

## L'ULTRASTRUCTURE DES PAROIS SPORALES CHEZ LES PTERIDOPHYTES

B. LUGARDON

Biologie Végétale, Univ. P. Sabatier, 39 allées J. Guesde, 31000 Toulouse, France.

Recibido: junio 1994

Mots-clés: Ultrastructure, Sporoderme, Ptéridophytes.

Palabras clave: Ultraestructura, Espoderma, Pteridofitos

### RÉSUMÉ

Les parois fossilisables des spores présentent des caractères ultrastructuraux nettement différents dans chacun des grands groupes de Ptéridophytes actuelles. Les différences portent d'une part sur la structure fine de l'exospore qui montre une ouverture organisée de façon variée, et comporte des éléments structurés -longs feuilletts ou courtes lamelles suivant les cas- diversement associés à de la sporopolléine amorphe. Elles portent d'autre part sur la présence ou l'absence, et sur les particularités structurales (mais aussi ontogéniques et chimiques) des parois recouvrant l'exospore.

L'ultrastructure des parois résistantes des spores actuelles et fossiles peut donc apporter des informations d'un grand intérêt, comme le montre l'étude de divers sporodermes récents ou datant du Crétacé, du Carbonifère et du Dévonien.

### SUMMARY

Resistant spore walls have ultrastructural features obviously different in each main group of living Pteridophytes. Differences concern the fine structure of the exospore that shows a variably arranged aperture, and comprises structured elements -either elongated sheets or short lamellae- combined with amorphous sporopollenin. Other differences are related to the presence or absence, and the structural (but also ontogenetic and chemical) characteristics of the extra-exospore walls.

The ultrastructure of recent and fossil spore walls can thus supply noteworthy information, as shown by studies of various sporodermes belonging to living plants or dating from the Cretaceous, Carboniferous and Devonian periods.

### INTRODUCTION

Premières plantes vasculaires apparues sur la Terre, les Ptéridophytes constituent un ensemble très riche et complexe qui occupe une position

particulièrement originale dans le Règne Végétal. Elles ont, en effet, le double privilège de comporter des formes archaïques relativement proches des Thallophytes, et de renfermer les ancêtres des plantes à graines qui composent l'essentiel de la flore terrestre actuelle. Le développement des connaissances sur les diverses lignées de Ptéridophytes, leurs affinités et leur évolution, présente donc un intérêt considérable.

L'étude des spores au moyen du microscope électronique à transmission (MET) est l'une des méthodes d'investigations qui peuvent contribuer de façon appréciable à cet approfondissement des connaissances. Les spores des Ptéridophytes ont en effet des parois qui possèdent des caractères ultrastructuraux de nature variée, à la fois constants dans chaque espèce, très proches dans chaque groupe naturel d'espèces, et sensiblement différents d'un groupe à l'autre. En outre ces parois sont très résistantes, de telle sorte que beaucoup d'entre elles se sont conservées en parfait état dans les sédiments: ceci représente un avantage particulièrement important dans le cas des Ptéridophytes qui comportent une très grande quantité d'espèces fossiles anciennes dont les appareils végétatifs ont souvent été mal ou pas du tout préservés.

### **LES PAROIS SPORALES FOSSILISABLES DANS LES GRANDS GROUPES DE PTERIDOPHYTES ACTUELLES**

Les nombreuses études réalisées en microscopie photonique (MPh) nous ont appris que la partie résistante du sporoderme des Ptéridophytes comporte toujours une exospore, et que cette exospore est ou non, suivant les cas, recouverte par une seconde paroi ordinairement appelée la périspore. L'exospore est la paroi homologue de l'exine des grains de pollen et est, comme cette dernière, composée de sporopollénine. Elle paraît généralement massive à l'observation au Mph, et est caractérisée essentiellement par son aperture unique qui se présente le plus souvent comme une protubérance rectiligne (spores monolètes) ou triradiée (spores trilètes). La paroi extra-exosporale montre des aspects extrêmement variés. Beaucoup de ses caractéristiques, dont son origine, sa composition, ses rapports avec l'exospore, n'ont pas pu être déterminés par les études en Mph les plus minutieuses et ont donné lieu à diverses interprétations.

En raison de son pouvoir séparateur qui est à peu près 1000 fois plus grand que celui du Mph, le microscope électronique à transmission a été à l'origine d'un développement considérable de nos connaissances sur les parois sporales. L'étude des sporodermes mûrs avec cet instrument permet d'observer de nombreux détails d'un très grand intérêt et jusque-là ignorés à cause de leurs faibles dimensions. Elle révèle en particulier l'agencement exact de l'aperture, les systèmes de petites cavités, canaux ou fissures qui sont souvent présents dans l'exospore, les liens existant parfois entre cette paroi et la partie extra-exosporale du sporoderme. D'autre part, le MET permet une étude approfondie de la formation des sporodermes chez des représentants vivants des groupes actuels. Ceci est spécialement important et appréciable dans le cas des spores. Bien

souvent, en effet, beaucoup d'éléments constitutifs des parois de ces spores deviennent plus ou moins indistincts au cours de la maturation sporale de telle sorte que la présence et les caractères de ces éléments sont fréquemment indétectables sur les coupes de sporodermes mûrs. Les études ontogéniques réalisées avec le MET permettent de voir les composants de chaque paroi s'organiser, se combiner entre eux et éventuellement devenir indiscernables dans la paroi murissante. Elles permettent en outre d'observer la formation des canaux, fissures, et autres très petits détails visibles sur les coupes de parois mûres, et par conséquent de connaître les rapports existant entre ces détails et les composants des parois. De telles études procurent donc des connaissances très précises sur l'ontogénie et l'ultrastructure des parois sporales dans les espèces chez lesquelles elles sont effectuées. Ces connaissances sont, de plus, extrêmement utiles pour l'étude des coupes ultraminces de sporodermes mûrs ou fossilisés appartenant à d'autres espèces car il est possible, grâce à elles, d'interpréter sûrement les détails observables sur ces coupes et d'en tirer de nombreuses informations. On peut ainsi, à partir d'indices dont beaucoup ont de très petites dimensions et semblent a priori dénués de signification, définir les caractères ultrastructuraux d'un sporoderme plus ou moins ancien et établir son appartenance à un groupe précis de plantes; on peut en outre, dans bien des cas, en déduire sans grand risque d'erreur les principales modalités de sa formation.

