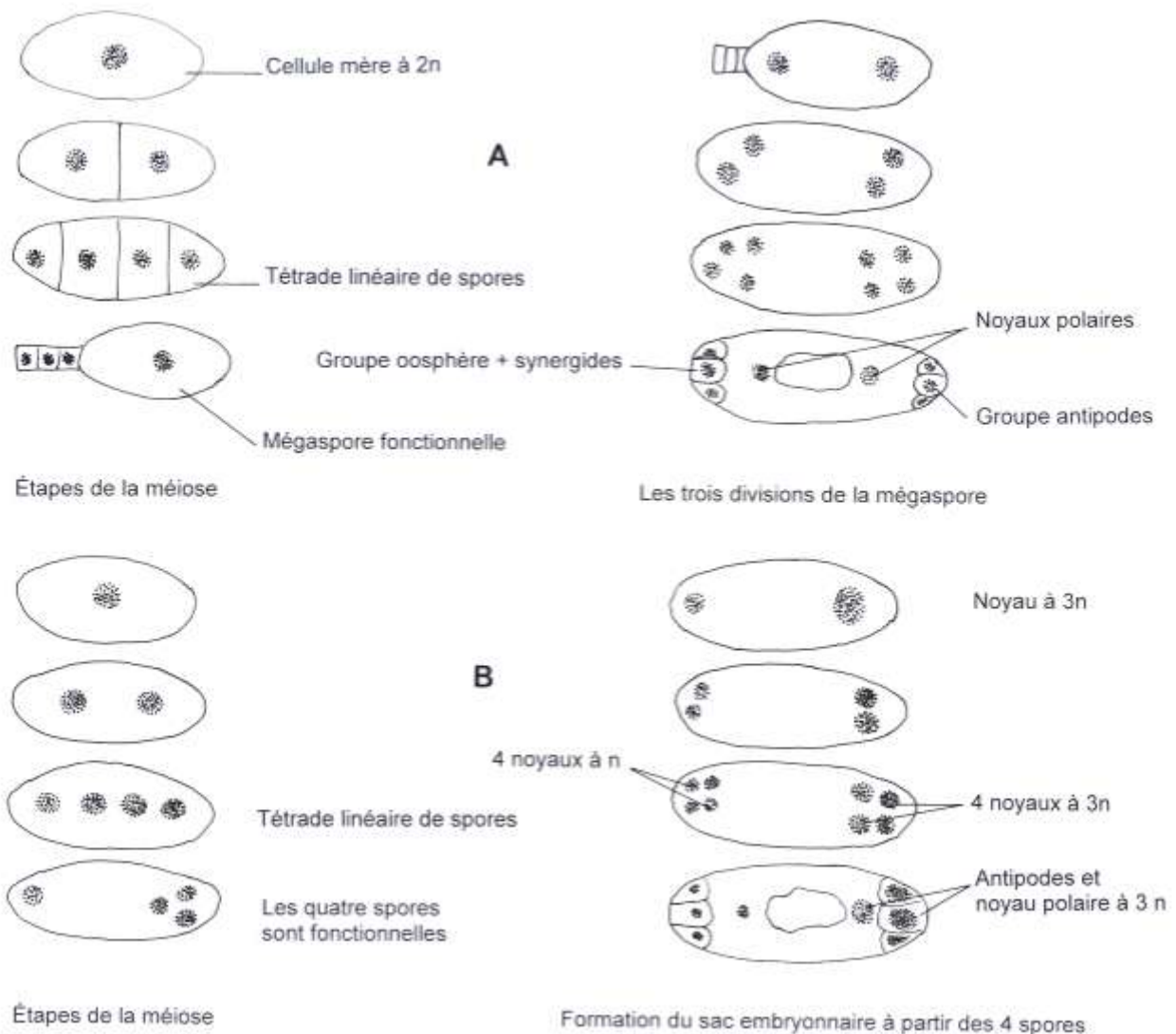
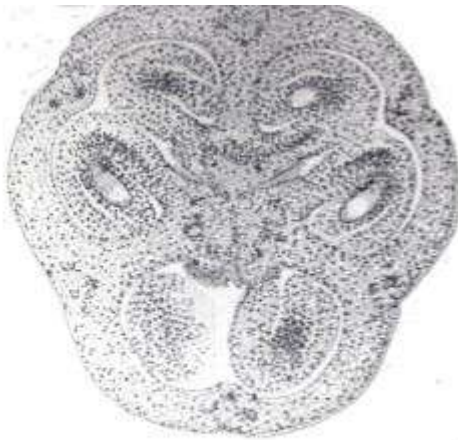


