

1. Évolution de la lignée végétale

1.1. DE LA SOUPE PRIMITIVE AUX CYANOBACTÉRIES

Le processus d'apparition de la vie sur Terre fait encore l'objet d'intenses controverses mais les toutes premières étapes se sont produites dans la « soupe primitive » résultant de la condensation de vapeur d'eau, de méthane, d'ammoniac et de dioxyde de carbone qui a suivi la formation de la planète, il y a environ 4,6 milliards d'années. Dans ce milieu très réactif, soumis pendant des centaines de millions d'années à des températures et des pressions élevées ainsi qu'à des décharges électriques et des rayonnements intenses, se sont élaborées les premières biomolécules complexes à l'origine des formes de vie sur Terre : glucides, acides aminés (éléments de base des protéines), lipides et acides nucléiques (ARN : acide ribonucléique ; ADN : acide désoxyribonucléique). C'est le domaine de la chimie prébiotique (avant la vie).

La **figure 1** présente les étapes les plus probables menant de la soupe primitive aux cyanobactéries, premiers organismes eucaryotes unicellulaires photosynthétiques. Elles peuvent être résumées ainsi :

- synthèse de biomolécules complexes ;
- compartimentation et concentration de ces biomolécules dans des vésicules entourées d'une membrane lipidique ;
- évolution de ces vésicules en cellule primitive (du latin *cellula*, petite chambre), une structure entourée au minimum d'une membrane séparant le milieu intérieur de l'extérieur tout en permettant des échanges. Une cellule contient au moins une molécule d'ADN qui constitue son génome ;
- apparition d'un ancêtre commun unicellulaire appelé LUCA (Last Universal Common Ancestor).

Les bactéries sont généralement considérées comme les premières formes de vie organisée car on en a retrouvé des fossiles dans des sédiments d'environ 3,5 milliards d'années, mais de nombreux scientifiques pensent que cela aurait pu être un grand virus à ARN capable de s'autoreproduire. L'exploration récente de milieux très hostiles (volcans, sources d'eau sous-marine bouillante...) a permis de caractériser un groupe de bactéries, les Archaeobactéries, capables de vivre dans les conditions de la Terre primitive, où la température de l'eau de surface était encore de plus de 90 °C il y a environ 3,8 milliards d'années.

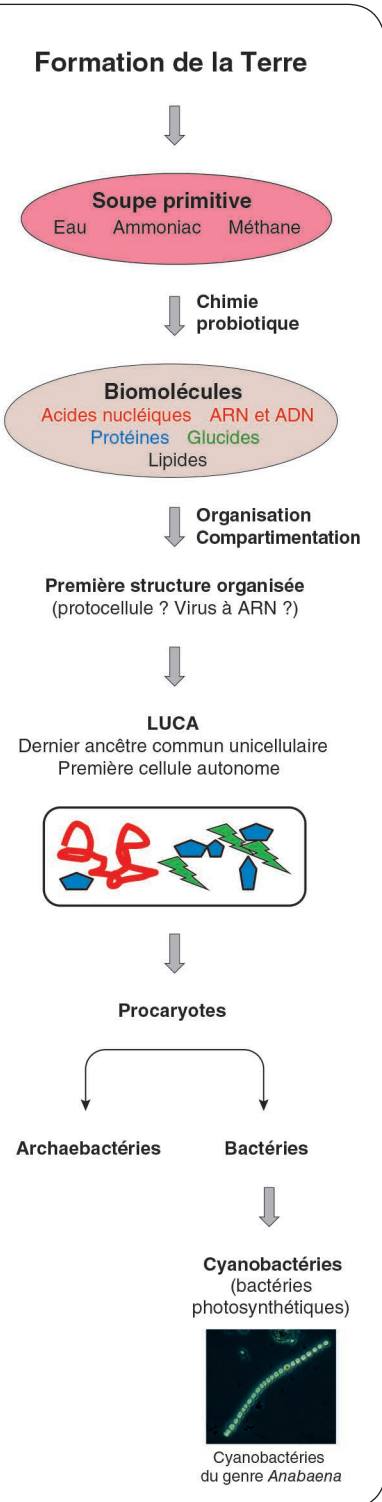
Archaeobactéries et bactéries sont des organismes unicellulaires avec peu de compartimentation interne et dont le patrimoine génétique n'est pas inclus dans un noyau. Ce type cellulaire a été appelé procaryote (avant le noyau), et les cellules possédant un noyau, eucaryotes.