Des études en MET sur l'ontogénie des sporodermes ont été réalisées dans des espèces appartenant à chacun des grands groupes actuels de Ptéridophytes (les références de ces travaux et une synthèse de leurs résultats peuvent être trouvées dans les publications de LUGARDON, 1990, et de TRYON & LUGARDON, 1991). Ces recherches doivent, de toute évidence, être poursuivies et multipliées, étant donné d'une part la complexité des processus ontogéniques mis en jeu, d'autre part l'existence (chez quelques Filicinées et les sélaginelles en particulier) de sporodermes présentant des singularités curieuses qui mériteraient certainement des investigations approfondies. Quoi qu'il en soit, il paraît vraisemblable que les études déjà effectuées ont mis en évidence les principaux caractères des diverses sortes de parois sporales existant chez les Ptéridophytes.

Les descriptions proposées ici résument sommairement les résultats de ces études et présentent les caractéristiques essentielles des parois qui composent la partie résistante des différents types de sporodermes dans les grands groupes de Ptéridophytes vivantes.

## 1 - Filicinées homosporées.

**1.A - Exospore (Fig. 1-4):** paroi à surface externe lisse ou ornementée, à ouverture trilète ou monolète. Ici comme dans les groupes suivants, la structure de l'ouverture, très constante dans chaque cas et aisément reconnaissable sur toute section convenablement orientée de l'exospore, sera décrite en premier; l'ultrastructure proprement-dite de la paroi, qui est souvent plus difficile à observer et présente des variations plus ou moins marquées dans certains groupes, sera décrite ensuite.

**1.A.a - Aperture:** repli saillant de l'exospore dont les deux côtés sont serrés l'un contre l'autre mais non soudés l'un à l'autre. Ce repli délimite par

conséquent une étroite "fente aperturale" (LUGARDON, 1972 b) s'ouvrant vers la cavité sporale; l'exospore est en général fortement épaissie à la base du repli, et très amincie autour du sommet de la fente aperturale (c'est au niveau de cette région amincie que la paroi se rompt au moment de la germination -ou sous l'effet de traitements chimiques comme l'acétolyse). La structure de cette ouverture est identique dans les spores trilètes et monolètes.

**1.A.b** - Ultrastructure: "infrastructure feuilletée" profonde, formée en premier, composée de fins feuillets (d'épaisseur généralement comprise entre 10 et 30 nm) très étendus + sporopollénine amorphe constituant la partie externe de la paroi; un système de petites cavités, ménagé dans la région moyenne ou profonde de l'exospore, mais séparé de la cavité sporale par la couche la plus interne de la paroi, est relié au milieu extérieur par des canaux radiaux. L'infrastructure feuilletée comporte 10 à 12 feuillets chez les Ophioglossales (Fig. 1); elle se simplifie graduellement, en présentant dans chaque cas des agencements particuliers, chez les Marattiales, les Osmundales (Fig. 2), les Gleicheniales (Fig. 3), et est réduite à un unique feuillet dans la plupart des familles de Filicales (Fig. 4). La stratification de l'exospore diffère selon que l'infrastructure comporte plusieurs feuillets ou un seul. Dans le premier cas, trois couches peuvent être distinguées (Fig. 1-3): une couche interne continue, constituée par les feuillets les plus profonds intimement soudés; une couche moyenne comportant les autres feuillets de l'infrastructure plus ou moins écartés, de la sporopollénine amorphe accumulée contre ces feuillets, et un réseau de cavités résultant du comblement incomplet des espaces compris entre les feuillets par la sporopollénine amorphe; une couche externe composée uniquement de sporopollénine amorphe, traversée par de fins canaux (parfois des fissures plus importantes) joignant les cavités de la couche moyenne à la surface. Quand l'infrastructure est réduite à un feuillet, l'exospore montre seulement deux couches (Fig. 4): une mince couche interne formée par l'unique feuillet; une couche externe très épaisse constituée de sporopollénine amorphe et présentant dans sa partie la plus profonde un système de fissures et canalicules extrêmement fins qui montrent sur les coupes une disposition caractéristique en petites arcades contiguës (ce système de minuscules perforations a vraisemblablement les mêmes fonctions que le réseau de cavités disposées entre les feuillets de la couche moyenne dans le cas précédent, mais son mode de formation est tout à fait différent). Ce type d'exospore à deux couches, commun à beaucoup de Filicales, a été appelé "blechnoïde" (LUGARDON, 1974).

**1.B** - Paroi extra-exosporale: "périspore" *sensu stricto* (LUGARDON, 1972 b; le nom de "périspore" sera réservé dans tous les cas, dans la suite de cet exposé, à des parois présentant les caractères spécifiés ici). Paroi toujours formée après l'exospore, par accumulation sur cette dernière de matériel qui se condense et se solidifie progressivement au cours des dernières phases de la sporogénèse. Elle montre à maturité une organisation et des aspects très variés mais, sauf dans quelques très rares cas, elle présente deux caractères distinctifs permettant de l'identifier avec certitude: (I) elle est composée de substances (une seule, ou plusieurs disposées en couches superposées) nettement distinctes de la

sporopollénine exosporale; (II) elle est continue autour des spores et ne montre aucune discontinuité ou modification notable de ses caractères au-dessus de l'aperture. Elle a été observée chez toutes les Filicinées homosporées actuelles dont les spores ont été étudiées en MET. Elle résiste généralement à l'acétolyse et à la fossilisation, mais se déchire et se détache souvent des spores, d'où son absence fréquente autour des spores fossiles.

## 2 - Filicinées hétérosporées (microspores et mégaspores)

**2.A** - Exospore: paroi à aperture trilète, cette aperture ayant des dimensions très petites par rapport au diamètre sporal dans les mégaspores.

