

**Zeitschrift:** Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 22 (2008)

**Artikel:** Les fougères, prêles et lycopodes du canton de Vaud  
**Autor:** Mingard, Pierre  
**Kapitel:** 4: Généralités  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-285194>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 02.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## 4. GÉNÉRALITÉS

### 4.1. Nomenclature

Pour la nomenclature des espèces, nous suivons l'«Index synonymique de la flore de Suisse» (AESCHIMANN & HEITZ 2005). Il correspond également à la nomenclature de PRELLI (2001) et, à peu de choses près, à la deuxième édition du premier tome de «Flora Europaea» (TUTTIN *et al.* 1993).

Nous avons adopté la nomenclature de PRELLI (2001) pour les familles. Les descriptions de ces familles ont été largement inspirées de ce même auteur. Pendant longtemps, nous avons pris l'habitude de suivre le «Nouveau Binz» (AESCHIMANN & BURDET 1994) où le terme de *Polypodiaceae* regroupait en une grande famille les fougères «vraies», mais ce terme n'était pas reconnu généralement et correspondait à l'ordre des *Filicales*. Vu la grande complexité des familles de cet ordre, nous n'en avons pas établi une clé. Nous vous en présentons seulement quelques caractères principaux dans le chapitre des descriptions.

### 4.2. Lexique des termes botaniques

*Aciculaire*: ayant la forme d'une aiguille.

*Acuminé*: se terminant en pointe allongée et effilée.

*Adventif, -ive*: se dit des racines croissant latéralement sur une tige.

*Allopolyploïdie*: on parle d'allopolyploïdie lorsque le polyploïde est issu du croisement d'espèces différentes, donc avec des génomes différents, par opposition à l'autopolyploïdie où il y a multiplication de génomes identiques. Voir le chapitre «Descriptions des espèces»: *Dryopteris* (p. 107). Voir également polyploïdie.

*Amphibie*: se dit d'une plante, d'un animal qui peut vivre à l'air et dans l'eau. En Suisse, chez les cryptogames, deux familles de plantes sont concernées: les Isoétacées et les Marsiléacées. Ce sont des plantes enracinées dans les fonds de mares temporaires, supportant parfaitement l'assèchement de ces mares pendant des périodes variables.

*Anthéridie*: organe où se forment les anthérozoïdes.

*Anthérozoïde*: gamète mâle mobile muni de cils ou de flagelles. On les rencontre chez les algues, bryophytes, champignons, ptéridophytes et gymnospermes primitifs.

*Apex*: pointe, extrémité d'un organe.

*Apiculé*: brusquement rétréci à l'extrémité en une pointe courte et peu ferme. Par exemple, épi de certains *Equisetum* (pl. I.a).

*Apogamie*: développement d'un embryon à partir d'une cellule autre que l'oosphère, sans intervention d'anthérozoïde.

*Appliqué*: se dit d'organes (poils, écailles) qui se couchent pour suivre une surface de très près sans y adhérer.

*Archégone*: organe microscopique femelle en forme de bouteille, contenant l'oosphère (gamète femelle, cellule reproductrice femelle; pl. I.b, voir aussi fig. 3).

*Arête*: pointe filiforme, raide, prolongeant ou terminant un organe. Par exemple, les pointes terminant les dents des pinnules de *Polystichum*.

*Aristé*: terminé par une arête.

*Articulé*: formé d'articles, ou présentant une ou plusieurs articulations. Chez les fougères, ce terme s'applique aux pétioles de *Polypodium* qui se détachent facilement de leur base, laquelle constitue une excroissance appelée *phyllopode*. Chez les prêles, ce terme peut être appliqué aux portions de tiges ou de rameaux entre les gaines.

*Ascendant*: tige, pétiole couchés à la base, puis redressés.

*Asymétrique*: sans symétrie. Dans les cas qui nous occupent, il s'agit de pinnules plus longues d'un côté de l'axe que celles de l'autre côté.

*Auriculé*: muni d'oreillettes à la base. En l'occurrence, le limbe de *Phyllitis*, les pennes de certains *Asplenium*.

*Avorté*: stérile, qui ne se développe pas. Nombreux cas chez les spores des hybrides.

*Axe*: partie d'un végétal qui supporte des éléments latéraux. Nervure centrale des pennes ou des pinnules. Ce terme est utilisé par la majorité des auteurs, malgré l'asymétrie des pennes de plusieurs espèces.

*Barbacane*: ouverture verticale ménagée dans la maçonnerie d'un ouvrage pour l'écoulement des eaux d'infiltration.

*Bi-*: multiple de deux. Exemple: bipennatiséqué: divisé deux fois, jusqu'au rachis et aux axes (pl. I.c).

*Bulbille*: petit bulbe accompagnant une feuille chez *Huperzia* et pouvant s'enraciner et former une nouvelle plante.

*Caduc*: se détachant et tombant de bonne heure, par opposition à persistant. Se dit de nombreux organes: feuilles, indusies.

*Calcicole*: se dit des plantes croissant exclusivement ou préférentiellement en milieu riche en calcaire.

*Calcifuge*: se dit des plantes ne pouvant pousser en milieu calcaire.

*Campanulé*: en forme de cloche. Exemple: certaines gaines d'*Equisetum*.

*Cilié*: bordé de cils (poils allongés).

*Composé*: se dit des organes formés de plusieurs parties similaires, par exemple de feuilles formées par plusieurs folioles.

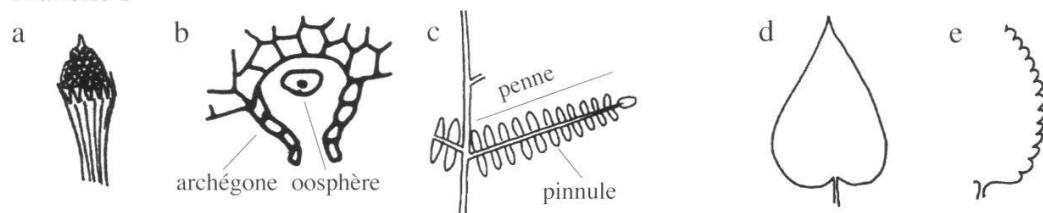
*Concolore*: d'une même teinte, par opposition à discolore. Par exemple pour des écailles ou les deux faces d'une feuille. Les termes concolore et discolore ont été créés par les botanistes et ne figurent pas (encore) dans les dictionnaires généraux.