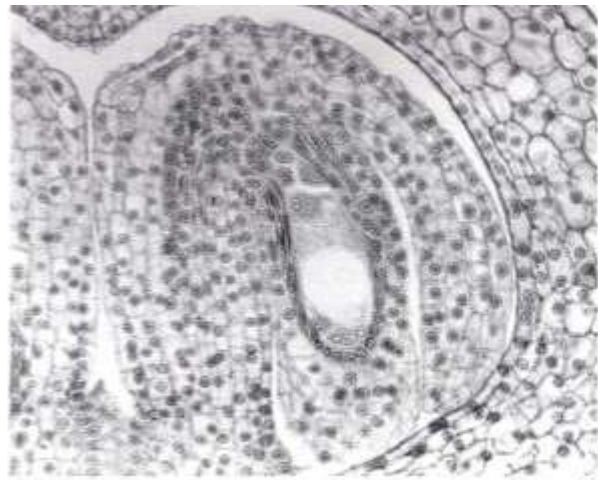
Figure 53 : Mécanisme de formation du sac embryonnaire monosporé (A) et tétrasporé (B)



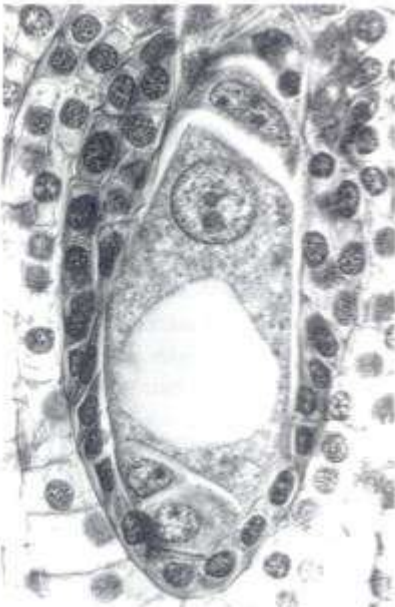
Lilium : le sac embryonnaire



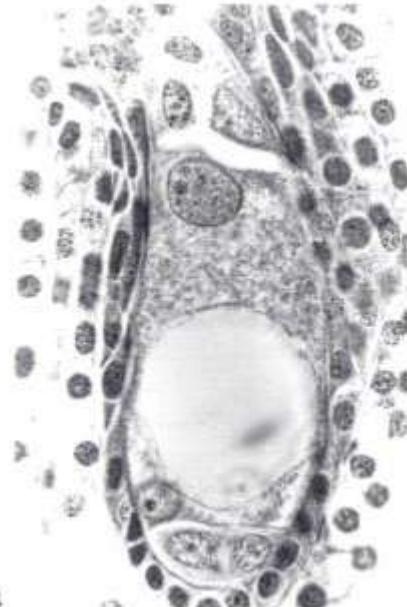
1



2



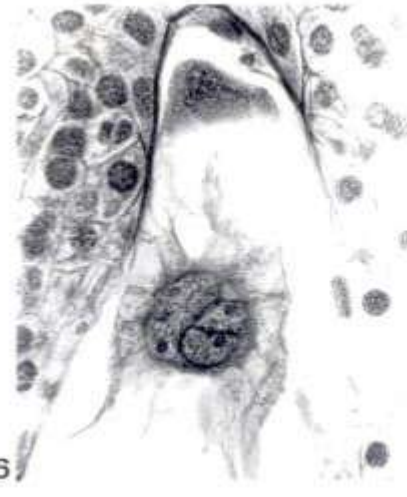
3



4



5



6

Table des illustrations

Figure 1 : Schématisation des 5 types de biocycles	6
Figure 2 : Schématisation de la place possible de la sexualisation dans le biocycle.....	7
Figure 3 : Exemple de biocycle monogénétique haploïde, <i>Chamydomonas</i> , Chlorophytes	7
Figure 4 : Exemple de biocycle digénétique isomorphe, <i>Ulva lactuca</i> , Chlorophytes	8
Figure 5 : Exemple de biocycle digénétique isomorphe, <i>Dictyota</i> , Chromophytes	8
Figure 6 : Exemple de biocycle hétéromorphe à gamétophyte dominant, <i>Cutleria</i> , Chromophytes	9
Figure 7 : Exemple de biocycle digénétique hétéromorphe à sporophyte dominant, <i>Laminaria</i> , Chromophytes	9
Figure 8 : Exemple de biocycle monogénétique presque entièrement diploïde, <i>Fucus</i> , Chromophytes.....	10
Figure 9 : Exemple de biocycle monogénétique diploïde, <i>Bryopsis</i> , Chlorophytes.....	10
Figure 10 : Nature et position des flagelles sur les zoïdes	15
Figure 11 : Schématisation de la formation des gamétocystes ♂ de <i>Polysiphonia</i>	20
Figure 12 : Schéma d'une grappe de gamétocystes ♂ sur un trichoblaste fertile	21
Figure 13 : Cupule carpogoniale sur un thalle gamétophytique ♀ de <i>Polysiphonia</i>	22
Figure 14 : Schéma d'une coupe transversale du thalle sporophytique de <i>Polysiphonia</i> expliquant l'origine profonde du sporocyste et la sortie des spores par effraction	24
Figure 15 : Schéma du biocycle trigénétique des <i>Florideae</i>	24
Figure 16 : Portion de thalle sporophytique de <i>Polysiphonia</i>	25
Figure 17 : Schéma du biocycle des Mucoraceae (d'après Motte)	28
Figure 18 : Portion végétative de thalle de <i>Rhizopus</i>	29
Figure 19 : Le conidiocyste de <i>Rhizopus</i>	29
Figure 20 : Le conidiocyste mûr de <i>Rhizopus</i>	29
Figure 21 : État de l'extrémité d'un conidiocystophore de <i>Rhizopus</i> après l'ouverture du conidiocyste	29