**2.A.a** - Aperture: identique à l'aperture des Filicinées homosporées.

**2.A.b** - Ultrastructure: à deux couches, de type blechnoïde.

**2.B** - Paroi extra-exosporale: "épispore" (LUGARDON & HUSSON, 1982).

Cette paroi s'organise en même temps que la couche externe de l'exospore et est constituée de la même sporopollénine que cette couche. Généralement volumineuse et complexe, très différente d'un genre à l'autre et souvent très différente également dans les microspores et mégaspores d'un même genre, elle se distingue dans tous les cas d'une périspore par plusieurs caractères bien visibles sur les coupes de spores mûres: (I) elle montre le même contraste et la même texture que la partie superficielle de l'exospore; (II) elle est localement en continuité avec l'exospore; (III) elle a souvent une structure différente sur la face proximale et la face distale des spores, et présente en général une différenciation nettement marquée, avec ou sans discontinuité, au niveau de l'aperture. En raison de sa composition et de ses liens avec l'exospore, elle réagit comme cette paroi à l'acétolyse ou à la fossilisation et, contrairement aux périspores, est très généralement conservée autour des spores fossiles.

## 3 - Lycopodinéées homosporées (Lycopodiales).

**3.A** - Exospore (Fig. 5): à surface fovéolée, ou avec réseau proéminent, ou lisse ; à aperture trilète.

**3.A.a** - Aperture: repli dont le sommet est plus ou moins saillant et effilé, ou légèrement enfoncé dans une sorte de sillon suivant les genres; ce repli est peu serré sauf dans sa région apicale, et sa partie évasée est occupée par de la sporopollénine à texture lâche qui se présente sous la forme de fibrilles et de granules associés à quelques courtes lamelles, et disposés en strates plus ou moins nettes s'étendant d'un côté à l'autre du repli.

**3.A.b** - Ultrastructure: la paroi comprend de l'extérieur vers l'intérieur: (I) une très étroite couche de sporopollénine amorphe, continue et d'épaisseur uniforme autour des spores; (II) une seconde couche continue, composée de lamelles très minces ( 7-10 nm) et peu étendues, imbriquées et cimentées en une masse compacte; cette couche constitue l'essentiel de la paroi; elle présente de fortes variations d'épaisseur qui sont à l'origine des dépressions des fovéoles ou des murs des réseaux, et s'amincit plus ou moins brusquement dans la région aperturale; (III) uniquement au niveau de la face proximale, la sporopollénine à texture lâche qui occupe la partie évasée du repli apertural et s'étend plus ou moins de part et d'autre de l'aperture en-dessous de la couche lamellaire. Cette

sporopollénine particulière est toujours très nette sur les coupes ultraminces; par contre les lamelles de la principale couche continue sont peu ou non visibles dans l'exospore mûre de nombreuses espèces. L'exospore paraît dépourvue de tout système de perforations sur la face proximale et les flancs des spores, mais elle montre dans la région du pôle distal, sur une étendue très variable suivant les espèces, des fissures étroites et orientées plus ou moins obliquement qui forment une sorte de dédale traversant la paroi toute entière.

**3.B** - Paroi extra-exosporale: suivant les espèces, ou bien elle est inexistante, ou bien les spores possèdent une périspore ayant les caractères définis plus haut (formation postérieure à celle de l'exospore, composition différente de celle de cette dernière paroi, absence de discontinuités et de modifications de son organisation au niveau de l'aperture). Cette périspore est très mince (épaisseur de l'ordre de 50 nm le plus souvent, de 300 nm au maximum), étroitement appliquée contre l'exospore et composée, suivant les cas, d'une seule couche ou de deux couches accolées.

#### **4 - Lycopodiniées hétérospores:** I, microspores des Sélaginellales.

**4.A** - Exospore (Fig. 6, 7): paroi d'épaisseur régulière (essentiellement dans les spores possédant une épaisse paroi extra-exosporale) ou formant des verrues ou épines parfois très développées, à aperture trilète.

**4.A.a** - Aperture: repli saillant bien marqué dont les deux côtés sont serrés l'un contre l'autre. Ce repli rappelle donc le repli apertural des spores des Filicinées, mais il en diffère nettement par deux caractères: (I) les deux côtés du repli sont plus ou moins soudés l'un à l'autre sur toute leur longueur, d'où l'absence de fente aperturale bien définie; (II) l'exospore conserve une épaisseur à peu près inchangée sur les côtés et au sommet du repli.

**4.A.b** - Ultrastructure: couche interne composée de lamelles imbriquées + couche externe constituée de sporopollénine amorphe; la couche lamellaire interne, d'épaisseur régulière, est très réduite dans certaines espèces; la couche externe forme les motifs de l'ornementation. Cette exospore se singularise en outre par un système de perforations qui traverse dans tous les cas la paroi de part en part, mais diffère sensiblement suivant les espèces. (I) Chez certaines sélaginelles, ce système consiste en étroits canaux radiaux qui sont à peu près uniformément répartis sur les diverses faces des microspores et les côtés du repli apertural (Fig. 7). (II) Dans d'autres espèces la paroi est complètement dépourvue de tels canaux, mais possède sur la face proximale, entre les trois bras de l'aperture, trois "zones pluristrates" (LUGARDON, 1972 a) au niveau desquelles la couche lamellaire est creusée de cavités allongées tangentiellement qui sont en relation avec la cavité sporale et communiquent avec l'extérieur par des fissures ménagées dans la couche externe (Fig. 6). (III) Et dans un petit nombre d'espèces, l'exospore montre à la fois des zones pluristrates plus ou moins réduites et quelques canaux.

**4.B** - Paroi extra-exosporale: trois possibilités, apparemment indépendantes des variations de la structure exosporale, existent suivant les espèces.

(I) - Les microspores n'ont pas de paroi extra-exosporale.

(II) - Elles ont une véritable périspore ayant tous les caractères propres à ce type

de paroi. Cette périspore est le plus souvent très mince et plaquée sur la surface exosporale; dans un seul cas connu jusqu'ici (*S. kraussiana*), elle est par contre très épaisse et se détache fréquemment de l'exospore.

(III) - Elles possèdent une paroi extra-exosporale présentant un mode d'élaboration très singulier, la "para-exospore" (LUGARDON, 1972 a), dont la formation débute avant celle de l'exospore et s'achève en même temps que celle de cette dernière. A l'état mûr, cette para-exospore se reconnaît à plusieurs caractères distinctifs: (!) elle est essentiellement composée de la même sporopollénine que la couche externe de l'exospore; (!! ) elle est en général largement écartée de l'exospore sur une grande partie du pourtour des microspores, mais elle est unie à cette exospore en un certain nombre de points situés principalement sur la face proximale, entre région équatoriale et zone aperturale; (!!!) elle montre une discontinuité à peu près continue au niveau de l'aperture, et les deux bords de cette discontinuité sont soit libres et plus ou moins redressés au-dessus du repli apertural de l'exospore, soit raccordés aux deux côtés de ce repli apertural.