*Cordé*: en forme de cœur (pl. I.d).

*Coriace*: dur comme du cuir.

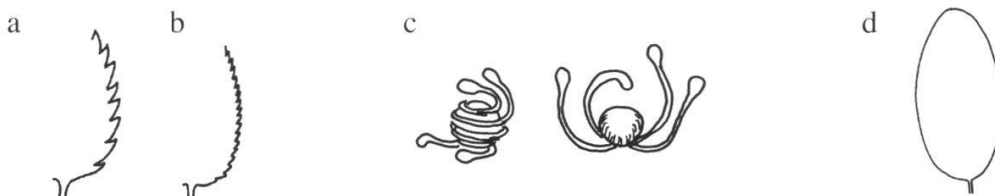
*Crénelé*: bordé de dents obtuses ou arrondies, séparés par des sinus aigus (pl. I.e).

#### Planche I



- Cryptogame*: plantes pluricellulaires qui n'ont ni fleurs, ni fruits, ni graines (par opposition aux phanérogames).
- Cytologie*: partie de la biologie qui étudie la structure et la forme, la composition chimique de la cellule.
- Cytotype*: subdivision d'une espèce ne pouvant se définir que par analyse cytologique.
- Déhiscence*: ouverture naturelle, à maturité, d'un organe clos: capsule, sporange.
- Denté*: bordé de dents (pl. II.a).
- Denticulé*: bordé de dents fines, de petites dents (pl. II.b).
- Dichotomique*: caractérisé par l'opposition de deux éléments.
- Dichotomie*: division en deux. Méthode de détermination, posant à chaque fois deux questions. Mode de division de certaines tiges en rameaux bifurqués. Exemple: *Huperzia selago*.
- Diploïde*: qui a un nombre chromosomique égal à celui de l'œuf (en parlant du noyau cellulaire), c'est-à-dire sitôt après la fusion des deux gamètes, mâle et femelle.
- Discolore*: de deux couleurs, de deux tons, par opposition à concolore.
- Dissymétrique*: qui présente un défaut de symétrie. Par exemple des pinnules plus longues d'un côté de l'axe que celles de l'autre côté.
- Distique*: disposé, le long d'un axe commun, sur deux rangs opposés et situés dans un même plan. Exemple: épi sporangifère d'*Ophioglossum vulgatum*.
- Écaille*: mot employé pour désigner des petits organes membraneux, rudimentaires fixés sur les rhizomes ou les pétioles, parfois sous le limbe de certaines frondes. Ces organes sont une particularité des fougères.
- Echancrure*: partie entaillée au bord d'un limbe.
- Echinulé*: se dit d'un organe couvert de pointes, d'épines à la manière des piquants d'un hérisson (exemples: bogue de châtaigne, certaines spores de fougères).
- Elatère*: chacune des quatre lanières produites par déchirement de la partie externe du tégument des spores de prêles, pouvant se dérouler et s'enrouler selon l'humidité et favorisant le déplacement de la spore (voir pl. II.c). On trouve également chez les hépatiques et les anthocérothées des élatères qui ont pour fonction d'éjecter les spores.
- Elliptique*: en forme d'ellipse (pl. II.d).
- Entre-nœud*: intervalle compris entre deux nœuds d'une tige.
- Epi*: ensemble d'organes reproducteurs (fleurs, sporanges) sessiles ou subsessiles, insérés le long d'un axe appelé rachis.
- Epiphyte*: se dit des plantes utilisant d'autres plantes comme support, la nourriture étant fournie par des poussières ou d'autres éléments tombant dans les anfractuosités du support (écorce d'arbre, par exemple).
- Faisceau*: chacun des cordons vasculaires ou fibreux des organes des plantes supérieures, servant à la circulation de la sève.
- Falciforme*: en forme de faux.

## Planche II



- Fertile*: se dit des frondes des fougères ou des tiges d'*Equisetum* munies de sporanges, par opposition à stérile.
- fide*: fendu jusque vers le milieu (voir pennatifide), voir aussi -partit et -séqué.
- Filiforme*: mince, grêle, délié comme un fil.
- Fronde*: feuille aérienne des fougères formée du limbe et du pétiole. Elle présente la particularité d'être enroulée en forme de crosse au premier stade de développement, ensuite de se dérouler, puis de s'étaler.
- Gainé*: base de certaines feuilles, bractées, etc., se prolongeant sur la tige et l'entourant comme un étui. Chez *Equisetum*, les feuilles réunies en verticille forment une gaine.
- Gamète*: cellule reproductrice, mâle ou femelle, dont le noyau ne contient qu'un seul chromosome de chaque paire, et qui peut s'unir au gamète de sexe opposé (fécondation), mais non se multiplier seule.
- Gamétophyte*: organisme végétal issu de la germination d'une spore et élaborant les gamètes des deux sexes ou un seul d'entre eux. Les cellules du gamétophyte sont toutes haploïdes. Le prothalle des fougères, les tiges feuillées des mousses sont des gamétophytes.
- Génome*: ensemble des gènes portés par les chromosomes de l'espèce.
- Glabre*: dépourvu de poils.
- Glande*: organe ordinairement vésiculeux sécrétant des liquides de nature variée, souvent visqueuse.
- Glanduleux*: pourvu de glandes.
- Haploïde*: se dit des cellules dont le noyau ne contient qu'un seul chromosome de chaque paire. Se dit des organes formés de telles cellules.
- Hasté*: qui a la forme d'un fer de lance (pl. III.a).
- Héliophile*: recherchant les endroits ensoleillés.
- Hétérosporie*: production de deux types de spores, les unes donnant des prothalles producteurs d'organes mâles, les autres développant des prothalles producteurs d'organes femelles. Particularité de certains ptéridophytes, dont les Sélaginellacées.
- Hybride*: plante provenant, par fécondation, du croisement de deux espèces différentes, le plus souvent du même genre, mais parfois de genres différents (hybride intergénérique). Le croisement est désigné par le signe x.
- Indusie*: petite lame très mince qui recouvre et protège les sores portés à la face inférieure des frondes de certaines espèces de fougères (pl. III.b).
- Insééré*: placé, situé, attaché parmi d'autres éléments.
- Insertion*: fait d'être placé, situé, attaché au milieu, parmi d'autres éléments.
- Lacune*: espace vide à l'intérieur d'un corps ou d'une série d'objets. En coupe, les tiges des prêles présentent généralement une lacune centrale plus ou moins large, et plusieurs petites lacunes périphériques (pl. III.c).
- Lancéolé*: à limbe au moins 3 à 4 fois plus long que large et atténué aux deux extrémités (pl. III.d).
- Ligneux*: formé de bois ou ayant la consistance du bois.
- Limbe*: partie élargie et plane d'un organe foliacé (feuille, fronde, bractée, etc.).
- Linéaire*: se dit d'un organe allongé, étroit, à bords parallèles sur la plus grande partie de sa longueur (pl. III.e).
- Lobe*: partie proéminente entre des échancrures plus ou moins profondes.

