Les Embryophytes - Introduction

Les Embryophytes ou plantes terrestres sont des organismes eucaryotes, chlorophylliens, pluricellulaires et fixés (à l'exception de certaines espèces aquatiques). Ils constituent un groupe monophylétique de la lignée verte dont le caractère qui a donné le nom au groupe (clade) est la présence d'un embryon. Ils sont caractérisés par:

- la présence d'un **embryon pluricellulaire** qui se nourrit aux dépens de la plante mère
- l'apparition d'une **bande pré-prophasique**. Au cours de la mitose, les microtubules se rassemblent autour du noyau avant la prophase puis disparaissent (ils marquent l'endroit de la future paroi)
- la présence de **sporopollénine** dans la paroi de la spore
- la présence d'une **cuticule**, sauf quelques exceptions
- la présence de **gamétanges** (**archégone** et **anthéridie**) et de **sporanges** (par opposition aux «cystes» des thallophytes). Les embryophytes sont aussi nommés **Archégoniates** car le gamétange femelle est l'archégone.
- la présence d'un appareil végétatif avec tige, feuilles et racines; le cormus constitué de tissus véritables (c'est la raison pour laquelle les Embryophytes étaient nommés également **Cormophytes**).
- la présence de chloroplastes à deux membranes
- la présence de chlorophylles a et b et de réserves amylacées dans le plaste
- la présence d'un cycle de développement digénétique hétéromorphe avec l'alternance d'un gamétophyte et d'un sporophyte bien distincts et de formes très différentes
- la présence de nombreux caractères moléculaires comme l'intégration de certains gènes dans le génome nucléaire.

L'acquisition de certains de ces caractères ont permis aux Embryophytes de s'adapter au milieu terrestre, comme la protection des organes reproducteurs (gamétange pluricellulaire protégeant l'embryon en milieu aérien), la protection de la plante contre la dessiccation par l'apparition de la **cuticule** (couche imperméable autour de l'assise cellulaire la plus externe) et l'apparition de la **sporopollénine** autour des spores (cellules de dissémination) les protégeant aussi contre la dessiccation. Les traces les plus anciennes de spores à paroi sporopollinique remontent au **Silurien inférieur**, vers - 435 millions d'années (ce sont des spores de Marchantiophytes).

Selon Tourte et al. (2005), les Embryophytes (figure 1) regroupent:

- les « Bryophytes » (*sensu lato*) avec 25 000 espèces
- les Ptéridophytes avec 11 000 espèces
- les Spermatophytes avec 270 000 espèces

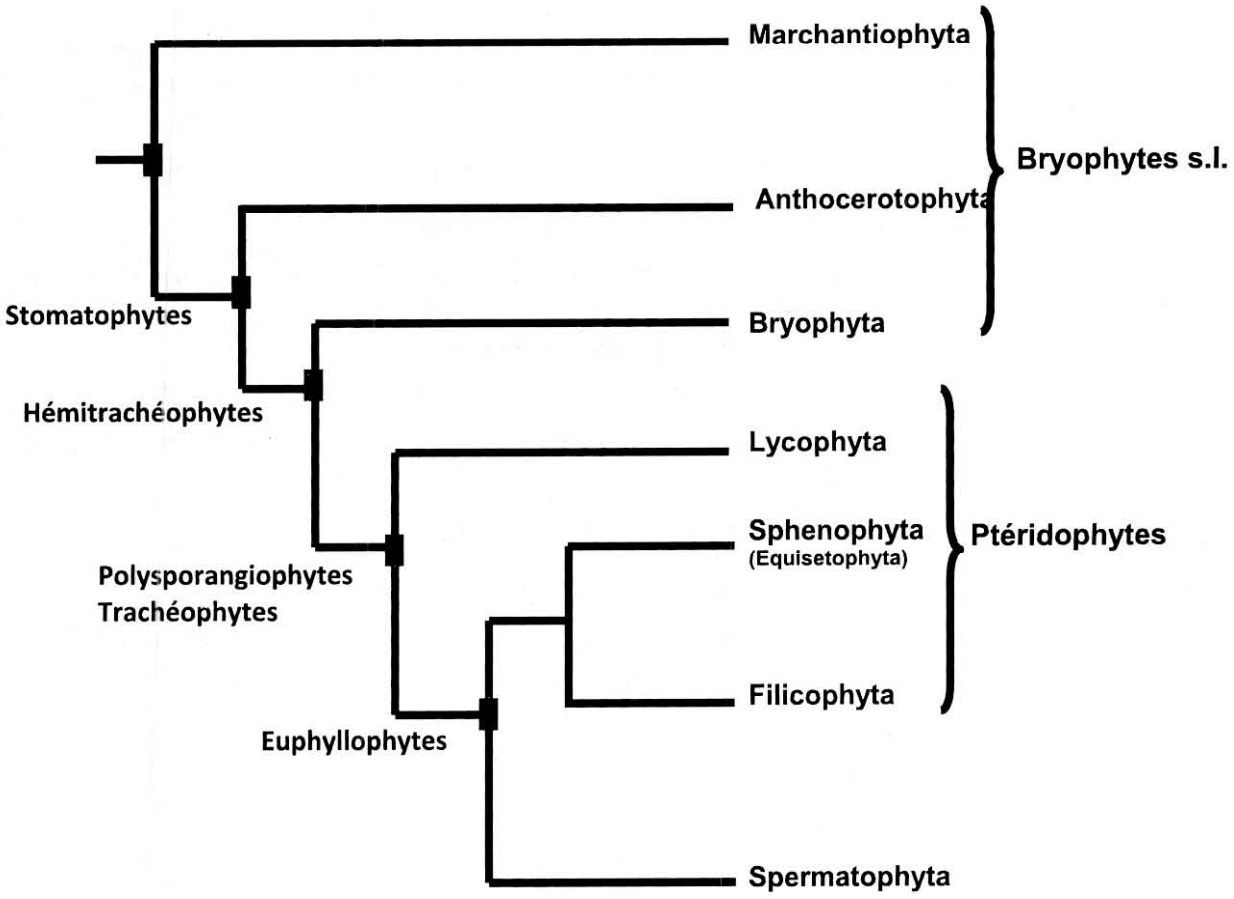


Figure 1. Arbre phylogénétique simplifié des Embryophytes

Chapitre I

Les Bryophytes (*sensu lato*)

Les trois groupes de végétaux ; **Marchantiophyta, Anthocerotophyta et Bryophyta** ont été longtemps placés dans les Bryophytes (*sensu lato*). Leur regroupement au sein d'un même taxon était fondé sur des caractères communs (cycle de reproduction haplo-diplophasique à haplophase dominante, absence de lignine et sporophyte jamais ramifié).

Actuellement les «Bryophytes» forment incontestablement trois taxons bien distincts en position basale des Embryophytes. Ce sont les Marchantiophytes, les Anthocérotophytes et les Bryophytes «*sensu stricto*» (figure 1), mais les relations entre les trois taxons ne sont pas encore clarifiées.

1. Caractères généraux des Bryophytes «*sensu lato*»

Les « bryophytes » (du grec Bruon = mousse) sont des végétaux d'organisation relativement simple, de petite taille, terrestres mais se développant dans les endroits humides. Dans les sous-bois, ils forment des tapis plus ou moins continus, ils constituent la strate végétale basse ou strate muscinale. Certains s'établissent sur les murs et les rochers. Ils colonisent tous les milieux à l'exception du milieu marin où ils sont totalement absents.

1.1. Appareil végétatif

Chez les « bryophytes », on voit apparaître une véritable tige avec rameaux portant des feuilles assimilatrices, cet appareil végétatif est nommé **cormus**. Mais celui-ci est incomplet car dépourvu de racines, il porte des rhizoïdes.

La morphologie est variable chez les trois taxons, l'appareil végétatif est:

- un axe feuillé (cormus) ou un « thalle » chez les Marchantiophytes (Hépatiques)
- un «thalle» chez les Anthocérotophytes (Anthocérotes)
- un axe feuillé (cormus) chez les Bryophytes (Mousses)

L'appareil végétatif est un axe feuillé fixé au sol par des rhizoïdes unicellulaires chez les Marchantiophytes et pluricellulaires les Anthocérotophytes et chez les Bryophytes (*sensu stricto*).

1.2. Appareil reproducteur

Les Bryophytes (*sensu lato*) se reproduisent par voie sexuée ou asexuée.

