la reproduction sexuée du polypode : un cycle typique des fougères

publié le 29.11.24 |par marc coudel

le cycle de vie du polypode (polypodium vulgare) est un cycle typique des embryophytes, c'est-à-dire où une génération sporophytique, diploïde et produisant les spores, alterne avec une génération gamétophytique, haploïde et produisant des gamètes. les structures associées à la reproduction sexuée du polypode peuvent facilement s'observer à la loupe binoculaire et au microscope.

le polypode (*polypodium vulgare)* est une espèce de fougère très commune qu'on trouve sur des talus forestiers, des escarpements rocheux, des murs, des troncs d'arbres, etc. dans toute la france métropolitaine, mais aussi dans toute l'europe, en afrique du nord et jusqu'en asie centrale (figure 1).



figure 1 - frondes de polypode (polypodium vulgare) croissant sur un vieux mur
les frondes les plus grandes atteignent ici 20 cm. une autre espèce de fougère, aux frondes plus petites, est visible au-dessus du polypode, il s'agit d' *asplenium trichomanes*.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel licence : cc-by-nc-sa

la partie la plus visible est la fronde. une fronde est une feuille « vraie » (ou euphylle), c'est-à-dire constituée d'un pétiole et d'un limbe (figure 2). chez cette espèce, le limbe est lobé avec une nervation ramifiée.

les frondes paraissent généralement alignées, car elles croissent depuis une tige rampante, un rhizome, d'où naissent également les racines qui assurent la nutrition hydrominérale de la plante et un ancrage sur le substrat.

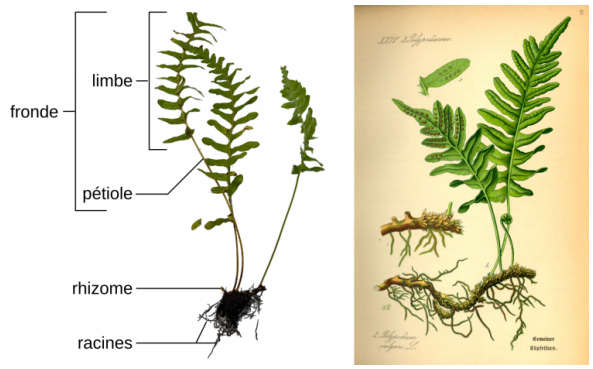


figure 2 - le sporophyte du polypode, polypodium vulgare les frondes sont produites par une tige rampante, parfois souterraine (un rhizome), de laquelle partent également des racines qui assurent la nutrition hydrominérale de la plante et son ancrage mécanique sur le substrat.

crédits : gauche : marc coudel, licence cc-by-nc-sa ; droite : otto wilhelm thomé, domaine public, wikimedia

auteur(s)/autrice(s) : voir légende licence : cc-by-nc-sa

nous allons ici nous intéresser au cycle de vie (ou cycle de reproduction) du polypode, qui est typique des fougères et est couramment enseigné dans les cursus universitaires. la reproduction sexuée du polypode permet de générer de nouveaux individus, différents de leurs parents. cette diversité est permise par les brassages génétiques réalisés par la méiose et la fécondation (étapes caractéristiques de la reproduction sexuée des eucaryotes). chez les fougères, les individus feuillés sont diploïdes. à la différence des animaux, où la méiose produit des gamètes haploïdes qui fusionnent directement pour former une cellule œuf diploïde, chez les fougères, la méiose produit des spores haploïdes. ces spores sont portées par les individus feuillés que l'on qualifie ainsi de sporophytes (figures 1 et 2). après dispersion par le vent, une spore haploïde germe et se divise par mitoses, formant un individu haploïde qui produit des gamètes (le gamétophyte, ou prothalle). ces gamètes fusionnent et produisent de nouveaux sporophytes diploïdes[1]. le cycle comprend donc deux générations l'une diploïde, l'autre haploïde, comme chez toutes les embryophytes (plantes terrestres, figure 3).

