

SV-K-2 Une approche
phylogénétique de la biodiversité
(BCPST 1 et BCPST 2)

SV-K-2-2 Analyser des arbres
phylogénétiques pour construire
des scénarios évolutifs (BCPST 2)

5 heures

Un Rhinograde en
position de vie

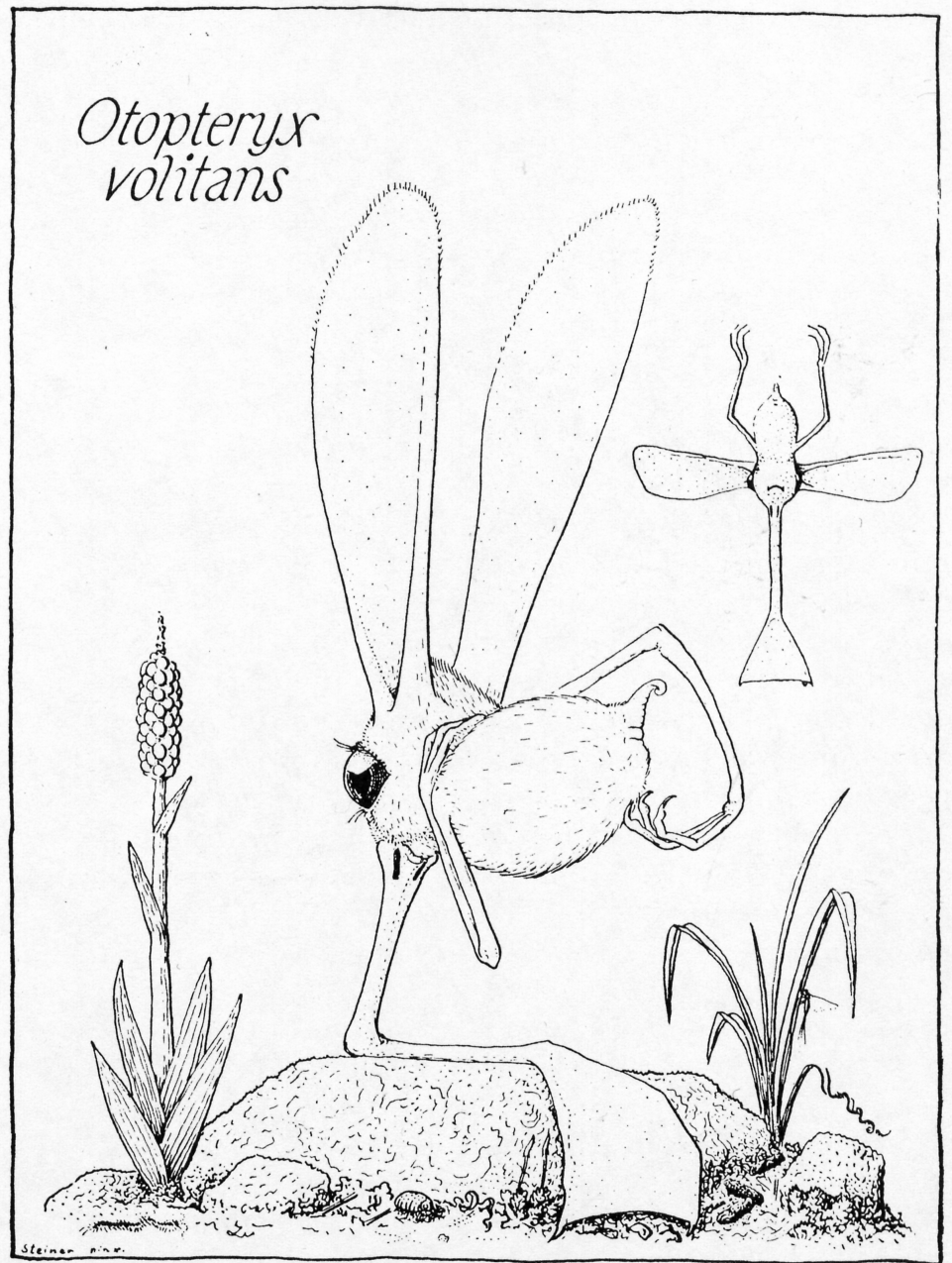
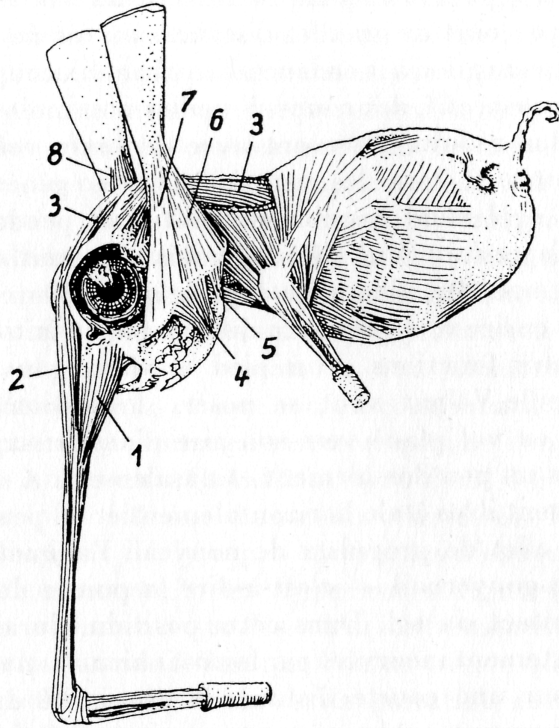