Archaeobactéries, Bactéries et Eucaryotes sont les trois domaines universellement reconnus du monde vivant, mais de nombreux chercheurs ont proposé d'en ajouter un quatrième, celui des virus.

– 4,6 milliards d'années

– 3,8 milliards d'années

– 3,5 milliards d'années



En l'absence d'oxygène, les bactéries ont d'abord utilisé la fermentation du glucose, abondant dans la soupe primitive, pour fabriquer de l'ATP, forme universelle de stockage d'énergie du vivant. Les ressources en glucose se sont rarifiées et, pour survivre, des bactéries ont développé une innovation métabolique majeure, la photosynthèse, permettant la synthèse de glucides à partir de l'énergie solaire et du dioxyde de carbone présent en grande quantité dans l'eau et l'atmosphère.

Chez les bactéries pourpres, la photosynthèse est anaérobie et utilise le sulfure d'hydrogène pour réaliser la synthèse des glucides puis elle est devenue aérobie chez les cyanobactéries en utilisant l'eau pour synthétiser les glucides. Grâce à cette nouvelle fonction, ces bactéries sont devenues autotrophes c'est-à-dire capables de fabriquer tous leurs composants organiques à partir d'éléments minéraux simples.

Chez les premières cyanobactéries (ou cyanobiontes = végétaux bleus), le principal pigment récepteur de lumière était la phycocyanine, plus efficace que la chlorophylle pour collecter la lumière traversant la couche d'eau où elles vivaient (jusqu'à 100 m). Les cyanobactéries ont évolué jusqu'à nos jours et il en existe plus de 7 000 espèces, qui diffèrent par leurs pigments et par leurs variantes photosynthétiques.

Leur développement rapide a permis l'enrichissement des eaux puis de l'atmosphère en dioxygène (O_2) produit lors de la photosynthèse : la teneur en oxygène de l'atmosphère terrestre il y a trois milliards d'années était environ de 2 % alors que sa teneur actuelle est de 21 %. L'augmentation progressive de la concentration en oxygène a induit une nouvelle fonction, la respiration (développement de formes de vie aérobies) pour un meilleur rendement énergétique : production de 36 ATP (respiration) au lieu de 2 (fermentation) à partir d'une molécule de glucose. Cela a aussi eu pour conséquence la formation de la couche d'ozone (O_3) et le refroidissement de l'atmosphère à la suite de la consommation du dioxyde de carbone. Les cyanobactéries proches de la surface ont ensuite favorisé la photosynthèse à base de chlorophylle (voir 5.1), fonction emblématique du règne végétal ou Plantae, l'un des 6 règnes actuellement reconnus au niveau international : Archaea (Archées), Bacteria (Bactéries), Protista (Protistes), Fungi (Mycètes ou champignons), Plantae (Plantes), Animalia (Animaux). La **figure 2** résume les principaux niveaux de classification des organismes vivants.

Quel que soit le scénario exact, la vie est apparue très tôt puis elle a évolué lentement et il a fallu environ 3 milliards d'années pour voir exploser la biodiversité, accompagnée de la complexification des relations entre tous les organismes vivants.

◀ **Figure 1.** De la soupe primitive aux cyanobactéries, évolution la plus probable.