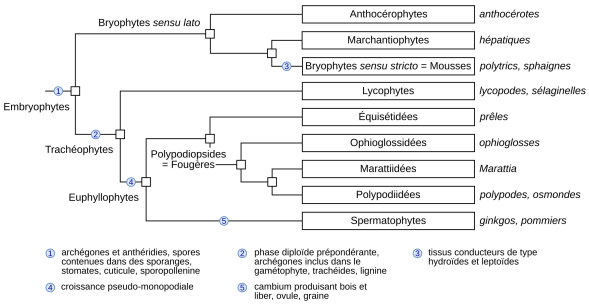


figure 3 - arbre phylogénétique des embryophytes, avec détail de la phylogénie des fougères des synapomorphies de certains clades sont indiquées par des ronds bleus. la longueur des branches est arbitraire.

d'après the pteridophyte phylogeny group, 2016 [1] et lecointre et le guyader, 2016 [2].

auteur(s)/autrice(s) : pascal combemorel licence : cc-by

1. les spores sont produites par méiose sur le sporophyte



figure 4 - face inférieure d’une fronde de polypode, avec de nombreux sores granuleux et oranges situés sur chaque lobe, de part et d’autre des nervures

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel
licence : cc-by-nc-sa

les individus feuillés que nous venons de présenter sont des sporophytes car, nous allons maintenant le voir, ce sont eux qui produisent et portent les spores.

les parties fertiles sont situées sur la face inférieure des frondes (figure 4). il s’agit de petits disques d’aspect granuleux, les sores. leur observation à la loupe binoculaire permet de distinguer un amas constitué de dizaines de sporanges, dans lesquels se forment les spores (figure 5). la feuille qui porte les spores est appelée sporophylle.

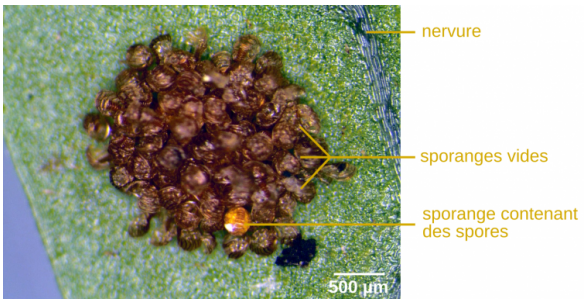


figure 5 - observation d'un sore de polypode à la loupe binoculaire
le sore est granuleux car constitué par l'amas de nombreux sporanges. l'un des sporanges contient encore des spores de couleur jaune ; l'assise mécanique est bien visible. noter également la présence d'une nervure, correspondant aux tissus vasculaires.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel **licence : cc-by-nc-sa**

l'observation de sporanges au microscope optique permet de mieux en apprécier la structure (figure 6). chacun est constitué d'un filament (pédicelle) portant un petit sac terminal constitué de plusieurs cellules et produisant des spores. l'observation de coupes de sporanges à différents stades permet de démontrer que les spores sont produites à partir d'une cellule mère par quatre mitoses suivie d'une méiose, formant finalement 64 spores.

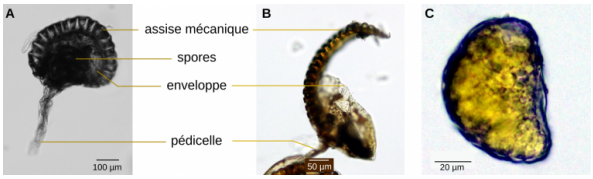


figure 6 - sporanges et spore de polypode en microscopie optique
a. sporange fermé. le sporange est une enveloppe constituée de cellules et porté par un pédicelle (caractéristique du groupe des fougères leptosporangiées, qui regroupe la vaste majorité des espèces de fougères). il protège la sporogenèse, qui a lieu par mitoses puis méiose. l'assise mécanique est une file de cellules dont les parois, à l'exception de la face côté externe, sont épaissies de lignine. à maturité, le dessèchement la fait agir comme un ressort, qui déchire le sporange et libère les spores.
b. sporange ouvert. l'assise mécanique agit comme un ressort et déchire l'enveloppe, libérant ainsi les spores.
c. spore. la paroi de la spore est visible. elle a un rôle protecteur pour la cellule. sa partie externe est constituée de sporopollénine. l'intérieur de la spore est jaune et granuleux. cela témoigne d'une déshydratation importante (et donc d'une vie ralentie), avec des réserves sous forme de nombreuses gouttelettes lipidiques. elles assurent les besoins énergétiques au moment de la germination.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel licence : cc-by-nc-sa