*Lobé*: divisé en lobes (pl. III.f).

*Marginal*: situé au bord.

*Mégaphorbiée*: groupement de grandes plantes herbacées, souvent à larges feuilles.

*Méiose*: division de la cellule aboutissant à la réduction de moitié du nombre des chromosomes, se produisant au moment de la formation des cellules reproductrices (spores).

*Mucron*: pointe courte et raide.

*Mycorhize*: association d'un champignon avec les racines ou le prothalle d'une plante.

Par exemple: avec les racines du hêtre, du chêne ou le prothalle des lycopodes.

*Neutrophile*: se dit des plantes préférant les sols neutres (ni acides, ni basiques).

*Nervure*: ligne saillante sur une surface; filet (faisceau vasculaire) creux, souvent ramifié et saillant (plus visible à la face inférieure) d'une feuille, d'une fronde, par où est transportée la sève.

*Nothosubspécies* (nssp.): Il s'agit de la valeur infraspécifique (inférieure au rang d'espèce) des hybrides, lorsque ceux-ci sont issus de sous-espèces (pour au moins un des parents).

*Oblong*: qui est un peu plus long que large, allongé.

*Obovale*: en forme d'œuf, mais la plus grande largeur à l'opposé du point d'attache (pl. III.g).

*Oosphère*: gamète femelle, homologue chez les cryptogames de l'ovule des animaux et des phanérogames (végétaux supérieurs).

*Opposé*: se dit des organes situés deux à deux au même niveau et vis-à-vis l'un de l'autre (feuilles, plumes).

*Orbiculaire*: arrondi en forme de cercle (pl. III.h).

*Oreillette*: expansion foliacée à la base du limbe (*Polystichum*, *Asplenium*).

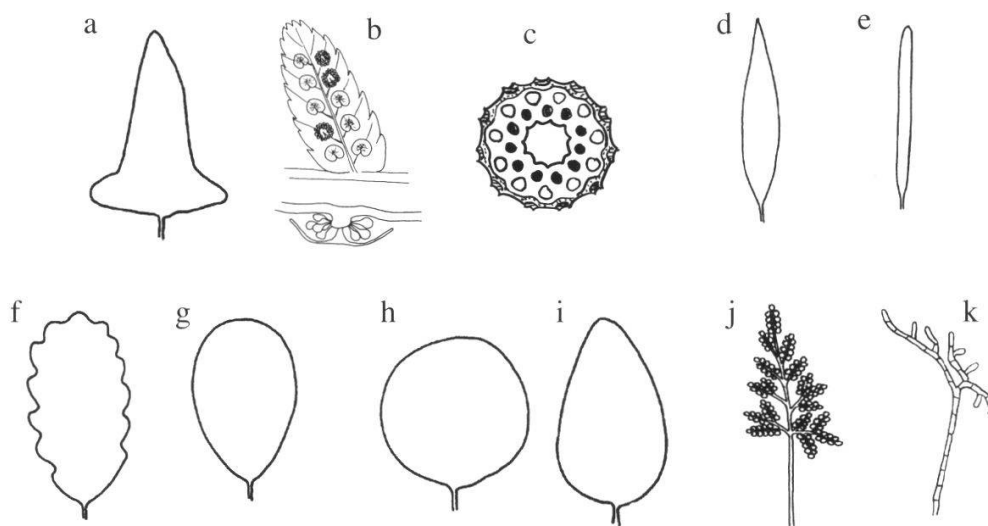
*Ovale*, *ovoïde*: en forme d'œuf, la plus grande largeur près du point d'attache (pl. III.i).

*Panicule*: grappe composée, généralement de forme conique (voir Ophioglossacées: *Botrychium*; pl. III.j).

*-partit (-e)*: découpé jusqu'au-delà du milieu (voir pennatipartite), voir aussi *-fide* et *-séqué*.

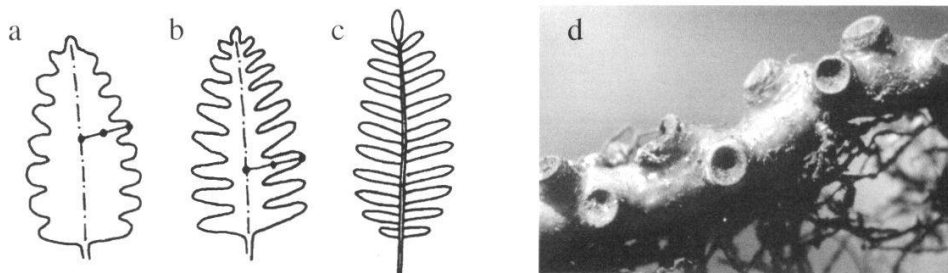
*Paraphyse*: chez certaines Polypodiacées, sorte de poil ramifié situé entre les sporanges (pl. III.k).