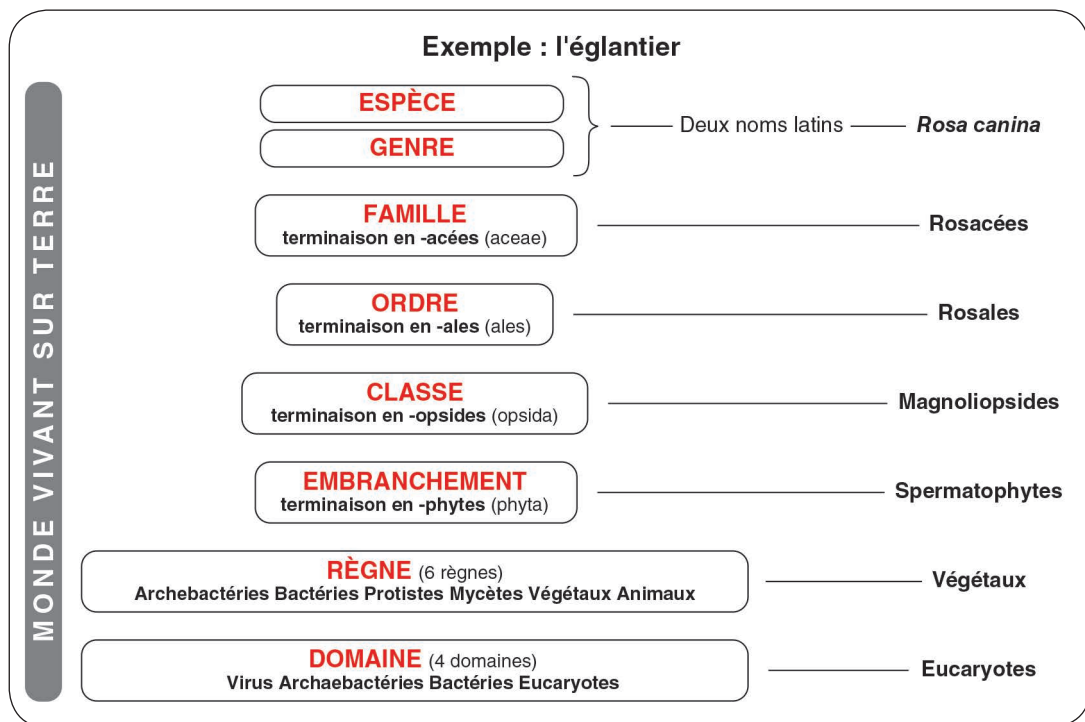


Figure 2. Principaux éléments de classification des végétaux. Les terminaisons sont celles utilisées dans la taxonomie des pays francophones (entre parenthèses : celles de la taxonomie internationale).

1.2. DES CYANOBACTÉRIES AUX ANGIOSPERMES

Le grand bond évolutif suivant a été la structuration de la cellule eucaryote avec la condensation et la compartimentation du patrimoine génétique (ADN) dans un noyau (caryon), délimité par une membrane. Des cellules eucaryotes ont été trouvées dans des roches datées de 2,7 milliards d'années. En plus d'un noyau, elles possèdent des organites cellulaires tels que des mitochondries, présentes dans la plupart des cellules eucaryotes, et des plastes, présents seulement dans les cellules végétales (*voir 2.1*).

La théorie la plus largement acceptée pour le passage de la cellule procaryote à la cellule eucaryote est la « théorie endosymbiotique ». Une cellule procaryote aurait différencié un noyau et phagocyté (absorbé) des bactéries pourpres puis des cyanobactéries, qui ont évolué respectivement en mitochondries et en chloroplastes en perfectionnant certaines de leurs fonctions (respiration avec production d'énergie pour les mitochondries, photosynthèse pour les plastes), tout en conservant une part importante de leur patrimoine génétique,

donnant l'ADN mitochondrial et/ou chloroplastique des cellules eucaryotes.

Les eucaryotes appartenant au règne végétal sont distribués dans deux grands ensembles :

- les Thallophytes, végétaux dits « inférieurs », non vascularisés, sans feuilles, ni tiges, ni racines. Ils comprennent les protophytes (protistes végétaux) et les algues ;

- les Cormophytes, végétaux dits « supérieurs », vascularisés, possédant des feuilles ou des écailles, des tiges ou des troncs et des racines ou des rhizoïdes. Dans les classifications récentes, on préfère le terme d'Embryophytes pour attirer l'attention sur leur mode de reproduction dont le point commun est la fécondation donnant un embryon. Les grands groupes végétaux appartenant aux Embryophytes (ou Cormophytes) sont les Bryophytes (par exemple les mousses), les Ptéridophytes (par exemple les fougères) et les Spermatophytes (plantes à graines). La **figure 3** résume la chronologie de leur apparition.

Quelques éléments de taxonomie et de systématique

La taxonomie (ou taxinomie) décrit les organismes vivants et les regroupe en entités appelées taxons afin de les identifier, les nommer et les classer. Un taxon, par exemple une famille, est une entité regroupant des organismes ayant des caractères communs définis.

