

# Classification phylogénétique de la Lignée verte

Mathieu REYMOND (ENS Lyon), Françoise Jauzein (INRP Lyon)

Version 1 (2 juillet 2007)

## • Introduction:

### ▪ Classification classique du vivant :

Face à la diversité du monde vivant (environ 1 800 000 espèces décrites, soit 10 ou 100 fois moins que le nombre d'espèces prédites), les biologistes ont de tout temps essayé de regrouper des êtres vivants entre eux afin de comprendre avec différentes méthodes quelles étaient les grandes divisions du vivant. Ainsi, le naturaliste Carl von Linné (1707-1778) proposait une classification fixiste où le vivant était classé selon un ordre divin autour de sept niveaux hiérarchiques à savoir : règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce. Ces classifications se basaient sur le choix de caractères morphologiques dits « pertinents » qui permettaient de subdiviser le vivant en fonction de la présence ou de l'absence de ces caractères. Cette approche a donc permis de classer harmonieusement les organismes vivants à partir d'un ensemble de dichotomies basées sur la présence ou l'absence d'un caractère et donc de définir une hiérarchie stricte de rangs taxinomiques du règne à l'espèce. Par exemple, les thallophytes (lichens, algues, champignons) étaient caractérisés par l'absence de structures différenciées et étaient opposés aux cormophytes qui eux possédaient des structures différenciées telles que des racines ou des feuilles. Cette méthode dite divisive a été à la base de la majorité des classifications du vivant proposées de l'époque des premiers naturalistes à nos jours.

Depuis Charles Darwin (1809-1882) et la publication de « L'origine des espèces » en 1859, il a été établi que les êtres vivants évoluaient au cours du temps, c'est-à-dire que les espèces se transforment et transmettent leurs caractères de génération en génération. Ce mécanisme étant à la base de la diversité des êtres vivants, il en résulte que la classification du vivant doit refléter l'évolution des espèces et non l'ordre divin.

Ainsi, la classification classique de part ses bases fixistes présente le désavantage majeur de ne pouvoir refléter l'évolution des espèces. De plus les caractères dits « pertinents » choisis ne reflétaient pas toujours des événements évolutifs clefs.

### ▪ Classification phylogénétique du vivant

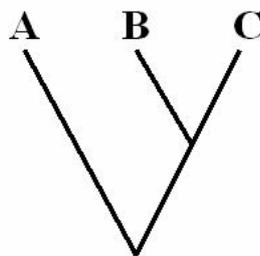
La classification phylogénétique contrairement à la classification classique, a pour but de classer le vivant à partir des liens de parenté entre les différents organismes vivants et donc de déterminer leur histoire évolutive. Le principe de base de cette classification mis en place sur la base de la théorie darwinienne par Willi Hennig (1913-1976) est de placer les êtres vivants à l'intérieur de groupes dits monophylétiques\* qui comprennent tous les descendants d'un ancêtre commun et cet ancêtre. Ainsi, les organismes vivants ne sont pas classés selon la présence ou l'absence d'un caractère mais selon l'appartenance à un lignage évolutif. Par exemple, toutes les plantes à fleurs partagent un ancêtre commun unique, elles appartiennent donc au groupe monophylétique

des **Angiospermes**. Au contraire, les ptéridophytes (fougères, lycopodes, prêles,...) ne forment pas un groupe monophylétique car bien que ces plantes aient un ancêtre commun, cet ancêtre est partagé par deux autres groupes que sont les **Gymnospermes** et les **Angiospermes**. Les ptéridophytes forment donc un groupe dit paraphylétique\*. Chaque groupe monophylétique est associé à différents caractères dérivés (synapomorphies) partagés par tous les individus de chaque groupe. Par exemple, le carpelle qui est la structure qui protège les ovules chez les plantes à fleurs est une synapomorphie associée au groupe monophylétique des **Angiospermes**.

Actuellement, hormis l'étude de caractères morphologiques, la réalisation d'arbres phylogénétique repose entre autre sur l'étude de molécules informatives telles que les acides nucléiques (ADN ou ARN) et les protéines. En effet, les différences de séquences entre des molécules homologues issues de différentes espèces, reflètent les modifications que ces molécules ont subit au cours du temps et donc l'histoire de ces molécules. Ainsi, plus les molécules étudiées ont des séquences semblables et plus le lien de parenté entre les individus portant ces molécules est fort. En pratique, on détermine tout d'abord la séquence de molécules homologues chez différentes espèces (par exemple l'ARN ribosomique 18S chez différentes plantes à fleurs). Les séquences de chaque molécule sont ensuite alignées et les similarités et les différences entre ces séquences sont identifiées grâce à des algorithmes mathématiques. Chaque molécule est alors regroupée avec la molécule qui lui est la plus proche au sein d'un arbre phylogénétique (Voir ci dessous). On peut ensuite en identifiant l'être vivant associé à chaque molécule, établir l'arbre phylogénétique du vivant.