### 5 - Lycopodiniées hétérosporées: II, microspores des Isoétales.

**5.A** - Exospore (Fig. 8): paroi peu épaisse à surface présentant de petites irrégularités, à aperture monolète.

**5.A.a** - Aperture: simple amincissement de la paroi sans repli marqué, la région amincie pouvant s'infléchir vers l'intérieur ou l'extérieur en fonction de l'état du contenu sporal.

**5.A.b** - Ultrastructure: analogue à celle de l'exospore des microspores des sélaginelles, avec une couche interne lamellaire (toujours bien développée ici) et une couche externe formée de sporopollénine amorphe (généralement plus étroite que la couche interne). De plus, la paroi montre chez toutes les espèces, de part et d'autre de l'aperture rectiligne, deux zones pluristrates semblables à celles qui caractérisent l'exospore microsporale d'une partie des sélaginelles.

**5.B** - Parois extra-exosporales: ces microspores présentent la singularité (c'est le seul cas connu) de posséder non pas une, mais deux parois extra-exosporales qui sont, dans toutes les espèces (LUGARDON, 1973 b):

(I) - Une para-exospore présentant l'ensemble des caractères ontogéniques et structuraux propres à ce type de paroi, tels qu'ils ont été définis plus haut; dans la région aperturale, les deux lèvres bordant la discontinuité de cette paroi sont toujours, ici, fortement redressées au-dessus de l'aperture de l'exospore.

(II) - Une périspore typique; elle constitue une couche plus ou moins complexe et épaisse, suivant les espèces, sur la surface externe de la para-exospore, et forme en outre une très mince couche sur l'autre face de la para-exospore et la surface de l'exospore; elle est initialement continue d'un bord à l'autre de la discontinuité proximale de la para-exospore, mais elle est souvent rompue à ce niveau dans les spores préparées pour étude.

### 6 - Lycopodiniées hétérosporées: III, mégaspores des Sélaginellales et Isoétales.

**6.A** - Exospore (Fig. 10): généralement très large et présentant de fortes variations d'épaisseur chez les Sélaginellales, sensiblement plus mince et d'épaisseur plus régulière chez les Isoétales, à aperture trilète dans les deux

groupes.

**6.A.a** - Aperture: la partie externe de l'exospore dessine un repli saillant (nettement plus marqué et effilé, en général, chez les isoètes que chez les sélaginelles) montrant une lacune médiane aux contours irréguliers, tandis que la partie profonde de la paroi est continue au-dessous de la lacune sans présenter ni repli ni modification notable.

**6.A.b** - Ultrastructure: très importante couche externe composée d'éléments de formes diverses et associés de différentes manières, mais ménageant toujours entre eux des espaces vides plus ou moins larges + couche interne beaucoup plus étroite qui est composée de feuillettes plus ou moins serrés et soudés entre eux chez beaucoup de sélaginelles, mais paraît avoir une structure plus simple chez quelques sélaginelles et les isoètes. Les deux couches sont fortement unies l'une à l'autre (comme les couches de tous les autres types d'exospores); la division de l'exospore en deux parties presque indépendantes l'une de l'autre que l'on observe dans beaucoup d'espèces est due à un clivage tangentiel qui se produit spontanément dans la région profonde de la couche externe sur tout le pourtour des mégaspores sauf dans la zone aperturale.

**6.B** - Paroi extra-exosporale: ces mégaspores ne possèdent aucune paroi de nature organique comparable à l'un ou l'autre type de paroi extra-exosporale observé chez les Ptéridophytes. L'exospore des mégaspores mûres est nue chez quelques Sélaginellales. Dans les autres espèces de sélaginelles et chez les Isoétales, de la silice se dépose dans les espaces vides de l'exospore et sur la surface de cette paroi au cours des derniers stades de la sporogénèse. Le dépôt de silice sur les mégaspores des sélaginelles est ordinairement peu important et il se limite le plus souvent à une couche mince, plus ou moins continue et régulière, moulée sur le relief exosporal. Chez les Isoétales, le dépôt de silice est généralement beaucoup plus abondant: il forme fréquemment autour des mégaspores une couche bien plus épaisse que l'exospore et constitue l'ornementation spécifique de ces spores (moins constante et significative, comme on peut le constater dans bien des cas, que l'ornementation des parois organiques).

## 7 - Articulées (Equisetaceae actuelles).

**7.A** - Exospore (Fig. 9): d'épaisseur régulière, elle possède une aperture très originale, au contour ovale ou subcirculaire, très peu étendue par rapport aux dimensions des spores, à peine perceptible à l'observation en Mph.

**7.A.a** - Aperture: elle correspond à une région fortement amincie de l'exospore, sans repli, en-dessous de laquelle se trouve une masse de sporopollénine ayant la forme d'une lentille biconvexe. Cette masse de sporopollénine, appelée "obturateur sous-apertural" (LUGARDON, 1969), est attachée à la région amincie de l'exospore par sa partie centrale, et est simplement plaquée contre la paroi tout autour de cette région.

**7.A.b** - Ultrastructure: l'exospore est composée de deux couches de sporopollénine amorphe d'épaisseurs à peu près égales, présentant généralement des densités électroniques légèrement différentes sur les coupes ultraminces; l'obturateur sous-apertural montre la même densité électronique que la couche



exosporale interne à laquelle il est rattaché. Les seuls éléments structurés de cette exospore très particulière sont de courtes lamelles alignées au niveau de la surface de contact des deux couches de sporopollénine amorphe.

**7.B - Paroi extra-exosporale:** la mince enveloppe recouvrant l'exospore est très vraisemblablement une "épispore" (LUGARDON, 1990), étant donné qu'elle possède l'ensemble des caractères distinctifs de la paroi extra-exosporale des microspores et mégaspores des Filicinées hétérosporées. Elle est formée en même temps que la partie superficielle de la couche exosporale externe, et est composée de la même sporopollénine que cette couche. Elle se présente sous la forme d'une couche simple, ayant une épaisseur à peu près régulière de l'ordre de 100 nm sauf dans la région aperturale où cette épaisseur diminue sensiblement; elle est généralement écartée de la surface exosporale sur tout le pourtour des spores, excepté au niveau de l'ouverture où elle est plaquée contre la partie amincie de l'exospore et se confond plus ou moins complètement avec celle-ci.