La systématique est la science qui organise le classement des taxons. Il existe de nombreuses classifications obtenues par deux types principaux de méthodes :

- classiques : basées sur des critères morphologiques et anatomiques ;
- phylogénétiques : basées sur des critères moléculaires (marqueurs ADN) qui permettent d'évaluer des degrés de

parenté et d'établir des filiations.

Quelle que soit la classification utilisée, tout organisme vivant est identifié par le système binominal proposé par Linné (1707-1778) et adopté au niveau international, qui combine deux noms dérivés du latin (par convention écrits en italique) : le premier, commençant par une majuscule, est le nom de genre, le second, commençant par une minuscule, est le nom d'espèce ; par exemple *Rosa canina* (églantier). Les genres présentant suffisamment de ressemblances sont placés dans des familles, elles-mêmes regroupées dans des ordres regroupés dans des classes, regroupées dans des embranchements.

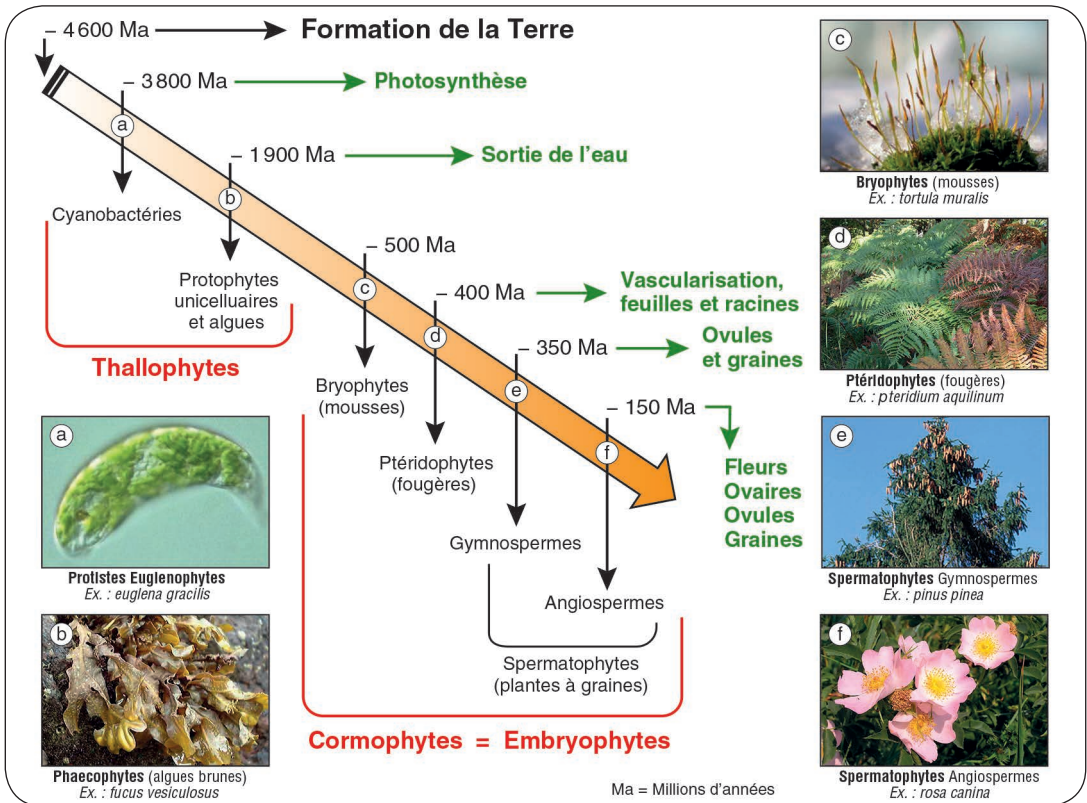


Figure 3. Chronologie de l'apparition des principaux groupes de végétaux avec les innovations évolutives majeures.

1.2.1. Les Protophytes (protistes végétaux)

Les premiers eucaryotes sont aquatiques (eau douce et eau salée) et unicellulaires, ce sont les protistes. Avec environ 300 000 espèces répertoriées, ils présentent une grande diversité et constituent un règne à part dans la classification classique où on distingue les protozoaires (dominante animale),

des protophytes (dominante végétale) et des promycètes (dominante fongique). Toutefois, dans la classification phylogénétique basée sur des marqueurs ADN, ils sont progressivement rattachés au règne animal, au règne végétal ou au règne des mycètes (champignons).