### Planche III



- Part*: échantillon séché de plante, fixé sur une feuille de papier et accompagné d'une étiquette précisant, au moins, le lieu et la date de la récolte, ainsi que le nom du récolteur.
- Pédoncule*: généralement support des organes reproducteurs, plus précisément chez les Ophioglossacées, le support de l'épi ou de la panicule sporangifère.
- Pelté*: orbiculaire et fixé par le centre, comme un bouclier (voir fig. 28).
- Pennati-*: se dit des feuilles, des frondes dont les divisions sont disposées de chaque côté du rachis comme les barbes d'une plume. Voir ci-dessous:
- Pennatilobé*: lorsque les découpures sont assez profondes, mais n'atteignent pas le milieu de la feuille, de la fronde, respectivement de la penne (voir pl. III.f).
- Pennatifide*: lorsque les découpures atteignent environ le milieu du limbe de la feuille, de la fronde, respectivement de la penne (pl. IV.a).
- Pennatipartite*: lorsque les découpures dépassent le milieu du limbe de la feuille, de la fronde, respectivement de la penne, tout en n'atteignant pas le rachis (pl. IV.b).
- Pennatiséqué*: lorsque les découpures atteignent le rachis, les divisions étant à peine soudées à la base (voir pl. IV.c).
- Penne*: une des divisions (ou sorte de foliole) de la fronde lorsque celles-ci sont disposées de chaque côté du rachis et sur le même plan, à la manière des barbes d'une plume.
- Penné*: se dit des frondes dont les pennes sont disposées de chaque côté du rachis comme les barbes d'une plume.
- Périspore*: paroi externe de la spore.
- Persistant*: généralement, qui reste vert en toute saison. Plus précisément, pour les ptéridophytes européennes, qui reste vert au-delà de la période habituelle, c'est-à-dire restant vivant en hiver. Se dit également pour les indusies qui ne sont pas détruites à maturation des sporanges.
- Pétiole*: support du limbe de la feuille, de la fronde.
- Pétiolule*: support du limbe de la foliole, de la penne ou de la pinnule. Les pétiolules sont généralement de très petites dimensions.
- Pétiolulé*: muni d'un pétiolule.
- Phanérogame*: plante à graines.
- Photosynthèse*: synonyme d'assimilation chlorophyllienne. Processus par lequel la plante verte, sous l'action de la lumière, élabore des matières organiques à partir d'éléments minéraux, en absorbant le gaz carbonique et l'eau et en rejetant l'oxygène.
- Phyllopoде*: sorte d'excroissance sur le rhizome des polypodes où sont fixées les frondes, qui y laissent une cicatrice après leur chute (pl. IV.d).
- Pinnule*: division (sorte de foliole) d'une penne, appelée parfois division secondaire.
- Polyploïde*: qui comporte une ou plusieurs séries surnuméraires de chromosomes (nombres de chromosomes égal à  $3n$ ,  $4n$ , etc.); voir également allopolyploïdie.
- Polymorphe*: de forme très variable.

Planche IV



*Prothalle*: petite lame verte ou organe plus ou moins globuleux résultant de la germination d'une spore de fougère ou d'un autre Ptéridophyte; siège des organes reproducteurs mâles et (ou) femelles.

*Quadri-*: multiple de quatre. *Quadrupennatiséqué*: divisé quatre fois, avec, à chaque niveau, la division atteignant le rachis (pl. V.a).

*Rachis*: axe central portant les folioles d'une feuille, les pennes d'une fronde.

*Réniforme*: en forme de rein.

*Rhizoïde*: filament ressemblant superficiellement à une racine fixant le prothalle au sol.

*Rhizome*: tige rampante, souvent ramifiée, généralement souterraine, d'où se développent les frondes et les racines.

*Romboïdal*: en forme de losange (voir pl. V.b) plus ou moins régulier.

*Rupicole*: se développant sur les rochers.

*Saprophyte*: végétal (généralement sans chlorophylle) qui tire sa nourriture de substances organiques en décomposition, grâce à des mycorhizes. C'est le cas pour le prothalle des lycopodes démunis de chlorophylle; de racines de certaines orchidées.

*Scabre*: rude au toucher.

*Scarieux*: se dit d'un organe membraneux, sec, mince et plus ou moins translucide comme une écaille.

*Segment*: division d'une feuille jusqu'au rachis. Une des parties d'un organe divisé ou fractionné, mais non totalement séparé.

*-séqué*: découpé jusqu'au rachis (voir pennatiséqué), voir aussi -fide et -partit.

*Sessile*: dépourvu de support, de pétiole, de pédoncule, de pédicelle; posé sur l'axe, la tige.

*Sétacé*: fin et raide comme une soie de porc.

*Silicicole*: croissant exclusivement ou préférentiellement sur les sols riches en silice.

*Sinus*: échancrure, angle formé entre deux lobes d'une feuille, d'une fronde, d'une pinnule.

*Sore*: groupe de sporanges chez les ptéridophytes (pl. V.c).

*Spicule*: aiguillon siliceux ou calcaire observable sur les tiges de prêles ou le squelette des éponges.

*Spinuleux*: couvert de petites épines.

*Sporange*: sorte de petit sac contenant les spores chez les cryptogames (pl. V.d).

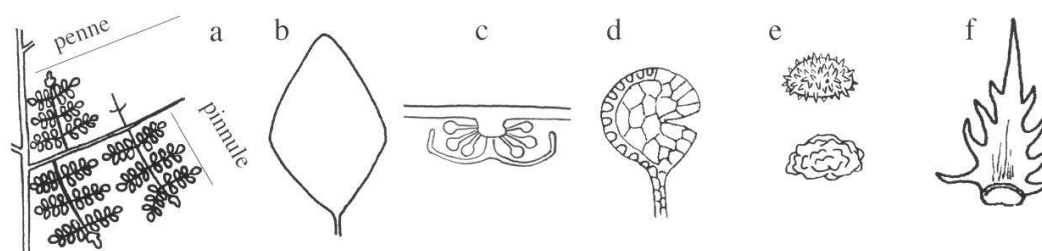
*Sporocarpe*: chez les Marsiliacées, loge globuleuse contenant les sporanges.

*Spore*: cellule reproductrice des cryptogames, contenue dans les sporanges (pl. V.e).

*Sporophylle*: feuilles portant les sporanges. Se dit particulièrement pour des feuilles spécialisées (composant les épis sporangifères) chez les Lycopodiacées et les Sélaginellacées (pl. V.f).