1.2.1. Reproduction asexuée (multiplication végétative)

Elle se fait:

- par fragmentation du gamétophyte (chez les Bryophytes *sensu stricto*)
- par formation d'organes de dissémination spécialisés: les propagules (massifs de cellules, parfois cellules isolées) de formes variées et pouvant se former sur des feuilles et les tiges.

1.2.2. Reproduction sexuée

Le cycle de développement des Bryophytes (*sensu lato*) est caractéristique (figure 2), il présente une alternance régulière de phases: une phase haploïde représentée par **le gamétophyte dominant** et une phase diploïde constituant le **sporophyte qui se développe sur le gamétophyte**.

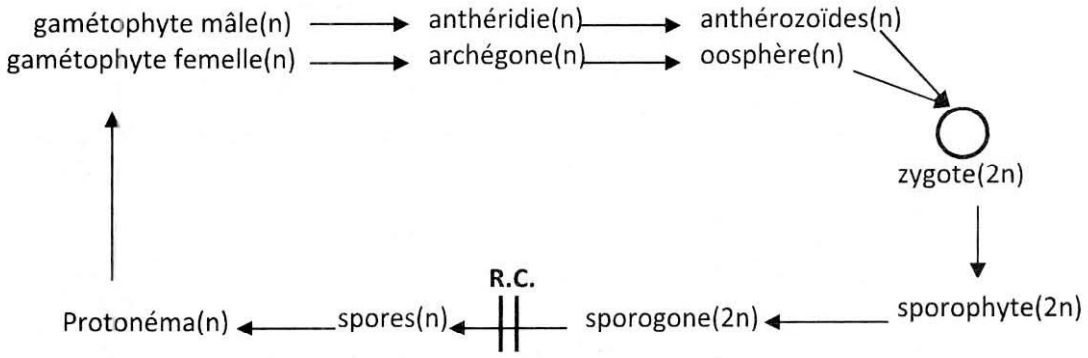


Figure 2. Cycle de développement des Bryophytes

Le **gamétophyte** (plante feuillée ou «thalle») porte les organes sexuels: **anthéridies** et/ou **archégones** (figure 3). Il donne après fécondation un zygote qui se développe dans l'archégone en un **sporophyte particulier**. Ce dernier est constitué d'un sporange appelé **sporogone** ou capsule qui produit des spores. Ces spores germent pour donner un **protonéma** sur lequel se développe le gamétophyte.

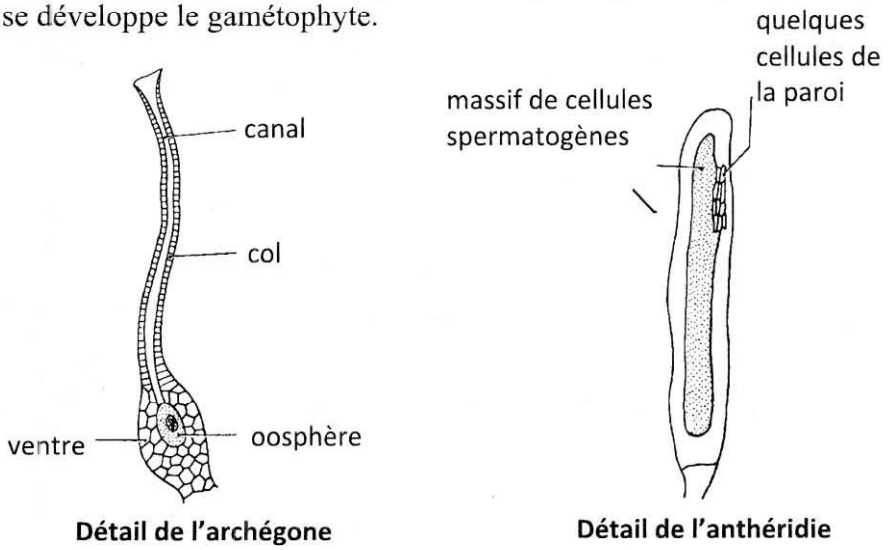


Figure 3. Organes de reproduction femelle et mâle des Bryophytes

1.3. Caractéristiques biologiques

L'adaptation au milieu aérien entraîne une complexité de l'organisme. L'absorption de l'eau et des substances dissoutes se fait par toute la surface de la tige et des feuilles ; ce qui entraîne un dessèchement rapide. Cependant, les Bryophytes (*sensu lato*) sont caractérisées par une résistance à un dessèchement temporaire ; on parle de **reviviscence** c'est-à-dire de la capacité pour un individu complet de supporter une déshydratation très accentuée du protoplasme de ses cellules et de reprendre vie très rapidement lors du retour des conditions favorables. Cette capacité de reviviscence expliquerait sans doute leur très large répartition. Cependant ce sont des végétaux très sensibles à la pollution car leur appareil végétatif absorbe l'eau par toute sa surface. Ils se raréfient dans les zones très polluées.

2. **Marchantiophyta** ou Hépatiques

2.1. Caractères généraux

Les Marchantiophytes ou Hépatiques sont de petites plantes sans racines ni système vasculaire. Elles comptent 6 000 à 8 000 espèces.

Leur appareil végétatif est variable, il se présente sous la forme d'une lame «thalle» plus ou moins différencié ou bien d'une tige feuillée. Les feuilles peuvent être extrêmement petites ; elles sont issues du fonctionnement de la cellule apicale mais elles ne portent pas de bourgeon à leur aisselle; elles ne correspondent donc pas à de vraies feuilles. Elles présentent souvent un aplatissement dorsi-ventral bien marqué entraînant une symétrie bilatérale.

Les organes sexuels sont portés soit à l'extrémité antérieure de la plante, soit dorsalement. La structure de la capsule du sporophyte est simple **sans columelle,** elle s'ouvre par **quatre valves**. Dans la capsule, des cellules particulières ou **élatères** se développent entre les spores et facilitent leur dissémination.

Le gamétophyte porte des rhizoïdes unicellulaires. L'épiderme supérieur est pourvu de **pores** permettant les échanges gazeux, mais il n'y a pas de véritables stomates.

Les Marchantiophytes présentent des caractéristiques propres (caractères dérivés propres):

- les cellules du gamétophyte présentent des inclusions protéo-lipidiques ou **oléocorps** qui ne se rencontrent dans aucune autre lignée végétale.
- les spores sont dispersées grâce à la présence d'**élatères** ; cellules très allongées dont la paroi présente des épaississements en spirale.
- elles synthétisent de l'**acide lunularique**

2.2. Classification

La systématique des Marchantiophyta est toujours discutée.
Dans certaines classifications, on distingue 2 classes:
- les **Marchantiopsida** (Hépatiques à «thalle» complexe multistratifié)
- les **Jungermagniopsida** avec deux sous-classes:
- les Metzegeridae (Hépatiques à « thalle » simple)
- les **Jungermaniidae** (Hépatiques à feuilles)

2.2.1. Classe des Marchantiopsida

L'appareil végétatif est un «thalle» dépourvu de systèmes conducteurs mais présentant une différenciation histologique particulière.
Etude d'un exemple: *Marchantia polymorpha*

Anatomie

Une coupe transversale de *Marchantia polymorpha* montre une organisation des tissus en couches distinctes (figure 4), on distingue:

- un épiderme supérieur avec des pores qui s'ouvrent au dessus de chambres aérifères
- une couche dorsale chlorophyllienne
- un parenchyme incolore renfermant des cellules gorgées d'oléocorps
- une couche inférieure avec des cellules présentant des épaississements réticulés
- un épiderme inférieur d'où s'échappent des **rhizoïdes unicellulaires** et des écailles pluricellulaires (amphigastres).

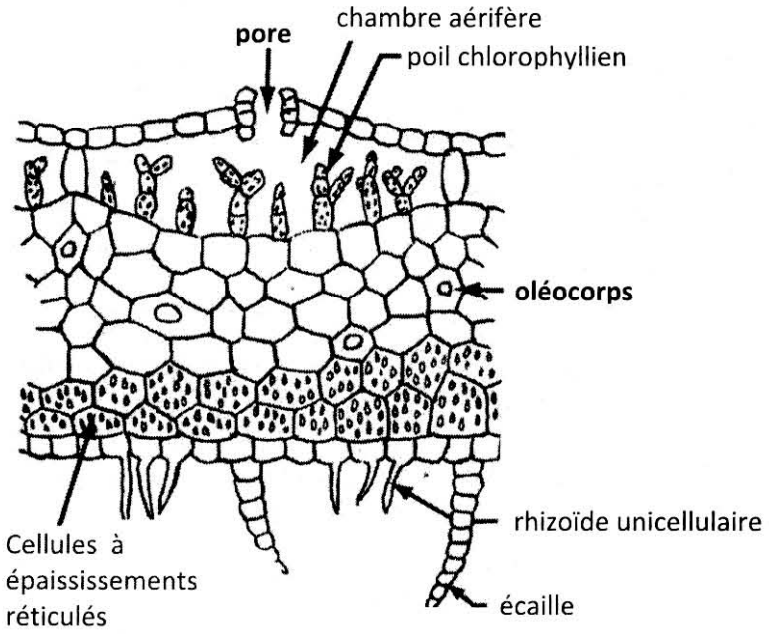


Figure 4. Coupe transversale du «thalle» de *Marchantia polymorpha* - Marchantiophyta

Appareil reproducteur

Les gamétanges se forment sur des appendices dressés portés sur la face supérieure du «thalle», ce sont les anthéridiophores et les archégoniophores (figures 5 et 6).