PLANCHE VIII. — *Otopteryx volitans*.

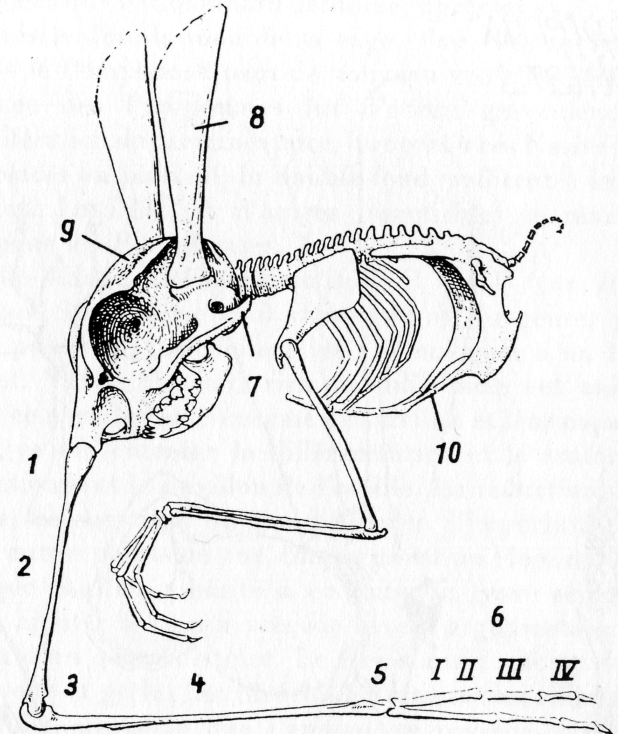
Ecorché et squelette d'un Rhinograde



Otopteryx volitans, musculature. (Orig.)

- | | |
|---|---|
| 1 - <i>M. lacrymonasuralis.</i> | 5 - <i>M. depressor mandibulae.</i> |
| 2 - <i>M. extensor nasipodii superficialis.</i> | 6 - <i>M. aeroplano-jugalauris posterior.</i> |
| 3 - <i>M. extensor nasipodii longus.</i> | 7 - <i>M. aeroplano-jugalauris anterior.</i> |
| 4 - <i>M. masseter.</i> | 8 - <i>Levator aerop lanae.</i> |

A 3, à droite,
la résection partielle du m. trapèze cervical permet d'apercevoir le m. extenseur du nasipode.



Otopteryx volitans, squelette. (Orig.)

- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1 - <i>Articulatio nasofrontalis.</i> | 6 - <i>Rhinanges (= Nasanges) I-IV.</i> |
| 2 - <i>Nasur.</i> | 7 - <i>Processus jugalauris.</i> |
| 3 - <i>Articulatio deutonasalis.</i> | 8 - <i>Os alae auris (= Cartilago aeroplana).</i> |
| 4 - <i>Nasibia.</i> | 9 - <i>Christa temporalis.</i> |
| 5 - <i>Articulatio carponasalis.</i> | 10 - <i>Processus pubici.</i> |