*Sporophyte*: organisme végétal issu du développement de l'œuf et qui, à maturité, fabrique des spores. Les cellules du sporophyte sont toutes diploïdes, à l'exclusion des spores qui ont subi la méiose. Chez les ptéridophytes, le sporophyte est représenté par la plante feuillée.

#### Planche V



*Subspecies*: locution latinisée de *sous-espèce*, abrégée en *ssp.*

*Suffrutescent*: qui ressemble à un arbuste nain.

*Stérile*: se dit des frondes des fougères ou des tiges des prêles dépourvues de sporanges.

*Suborbiculaire*: se rapprochant d'une forme circulaire.

*Symbiose*: association à bénéfices réciproques de deux ou plusieurs organismes différents intriqués au niveau cellulaire. Exemples: les orchidées avec un ou plusieurs champignons; les lycopodes avec un champignon; les lichens, symbiose entre une algue et un champignon.

*Taxon*: unité systématique de rang quelconque (peut correspondre à une espèce, un genre, une famille, etc.).

*Tégument*: enveloppe entourant un organe végétal, le protégeant et faisant corps avec lui.

*Tétraploïde*: se dit des organismes qui ont quatre lots chromosomiques.

*Thermophile*: qui affectionne les endroits chauds d'une région.

*Tri-*: multiple de trois. Exemple: tripennatiséqué, trois fois pennatiséqué, à trois niveaux de divisions (pl. VI.a).

*Triploïde*: se dit des organismes qui ont trois lots chromosomiques au lieu de deux.

*Tronqué*: comme coupé transversalement. Exemple: pinnule tronquée.

*Ubiquiste*: terme généralement appliqué aux espèces que l'on rencontre dans différents types de milieux ou (et) diverses expositions et dans une amplitude altitudinale importante.

*Vasculaire*: qui possède des vaisseaux conducteurs de sève.

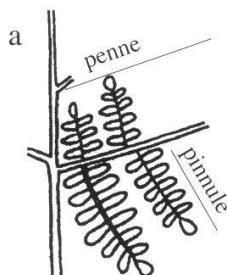
*Verticille*: ensemble d'organes (rameaux, feuilles) réunis en cercle autour d'un axe au même niveau. Exemple: rameaux des prêles.

*Verticillé*: disposé en verticille.

*Vivace*: qui peut vivre plusieurs années, par opposition à annuel ou bisannuel.

*Xérothermophile*: plante s'adaptant aux conditions de sécheresse et de chaleur.

## Planche VI



### 4.3. Que sont les ptéridophytes ?

Ptéridophyte – du grec πτερίς, πτερίδος (*pteris*, *pteridos*): fougère, et φυτόν (*phuton*): plante. Cryptogame vasculaire.

Cryptogame: de κρυπτός (*kruptos*): caché, et γαμός (*gamos*): mariage. La fécondation s'effectue sans organes apparents.

#### *Naissance et évolution*

Il faut remonter dans la nuit des temps: il y a en effet 300 millions d'années, après l'apparition des premiers végétaux, algues, mousses, que les ptéridophytes sont apparus.

De nombreux fossiles, dont beaucoup ont été découverts sous nos pieds (Lausanne-Tunnel, Rochettaz, Rivaz, etc.), démontrent une extraordinaire variété d'espèces (fig. 1). Les ptéridophytes ont marqué les paysages non seulement par la durée de leur prédominance, mais également par l'exubérance de leur végétation. Les fougères arborescentes (fig. 2), les prêles et les lycopodes géants dépassaient allègrement vingt mètres de haut, allant jusqu'à atteindre quarante-cinq mètres! Leur période de grande expansion se situe au Carbonifère et au Permien (-360 à -245 millions d'années). Dès la fin de l'ère primaire, ils commencent à céder le pas aux gymnospermes (plantes à graines nues, non protégées dans un fruit, tels les conifères). Les grandes forêts de ptéridophytes ainsi disparues ne l'ont pas été pour tout le monde, puisque de nos jours leurs restes sont parfois encore exploités sous forme de charbon. Malgré les cataclysmes, imposant aux ptéridophytes d'évoluer constamment



Figure 1.–*Lastraea helvetica*  
O. Heer, Rivaz.

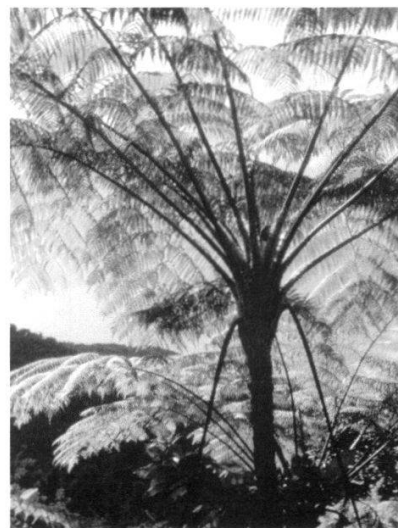


Figure 2.–Fougère arborescente (*Cyathea arborea* (L.) Sm.), La Guadeloupe.

dans des conditions aux contrastes extrêmes, quelques descendants des espèces vivant en ces périodes mouvementées ont tout de même réussi à survivre jusqu'à nos jours.

Il n'en demeure pas moins que les ptéridophytes ont conservé leurs caractères archaïques. Si la vie a débuté dans l'eau, les premiers végétaux terrestres (notamment les cryptogames) sont toujours organisés pour réaliser leur fécondation dans l'eau. Contrairement aux plantes à fleurs (les phanérogames, chez qui la fécondation s'effectue à l'intérieur de l'ovaire) où les organes de reproduction sont généralement bien visibles, les végétaux qui nous intéressent ici ne portent pas de manière apparente leurs organes sexuels, d'où le nom de cryptogames («mariage caché») donné à ces végétaux primitifs.

### *Caractères généraux des ptéridophytes, reproduction des fougères*

Alors que les champignons sont aujourd'hui considérés comme un règne distinct, que les mousses ne possèdent pas de véritables racines et que seulement une infime partie de leur structure porte des vaisseaux conducteurs, les ptéridophytes représentent un stade beaucoup plus évolué, avec des racines, des tiges, des feuilles et des vaisseaux conducteurs de sève.