Figure 22 : Deux étapes de la cystogamie chez <i>Mucor</i>	30
Figure 23 : Pétiole de <i>Vitis</i> infesté par <i>Plasmopara</i> (coupe transversale).....	32
Figure 24 : Portion de coupe transversale d'une feuille de Crucifère infestée par <i>Albugo</i>	34
Figure 25 : Portion de parenchyme d'une Crucifère contenant des zygotes d' <i>Albugo</i>	36
Figure 26 : Écium de <i>Puccinia</i> à la face inférieure d'une feuille de <i>Berberis</i>	38
Figure 27 : Schématisation du biocycle de <i>Puccinia graminis</i> (d'après Motte)	40
Figure 28 : Portion d'hyménium de <i>Coprinus</i>	42
Figure 29 : Différents aspects du carpophore des Septomycètes	44
Figure 30 : Appareils conidiens de <i>Penicillium</i> A et <i>Aspergillus</i> B.....	45
Figure 31 : Schéma d'une portion de coupe transversale du "thalle" de <i>Marchantia</i> (face supérieure).....	46
Figure 32 : Les 3 classes de Bryophytes d'après la structure de la capsule sporangiale	48
Figure 33 : Schéma de portion de coupe longitudinale de l'anthéridiophore de <i>Marchantia</i>	50
Figure 34 : Schéma de la coupe longitudinale d'un archégoniophore de <i>Marchantia</i>	52
Figure 35 : Archégonies de <i>Marchantia</i> à la face inférieure d'un archégoniophore, coupe transversale.....	54

Figure 36 : Capsules sporangiales de <i>Marchantia</i> , à la face inférieure du chapeau ♀	56
Figure 37 : Archégones de <i>Mnium</i> à l'extrémité d'un plateau ♀	58
Figure 38 : Anthéridies de <i>Mnium</i> à extrémité d'un plateau ♂	58
Figure 39 : Coupe longitudinale dans une capsule sporangiale de <i>Sphagnum</i>	60
Figure 40 : Schéma d'un eusporange de <i>Botrychium</i>	63
Figure 41 : Schéma d'un leptosporange de fougère	64
Figure 42 : Coupe transversale de prothalle de fougère avec anthéridies à la face inférieure	66
Figure 43 : Microsporange de <i>Selaginella</i>	71
Figure 44 : Schématisation de la coupe longitudinale d'un épi sporifère de <i>Selaginella</i> A et de <i>Lepidostrobos</i> B	71
Figure 45 : Formation des tétrades tétraédriques par mode d'apparition simultanée des cloisons au cours de la méiose	72