La classification phylogénétique permet donc par une approche sans a priori de mettre en évidence les liens de parenté entre les êtres vivants et donc de donner une base évolutive à la classification du vivant.

Séquence d'ARN de l'espèce A	AGCTGTG <b>C</b> AATG
Séquence d'ARN de l'espèce B	AGCTGTG <b>A</b> AATG
Séquence d'ARN de l'espèce C	AGCTGTG <b>A</b> AATG



- Les séquences d'ARN des espèces B et C sont identiques contrairement à la séquence du même ARN chez l'espèce A.
- L'espèce B est donc plus proche de l'espèce C comparativement à l'espèce A

### Etablissement d'une phylogénie à partir de caractères moléculaires

Nous nous intéresserons dans ce document à présenter les principaux groupes de la phylogénie de la **Lignée verte**. Chaque groupe monophylétique (**indiqué en gras**) est présenté avec ses synapomorphies. Cette classification ne prend pas en compte les données fossiles.

### •La Lignée verte:

L'analyse de la phylogénie des Eucaryotes montre que l'on peut regrouper au sein d'un unique groupe monophylétique appelé **Lignée Verte** : les **Glaucophytes**, les **Chlorobiontes** et les **Rhodobiontes** ou **Algues rouges** (ces deux derniers clades étant regroupés sous le terme de **Métaphytes**). Ces résultats, combinés avec l'analyse de caractères comme le nombre de membranes, indiquent qu'un événement d'endosymbiose\* d'une cyanobactérie s'est produit chez l'ancêtre commun à ce clade.

On retrouve des restes de paroi de cyanobactérie chez les **Glaucophytes** (groupe frère des **Métaphytes**) qui regroupent un ensemble d'espèces unicellulaires.

- Le groupe de la **Lignée verte** est caractérisé par :
  - un chloroplaste à double membrane qui contient de la chlorophylle a et qui est issu de la première endosymbiose chloroplastique (endosymbiose primaire).
- Le groupe des **Glaucophytes** est caractérisé par :
  - un chloroplaste issu de la première endosymbiose chloroplastique possédant une couche de peptidoglycane.
- Le groupe des **Métaphytes** est caractérisé par :
  - la possibilité de former des organismes pluricellulaires.
- Le groupe des **Rhodobiontes** ou **Algues rouges** est caractérisé par :
  - la présence de phycoérythrine qui donne une couleur rouge caractéristique et couvrant la couleur verte de la chlorophylle a dans les phycobilisomes\*.
  - la présence d'amidon dans le cytoplasme : amidon floridéen\*.



*Chondrus crispus*  
ou Mousse d'Irlande

- Le groupe des **Chlorobiontes** est caractérisé par :
  - la couleur verte des chloroplastes due à la chlorophylle.
  - La présence d'amidon dans le chloroplaste.

On peut subdiviser les **Chlorobiontes** en deux groupes : Les **Ulvophytes** et les **Plasmodesmophytes**. Les **Plasmodesmophytes** se scindent en deux groupes que sont les **Charales** et les **Embryophytes** ou **Plantes terrestres**.

- Le groupe des **Ulvophytes** est caractérisé par :
  - des données moléculaires.



*Ulva lactuca*  
ou Laitue de mer

- Le groupe des **Plasmodesmophytes** est caractérisé par :
  - des plasmodesmes\* qui permettent la communication entre deux cellules voisines.
- Le groupe des **Charales** est caractérisé par :
  - des cellules qui possèdent en leur centre une vacuole de grande taille.



*Chara vulgaris*

- Le groupe des **Embryophytes** ou **Archégoniates** ou **Plantes terrestres** est caractérisé par :
  - un gamétange\* (structure produisant des gamètes\*) femelle = archégone ou mâle = anthéridie.
  - un sporange\* (structure produisant des spores\*).
  - une phase diploïde multicellulaire dans le cycle : le sporophyte\*.
  - un embryon\*.
  - une cuticule recouvrant l'épiderme.