Par rapport aux autres cryptogames, les ptéridophytes ont réalisé un développement plus complet: en édifiant un système vasculaire et en améliorant leur architecture cellulaire, ils ont pu très fortement augmenter leurs dimensions. Ils sont avant tout caractérisés par leur mode de reproduction. A l'instar des champignons et des mousses, les ptéridophytes ne développent jamais de fleurs, mais produisent toujours des spores, envoyées aux quatre vents, avec des pertes considérables.

La plante feuillée, nommée généralement sporophyte, est pourvue de racines, de tiges, de feuilles (appelées frondes chez les fougères) et de tissus conducteurs.

Les ptéridophytes réalisent deux générations autonomes alternées et très distinctes l'une de l'autre. Pour les fougères (nous verrons plus loin les autres ptéridophytes), le processus se déroule comme suit:

### *Première génération: le gamétophyte ou prothalle (fig. 3)*

Une fois au sol, si l'humidité et la chaleur sont suffisantes, chaque spore peut germer et donner une petite lame foliacée de quelques millimètres (jusqu'à 1 cm), nommée prothalle. Ce prothalle est formé d'un certain nombre de cellules contenant de la chlorophylle, non différenciées en racines, tiges ou feuilles. Il développe néanmoins des rhizoïdes lui permettant de puiser l'eau et les sels minéraux du sol. Il est dépourvu de tissus conducteurs. Ses cellules

contiennent  $n$  chromosomes (haploïde). Lorsque le prothalle a atteint un développement optimal, dépendant toujours des conditions du milieu, il produit, à sa face inférieure, d'une part des anthéridies (organes mâles) et, d'autre part, des archégonies (organes femelles). Des anthérozoïdes (gamètes mâles), pourvus de cils sont créés dans les anthéridies tandis qu'une oosphère (gamète femelle) se forme dans chaque archégonie.

C'est à ce moment-là que l'eau prend toute son importance. Sans elle, plus rien n'est possible, car la fécondation va se produire dans une goutte d'eau: l'anthérozoïde, grâce à ses cils, va pouvoir nager jusqu'au col de l'archégonie, à la rencontre de l'oosphère. La fécondation va pouvoir s'opérer.

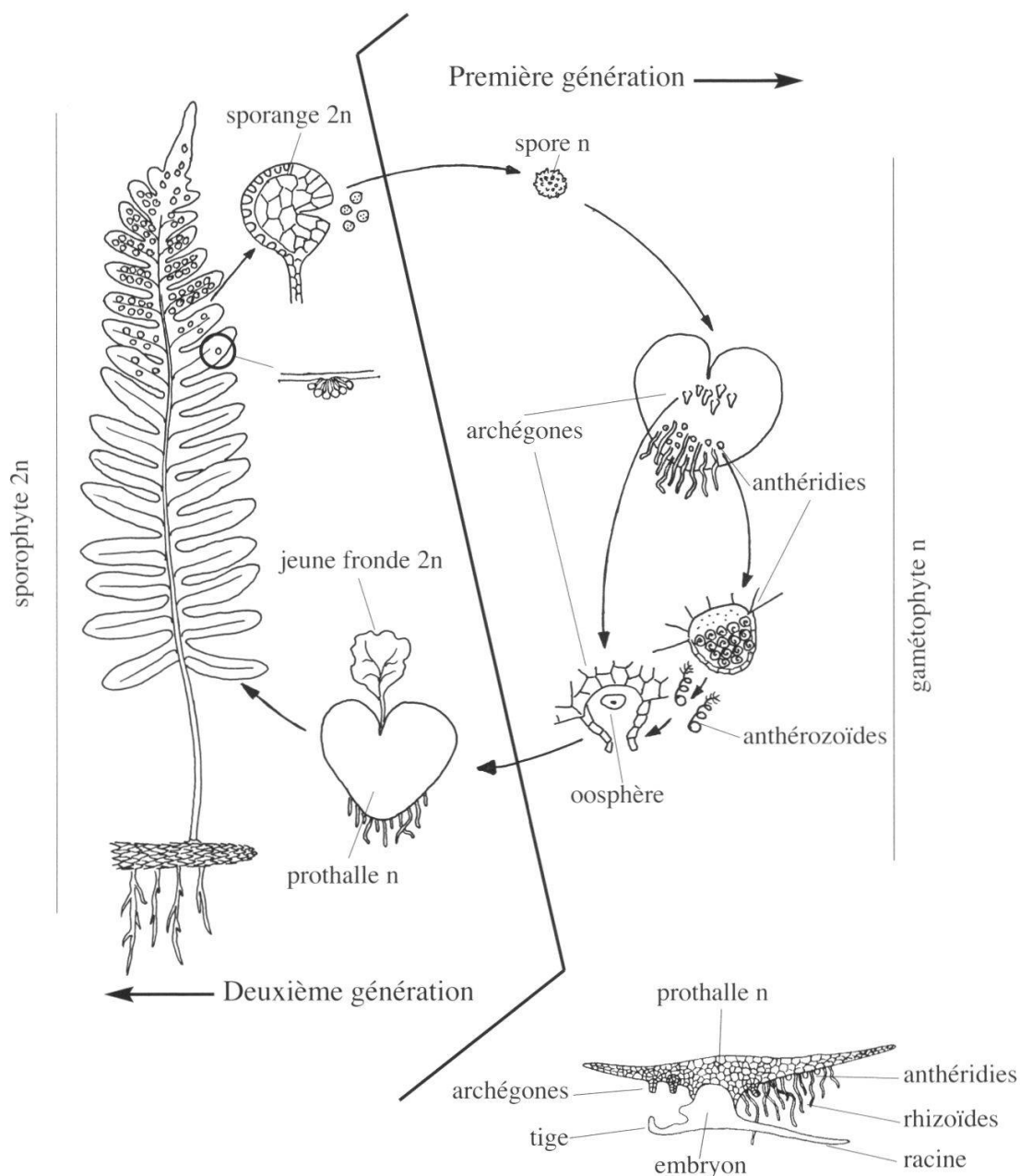


Figure 3.-Cycle de reproduction de *Polypodium sp.*

*Deuxième génération: le sporophyte ou plante feuillée (fig. 3)*

Une fois la fécondation réalisée, l'œuf issu de la fusion des deux gamètes, mâle et femelle, réunit ainsi  $2n$  chromosomes (l'œuf est donc diploïde). La plantule qui se forme par division de l'œuf, vit d'abord en parasite sur le prothalle. Elle va s'enraciner dans le sol et, sans période de repos, développer ensuite la tige et la première feuille, puis les suivantes. Le prothalle a ainsi une durée de vie de quelques mois seulement. La nouvelle plante ainsi formée est appelée sporophyte.