Table des matières

Reproduction asexuée, multiplication végétative et reproduction sexuée.....	1
Le biocycle	5
Terminologie : les éléments de description du biocycle	11
Les zoïdes	14
Conseils pour réussir un schéma de "Sciences Naturelles"	15
<i>Spirogyra</i> , Chlorophycophytes, <i>Zygnemataceae</i>	16
<i>Ulva lactuca</i> , Chlorophycophytes, <i>Ulvaceae</i>	18
<i>Polysiphonia</i> , Rhodophycophytes, <i>Florideae</i>	20
<i>Polysiphonia</i> , Rhodophycophytes, <i>Florideae</i>	22
<i>Polysiphonia</i> , Rhodophycophytes, <i>Florideae</i>	24
<i>Fucus evanescens</i> , Chromophycophytes, <i>Fucaceae</i>	26
<i>Rhizopus nigricans</i> , Zygomycètes, <i>Mucoraceae</i>	28
<i>Mucor</i> sp., Zygomycètes, <i>Mucoraceae</i>	30
<i>Plasmopara viticola</i> , Phycomycètes, <i>Peronosporaceae</i>	32
<i>Albugo candida</i> , Phycomycètes, <i>Albuginaceae</i>	34
<i>Albugo</i> et <i>plasmopara</i> , Phycomycètes, Péronosporales.....	36
<i>Puccinia graminis</i> , Basidiomycètes, <i>Pucciniaceae</i>	38
<i>Puccinia graminis</i> , Basidiomycètes, <i>Pucciniaceae</i>	40
Ascomycètes et Basidiomycètes, Septomycètes.....	42
<i>Aspergillus repens</i> , Septomycètes, Ascomycètes.....	44
<i>Marchantia polymorpha</i> , Bryophytes, Hépatiques.....	46
<i>Marchantia polymorpha</i> , Bryophytes, Hépatiques.....	48
<i>Marchantia polymorpha</i> , Bryophytes, Hépatiques.....	50
<i>Marchantia polymorpha</i> , Bryophytes, Hépatiques.....	52
<i>Marchantia polymorpha</i> , Bryophytes, Hépatiques.....	54
<i>Marchantia polymorpha</i> , Bryophytes, Hépatiques.....	56
<i>Mnium</i> sp., Bryophytes, Mousses.....	58
<i>Mnium undulatum</i> , Bryophytes, Mousses.....	60
L'eusporange des Ptérophytes.....	62
Aperçu sur la classification des Végétaux vasculaires.....	62
Fougères leptosporangiées, Filicales.....	64
<i>Equisetum</i> , Sphénophytes et <i>Polypodium</i> , Filicales.....	66
<i>Equisetum palustre</i> , Sphénophytes	68
<i>Selaginella</i> , Lycophytes.....	70
Formation des spores trilètes.....	72
Formation des spores monolètes.....	74
<i>Pinus</i> , Gymnospermes, <i>Pinaceae</i>	76
<i>Pinus</i> , Gymnospermes, <i>Pinaceae</i>	78
<i>Pinus</i> , Gymnospermes, <i>Pinaceae</i>	80
<i>Lilium</i> , Angiospermes, formation des grains de pollen.....	82
<i>Lilium</i> , Angiospermes, Monocotylédones.....	88
Angiospermes formation du sac embryonnaire monoprothallé (= monosporé).....	90
<i>Lilium</i> et <i>Fritillaria</i> : formation du sac embryonnaire tétraprothallé (=tétrasporé).....	92
Table des illustrations.....	95
Table des matières.....	97

Références bibliographiques

- ABBAYES des H, CHADEFAUD M., FERRÉ de Y., FELDMANN J., GAUSSEN H., GRASSÉ P.-P., LEREDDE M. C., OZENDA P., PRÉVOT A. R. 1963. Botanique. Masson, Paris.
- BACH Denis. Sans date. Cours de Botanique générale. Tome 1. Organisation et reproduction des plantes vasculaires. Société d'édition d'enseignement supérieur. Paris.
- BARNES Ervin H. 1968. Atlas and manual of Plant Pathology. Plenum Press, New York and London.
- BOLD C. Harold, ALEXOPOULOS Constantine, DELEVORAS Theodore. 1980. Morphology of plants and fungi. Fourth edition. Harper International, New York.
- CAMEFORT H., BOUÉ H. 1985. Reproduction et Biologie des végétaux supérieurs. Bryophytes, Ptéridophytes, Spermaphytes. 2^{ème} édition. Doin, Paris
- CHADEFAUD M., EMBERGER L. 1960. Traité de Botanique systématique, 2 tomes, 3 fascicules. Masson, Paris.
- GORENFLOT Robert 1992. Biologie végétale, plantes supérieures, 2 - appareil reproducteur, 3^{ème} édition. Masson, Paris
- GORENFLOT Robert, GUERN Monique 1989. Organisation et biologie des Thallophytes. Doin, Paris.
- MOTTE Jean. 1962. Le Biocycle. Propédeutique des grands groupes végétaux. Cours photocopié. Amicale des étudiants en Sciences de Montpellier.
- MOTTE Jean. 1962. Les Thallophytes Phycomycètes. Cours photocopié. Amicale des étudiants en Sciences de Montpellier
- MOTTE Jean. 1963. Thallophytes Chlorophycées. Cours photocopié. Amicale des étudiants en Sciences de Montpellier
- ROLAND Jean-Claude, ROLAND Françoise. 1997. Atlas de Biologie végétale, 2 - organisation des plantes à fleurs. 7^{ème} édition. Masson, Paris.
- ROLAND Jean-Claude, VIAN Brigitte. 1997. Atlas de Biologie végétale, 1 - organisation des plantes sans fleurs. 4^{ème} édition. Masson, Paris.
- VIENNOT-BOURGIN G. 1968 Phytopathologie. *Encyclopaedia universalis*, Vol.13, p. 15-17