Divergents à la base de l'arbre phylogénétique des **Embryophytes**, on trouve les **Hépatiques**, les **Mousses** ou bryophytes *stricto sensu*, et les **Anthocérotes**. Ces trois groupes étaient anciennement regroupés sous le nom de bryophytes groupe non monophylétique. De récentes études montrent que les **Hépatiques** seraient le groupe frère de tous les autres **Embryophytes**. Cependant, la position exacte des **Anthocérotes** et des **Mousses** reste encore discutée. Actuellement, on considère que les **Hépatiques** sont le groupe frère des **Stomatophytes**, que les **Anthocérotes** sont le groupe frère des **Hémitrachéophytes** et que les **Mousses** sont le groupe frère des **Trachéophytes**.

- Le groupe des **Hépatiques** est caractérisé par :
  - la présence de cellules allongées dans la capsule avec des épaississements de la paroi en spirale : les élatères.
  - la présence de cellules contenant des huiles appelées oléocorps.



*Marchantia polymorpha*  
ou Hépatique des fontaines

- Le groupe des **Anthocérotes** est caractérisé par :
  - la présence d'archégonies à l'intérieur du thalle.
  - le développement des anthéridies à partir d'une cellule sous-épidermique.



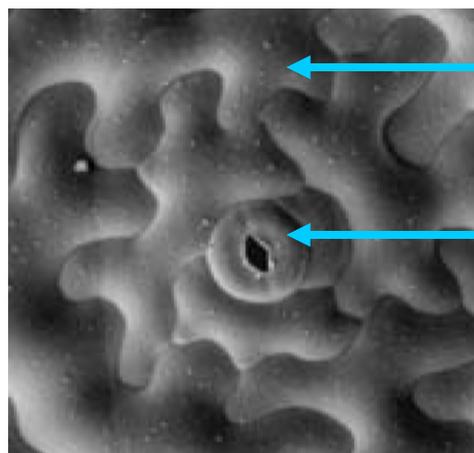
*Anthoceros punctatus*

- Le groupe des **Mousses** est caractérisé par :
  - la présence d'une capsule sporangiale dont la déhiscence se fait par ouverture d'un opercule.



*Bryum argenteum*  
ou Mousse argentée

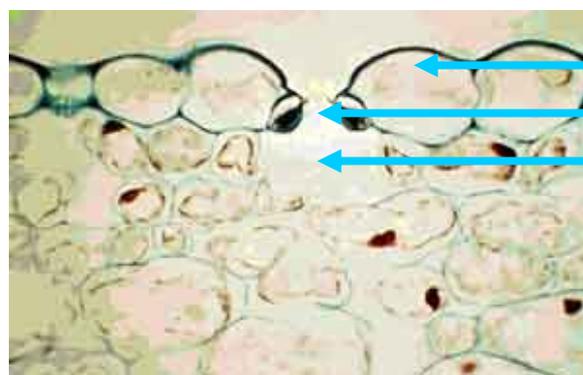
- Le groupe des **Stomatophytes** est caractérisé par :
  - la présence de stomates.



Cellule  
épidermique

Stomate

Structure d'un stomate (MEB)



Cellule de garde

Ostiole

Chambre  
sous-stomatique

Coupe longitudinale à travers un stomate

- Le groupe des **Hémitrachéophytes** est caractérisé par :
  - un sporophyte possédant un axe vertical parfaitement marqué.
  - la présence d'éléments conducteurs dans la tige du gamétophyte\* et du sporophyte.

- Le groupe des **Trachéophytes** ou **Plantes vasculaires** est caractérisé par :
  - les trachéides\*, cellules conduisant la sève brute qui ont une paroi lignifiée avec des épaissements en anneaux ou en spirale.

Chez les **Trachéophytes**, on distingue deux groupes monophylétiques. Les **Lycophytes** et les **Euphyllophytes**.

- Le groupe des **Lycophytes** est caractérisé par :
  - des sporophylles\* petites et aiguës avec des sporanges à leur surface supérieure.



*Lycopodium clavatum*  
ou Lycopode officinal

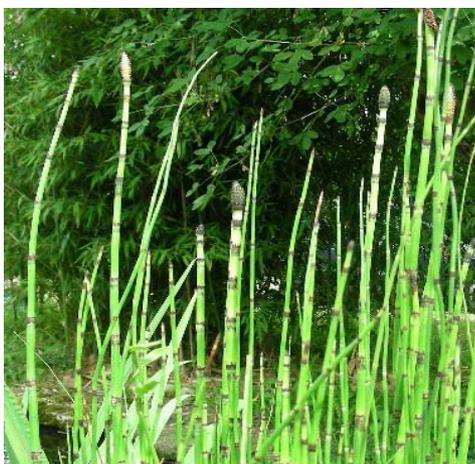


*Selaginella selaginoides*  
ou Sélaginelle fausse-sélagine

- Le groupe des **Euphyllophytes** est caractérisé par :
  - la formation de feuilles ou mégaphylles.