Les élatères des spores des Equisetaceae vivantes sont deux longs rubans fixés par leur milieu à l'épispore de part et d'autre de l'ouverture; ces curieuses élatères, qui sont de nature cellulosique et par conséquent n'appartiennent pas à la partie résistante du sporoderme, diffèrent à tous égards des appendices composés de sporopollénine que possèdent, en particulier, les spores de certaines Hydroptéridées et Articulées fossiles.

## ULTRASTRUCTURE DE SPORODERMES ACTUELS ET FOSSILES

Les recherches effectuées en MET montrent donc d'une part que les caractères essentiels des parois sporales résistantes diffèrent sensiblement de l'un à l'autre des grands groupes actuels des Ptéridophytes, d'autre part que certains de ces caractères présentent des variations bien marquées à l'intérieur de la plupart des groupes. L'étude fine révèle en outre, dans chaque type de paroi et spécialement dans les parois extra-exosporales, un nombre plus ou moins grand de détails structuraux qui n'ont pas été évoqués plus haut en raison de leur abondance et de leur diversité; ces détails ont également une importance non négligeable car ils représentent des particularités caractéristiques tantôt d'un groupe de familles, tantôt d'une seule famille, ou d'un genre, ou d'une unique espèce.

Ces connaissances acquises en grande partie grâce à des recherches sur la formation des parois sporales chez des plantes contemporaines sont d'une grande utilité pour l'étude de tout sporoderme récent ou ancien des Ptéridophytes. Elles permettent de reconnaître et d'interpréter les quelques détails ou particularités qui sont souvent, sur les coupes ultraminesces, les seuls indices indiquant les caractéristiques structurales (et ontogéniques) des parois étudiées. Elles permettent en outre de comparer précisément ces parois aux différents types de parois connus chez les Ptéridophytes vivantes, et suggèrent parfois des rapprochements inattendus, comme le montrent quelques exemples pris soit dans

la flore actuelle, soit chez des spores fossiles d'âges divers.

L'exospore des Hymenophyllaceae, famille de Filicinées que la plupart des auteurs placent dans les Filicales, possède une infrastructure feuilletée complexe qui d'une part diffère légèrement mais nettement dans les genres *Hymenophyllum* et *Trichomanes*, d'autre part présente beaucoup de points communs avec l'infrastructure exosporale des Ophioglossales (TRYON & LUGARDON, 1991). L'ultrastructure sporale des Hymenophyllaceae donne donc à penser que cette famille est en réalité notablement éloignée des Filicales qui ont une exospore blechnoïde dont l'infrastructure comporte un seul feuillet, ainsi que des Gleicheniaceae et petites familles affines (Gleicheniales) qui sont souvent placées à la base des Filicales et ont une infrastructure exosporale un peu plus complexe et très typique.

Les Psilotaceae, seul groupe actuel de Ptéridophytes n'ayant pas été évoqué plus haut, ont des spores qui ressemblent beaucoup à celles de certaines fougères, ainsi que ERDTMAN & SORSA (1971) l'ont souligné en notant que la morphologie des spores ne confirme nullement la position isolée et plus ou moins primitive généralement attribuée à ces plantes. L'étude fine de leurs parois sporales et celle de la sporogénèse chez *Psilotum* (LUGARDON, 1973 a, 1979) révèle de très nombreuses et étroites affinités avec les Filicinées. En particulier, l'exospore (Fig. 11) montre clairement la fente aperturale bien définie et l'infrastructure feuilletée qui caractérisent les spores des Filicinées. En outre, l'infrastructure composée d'un petit nombre de feuilletés présente des points de ressemblance avec l'infrastructure exosporale des Gleicheniaceae. Cela s'accorde de façon remarquable avec les conclusions de BIENHORST (1968, 1973) qui, à partir d'études comparatives sur les gamétophytes et les sporophytes, rattache les Psilotaceae aux Filicinées et les rapproche du genre *Stromatopteris* ordinairement inclus dans la famille des Gleicheniaceae.

Les études morphologiques qui ont été réalisées sur les spores du Crétacé rapportées au genre *Ariadnaesporites* (voir GUNTHER & HILLS, 1970) ont amené à attribuer ces microfossiles à un groupe disparu de Filicinées hétérosporées proche des Hydroptéridées vivantes. L'étude ultrastructurale de divers spécimens de microspores provenant du Cénomaniens du Portugal (LUGARDON *et al.*, 1984) a apporté de nouveaux et appréciables arguments en faveur de cette thèse en démontrant que les principales particularités structurales des spores fossiles sont identiques à celles qui caractérisent l'exospore et l'épisporé des Hydroptéridées actuelles. D'une part elle a mis en évidence la structure blechnoïde de leur exospore; d'autre part elle a montré que leur large paroi superficielle, très typique avec son volumineux "trifolium" (POTONIE, 1956) surmontant l'aperture et avec ses appendices filamenteux fixés dans la région distale, est composée de la même sporopollénine que l'exospore et est localement en continuité avec cette dernière. Cette étude a révélé en outre de nombreux détails de la structure des sporodermes fossiles, comme le système complexe de lacunes ménagé dans la couche externe de l'exospore, l'organisation de la paroi superficielle et celle de ses longs appendices distaux. Beaucoup de ces détails structuraux diffèrent de façon significative d'une espèce à l'autre, et plusieurs d'entre eux donnent à penser que les plantes fossiles sont plus proches des Salviniales que des