- L'anthéridiophore comporte un pédoncule terminé par un disque ou chapeau à 8 lobes portant les anthéridies sur sa **face supérieure** dans des dépressions en forme de crypte. Les spermatozoïdes flagellés sont libérés par l'éclatement de l'anthéridie.
- L'archégoniophore a la même structure générale mais ses lobes (au nombre de 9 généralement) sont plus profondément découpés. Les archégones se développent sur leur **face inférieure** entre de fines membranes involucrales.
- La fécondation a lieu avant le développement complet de l'archégoniophore. Chaque zygote se développe ensuite en une **capsule sans columelle** (figure 7a et 7b) dans

laquelle sont produites les spores et les **élatères** (figure 7c). Les élatères sont des cellules très allongées dont les membranes présentent des épaississements spiralés, elles permettent l'ouverture de la capsule et la dissémination des spores. La capsule s'ouvre à son sommet par 4 à 6 valves.

- La spore germe en un **protonéma très court** sur lequel se développe un petit «thalle» qui s'accroît peu à peu.

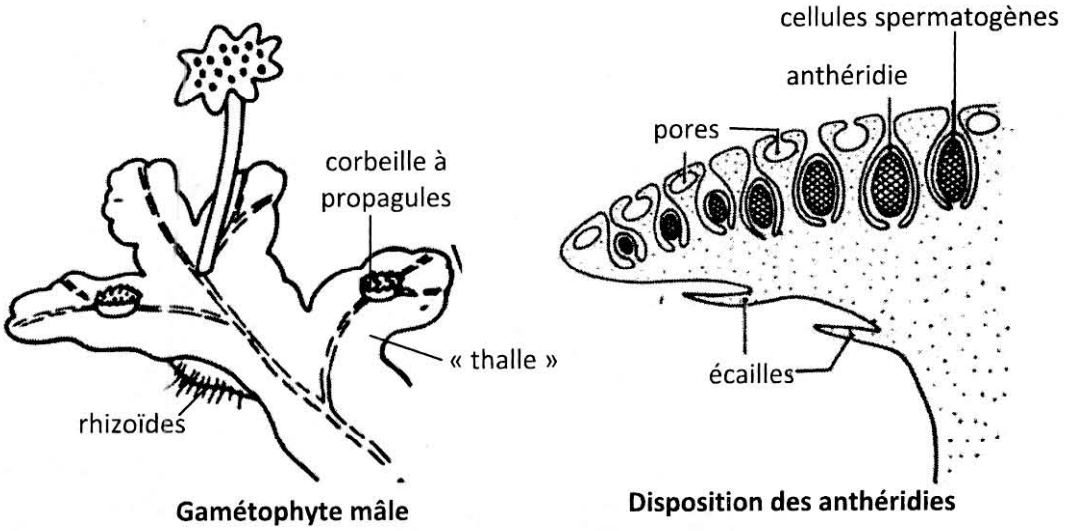


Figure 5. Anthéridiophore de *Marchantia polymorpha* - Marchantiophyta

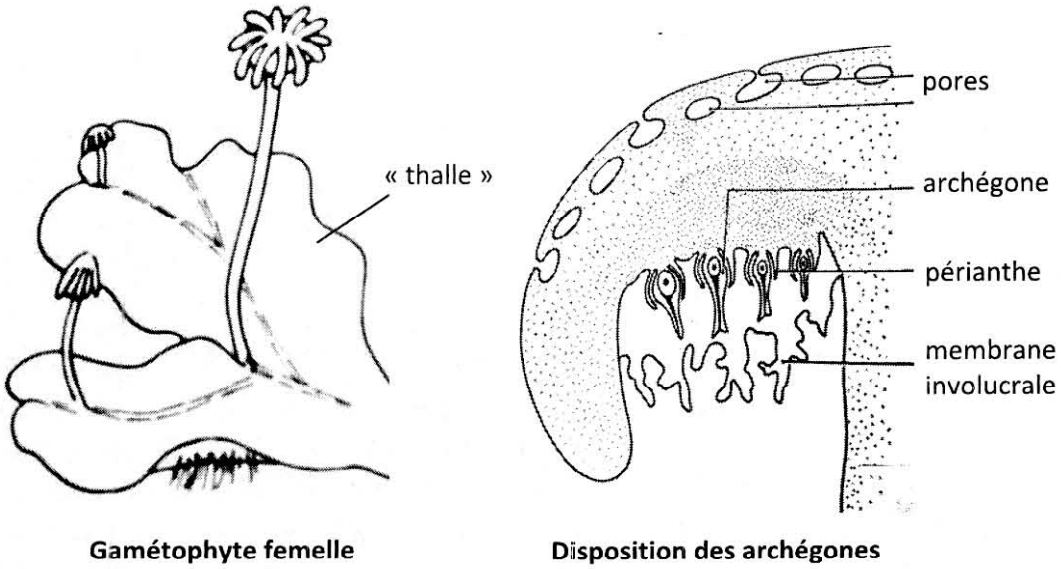


Figure 6. Archégoniophores de *Marchantia polymorpha* - Marchantiophyta

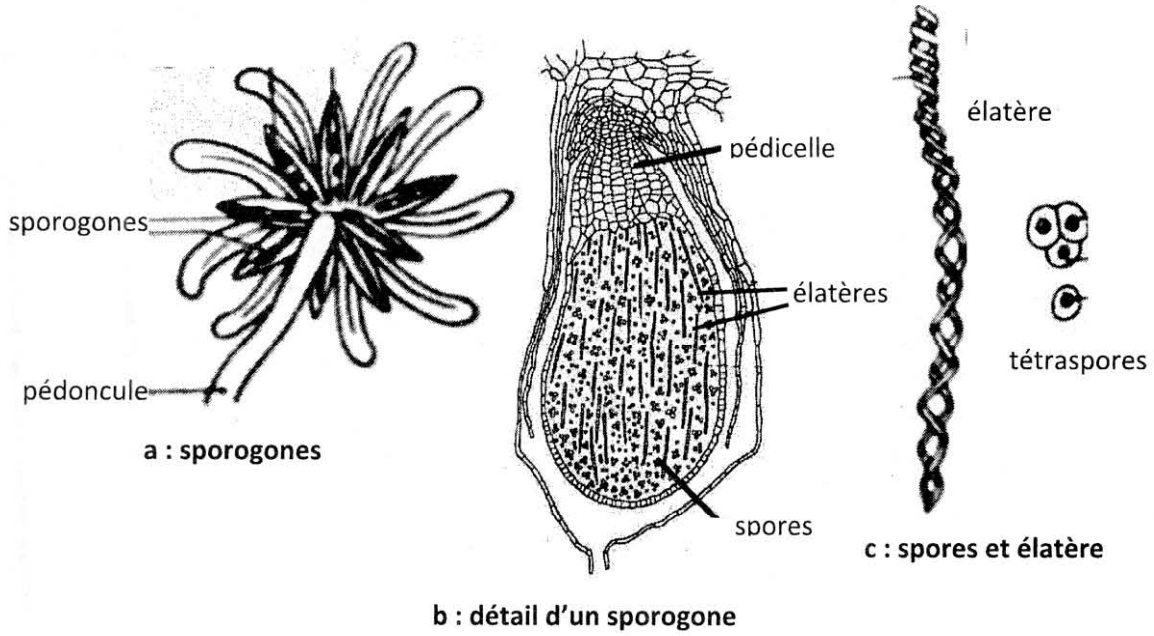


Figure 7. Sporogones de *Marchantia polymorpha* - Marchantiophyta

2.2.2. Classe des Jungermagniopsida

Sous-classe des **Jungermaniidae**

Ces plantes ont un appareil végétatif formé d'une tige feuillée à symétrie bilatérale. Le port est prostré (ce sont des plantes vivant couchées sur des sols humides). Les feuilles ne sont pas semblables.