Au sein des Euphyllophytes on trouve deux clades majeurs. Les **Moniliformopses** et les **Spermatophytes** ou **Plantes à ovules**.

- Le groupe des **Moniliformopses** est caractérisé par :
  - des données moléculaires.



*Equisetum arvense*  
ou Prêle des champs



*Pteris aquilina*  
ou Fougère-aigle

- Le groupe des **Spermatophytes** ou **Plantes à ovules** est caractérisé par :
  - l'ovule qui est un ensemble formé par le nucelle\*, un ou deux tégument(s) protecteurs, et le gamétophyte femelle\*.
  - une réduction importante du gamétophyte mâle (grain de pollen\*).

Au sein des **Spermatophytes** on distingue les **Gymnospermes** et les **Angiospermes**.

- Le groupe des **Gymnospermes** caractérisé par :
  - des ovules nus.



*Abies alba*  
ou Sapin blanc



*Cycas circinalis*



*Welwitschia mirabilis*

- Le groupe des **Angiospermes** est caractérisé par :
  - une fleur composée de parties stériles externes (pétales et sépales) et de pièces fertiles internes (étamines et carpelles).
  - l'ovule qui est protégé dans un carpelle complètement fermé qui donnera le fruit.
  - un gamétophyte femelle extrêmement réduit, constitué dans la majorité des cas par 8 noyaux et 7 cellules.
  - un gamétophyte mâle ou grain de pollen contenant 3 noyaux.
  - une double fécondation conduisant à la formation d'un embryon et d'un tissu nutritif triploïde appelé albumen.

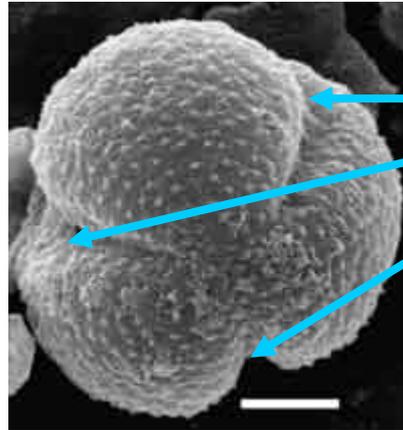


*Lilium auratum*

On retrouve à la base de l'arbre phylogénétique des **Angiospermes**, *Amborella trichopoda* qui est l'espèce dont le lignage a divergé le plus tôt au cours de l'évolution des plantes à fleurs, elle est donc l'espèce sœur de toutes les autres **Angiospermes**. Des groupes tels que les **Nymphéales**, les **Magnoliales**,... se situent également à la base de cet arbre. L'ensemble de ces lignages est regroupé sous le terme d' « angiospermes basales ». L'ensemble des **Angiospermes** est divisé en « angiospermes basales » et **Euangiospermes**. Ce dernier groupe se scinde en deux avec les **Monocotylédones** qui sont caractérisées par la présence d'un seul cotylédon et les **Eudicotylédones** qui possèdent toutes des grains de pollen triaperturés\*.

## Glossaire :

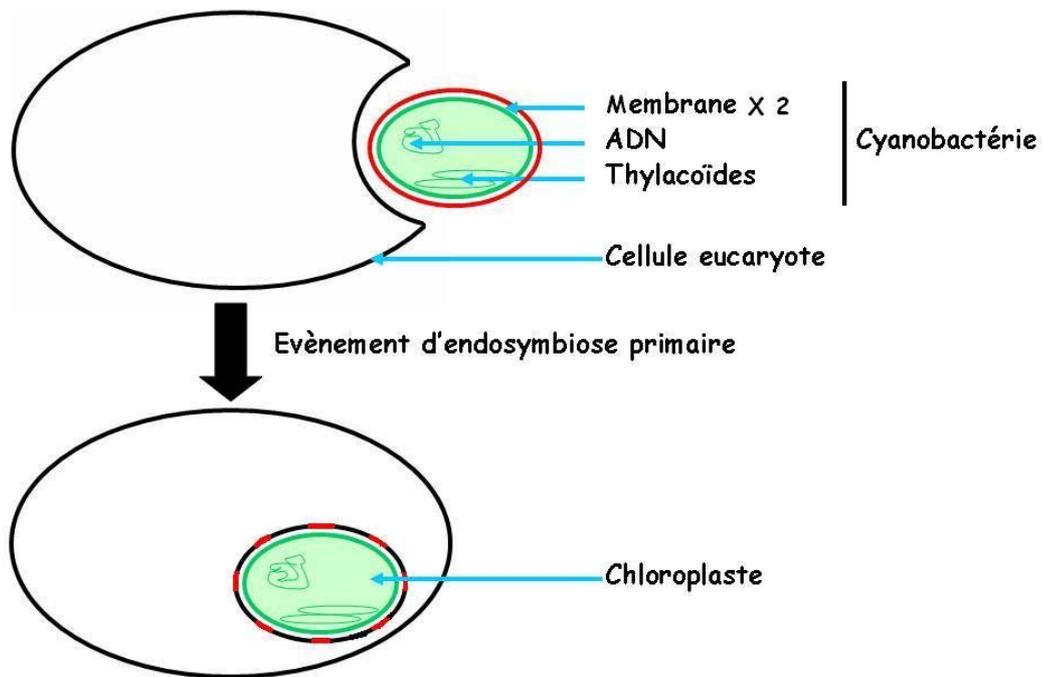
- Amidon floridéen : Nom donné aux réserves d'amidon qui se situent dans le cytoplasme chez les Rhodobiontes .
- Aperture du grain de pollen : Amincissement local de la paroi du grain de pollen.