une file de cellules est nettement visible, c'est l'assise ou anneau mécanique. elle est formée de cellules de grande taille, et à paroi lignifiée en u. elle se déshydrate à maturité et se rétracte comme un ressort. ceci déchire le sporange et libère les spores.

les spores de polypode ont une forme de demi-lune. ce sont des structures de dispersion typiques, dans laquelle la cellule reproductrice est protégée par une paroi permettant de résister aux agressions physiques et biotiques. ceci est notamment assuré par la présence dans sa partie externe de sporopollénine, qui est la substance biologique la

plus résistante connue [3][4].

la cellule à l'intérieur présente plusieurs caractéristiques qui permettent une survie prolongée. un état de déshydratation poussé associé à une vie ralentie permettent de résister aux conditions adverses du milieu (froid, sécheresse, uv, etc.). la taille réduite et les réserves lipidiques (offrant un meilleur rapport quantité d'énergie stockée/masse que les glucides), la rendent dispersable facilement. ces réserves permettent également le développement initial d'un nouvel individu.

2. les spores dispersent et se développent en prothalle

les spores dispersent de façon très efficace sous l'effet du vent et peuvent ainsi être transportées sur des distances allant de quelques centimètres à plusieurs milliers de kilomètres (des spores ont été retrouvées dans des courants d'altitude, ou *jetstream*). une spore qui arrive dans des conditions favorables germe. le développement est d'abord assuré par les réserves lipidiques puis par la photosynthèse. les mitoses successives forment en effet un prothalle vert, photosynthétique (figure 7). il s'agit d'un individu prostré (c'est-à-dire se développant très près du sol), très mince, en forme de cœur et mesurant moins d'un centimètre (sa discrétion empêche généralement de l'observer facilement en conditions naturelles). il est constitué d'une seule couche de cellules haploïdes, sans différenciation importante hormis des rhizoïdes. ces structures se distinguent des racines car, à la différence de ces dernières qui sont composées de différents types de cellules différenciées, elles ne sont formées que de filaments de cellules. les rhizoïdes servent principalement à la fixation au substrat, mais pourraient également être impliqués dans la nutrition hydrominérale [5].



figure 7 - prothalle de dicksonia antarctica
chez cette fougère, comme chez beaucoup d'autres (en particulier *polypodium vulgare*), le prothalle présente une forme de cœur.

auteur(s)/autrice(s) : velela
licence : domaine public source : wikimedia

l'observation de prothalles en milieu naturel

les fougères sont présentes un peu partout sur notre territoire : forêts, vieux murs, bordures de cours d'eau, zones humides, sans compter les forêts tropicales des territoires ultramarins.

vu la répartition et l'abondance des fougères, les prothalles sont nécessairement des objets biologiques communs. en effet, partout où se trouve un sporophyte, il y a eu un prothalle. pourtant, de nombreux botanistes confirmés n'en ont jamais observé, et encore moins en conditions naturelles.

voici quelques conseils qui vous permettront peut-être d'en trouver vous-même :

- chercher des endroits où la végétation est peu dense, afin de pouvoir repérer facilement de très jeunes sporophytes (de quelques millimètres à quelques centimètres). la présence de jeunes sporophytes est un indice qu'il y a eu des prothalles récemment et qu'il en reste peut-être encore ;
- les prothalles de fougères peuvent être particulièrement abondants dans des conditions de faible luminosité (entrées des grottes, éclairages artificiels souterrains) ;
- rarement, il est possible d'observer de petites languettes à la base du sporophyte qui semblent correspondre au prothalle (une observation microscopique est alors nécessaire pour confirmer) ;
- des prothalles peuvent parfois être observés sur des rochers en bordure de cours d'eau, avec des jeunes sporophytes.

avec cette image de recherche en tête, saurez-vous les repérer la prochaine fois que vous en croiserez ?