Etude d'un exemple: *Frullania dilatata* (figure 8)

Frullania présente une tige feuillée couchée, à symétrie bilatérale. La tige porte 2 rangées de feuilles dorsales larges et bilobées et une rangée de feuilles ventrales réduites: les **amphigastres**. La plante est dioïque: les anthéridies se développent à l'aisselle des feuilles d'un rameau latéral, les archégones sont groupés à l'extrémité de la tige (disposition acrogyne) et protégés par un « périanthe » formé de 2 à 3 feuilles soudées.

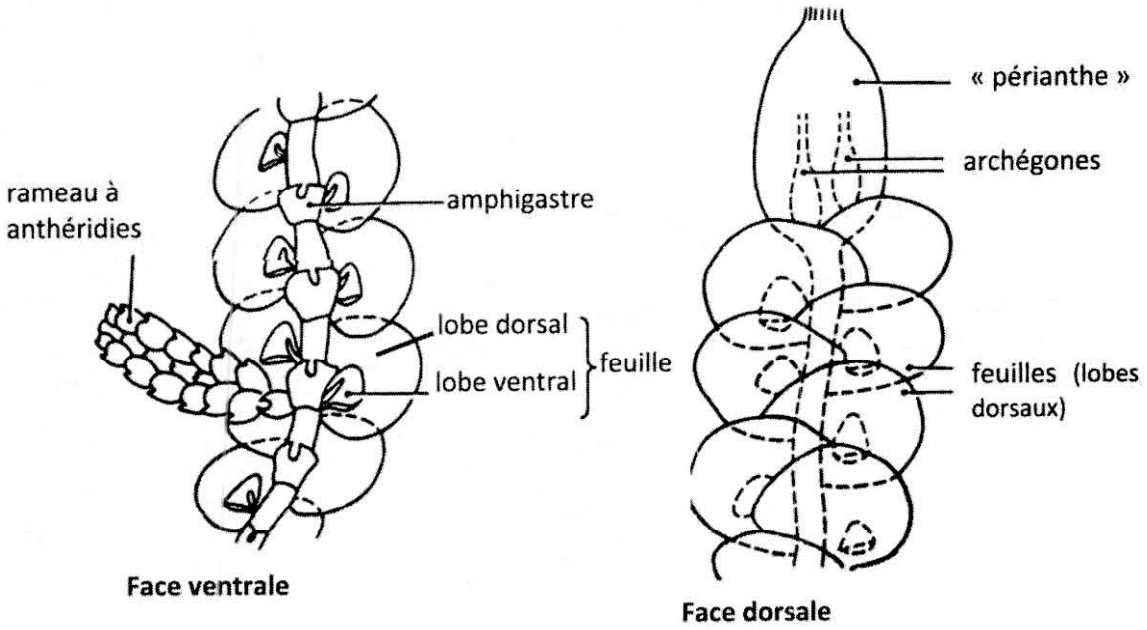


Figure 8. Aspect morphologique de *Frullania dilatata* - Jungermagniopsida

3. **Anthocerotophyta** ou Anthocérotes

Les Anthocérotophytes forment un petit groupe qui a été longtemps rattaché aux marchantiophytes mais dont la monophylie actuelle ne fait pas de doute. Ce sont des organismes thalloïdes, de petite taille et abondants dans les zones tropicales.

Exemple: *Anthoceros laevi* (figure 9)

- Le gamétophyte a une forme thalloïde, il est aplati, il porte des **rhizoïdes pluricellulaires** sur sa face inférieure.
- On note la présence de **stomates sur le sporophyte** (c'est sur ce caractère qu'est nommé le clade des Stomatophytes).
- Le chloroplaste **présente un pyrénoïde** en position central.
- L'anthéridie se développe **à partir d'une cellule sous-épidermique** (développement endogène) et non d'une cellule superficielle comme les Bryophytes (*sensu stricto*) et les Marchantiophytes.
- L'archégone dérive d'une cellule superficielle, il reste inclus dans les cellules du gamétophyte.
- La capsule mince et allongée présente une columelle. La déhiscence se fait par 2 valves qui s'écartent à partir du sommet en libérant les spores grâce à des **pseudoélatères** (différents des élatères des Marchantiophyta). Ce sont des cellules allongées présentant un épaississement spiralé.
- La germination de la spore donne d'abord un filament très court: le protonéma, ensuite le «thalle» caractéristique.

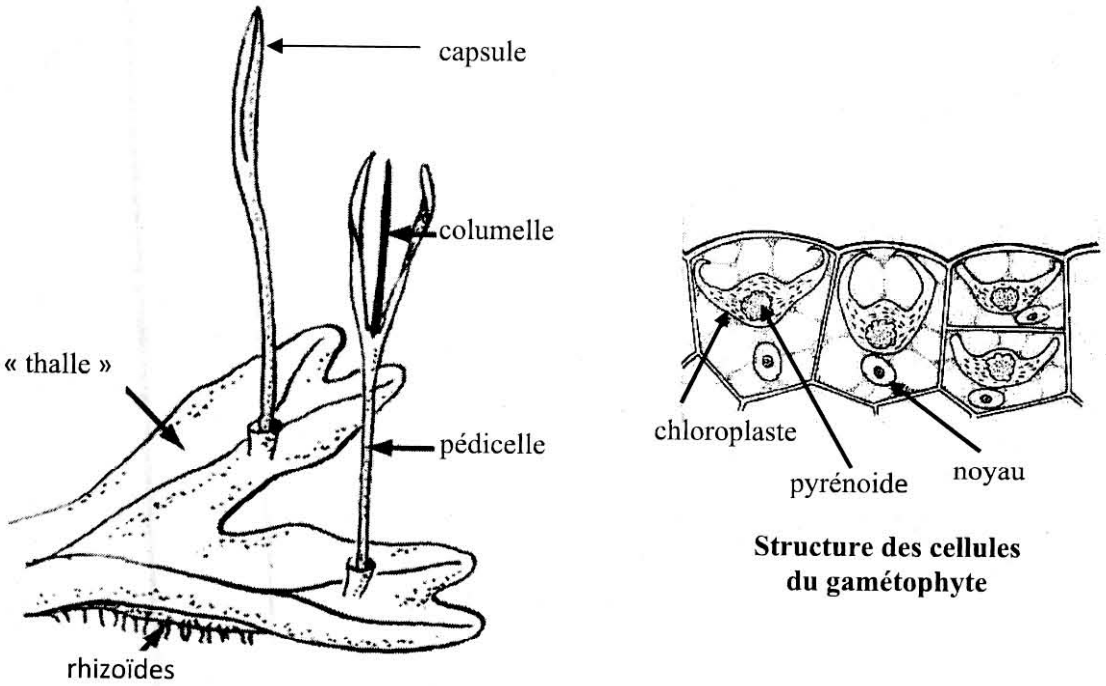


Figure 9. Aspect général d'*Anthoceros laevi* - Anthocerotophyta

4. Bryophyta (*sensu stricto)* ou Mousses

4.1. Caractères généraux

Les Bryophyta sont des végétaux de petite taille. Ils constituent un ensemble très vaste d'environ 10 000 espèces qui se développent sur tous les substrats. Ils regroupent les mousses au sens propre et les sphaignes.

Ils présentent un axe feuillé portant des feuilles simples, disposées de façon hélicoïdale, les feuilles ne portent pas de bourgeon à leur aisselle (figure 10a). L'axe feuillé est à symétrie radiale. Le sporophyte est constitué d'un pied inclus dans le gamétophyte, d'une soie et d'une capsule avec columelle renfermant les spores. La germination de la spore produit un **protonéma bien développé**. On note la présence de stomates sur la capsule de nombreuses espèces. Le gamétophyte et le sporophyte de certaines mousses présentent des « tissus conducteurs », les **hydroïdes** et les **leptoïdes** (à fonction respectivement de xylème et de phloème).

Les Bryophyta présentent des caractéristiques propres (caractères dérivés propres):

- Le sporophyte est **chlorophyllien**
- La déhiscence de la capsule se fait par un **opercule** ou des **valves**
- Les **rhizoïdes sont pluricellulaires**.