3 ouvertures  
caractéristiques des  
Eudicotylédones

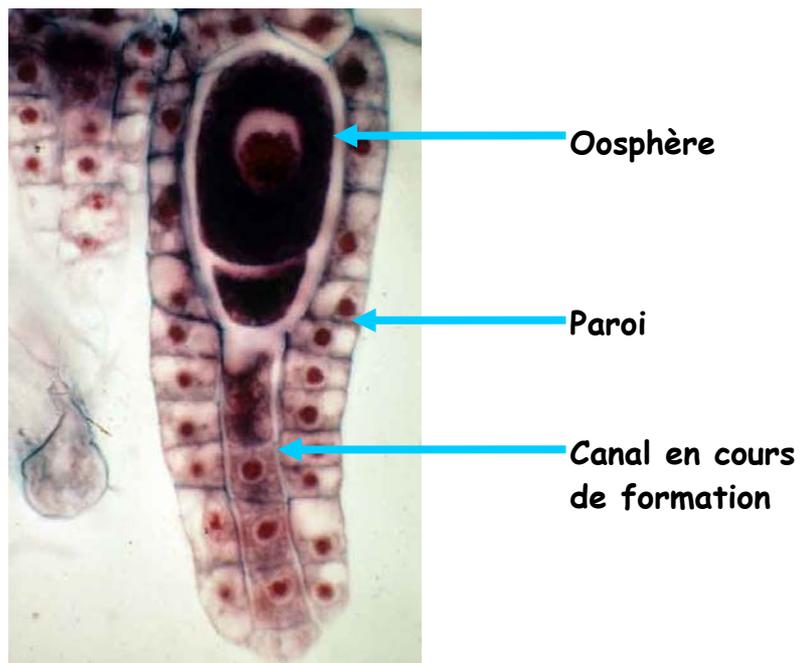
Grain de pollen d'Armoise arborescente  
Microscope électronique à balayage (barre blanche = 5 $\mu$ m)

• Endosymbiose primaire : Événement lié à la formation de la **Lignée verte** où une symbiose a été établie entre une cyanobactérie et une cellule eucaryote. Cette cyanobactérie est à l'origine de tous les plastes de la lignée verte. L'origine de la double membrane des plastes n'est pas encore établie. En effet, la paroi de la cyanobactérie est composée de deux membranes, ainsi si l'on suppose que la cyanobactérie a été endocytée, le plaste devrait comporter trois membranes (deux bactériennes + une membrane de la vésicule d'endocytose) or le plaste est composé de deux membranes. Plusieurs hypothèses sont émises pour expliquer cette observation: régression de la membrane d'endocytose, régression d'une des deux membranes bactériennes, fusion entre la membrane externe et la membrane d'endocytose... (Voir schéma pour la dernière hypothèse). Les plastes issus d'endosymbiose d'ordre supérieur ont un nombre de membranes supérieur à 2.