### Marsiléales.

Les coupes d'*Apiculiretusispora* du Dévonien montrent un sporoderme peu épais et dépourvu de paroi extra-exospore. L'exospore (Fig. 12; observations non publiées) est constituée essentiellement par une couche continue qui présente, de l'extérieur vers l'intérieur, des petites projections superficielles, une zone externe montrant de fins clivages tangentiels superposés et généralement peu étendus, une zone profonde d'aspect massif; les dimensions, la forme et la densité des projections superficielles, ainsi que l'importance relative des zones sous-jacentes, varient sensiblement d'un spécimen à l'autre. Cette couche a une épaisseur à peu près uniforme sur la face distale et les flancs des spores; elle s'amincit progressivement dans la région aperturale et est très réduite à l'aperture, au niveau de laquelle elle dessine un repli court et peu saillant mais généralement bien marqué. L'exospore comporte d'autre part, en-dessous de la région amincie de la couche continue, une formation constituée par un matériel montrant une texture granuleuse plus ou moins lâche; cette formation particulière, qui est très large sous le repli de l'aperture et se réduit graduellement des deux côtés de celle-ci, est manifestement plus fragile que la couche continue mais paraît avoir parfaitement résisté à la fossilisation dans toutes les spores étudiées et est certainement composée de sporopollénine. L'organisation très spéciale de cette exospore dans la région aperturale, avec matériel sporopollénique lâche associé à la couche continue amincie, est exactement semblable à celle que l'on observe chez les Lycopodiales actuelles. Il paraît donc certain que ces dernières et *Apiculiretusispora* possèdent la même ultrastructure exospore, bien que (comme dans l'exospore mûre de nombreux lycopodes vivants) la présence de lamelles imbriquées dans la couche continue des spores fossiles n'ait pas pu être formellement démontrée. Ceci implique que (I) les principaux caractères ultrastructuraux présentés par l'exospore des Lycopodiales modernes étaient établis dès le Dévonien et n'ont pas varié notablement depuis cette époque; (II) si, comme cela est extrêmement probable, *Apiculiretusispora* correspond à la forme dispersée des spores d'espèces de *Psilophyton* qui sont connues depuis le Dévonien inférieur (GENSEL & WHITE, 1983), ces Psilophytales appartiennent très vraisemblablement à la même lignée que les Lycopodiales récentes et font partie des Lycopodiales.

Un autre exemple d'ultrastructure exospore méritant d'être évoqué ici est fourni par des spécimens de *Calamospora*, *Vestispora* et *Laevigatosporites* prélevés dans des sporanges appartenant à différentes Articulées du Carbonifère supérieur (BROUSMICHE & LUGARDON, 1990; LUGARDON & BROUSMICHE DELCAMBRE, 1994). L'exospore de ces trois types de spores ne présente, en effet, aucune ressemblance structurale avec celle des Articulées actuelles. Elle montre (Fig. 13-15) un repli apertural avec fente médiane nette, une infrastructure feuilletée profonde recouverte de sporopollénine amorphe, et un système de petites cavités relié à l'extérieur par des canaux traversant la couche externe de la paroi. Tous ces caractères sont strictement identiques à ceux de l'exospore des Filicinées. De plus, la structure des exospores fossiles présente des variations qui sont comparables à celles que l'on observe dans l'exospore des Filicinées et sont pareillement liées au développement plus ou moins grand de

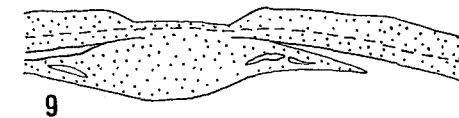
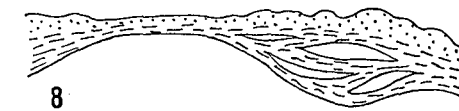
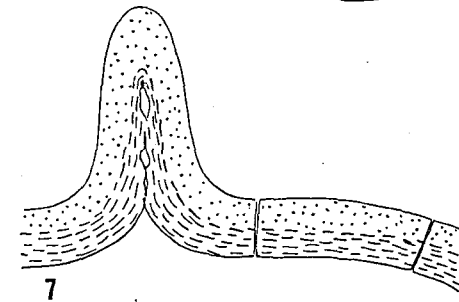
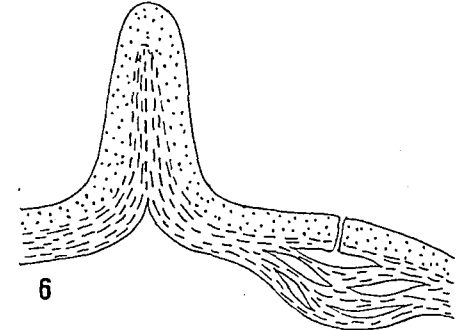
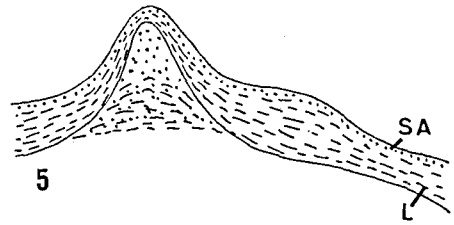
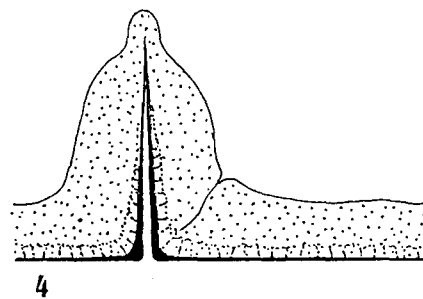
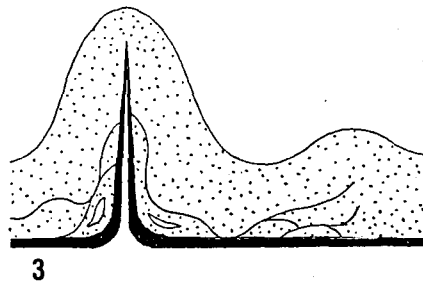
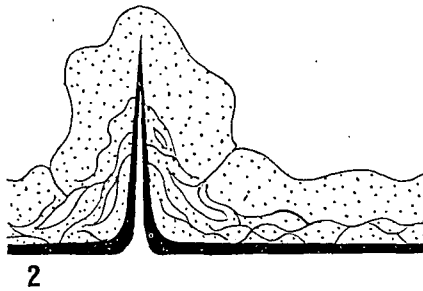
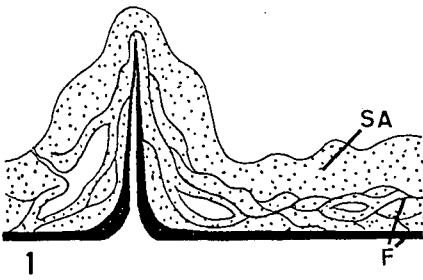
l'infrastructure feuilletée: alors que le nombre de feuillets et de cavités intercalées entre ces feuillets est très élevé de part et d'autre de l'aperture de *Calamospora* (Fig. 13), les feuillets et cavités sont bien moins nombreux chez *Vestispora* (Fig. 14), et l'infrastructure est extrêmement réduite chez *Laevigatosporites* (Fig. 15) de telle sorte que la structure de ce type de spore ressemble beaucoup à la structure blechnoïde de l'exospore des Filicinales. D'après les observations effectuées jusqu'ici, il semble que la paroi des Articulées fossiles et celle des Filicinées diffèrent seulement par des détails structuraux souvent difficilement perceptibles: elles se distinguent essentiellement par des particularités de l'agencement de l'infrastructure feuilletée quand celle-ci est complexe ou, dans le cas des exospores à infrastructure très simple, par la disposition des minuscules cavités propres à ce type de paroi, qui sont alignées à distance régulière de la couche exosporale interne de *Laevigatosporites* (Fig. 15) tandis qu'elles dessinent des petits arceaux s'appuyant sur cette couche dans les exospores à structure blechnoïde (Fig. 4). L'ultrastructure exosporale des trois types de spores d'Articulées du Primaire qui ont été étudiés jusqu'à ce jour soulève plusieurs problèmes. D'une part, l'absence de tout point de ressemblance entre cette ultrastructure et celle de l'exospore des représentants actuels des Articulées constitue une curieuse énigme. L'explication la plus plausible est que l'organisation très particulière de l'exospore des Equisetaceae vivantes résulte d'une série de modifications structurales liées à l'évolution de l'unique lignée d'Articulées ayant survécu jusqu'à notre époque, mais cette hypothèse demande à être vérifiée par l'étude fine de l'exospore chez des membres d'âges divers de cette lignée. D'autre part, la similitude presque parfaite de l'ultrastructure exosporale chez des Articulées du Paléozoïque et chez les Filicinées donne à penser que ces deux grands groupes de Ptéridophytes ont des affinités plus étroites qu'on ne le supposait, et suggère que ces groupes sont issus d'une souche commune. Par ailleurs, il faut noter que cette similitude pose un problème "technique" non négligeable lors de l'étude de certaines spores anciennes d'Articulées et de Filicinées, car l'attribution de ces spores à l'un ou l'autre groupe réclame l'observation précise des détails de l'ultrastructure exosporale et nécessite par conséquent des spécimens très bien conservés.