4.1.1. Anatomie

Certaines Bryophyta ont développé un système de conduction (figure 10):

* la coupe transversale dans la tige de *Polytric* montre une assise superficielle et une assise de cellules à paroi cellulosique épaisse entourant un parenchyme chlorophyllien et amylifère; au centre, un cordon de cellules de petite taille allongées suivant l'axe de l'organe, à rôle à la fois de soutien et de conduction (figure 10b). Dans le cordon central, on distingue:

- les **hydroïdes**, qui sont des cellules allongées à paroi mince occupant le centre du cordon dans les tiges. Ces hydroïdes assurent la conduction de l'eau et des solutions prélevées par les rhizoïdes.
- les **leptoïdes**, elles occupent de préférence la périphérie du cordon central, ce sont également des cellules allongées à cloisons terminales très inclinées et perforées par de nombreux plasmodesmes. Elles assurent la distribution des produits de la photosynthèse à l'intérieur de la plante.

Chez les mousses dépourvues de cordon central, l'approvisionnement en eau se fait par l'intermédiaire de toute la surface de l'appareil végétatif.

* La coupe transversale de la feuille de Polytric montre dans sa partie centrale, de petites cellules étroites et allongées à paroi mince simulant une nervure. La face supérieure du limbe porte des lamelles chlorophylliennes protégées contre la déshydratation par les bords repliés du limbe (figure 10c)

La tige feuillée, ou gamétophyte haploïde, est couverte d'un épiderme chlorophyllien dépourvu de stomates et de cuticule (ou alors avec une cuticule très mince). Cependant le sporophyte, ou génération diploïde, en est pourvu. Des adaptations variées de l'appareil végétatif permettent la protection contre la déshydratation comme chez la feuille de polytric par exemple.

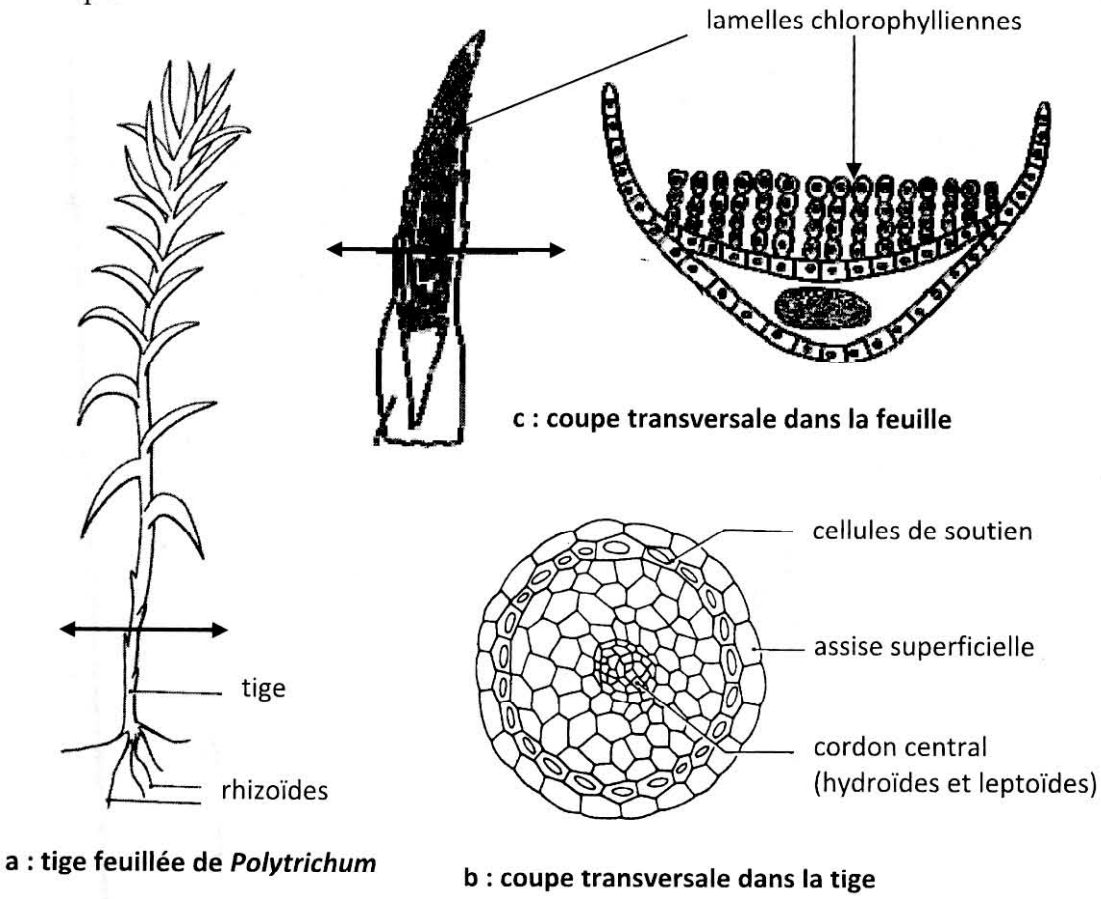
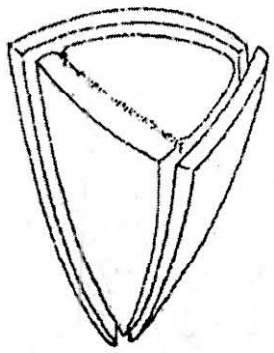


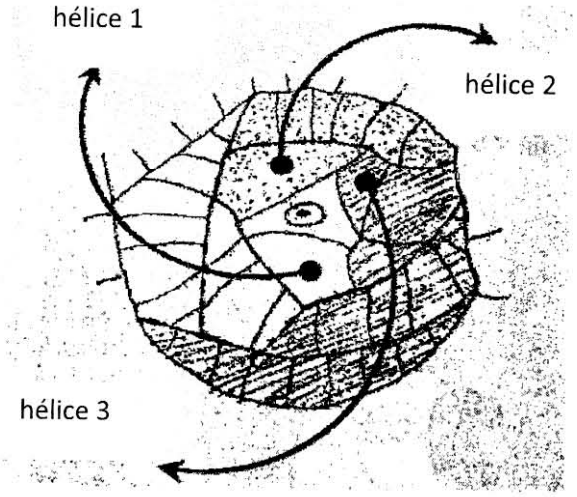
Figure 10. Aspects morphologique et anatomique *de Polytrichum* - Bryophyta

4.1.2. Fonctionnement de la cellule apicale chez les Bryophyta (mousses)

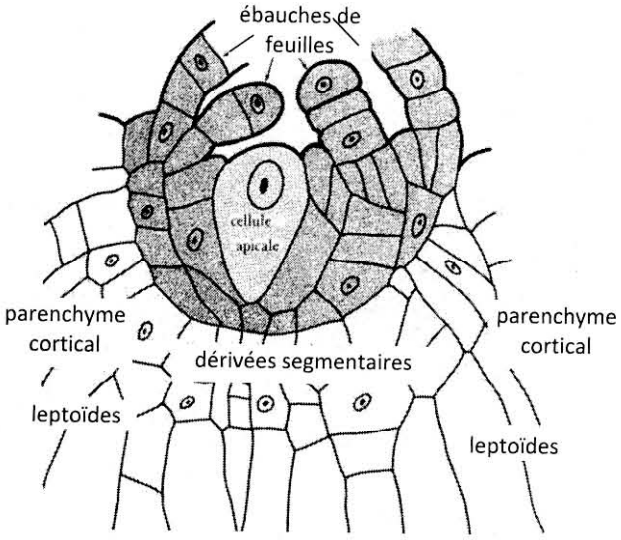
La tige s'accroît à son extrémité par une cellule apicale tétraédrique de très grande taille qui se cloisonne parallèlement à ses 3 faces internes ; la face externe ne se cloisonne pas (figure 11a). Les divisions sont régulièrement orientées successivement vers chacune des 3 faces basales de la cellule et produisent ainsi des cellules dérivées (segments) disposées sur 3 hélices (figure 11b). Sitôt mis en place, les segments se re-cloisonnent et produisent 2 séries de cellules, certaines sont à l'origine de l'émergence des feuilles, les autres (dérivées segmentaires) seront à l'origine de la tige (figure 11c). La cellule apicale joue donc un rôle organisateur important. Elle est à l'origine de toutes les cellules de la plante. En produisant des cellules segmentaires dans un ordre et une position déterminées, elle joue un rôle morphogénétique essentiel.



a : cloisonnement de la cellule apicale



b : disposition des segments sur 3 hélices



c : section longitudinale

Figure 11. Fonctionnement de la cellule apicale chez les Bryophyta

4.2. Classification

La classification des Bryophyta est toujours discutée. Selon les auteurs, on distingue 3 classes ou plus:

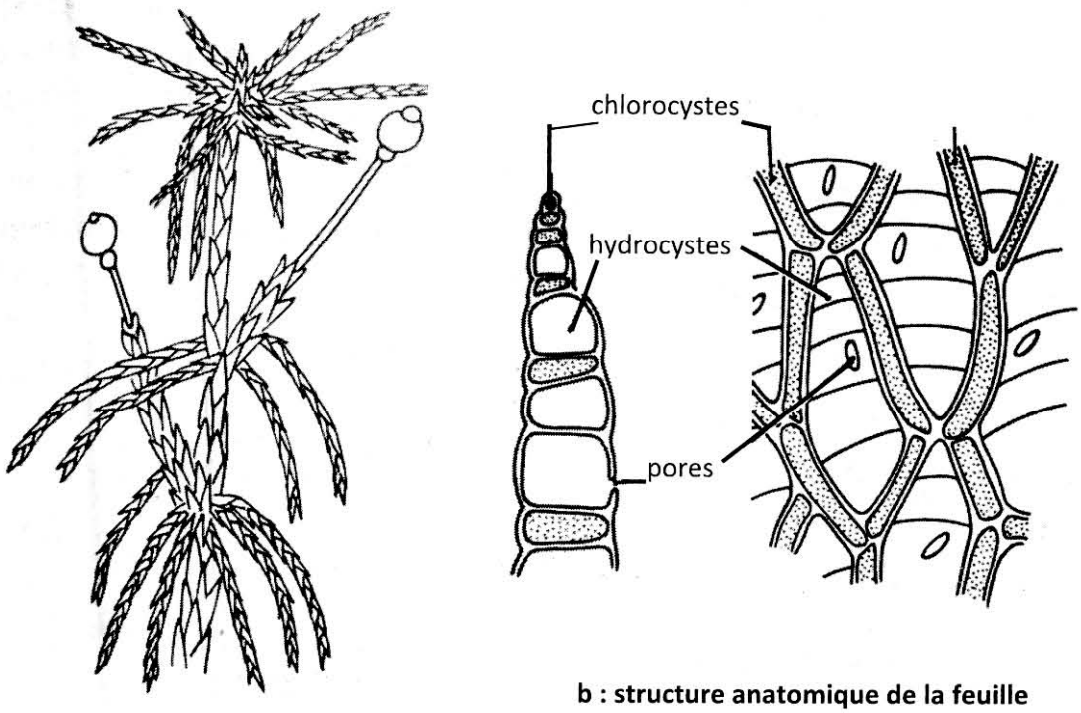
- les **Sphagnopsida** (sphaignes)
- les **Andraeopsida**
- les **Bryopsida** (mousses)

4.2.1. Les Sphagnopsida

Les sphaignes (figure 12) constituent un groupe homogène qui ne comprend qu'**un seul genre,** *Sphagnum* qui compte environ 300 espèces. Elles sont caractérisés par:

- un sporogone sans pédicelle porté par un **pseudopode** et muni d'un opercule
- un tissu sporogène développé en dôme au dessus de la columelle
- un protonéma thalloïde ne formant qu'une seule tige feuillée

Les sphaignes (figure 12a) sont des Bryophytes de grande taille, très largement réparties (dans tous les continents). Elles constituent des colonies très vastes sur sols marécageux, formant les **tourbières à sphaignes** sur terrains siliceux en climat froid. Les sphaignes peuvent retenir 20 fois leur volume d'eau grâce à la structure particulière des feuilles. Les cellules foliaires sont de deux types (figure 12b): les unes sont allongées, étroites, chlorophylliennes et juxtaposées par leurs extrémités en réseau vivant (les **chlorocystes**), les autres sont de grande taille, losangiques occupant les mailles du réseau, elles constituent les **hydrocystes** qui peuvent se remplir d'eau. Toute l'absorption se fait par la tige et les feuilles dotées de ces cellules aquifères.



b : structure anatomique de la feuille

a : plante feuillée portant deux sporogones

Figure 12. Organisation et structure de *Sphagnum* - Sphagnopsida

Reproduction

Chaque tige porte à l'aisselle de certaines feuilles des ramifications courtes portant des anthéridies ou des archégones. Le développement du zygote donne une capsule sans **pédicelle**. A maturité, le sommet de l'axe du gamétophyte se développe rapidement en un **pseudopode** qui porte à son sommet la capsule (figure 13). Dans celle-ci, la couche sporifère constitue une calotte hémisphérique (dôme) recouvrant le sommet de la columelle (figure 13).

La germination de la spore donne un protonéma thalloïde (lame aplatie), aux rhizoïdes pluricellulaires, sur lequel se développe un bourgeon unique à l'origine d'une seule tige feuillée.

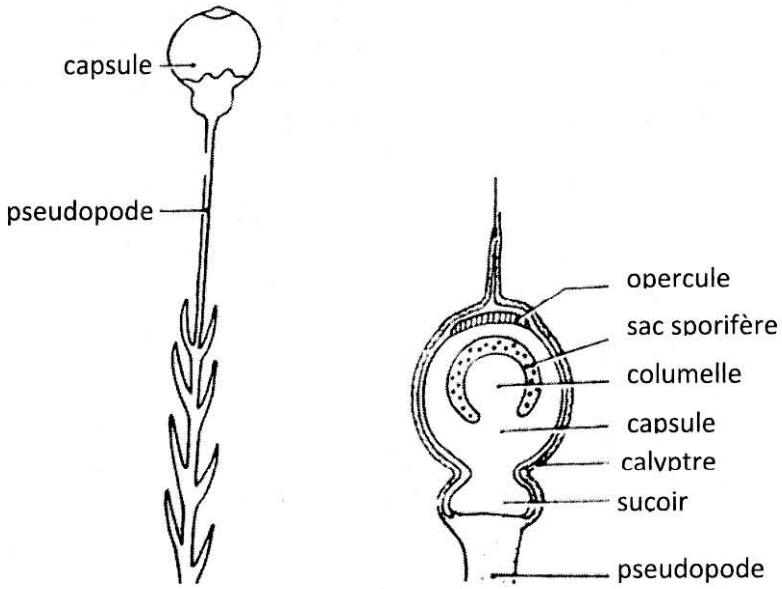


Figure 13. Organisation de la capsule de *Sphagnum* - Sphagnopsida

4.2.2. Les Andreopsida

Ce sont de petites mousses d'un brun noirâtre qui vivent sur les rochers siliceux dans les régions froides, en montagne surtout.

- Le sporophyte ne présente pas de pédicelle
- La capsule s'ouvre par 4 fentes longitudinales
- La structure générale du gamétophyte est la même que celle des Bryopsida.

La capsule du sporogphyte est portée comme chez les sphaignes par un long pseudopode. Le tissu sporifère présente une disposition en calotte au dessus de la columelle analogue à celle des sphaignes. L'ouverture de la capsule se fait par 4 fentes longitudinales (figure14).

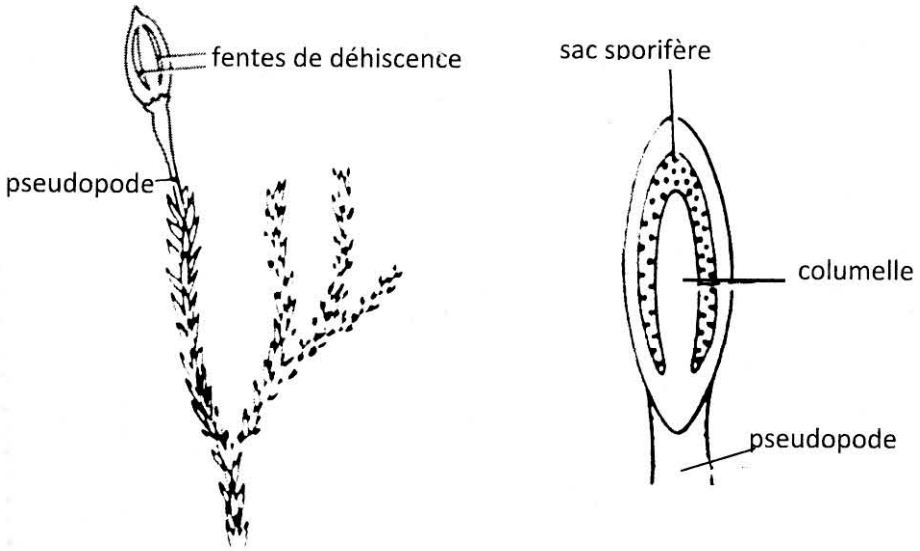


Figure 14. Organisation de la capsule de *Andrea* - Andreopsida

4.2.3. Les Bryopsida

Ce sont les vraies mousses au sens commun du terme. Elles constituent la classe qui regroupe le plus d'espèces. Elles comprennent des espèces comme *Physcomitrella patens* qui constitue une espèce modèle pour les études génétiques comme *Arabidopsis thaliana* pour les plantes supérieures.