1.2.2. Les algues

Les algues (13 000 espèces répertoriées) sont un ensemble hétérogène comprenant de nombreuses espèces unicellulaires ou multicellulaires avec un système végétatif peu spécialisé, sous forme de thalles à ramifications simples avec des flotteurs et des crampons permettant la fixation. Elles sont classées en Chlorophytes (algues vertes), Phaeocophytes (algues brunes) et Rhodophytes (algues rouges) en

fonction des pigments dominants (chlorophylles, caroténoïdes, phycoérythrine, phycocyanine), des glucides de réserve (amidon, cellulose, glucanes...) et des conditions de milieu (salinité, temps d'émer-sion, profondeur d'eau déterminant la quantité et la qualité de la lumière reçue : 20 m maximum pour les algues vertes, 50 m pour les algues brunes et plus de 100 m pour les algues rouges).

1.2.3. Les Bryophytes

Les végétaux sont les premiers organismes colonisant les terres émergées, et leur développement dans les milieux terrestres a ensuite permis la sortie de l'eau des espèces animales. Les premiers végétaux terrestres sont sans doute dérivés d'algues vertes proches de la surface qui se sont retrouvées émergées et ont réussi à s'adapter.

Ce passage à la terre ferme a entraîné des pressions évolutives importantes concernant la gestion de l'eau et des éléments minéraux. On sait que les premiers végétaux terrestres datent d'au moins 500 millions d'années : ce sont des plantes très simples encore très dépendantes du milieu aquatique, ne possédant ni racines (parfois des rhizoïdes) ni vraies feuilles mais des thalles ou des écailles. Les cellules sexuelles mâles ont des flagelles pour se déplacer dans l'eau à la rencontre des cellules femelles qu'elles féconderont en donnant des spores (on a trouvé des fossiles de spores de mousses datant d'environ 480 millions d'années). Leur adaptation à

la vie terrestre a été facilitée par des symbioses avec des microorganismes (bactéries, cyanobactéries, algues unicellulaires et mycètes) les aidant à assimiler l'eau et les éléments minéraux.

Les Bryophytes regroupent environ 15 000 espèces. Ils comprennent :

- les Marchantiophytes ou hépatoïques, dont les organes végétatifs sont des thalles plus ou moins différenciés et des rhizoïdes ;
- les Anthocérotophytes, qui ont des thalles peu différenciés et pas de rhizoïdes ;
- les Bryophytes *stricto sensu*, qui regroupent les mousses et les sphaignes, ont des feuilles simplifiées en écailles qui captent l'eau sur toute leur surface. Chez certaines mousses on observe des ébauches de tissus vasculaires, ce qui a conduit certains à les classer dans les Trachéophytes, une division regroupant toutes les plantes vascularisées : Ptéridophytes et Spermatophytes (Gymnospermes et Angiospermes).

1.2.4. Les Ptéridophytes

Pour s'adapter plus efficacement à la vie terrestre, les végétaux ont différencié des structures capables de puiser l'eau et les sels minéraux dans le sol, et de les faire circuler dans toute la plante : les racines et les tissus vasculaires ou conducteurs (voir 2.2). Les premières plantes vascularisées, aussi appelées Trachéophytes, remontent à environ 420 millions d'années. Pour lutter contre l'atmosphère desséchante, les plantes vasculaires primitives ont synthétisé une couche protectrice à la surface des feuilles, la cuticule, constituée de dif-

férentes cires. Elles ont aussi différencié des cellules spécialisées, les stomates, capables de s'ouvrir et de se fermer pour réguler les échanges gazeux (vapeur d'eau, oxygène, dioxyde de carbone) entre l'intérieur et l'extérieur de la plante.

Les Ptéridophytes (18 000 espèces répertoriées) regroupent les Lycophytes (lycopodes et sélaginelles), les Filicophytes (fougères) et les Sphénophytes (prêles). Les Ptéridophytes ne produisent ni fleurs ni graines : ils se reproduisent par des spores qui germent en conditions favorables.