## CONCLUSIÓN

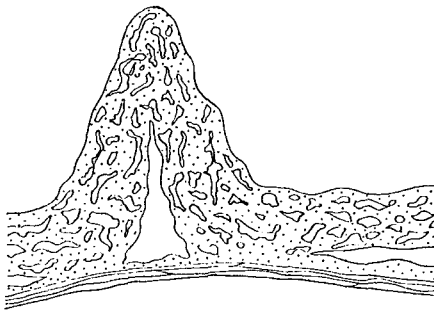
La partie résistante du sporoderme des Ptéridophytes a depuis longtemps attiré l'attention des botanistes et des palynologues à cause de sa grande diversité morphologique, comme en témoignent les nombreuses et importantes études en Mph puis en Meb à balayage que lui ont consacré à la fois des systématiciens de la flore actuelle et des spécialistes de la micropaléontologie ou de la stratigraphie des sédiments anciens. Les investigations réalisées avec le MET démontrent que les parois sporales résistantes présentent aussi une très grande diversité sur le plan ultrastructural. L'étude fine des parois des spores peut être d'un intérêt considérable dans divers domaines de la recherche. Elle peut, de toute évidence, constituer un complément très appréciable aux études morphologiques des systématiciens, micropaléontologues et géologues. En révélant les détails

spécifiques de chaque paroi des sporodermes, elle est susceptible, par exemple, de procurer aux taxonomistes des critères très utiles pour établir les limites de certains genres ou les degrés d'affinités liant des espèces, des genres ou des familles. De même, elle fournit de nombreuses précisions sur les sporodermes anciens et permet ainsi, le cas échéant, de distinguer sûrement des microfossiles ordinairement confondus en raison de leurs morphologies presque identiques, ce qui constitue un grand avantage dans le cas de spores utilisées comme marqueurs stratigraphiques.

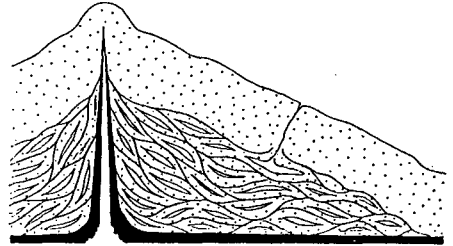
Il est probable, cependant, que les résultats les plus importants des travaux en MET sur les parois sporales seront obtenus dans le cadre de la recherche phylogénique. Comme l'ont montré les quelques exemples présentés ici, l'étude ultrastructurale des sporodermes, aussi bien fossiles que récents, peut apporter de précieuses indications inédites sur l'appartenance des plantes-mères à tel ou tel groupe de Ptéridophytes, ainsi que sur les relations unissant certains groupes l'un à l'autre. L'étude fine des nombreuses spores du Paléozoïque, en particulier, paraît très prometteuse: elle procurera certainement une grande quantité de données nouvelles sur ces microfossiles dont beaucoup semblent avoir des structures tout à fait originales, et aidera sans aucun doute, grâce à ces données, à mieux connaître les diverses lignées de Ptéridophytes qui sont apparues, se sont développées et, pour certaines, se sont éteintes au cours de cette époque. Des perspectives plus ambitieuses encore peuvent être envisagées. D'une part il est permis d'espérer que l'étude des sporodermes du Primaire révélera la nature et les étapes des remaniements structuraux qui ont accompagné la transformation des parois sporales en parois polliniques, et contribuera ainsi à la découverte des maillons reliant Ptéridophytes et Gymnospermes. D'autre part il est possible que des sporodermes très anciens, dont beaucoup représentent probablement les seuls vestiges laissés par les plantes qui les ont produits, possèdent des caractéristiques ultrastructurales qui permettront d'identifier les lignées de végétaux non-vasculaires d'où sont issues les Ptéridophytes: cette éventualité ne doit pas être négligée, d'autant plus qu'elle constitue peut-être notre unique chance de connaître les origines des plantes vasculaires.