3. les gamètes sont produits par mitoses sur le prothalle, qui constitue donc le gamétophyte

le prothalle est un individu sexué, hermaphrodite et qui, produisant les gamètes, est donc qualifié de gamétophyte (figure 8). chez le polypode, les gamètes mâles et femelles sont produits par mitoses respectivement dans les anthéridies et les archégones. ces deux structures sont des enveloppes constituées de cellules qui protègent la gamétogenèse du milieu aérien (on parle de gamétanges). elles sont produites sur la face inférieure du prothalle.

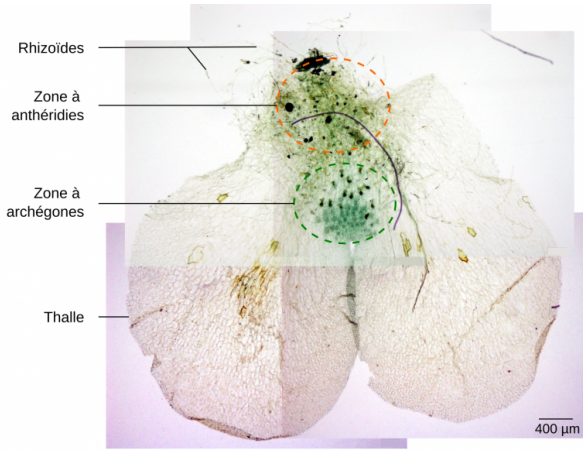


figure 8 - prothalle de polypode (polypodium vulgare)
l'observation microscopique d'un prothalle de polypode révèle sa forme de cœur. les cellules sont photosynthétiques et peu différenciées. vers la pointe, des rhizoïdes fixent l'individu sur son support. ce prothalle est hermaphrodite. la zone à anthéridies se trouve vers la pointe, la zone à archégones vers l'échancrure. image composite formée de l'assemblage de plusieurs photographies.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel licence : cc-by-nc-sa

les anthéridies sont produites vers la pointe du cœur formé par le prothalle (figure 9). ce sont de simples sacs sphériques. chacun produit par mitoses 32 spermatozoïdes nageurs et biflagellés.

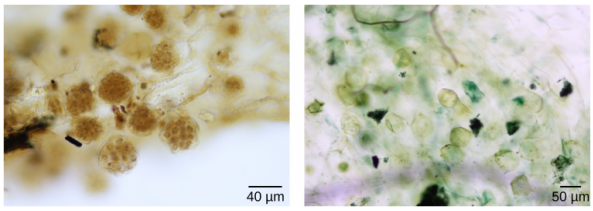


figure 9 - anthéridies de polypode (polypodium vulgare) gauche : anthéridies contenant encore des spermatozoïdes. droite : les anthéridies se sont déjà ouvertes et les spermatozoïdes ont été libérés.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel licence : cc-by-nc-sa

les archégones sont produits au niveau de l'échancrure du cœur formé par le prothalle (figure 10). ils ont une structure plus complexe : une partie renflée (ventre) contient une oosphère (gamète femelle), tandis qu'une partie allongée (le col) dépasse du prothalle. les oosphères sont sphériques, de grande taille et non libérées à maturité.