Le gamétophyte est un axe feuillé à symétrie axiale. Il présente sur le plan anatomique une certaine différenciation (cordon central: leptoïdes/hydroïdes, voir figure 14). Les organes sexuels, archégones et anthéridies, formés au sommet de l'axe, sont entourés par une rosette de bractées. Le sporophyte est constitué d'une soie et d'une capsule, il se développe sur le gamétophyte.

Les caractères des dents du **péristome** (constituées par des cellules filamenteuses entières ou par des fragments des parois cellulaires disposés en un cercle ou deux), ainsi que la position terminale (**mousses acrocarpes**) ou latérale (**mousses pleurocarpes**) des sporogones ne constituent plus des critères de classification. Cependant, ils peuvent servir dans l'identification des espèces.

Certains auteurs les subdivisent en plusieurs taxons répartis parfois en sous-classes, ordres et familles. Les principaux ordres retenus ici sont:

- les **Polytrichales**: *Polytrichum*
- les **Bryales:** *Bryum,*
- les **Funariales:** *Funaria, Tortula*
- les **Hypnales**: *Hypnum*

Etude d'un exemple: *Polytrichum*

Organes de reproduction

Les organes de reproduction (archégones et anthéridies) se développent entre les **paraphyses** au sommet des tiges à l'intérieur d'un **involucre** de feuilles (figure 15).

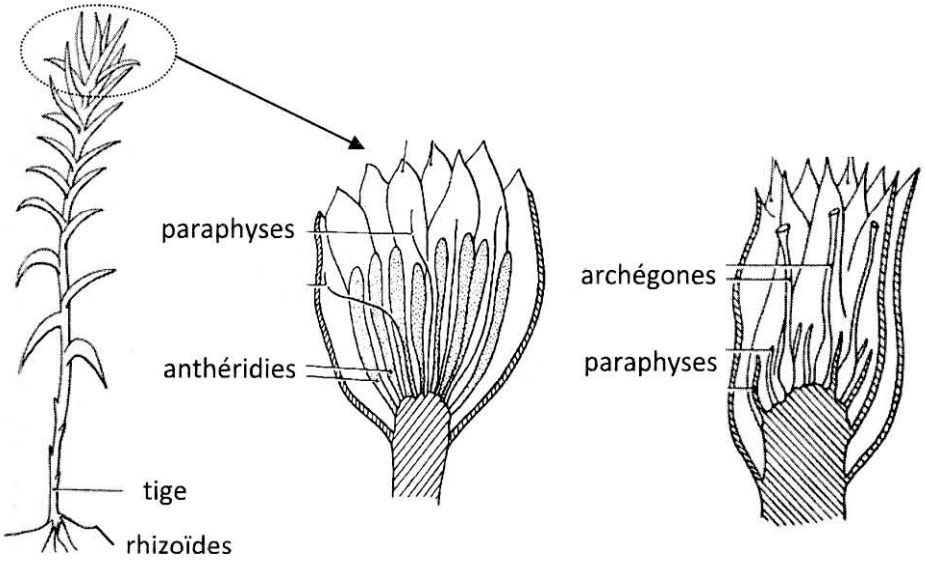


Figure 15. Organes de reproduction de *Polytrichum*

L'anthéridie se développe à partir d'une **cellule superficielle** (figure 16). À l'issue du développement de l'anthéridie, les cellules spermatogènes sont enfermées dans une enveloppe mucilagineuse hydrophyle. A maturité, l'anthéridie éclate à son sommet et libère des **anthérozoïdes biflagellés de forme spiralée typique** qui nagent activement dans la pellicule d'eau recouvrant la mousse.

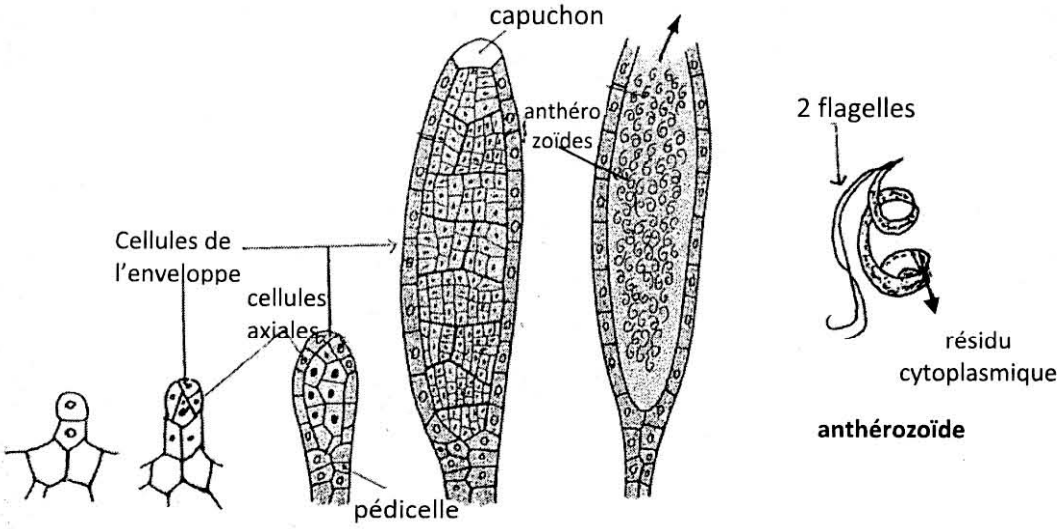


Figure 16. Développement de l'anthéridie

L'archégone se développe également à partir d'une **cellule superficielle.** A maturité, il se présente sous la forme d'une bouteille effilée, il est composé d'un ventre renfermant l'oosphère surmonté d'un col présentant un canal central rempli de mucilage (figure 17).

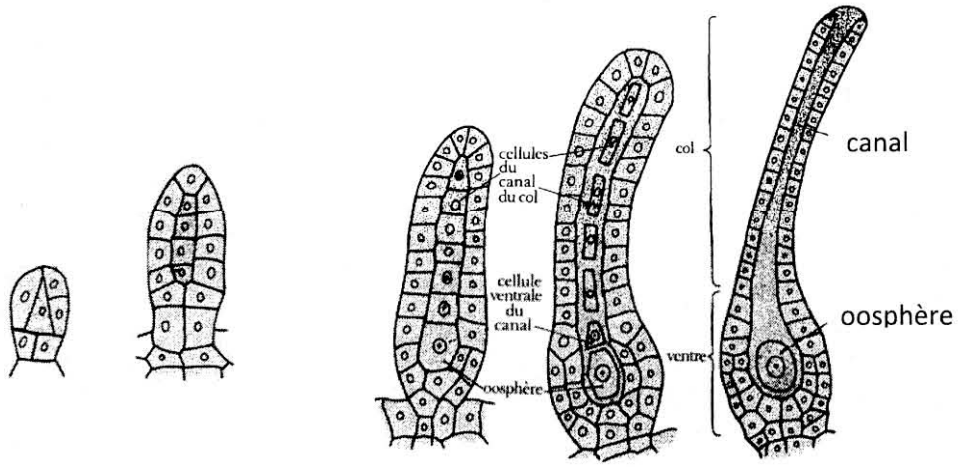


Figure 17. Développement de l'archégone

Fécondation et formation du sporophyte

Les anthérozoïdes parviennent sur l'archégone, pénètrent dans le col et l'un d'eux fusionne avec l'oosphère ; la fécondation est aquatique (**oogamie**).

L'œuf ainsi formé se développe rapidement en un embryon qui évolue sans phase de repos en un sporophyte (figure 18):

- la pointe inférieure du sporophyte s'enfonce dans le sommet de la tige feuillée et forme un **suçoir** permettant l'absorption de l'eau et des substances minérales
- la partie moyenne constitue la **soie**
- la partie supérieure porte le sporange ou **capsule** appelé **sporogone**.

Au cours de l'allongement de la soie, le ventre de l'archégone continue sa croissance formant un **calyptre** qui protège le développement du jeune sporophyte. Le calyptre se rompt à la base, sa partie supérieure est entraînée par la capsule formant la **coiffe** qui tombera ultérieurement.