### L'endosymbiose primaire

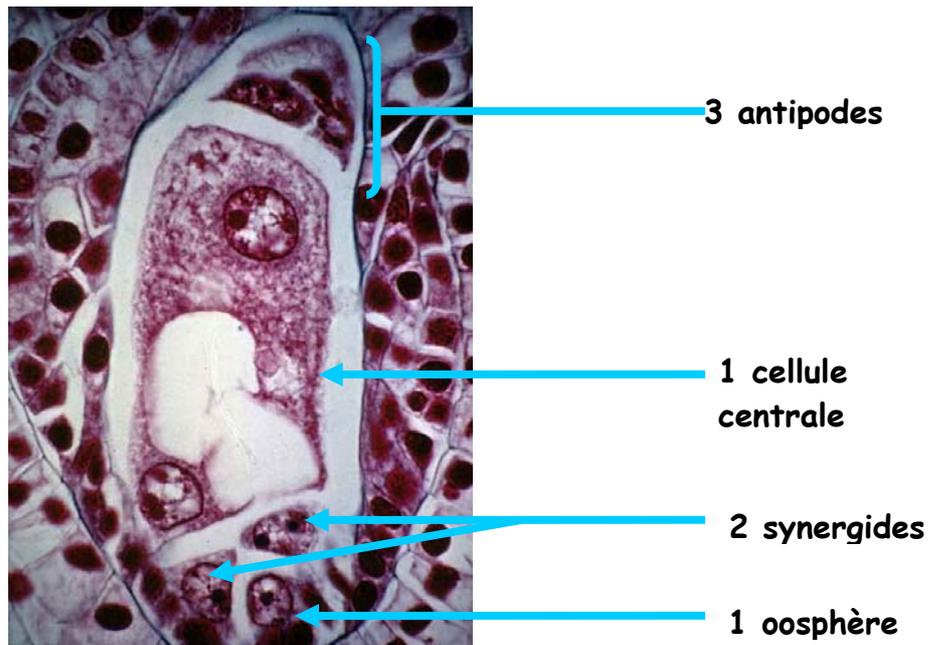
- **Embryon** : structure issue du développement du zygote (cellule diploïde issue de la réunion des gamètes mâle et femelle) dont les premiers stades de développement sont dépendants des réserves maternelles.
- **Gamétange** : structure qui produit les gamètes et qui est caractéristique des **Embryophytes**. Le gamétange mâle est appelé anthéridie et le gamétange femelle archégone.



Archégone de *Marchantia polymorpha*

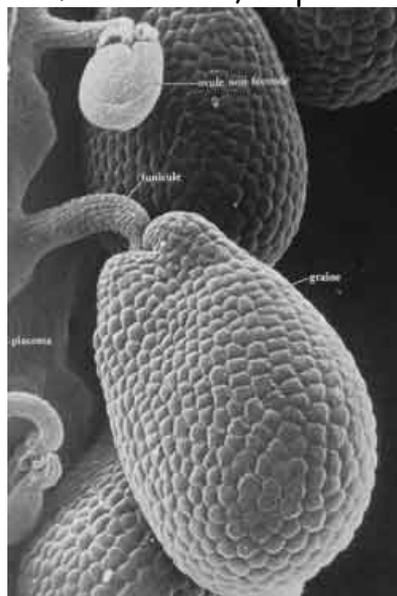
• Gamète : Cellule reproductrice qui, suite à l'union avec le gamète du sexe opposé, se développe en un individu : le sporophyte. Le gamète femelle est nommé oosphère et le gamète mâle anthérozoïde.

• Gamétophyte : Individu produisant les gamètes. Par exemple, chez les **Mousses** le gamétophyte est composé d'un axe « feuillé » surmonté d'un archégone ou d'une anthéridie. Le gamétophyte possède une taille extrêmement variable selon les groupes et peut être extrêmement réduit comme par exemple le gamétophyte femelle des **Angiospermes** ou sac embryonnaire qui est composé de 7 cellules.



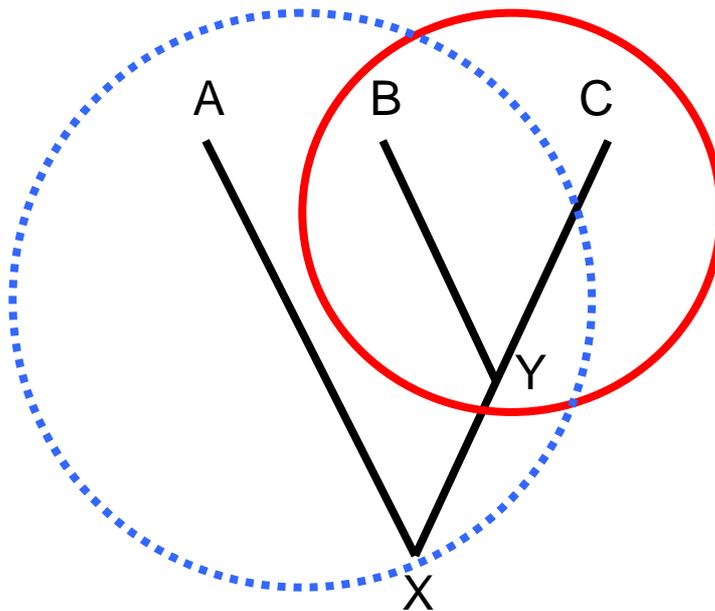
Sac embryonnaire des Angiospermes

• Graine : Structure issue de la fécondation d'un ovule dont les réserves sont mises en place après la pollinisation ou après la fécondation. Dans le cas des ginkgos ou des cycas, l'ovule accumule ses réserves avant fécondation, on parle alors de pré-graine.