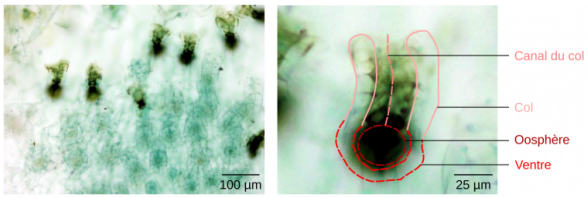


figure 10 - archégones de polypode (polypodium vulgare) gauche : zone à archégones d'un prothalle de polypode. on distingue plusieurs archégones, avec les oosphères (plus foncées) parfois visibles par transparence et les cols qui émergent du reste du thalle. droite : détail d'un archégone. les contours des différentes parties de l'archégone sont tracés, avec en traits pleins ce qui est visible et en pointillés ce qui se devine par transparence. l'archégone protège la formation de l'oosphère (gamète femelle), formée par mitose dans le ventre. le col dépasse du prothalle. les cellules situées en son centre dégénèrent à maturité et libèrent un accès (canal du col) par lequel les gamètes mâles peuvent passer.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel licence : cc-by-nc-sa

4. la fécondation a lieu sur le prothalle, en présence d’eau

les spermatozoïdes sont libérés dans le milieu en présence d’une pellicule d’eau (pluie ou rosée) qui leur permet de nager à une distance pouvant atteindre quelques centimètres. à maturité, les cellules du canal du col dégénèrent et laissent un passage qui permet aux spermatozoïdes d’accéder aux oosphères et de les féconder pour former un œuf (ou zygote), qui est diploïde.

les anthéridies d’un prothalle étant mâtures avant les archégones, l’autofécondation est limitée. ce décalage temporel dans la maturité des gamétanges favorise la fécondation croisée, c’est-à-dire entre les spermatozoïdes d’un prothalle et les oosphères d’un autre prothalle. cette fécondation croisée est à l’origine d’une plus grande diversité génétique des zygotes que celle qui serait obtenue par autofécondation.

5. le sporophyte croît d’abord aux dépens du prothalle puis devient indépendant

le zygote diploïde formé se divise par mitoses et forme une nouvelle génération de sporophyte, une nouvelle plante entière avec feuilles (frondes), tige (rhizome) et racines (figure 11). il croit aux dépens du prothalle jusqu’à devenir indépendant.

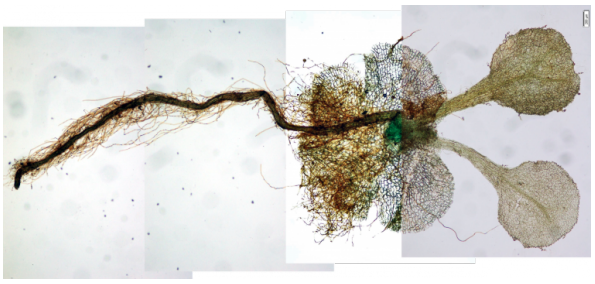


figure 11 - sporophyte de polypode (polypodium vulgare) croissant sur son prothalle parental
on distingue bien la racine en formation avec des poils absorbants, et deux feuilles avec des tissus vasculaires en différenciation. mosaïque composée à partir de différents clichés en microscopie optique.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel licence : cc-by-nc-sa

6. bilan : le cycle de vie du polypode

à partir des différents éléments présentés ici, nous pouvons récapituler le cycle de vie du polypode (figure 12).

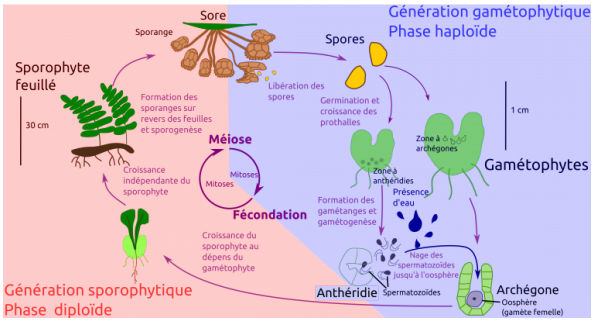


figure 12 - cycle de vie de polypodium vulgare violet : principales étapes du cycle de reproduction avec au centre les étapes nucléaires fondamentales ; noir : principales structures associées.

auteur(s)/autrice(s) : marc coudel **licence : cc-by-nc-sa**

nous pouvons souligner quelques caractéristiques de ce cycle de vie :