1.2.5. Les Gymnospermes

Le bond évolutif suivant a consisté à différencier des ovules protégeant les gamètes femelles (oosphères) qui, une fois fécondés par des ga-

mètes mâles (pollen), donneront les graines. Les plantes présentant ces caractéristiques sont les Spermatophytes (plantes à ovules) qui rassemblent

les Gymnospermes (plantes à ovules nus) et les Angiospermes (plantes à fleurs avec ovules protégés par des ovaires). La vascularisation s'est perfectionnée pour accompagner la spécialisation des organes reproducteurs. À partir des Gymnospermes, des mécanismes de fécondation variés et favorisant la biodiversité ont aussi été mis en place. L'embryon résultant de la fécondation est protégé à l'intérieur d'une graine, ensuite disséminée par différents moyens (vent, insectes, oiseaux). La graine germera quand les conditions seront favorables (présence d'eau, température et lumière appropriées) et l'embryon commencera son développement pour un autre cycle de vie.

Les Gymnospermes sont des plantes ligneuses

1.2.6. Les Angiospermes, ou plantes à fleurs

Dans la classification classique, on distingue deux grands groupes d'Angiospermes : les Monocotylédones et les Dicotylédones selon la présence de 1 ou 2 cotylédons (préfeuilles de l'embryon dans la graine). Les progrès de la classification moléculaire APG (Angiosperms Phylogeny Group) montrent que le groupe des Dicotylédones est hétérogène et subdivisé en deux sous-groupes principaux, les dicotylédones vraies (Eudicotylédones) et les dicotylédones archaïques (Magnolidées), qui auraient divergé plus tôt.

La caractéristique principale des Angiospermes est l'acquisition de la fleur avec sa variété de formes et de dispositions des pièces florales (voir 4.4.1). Les Angiospermes ont des racines, des tiges (ou troncs) des feuilles et des fleurs avec des ovules

(arbres et arbustes) et regroupent environ 1 000 espèces répertoriées, distribuées entre :

- les Cycadophytes (cycas), qui ont des racines et des rameaux feuillés dont certains portent de gros ovules ;

- les Ginkgophytes avec une seule espèce, *Ginkgo biloba* ;

- les Coniférophytes, les plus représentés actuellement. Ils ont des feuilles en aiguilles, des canaux résinifères, et sont caractérisés par la différenciation de cônes mâles produisant le pollen et de cônes femelles portant des ovules ;

- les Gnétophytes, qui présentent des caractères préfigurant les Angiospermes : par exemple *Ephedra*, qui a des ébauches de fleurs mâles.

protégés dans des ovaires qui, après fécondation, donneront des fruits contenant les graines. Avec plus de 230 000 espèces répertoriées, réparties dans 180 familles et 19 ordres, les Angiospermes dominent la flore actuelle. C'est le résultat d'une grande diversité de stratégies d'adaptation évolutives. La cause principale de ce succès évolutif est l'amélioration des modes de fécondation et de dissémination des graines en relation étroite (coévolution) avec les animaux, en particulier les insectes, principaux pollinisateurs des Angiospermes. De plus, le développement de symbioses diverses et de mécanismes de défense sophistiqués a permis aux Angiospermes de dominer la flore terrestre. La plupart des plantes cultivées dans les agrosystèmes sont des Angiospermes.

À RETENIR

- Les formes de vie primitives (procaryotes, unicellulaires) datent d'au moins 3,8 milliards d'années.
- L'évolution a pris un tournant décisif avec l'apparition de la photosynthèse chez les cyanobactéries, il y a 3,4 milliards d'années. Leur prolifération a entraîné un refroidissement et un enrichissement en oxygène permettant l'émergence de nouvelles formes de vie.
- L'innovation évolutive suivante a été la cellule eucaryote résultant de l'endosymbiose de bactéries pourpres (futurs mitochondries) puis de cyanobactéries (futurs chloroplastes de la lignée végétale).
- La lignée végétale comporte les algues, dont certaines sont sorties de l'eau et se sont adaptées à la vie terrestre en différenciant des structures de soutien (Bryophytes), puis des racines et des tissus vasculaires (Ptéridophytes).
- Les étapes suivantes de la coévolution des végétaux avec les autres organismes vivants ont produit l'ovule (future graine) chez les Gymnospermes, puis la fleur où l'ovule (future graine) est protégé dans un ovaire qui donnera le fruit, chez les Angiospermes.