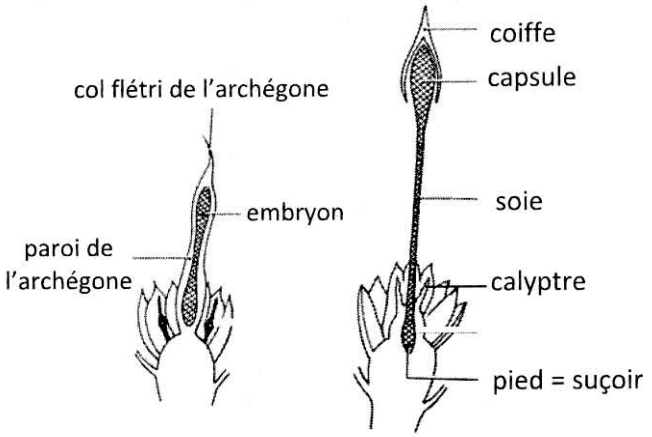


Figure 18. Développement du sporophyte

La structure de la capsule montre une organisation complexe, on y distingue (figure 19):

- une couche externe, constitué d'un épiderme à stomates avec un parenchyme chlorophyllien à lacunes
- une couche interne formée par une colonne stérile centrale ou **columelle** et une assise de cellules mères des spores

L'ouverture de la capsule se fait grâce à un opercule. L'ensemble, capsule et opercule, est recouvert d'une coiffe.

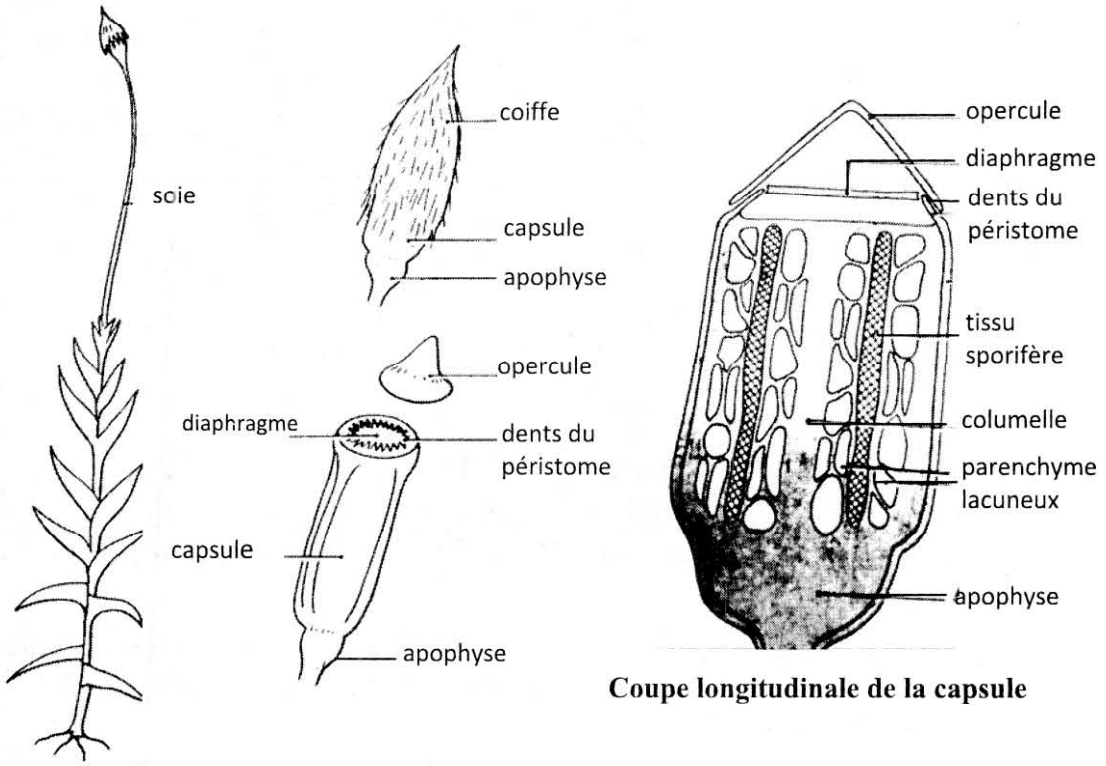


Figure 19. Structure de la capsule

Le cycle de développement de *Polytrichum* (figure 20) présente une nette dominance du gamétophyte haploïde comme chez toutes les Bryophytes (*sensu lato*). La germination de la spore donne naissance à un protonéma bien développé sur lequel se développent plusieurs axes feuillés ou gamétophytes.

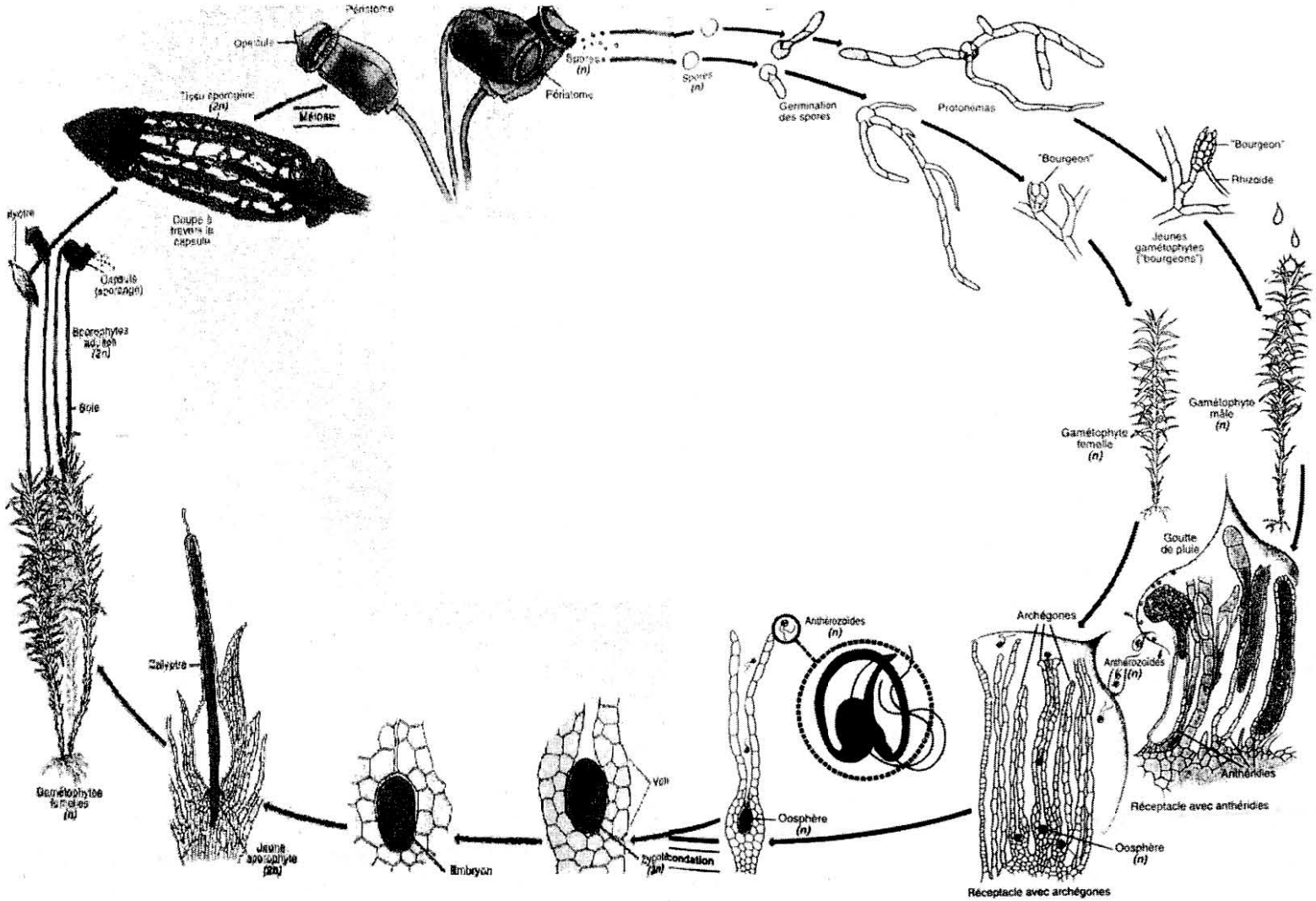


Figure 20. Cycle de développement de *Polytrichum* - Bryopsida