- **la présence de deux générations morphologiques distinctes et successives. le sporophyte, avec ses frondes bien visibles, produit les spores. le prothalle, discret car plus petit et prostré au sol correspond au gamétophyte, qui produit les gamètes. le cycle de reproduction du polypode se caractérise donc par l'alternance entre une phase diploïde et une phase haploïde : il est qualifié d'haplo-diplophasique.**
- **cette alternance de deux générations est permise par les étapes fondamentales de la sexualité eucaryote que sont la méiose et la fécondation. entre chacune de ces deux étapes, des mitoses permettent le développement de deux types d'individus : sporophyte (individu feuillé) et gamétophyte (prothalle).**
- **la présence d'une génération haplophasique présente l'avantage de pouvoir purger des mutations délétères d'une population. en effet, chez le prothalle, haploïde, chaque allèle n'est présent qu'en un seul exemplaire. un allèle délétère qui empêcherait le développement du prothalle ne pourrait donc être transmis à la génération suivante.**
- **la fécondation est strictement dépendante de l'eau, elle est zoïdogame (l'un des gamètes, le spermatozoïde, est nageur) et oogame (l'autre gamète, l'oosphère, n'est pas nageur).**
- **la diplophase est dominante.**

certaines de ces caractéristiques ont une valeur cladistique en définissant des groupes évolutivement cohérents, c'est-à-dire monophylétiques (figure 3) :

- **le cycle à deux générations avec fécondation zoïdogame correspond au cycle fondamental des embryophytes. les végétaux de ce groupe se caractérisent également par la présence de sporanges et de gamétanges (anthéridies et archégones).**
- **la présence de plusieurs sporanges et d'une diplophase dominante est partagée par toutes les trachéophytes actuelles (chez lesquels on trouve également des éléments vasculaires lignifiés).**
- **le sporange pédicellé (leptosporange) est caractéristique du groupe des fougères leptosporangiées, qui réunit la très grande majorité des espèces actuelles de fougères.**

7. conclusion : un cycle typique des fougères, chez lesquelles des variations existent néanmoins



figure 13 - planche pédagogique sur la reproduction de la fougère mâle (dryopteris filix-mas)
en bas de la planche, une étiquette porte la mention « i.v.a.c. 5 place léon meyer, le havre ».

auteur(s)/autrice(s) : auteur inconnu

le cycle de vie du polypode est partagé par de nombreuses fougères. il s'agit d'un exemple classique des cours de biologie, ce qui explique la présence d'anciennes planches pédagogiques dans divers établissements supérieurs ou secondaires (figure 13).

cependant, les quelque 12 000 espèces de fougères connues dans le monde présentent certaines variations dans leurs cycles de reproduction. en voici quelques exemples non exhaustifs :

- les sores peuvent être protégés par des membranes appelées indusies (en forme de parapluie chez *dryopteris* sur la planche ci-dessus, ou encore les *asplenium*) ;
- certaines espèces (cryptogramme crépue, osmonde royale, etc.) présentent un dimorphisme foliaire : elles possèdent à la fois des frondes stériles et des frondes fertiles, de formes différentes ;
- chez les fougères eusporangiées (ophioglosses, lunulaires, etc.), les sporanges sont de grandes taille, non pédicellés et l'enveloppe est constituée de plusieurs assises de cellules (caractère ancestral, partagé aussi avec les équisétophytes, représentées actuellement par un seul genre, *equisetum*) ;

- **la forme des prothalles et la position des gamétanges sur le prothalle diffèrent chez certaines espèces ;**
- **certaines fougères (*marsilea*, *salvinia*, etc.) produisent, de façon convergente avec les sélaginelles et les plantes à graines (spermatophytes), des spores de tailles différentes à l'intérieur desquelles se développent des prothalles mâles et femelles distincts (hétérosporie et endoprothallie). dans ces cas, les spores mâles contiennent un prothalle réduit à une anthéridie, tandis que les spores femelles, nettement plus grosses, forment un prothalle avec des cellules de réserve et quelques archégones.**
- **la forme des spores est variable, ainsi que l'ornementation de la périne (partie extérieure visible) ce qui permet de reconnaître certains groupes de fougères dans des archives sédimentaires ou géologiques.**