La graine est issue de la fécondation de l'ovule (MEB)

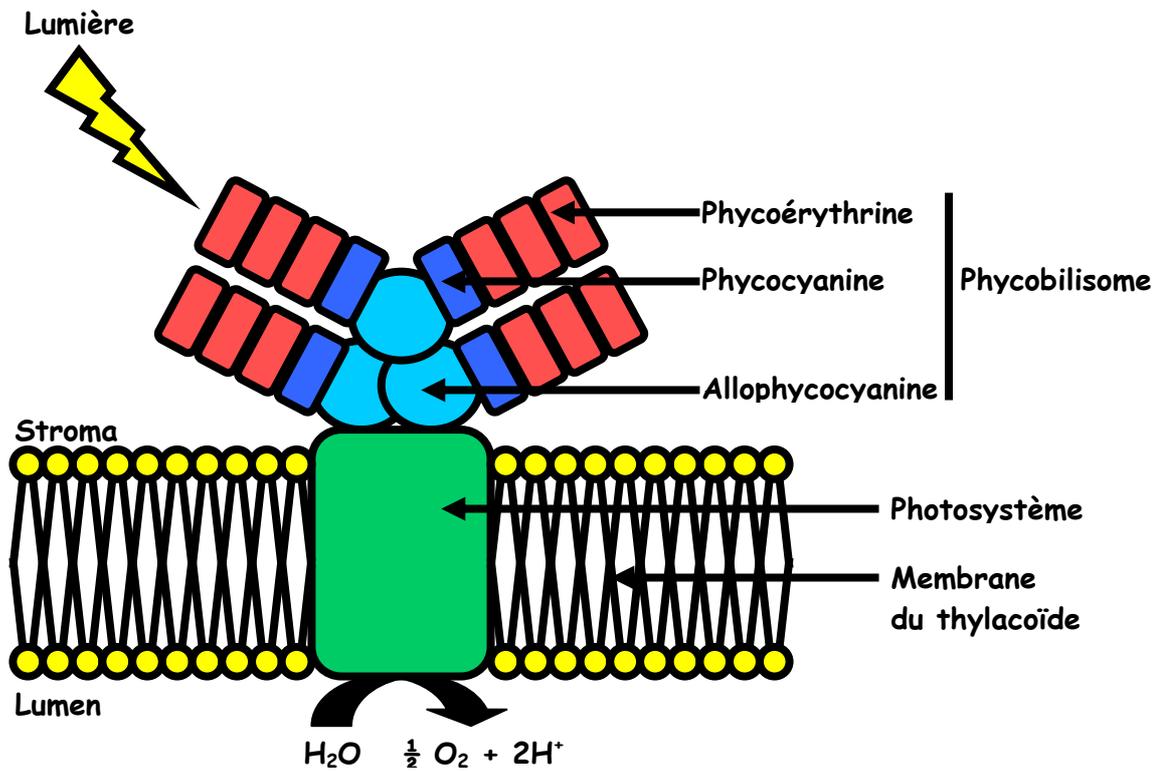
- Monophylétique: se dit d'un groupe contenant un ancêtre et tous ses descendants (voir schéma ci-dessous).
- Nucelle : tissu maternel entourant le gamétophyte femelle dans l'ovule.
- Ovule : sporange femelle des **Angiospermes** et des **Gymnospermes**. Il est composé par le gamétophyte femelle, le nucelle et un ou deux tégument(s) protecteurs.
- Paraphylétique: se dit d'un groupe contenant un ancêtre et une partie de ses descendants (voir schéma ci-dessous).



Soit A, B et C trois descendants de l'ancêtre X.  
 Le groupe B,C,Y (cercle rouge plein) est monophylétique.  
 Le groupe A,B,Y,X (cercle bleu en pointillé) est paraphylétique.  
 A est le groupe frère du groupe monophylétique B,C,Y.