Au bout de quelques années (rarement une seule: par exemple chez *Anogramma*), la plante, devenue adulte, développera à son tour des sporanges contenant généralement 64 spores qui assureront un nouveau cycle.

*Organisation des Lycopodiacées*

Exemple: *Lycopodium clavatum* (fig. 4). La plante est formée de tiges rampantes émettant des rameaux dressés, ramifiés dichotomiquement. Ces tiges et ces rameaux sont complètement enveloppés par de nombreuses feuilles en forme d'écailles très fines. Les tiges développent des racines adventives se ramifiant également dichotomiquement. Les épis sporangifères sont composés de feuilles spéciales appelées sporophylles, en forme de cœur renversé, et plus grandes que les autres feuilles. Elles portent à leur base, dans une sorte de cavité, un sporange contenant de nombreuses spores, toutes de même nature.

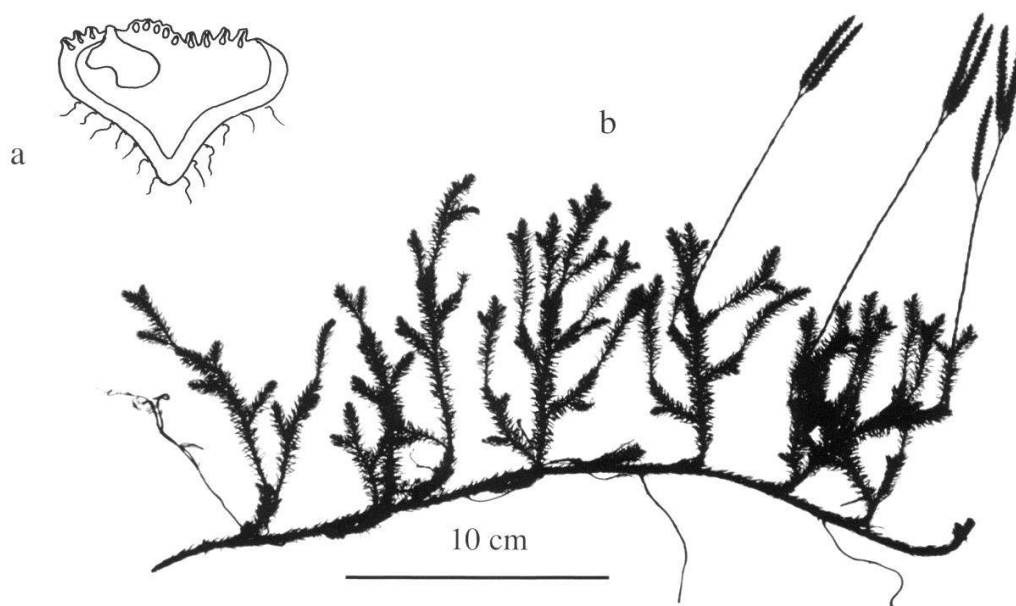


Figure 4.—*Lycopodium clavatum*; a. prothalle, b. silhouette de la plante entière.

Les prothalles issus de la germination de ces spores sont tuberculeux et souterrains. Ce sont des organismes presque dépourvus de chlorophylle, parasités par des champignons leur permettant de mener une vie saprophyte (symbiose). En effet, grâce à cette symbiose, les prothalles peuvent se nourrir de matières organiques en décomposition dans le sol. La partie supérieure du prothalle porte une couronne de ramifications lobées où sont insérés les anthéridies et les archégonies.

La jeune plantule va d'abord développer des feuilles, puis une tige et, enfin seulement, des racines adventives. Elle ne possède donc pas de racine primaire.

### *Organisation des Sélaginellacées*

L'organisation de la famille des sélaginelles ressemble à celle des lycopodes, mais en diffère essentiellement par l'hétérosporie, c'est-à-dire le développement de deux sortes de spores, produisant donc deux sortes de prothalles. A la base de l'épi se trouvent les macrosporanges ne produisant que quatre macrospores et, plus haut, les microsporanges produisant de nombreuses microspores. Les macrospores donneront naissance à des prothalles portant les organes femelles; les microspores, elles, fourniront des prothalles porteurs d'organes mâles.

Les épis sporangifères portent des feuilles spéciales, les sporophylles, plus ou moins développées, possédant une ligule et creusées d'une sorte de cavité portant les sporanges.

### *Organisation des Equisétacées*

Les plantes développent un rhizome profondément enfoncé dans le sol (jusqu'à 80 cm). Leur partie souterraine porte des racines insérées au niveau des nœuds.

Les Equisétacées développent deux sortes de tiges: les unes fertiles, les autres stériles. Chez certaines espèces, elles ne se distinguent que par la présence ou l'absence d'épis sporangifères et sont pourvues de chlorophylle. Chez les autres espèces, les plantes produisent deux sortes de tiges nettement distinctes. Les tiges fertiles, sans chlorophylle, apparaissent au début du printemps. Elles sont plus courtes et plus grosses que les tiges stériles, pourvues elles de chlorophylle. A leur extrémité, l'épi sporangifère est formé de nombreuses écailles très différentes des feuilles de la tige. Les tiges stériles, chlorophylliennes, apparaissent après les fertiles.

Les tiges sont nettement articulées en nœuds et entre-nœuds et portent à chaque nœud un verticille de petites feuilles linéaires, soudées en gaine embrassant la tige. Les ramifications doivent percer la gaine foliaire pour

émerger. La tige et les rameaux, verts, remplacent les feuilles (trop petites) dans la réalisation de la photosynthèse.