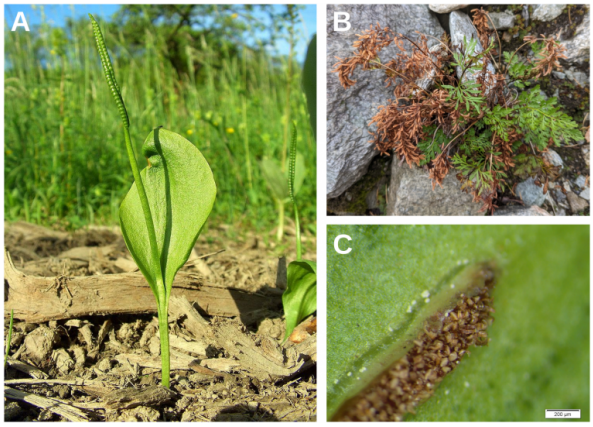


figure 14 - quelques variations dans les structures de reproduction des fougères
a. eusporanges en épi d'ophioglosse (*ophioglossum vulgatum*).
b. frondes stériles vertes et frondes fertiles brunes de cryptogramme crêpue (*cryptogramma crispa*).
c. indusies (membranes transparentes) protégeant un sore de fougère scolopendre (*asplenium scolopendrium*).
crédits : a : orchi, cc-by-sa, wikimedia ; b et c : marc coudel, cc-by-nc-sa.

auteur(s)/autrice(s) : voir légende licence : cc-by-sa

enfin, de nombreuses fougères peuvent également se reproduire de façon asexuée par fragmentation du rhizome des sporophytes. la reproduction asexuée est possible également pour les prothalles. dans certaines espèces, notamment de *vandenboschia speciosa* en europe centrale, les individus ne produisent pas de sporophytes et vivent à l'état de gamétophytes pérennes, se reproduisant donc uniquement de manière asexuée par la production de propagules !

CRÉDITS

AUTEUR(S)/AUTRICE(S)

marc coudel

enseignant à la préparation à l'agrégation de l'école normale supérieure de lyon, professeur agrégé de svt, docteur en écologie et en sciences humaines.

RELECTURE SCIENTIFIQUE

germinal rouhan

botaniste au muséum national d'histoire naturelle, responsable scientifique de l'herbier national. chercheur à l'institut de systématique, évolution, biodiversité (isyeb), il est systématicien, spécialiste des fougères.

MISE EN LIGNE

pascal combemorel

agrégé de svt, il est le responsable éditorial du site planet-vie depuis septembre 2016.

LICENCE DU TEXTE DE L'ARTICLE

creative commons - attribution - pas d'utilisation commerciale - partage dans les mêmes conditions

notes

1. en réalité, l'espèce *polypodium vulgare* est tétraploïde, mais pour plus de simplicité sur le propos nous la considérerons comme diploïde.

bibliographie

1. i, p. . (2016). a community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *journal of systematics and evolution*, *54*, 563-603. http://doi.org/10.1111/jse.12229 (original work published 2026)
2. lecointre, g. ., le guyader, h. ., & visset, d. . (2016). *classification phylogénétique du vivant* (4e éd. revue et augmentée). paris: belin.
3. grienenberger, e. ., & quilichini, t. d. (2021). the toughest material in the plant kingdom: an update on sporopollenin. *frontiers in plant science*, *12*, 703864. http://doi.org/10.3389/fpls.2021.703864 (original work published 2026)
4. mackenzie, g. ., boa, a. n., diego-taboada, a. ., atkin, s. l., & sathyapalan, t. . (2015). sporopollenin, the least known yet toughest natural biopolymer. *frontiers in materials* , *2*. http://doi.org/10.3389/fmats.2015.00066 (original work published 2026)

5

jones, v. a., & dolan, l. . (2012). the evolution of root hairs and rhizoids. *annals of botany*, *110*, 205–212. http://doi.org/10.1093/aob/mcs136 (original work published 2026)