### Termes employés en phylogénie

- Phycobilisome : complexe composé de protéines ou phycobiliprotéines (phycocyanine, allophycocyanine, phycoérythrine et phycoérythrocyanine) associées à des pigments (phycobilines). Ce complexe présent chez les **Cyanobactéries**, les **Glaucophytes** et les **Rhodobiontes** permet de collecter l'énergie lumineuse et de la transférer au photosystème.



Structure d'un phycobilisome de Rhodobionte

• Plasmodesme: structure microscopique formant un passage entre deux cellules adjacentes. Il permet une continuité entre le cytoplasme, le réticulum endoplasmique et la membrane plasmique de deux cellules adjacentes.

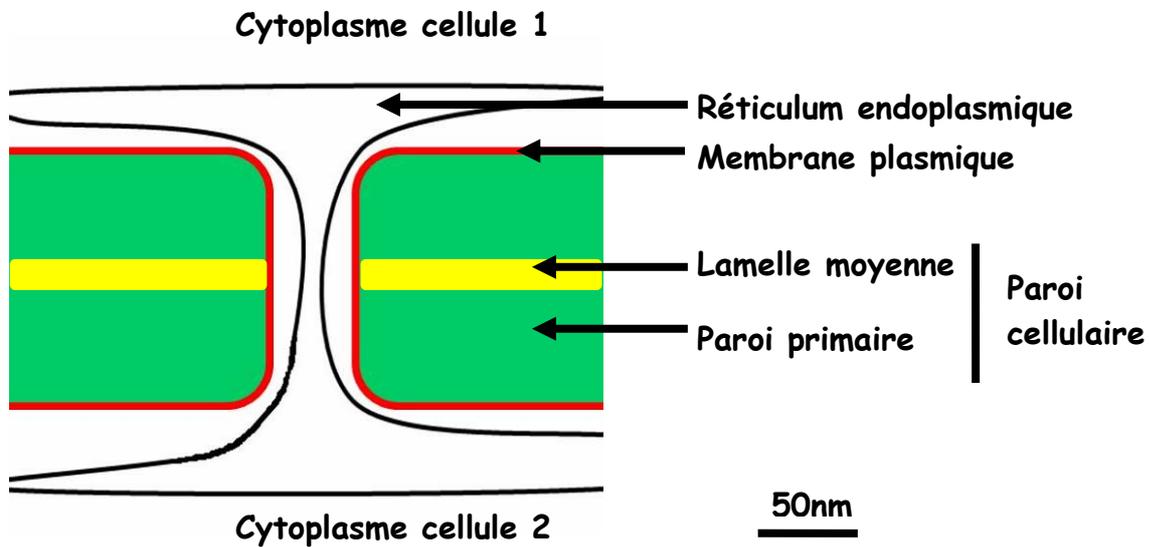
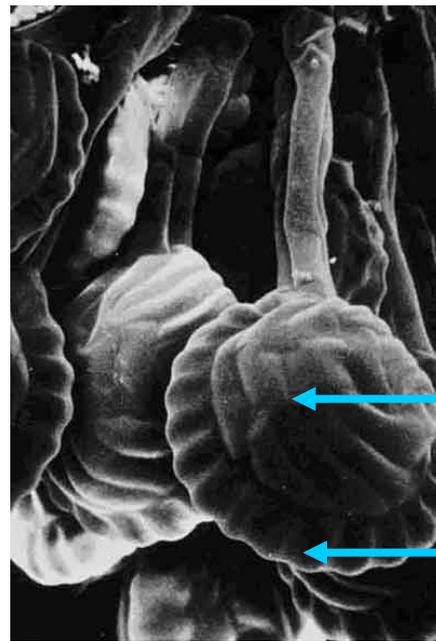


Schéma d'un plasmodesme

- Sporange : structure qui produit les spores. Il est composé d'une ou plusieurs assises cellulaires entourant les cellules mères des spores puis à maturité les spores.



Face inférieure de la fronde

Sporange

Anneau de déhiscence

Sporange de Filicophyte

- Spore : cellule pouvant donner naissance à un nouvel individu sans fécondation.
- Sporophylle : organe de type foliaire soutenant des sporanges. Par exemple, la fronde d'une **Filicophyte**.
- Sporophyte : Individu produisant les spores.

## Bibliographie :

### -Livres :

- Classification phylogénétique du vivant (Lecointre/Leguyader)
- Comprendre et enseigner la classification du vivant (Collectif)

### -Articles :

- Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. Pryer et al. VOL 409. 1 FEBRUARY 2001. Nature.
- The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. Qiu et al. October 17, 2006. vol. 103. no. 42. 15511-15516.

# Classification phylogénétique de la Lignée verte