Les spores possèdent une membrane épaisse, qui se déchire en spirale pour former 4 lanières spatulées nommées élatères. Ces élatères se déroulent et s'étalent par temps sec et s'enroulent à nouveau par temps humide (fig. 5). Ces mouvements contribuent à la dispersion des spores. Celles-ci sont toutes semblables, mais possèdent une différenciation sexuelle latente: les unes produisent des prothalles producteurs d'organes mâles, les autres, des prothalles producteurs d'organes femelles.

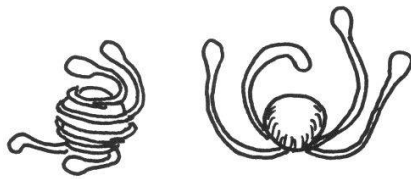


Figure 5.—Spores de prêles entourées de leurs élatères, à gauche par temps humide, à droite par temps sec.

#### *Organisation des Ophioglossacées*

Les espèces de cette famille possèdent un rhizome vertical produisant une fronde fertile et une fronde stérile portées par un même pétiole. Le rhizome peut vivre plusieurs années sans développer de fronde, grâce à des bourgeons latents et à des champignons symbiotiques.

Chez *Ophioglossum*, l'épi sporangifère est formé de deux séries longitudinales de sporanges, petits, sessiles, soudés entre eux et s'ouvrant transversalement, en l'absence de tout anneau (voir plus loin les Filicales). Les spores, toutes semblables, donnent des prothalles souterrains tuberculeux et généralement siège de mycorhizes.

Les *Botrychium* sont organisés sur le même modèle. La différence essentielle réside dans leur morphologie, avec la fronde fertile composant une panicule à sporanges non soudés entre eux et la fronde stérile à limbe pennatiséqué (*B. lunaria*) ou bi- à tripennatiséqué (ces dernières formes ne sont pas traitées dans cet ouvrage).

#### *Organisation des Filicales (fougères vraies)*

Exemple: *Dryopteris filix-mas*. Cette plante possède une tige souterraine (rhizome) très courte et verticale. La racine principale disparaît très tôt. Le rhizome porte de nombreuses racines latérales grêles. Il développe chaque année des frondes aériennes. Celles-ci sont d'abord enroulées sur elles-mêmes en forme de crosse, puis elles se déroulent et s'étalent ensuite pour former un limbe plan

divisé en de nombreux lobes latéraux nommés pennes, elles-mêmes divisées en pinnules. Le mode de division du limbe prend une grande importance pour la détermination de l'espèce.

La grande différence avec les groupes déjà présentés réside dans le fait que les sporanges ne sont plus portés autour de la tige et ne forment plus un épi ou une panicule, mais se trouvent à la face inférieure de la fronde. On y observe des petits amas de sporanges nommés sores. La forme et l'emplacement des sores sont également importants pour la détermination. Les sores sont recouverts par une émergence de l'épiderme, une sorte de lame protectrice nommée indusie, servant aussi de critère d'identification. Les sporanges sont pédicellés, avec une tête ovoïde constituée d'une seule couche cellulaire. Certaines cellules sont lignifiées et forment un anneau qui interviendra lors de l'ouverture du sporange (déhiscence). Cet anneau est également important pour la détermination de quelques espèces (*Polypodium*).

### *Les hybrides*

Nous avons vu que les anthérozoïdes sont capables de nager à la rencontre des oosphères et que ces déplacements ne sont possibles que dans l'eau. Si la quantité d'eau est suffisante, les anthérozoïdes peuvent se déplacer hors de leur prothalle de départ et ainsi rejoindre d'autres prothalles. C'est précisément ce qui se produit lors de la fécondation croisée, permettant le brassage des gènes. Lorsqu'un anthérozoïde se déplace jusqu'à un prothalle d'une autre espèce et y rencontre une oosphère il peut y avoir hybridation dans certaines conditions d'affinité. La plante issue de ce croisement va acquérir une partie des caractères des deux parents et présentera généralement une morphologie intermédiaire entre ses parents. Souvent, les hybrides sont plus robustes ou du moins plus grands que le plus petit des deux parents.

Certains hybrides sont reconnaissables au premier coup d'œil, lorsque les parents ont une morphologie différente: *Asplenium x alternifolium* (*A. septentrionale* x *A. trichomanes*) est le plus spectaculaire des hybrides, parfaitement intermédiaire entre les parents. En revanche, l'identification peut être difficile, voire aléatoire sur le terrain si les parents sont morphologiquement proches. C'est souvent le cas avec les *Equisetum*, *Asplenium*, *Dryopteris*, *Polypodium*.

Pour qu'un hybride puisse se former, plusieurs conditions doivent être réunies.

Nous avons parlé plus haut d'affinité. En effet, il faut d'abord que le nombre de chromosomes soit compatible entre les deux espèces, c'est-à-dire qu'il soit égal pour les deux espèces ou que l'un soit un multiple de l'autre. Et là encore, il peut y avoir de sérieuses complications. Si les gènes des deux espèces sont trop différents, il y aura incompatibilité et la fécondation n'aura

pas lieu. Les hybrides se réalisent au sein d'un même genre, ou parfois entre genres différents d'une même famille (*Asplenium* x *Phyllitis*). C'est ce dernier exemple qui a incité divers auteurs à réunir en un seul genre les *Asplenium*, *Ceterach* et *Phyllitis*. Les hybrides intergénériques ne sont pas l'apanage des ptéridophytes. Les orchidées sont un autre exemple frappant, où ces cas sont encore plus fréquents.

La plupart des hybrides ne développent pas de spores normales. Elles sont presque toujours avortées, au moins en grande partie. Les quelques spores fertiles qui peuvent parfois se former sont précisément un des moteurs de l'évolution des ptéridophytes. Nous sommes les témoins vivants de cette évolution. Il ne faut pas chercher très loin dans le temps les origines de certaines de nos espèces.

Les hybrides stériles sont condamnés à végéter tant que les conditions leur permettent de rester en vie, sans descendance.

#### 4.4. Aspect général des fougères à l'état jeune

Au printemps et en été, le promeneur remarquera que les jeunes fougères, sauf les botryches et ophioglosses, développent leurs frondes en se déroulant. Au cours de ce processus, elles ressemblent à des crosses d'évêque (fig. 6).



Figure 6.—Jeunes frondes de *Dryopteris affinis* ssp. *borrieri*.