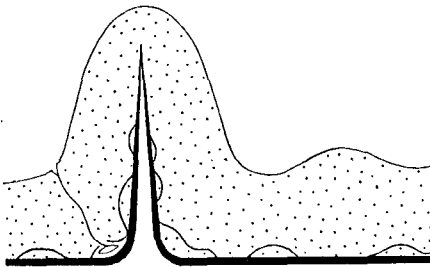
**Figuras 1-9.-** Schémas de l'ultrastructure exospore (ouverture à gauche des figures) chez les Ptéridophytes actuelles (Fig. 1-11) et des Ptéridophytes fossiles (Fig. 12-15). - Fig. 1, Ophioglossales; Fig. 2, Osmundales; - Fig. 3, Gleicheniales; - Fig. 4, Filicales à exospore blechnoïde; - Fig. 5, Lycopodiales; - Fig. 6-7, microspores des Sélaginellales (Fig. 6, avec zones pluristrates; Fig. 7, avec canaux); Fig. 8, microspores des Isoétales; - Fig. 9, Equisétales; -



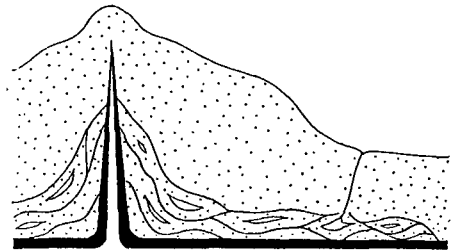
10



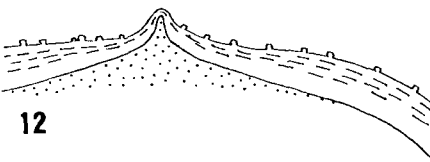
13



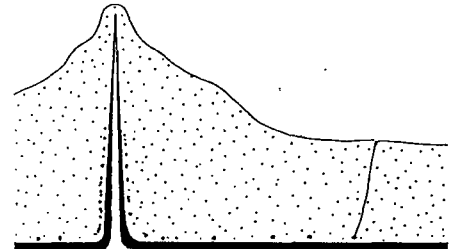
11



14



12



15

Fig. 10-15.- Mégaspores des Sélaginellales et Isoétales; - Fig. 11, Psilotales; - Fig. 12, *Apiculiretusispora*; - Fig. 13, *Calamospora*; - Fig. 14, *Vestispora*; - Fig. 15, *Laevigatosporites*. (F, feuillet; L, lamelles; SA, sporopollénine amorphe) (Dessins originaux ou repris dans diverses publications de l'auteur)

## REFERENCES

- A.F. & B. LUGARDON, 1991. - *Spores of the Pteridophyta: Surface, Wall Structure and Diversity based on Electron Microscope Studies*. Springer Verlag, New York, 648 p.
- BIENHORST, D.W., 1968. - On the Stromatopteridaceae (Fam. nov.) and on the Psilotaceae. *Phytomorphology*, 18: 232-268.
- 1973. - Non-appendicular fronds in the Filicales. In *The phylogeny and classification of the ferns* (eds A.C. Jermy, J.A. Crabbe & B.A. Thomas), Academic Press, London: 45-57.
- BROUSMICHE, C. & B. LUGARDON, 1990. - Ressemblances inattendues des caractères ultrastructuraux entre quelques Arthropytes fossiles et Filicophytes actuelles primitives. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 310: 873-879.
- ERDTMAN, G. & P. SORSA, 1971. - *Pollen and spore morphology / Plant taxonomy: Pteridophyta* (text and additional illustrations). Almquist & Wiksell, Stockholm, 226 p.
- GENSE, L.P.G. & A.R. WHITE, 1983. - The morphology and ultrastructure of spores of the Early Devonian trimerophyte *Psilophyton* (Dawson) Hueber & Banks. *Palynology*, 7: 221-233.
- GUNTHER, P. & L.V. HILLS, 1970. - Heterospory in *Ariadnaesporites*. *Pollen et Spores*, 12: 123-130.
- LUGARDON, B., 1969. - Sur la structure fine des parois sporales d'*Equisetum maximum* Lamk. *Pollen et Spores*, 11: 449-474.
- 1972 a. - Sur la structure fine et la nomenclature des parois microsporales chez *Selaginella denticulata* (L.) Link et *S. selaginoides* (L.) Link. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274: 1656-1659.
- 1972 b. - La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporées: I, Généralités, Eusporangiées et Osmundales. *Pollen et Spores*, 14: 227-261.
- 1973 a. - Sur les parois sporales de *Psilotum triquetrum* Sw. et leur structure fine. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276: 1277-1280.
- 1973 b. - Nomenclature et structure fine des parois acéto-résistantes des microspores d'*Isoetes*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276: 3017-3020.
- 1974. - La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporées: II, Filicales, Commentaires. *Pollen et Spores*, 16: 161-226.
- 1979. - Sur la formation du sporoderme chez *Psilotum triquetrum* Sw. (Psilotaceae). *Grana*, 18: 145-165.
- 1990. - Pteridophyte sporogenesis: a survey of spore wall ontogeny and fine structure in a polyphyletic plant group. In *Microspores: Evolution and Ontogeny* (eds S. Blackmore & R.B. Knox), Academic Press, London: 95-120.
- LUGARDON, B. & C. BROUSMICHE DELCAMBRE, 1994. - Exospore ultrastructure in Carboniferous sphenopsids. In *Ultrastructure of Fossil Spores and Pollen* (eds M.H. Kurmann & J.A. Doyle), The Royal Botanic Gardens, Kew: 53-66.
- LUGARDON, B., F. DINIZ & J.M. MORON, 1984. - Structure fine d'*Ariadnaesporites* du Portugal. *Rev. de Paléobiol., Genève* (vol. spécial 1984): 139-148.
- LUGARDON, B. & P. HUSSON, 1982. - Ultrastructure exosporale et caractères généraux du sporoderme dans les microspores et les mégaspores des Hydroptéridées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 294: 789-794.
- POTONIE 1956. - Synopsis der Gattungen der sporae dispersae, I, Sporites. *Beih. zum Geol. Jahrb.*, 23, 103 p.