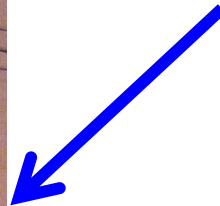
Pedibus sexipensum

Classe des Penismobilia

Ordre des Cerebrobsedae

Famille des Sempererectionidates

Musée Dali
Figueres



Le croconard



Faubra, Greloup et Panthureuil



Savoirs visés	Capacités exigibles
<p>Plusieurs arbres du vivant se sont succédés depuis les premières classifications phylogénétiques avec l'enrichissement des données sur la biodiversité et l'évolution des technologies moléculaires.</p> <p>Les virus ne sont pas placés dans l'arbre du vivant.</p> <p>La racine de l'arbre des Eucaryotes est encore sujette à discussion. Cet arbre illustre la divergence évolutive, la possibilité d'évolution régressive et l'homoplasie (convergence et réversion). C'est le cas par exemple pour la possession de plastes et l'état pluricellulaire.</p> <p>Certains groupes définis par leurs ressemblances écologiques témoignent d'une convergence évolutive, comme les végétaux (au sens des organismes réalisant la photosynthèse oxygénique), les algues ou les champignons.</p> <p>La confrontation d'arbres phylogénétiques peut révéler des coévolutions et/ou cospéciations.</p> <p>Plaste et pluricellularité ont parfois été perdus, ce qui suggère que l'évolution ne complexifie pas toujours.</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Identifier un transfert horizontal de gène comme une différence de topologie (incongruence) entre les arbres phylogénétiques basés sur ce gène et sur d'autres gènes. - Argumenter l'absence des virus dans l'arbre du vivant. - Argumenter que l'évolution ne peut pas être présentée en termes de « progrès », qu'elle peut être simplificatrice, et qu'elle n'a ni direction, ni but. - Exploiter des données afin de discuter l'histoire évolutive d'un groupe, les données et les arbres phylogénétiques étant fournies. - Argumenter la théorie endosymbiotique des plastes ainsi que les endosymbioses primaires et secondaires des plastes. - Identifier et expliquer des convergences évolutives. - Réaliser des observations macroscopiques et microscopiques, avec ou sans coloration, afin de mettre en évidence des caractères des algues exploitables dans le cadre d'une analyse phylogénétique. - Exploiter des données biochimiques et des clichés de microscopie électronique d'algues et d'organismes unicellulaires pour discuter leur place dans l'arbre phylogénétique ou la signification évolutive d'un de leurs caractères.

Précisions et limites :

Cette partie s'appuie sur les organismes vus par ailleurs dans le programme, au cours des travaux pratiques et des sorties. L'arbre des Eucaryotes est fourni aux étudiants pour conduire une analyse phylogénétique.

Les endosymbioses primaires et secondaires sont étudiées à partir de l'exemple des algues hétérocontes (algues brunes et diatomées) et des Archéoplastidés (ou Lignée verte).

Les pertes de la pluricellularité sont traitées avec l'exemple des levures.

La diversité des algues est abordée notamment en travaux pratiques avec les exemples des algues unicellulaires, filamenteuses (Antithamnion ou Polysiphonia), en lame (Ulva) et à thalle ramifié/complexe (Fucus).

La diversité des unicellulaires est abordée notamment en travaux pratiques avec les exemples de E. coli, Nitrobacter sp., Rhizobium sp., Saccharomyces cerevisiae, paramécies, Trypanosoma sp., diatomées, Chlamydomonas sp..

INTRODUCTION

I. L'ARBRE DU VIVANT, PASSÉ ET ACTUEL

I.1 AU DÉBUT, UNE VISION HIÉRARCHIQUE DU VIVANT

I.2 LES ARN RIBOSOMIQUES ET LA RÉVOLUTION CONCEPTUELLE

I.3 LE VIVANT, UN ARBRE OU UN RÉSEAU ?

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.4 LA PLURICELLULARITÉ : CONVERGENCE DE CARACTÈRES ET SIMILARITÉ DE FONCTIONS

III. LES VIRUS FONT-ILS PARTIE DU VIVANT ?

III.1 QU'EST-CE QU'UN VIRUS ?

III.2 LES VIRUS SONT-ILS DES ENTITÉS VIVANTES ?

III.3 LES VIRUS S'INSCRIVENT-ILS DANS UNE CONTINUITÉ ÉVOLUTIVE ?

III.4 VIRUS ET BIODIVERSITÉ : UNE HISTOIRE ANCIENNE ?

CONCLUSION

INTRODUCTION

Étude des fossiles (paléontologie) : témoins des changements vécus au cours des temps géologiques. Archivage discontinu dans le temps → informations incomplètes.

Étude de la biodiversité actuelle : existence de variations, certains taxons disparaissent tandis que d'autres apparaissent → enregistrement de l'histoire évolutive toujours actif mais partiel.

Scénarios évolutifs du passé non accessibles.

Approche phylogénétique (BCPST 1) basée sur la comparaison de séquences homologues d'acides nucléiques (ADN et ARN) et de protéines permet de lever cet obstacle.

Analyse des caractères moléculaires → construction de relations de parenté entre espèces.

Les arbres phylogénétiques obtenus nous renseignent ainsi sur les scénarios d'évolution de différents caractères

- Quels sont les grands clades du monde vivant ?
- Comment s'est construite la cellule eucaryote ?
- En quoi les phylogénies nous éclairent-elles sur les scénarios évolutifs et les modalités de changement des organismes cellulaires et des virus ?

I. L'ARBRE DU VIVANT, PASSÉ ET ACTUEL

I.1 AU DÉBUT, UNE VISION HIÉRARCHIQUE DU VIVANT

XVIII^e siècle, Linné dans son ouvrage *Systema Naturae* (1758) subdivise le vivant en 2 règnes : animaux et végétaux.

XIX^e siècle, les naturalistes rajoutent les protistes.

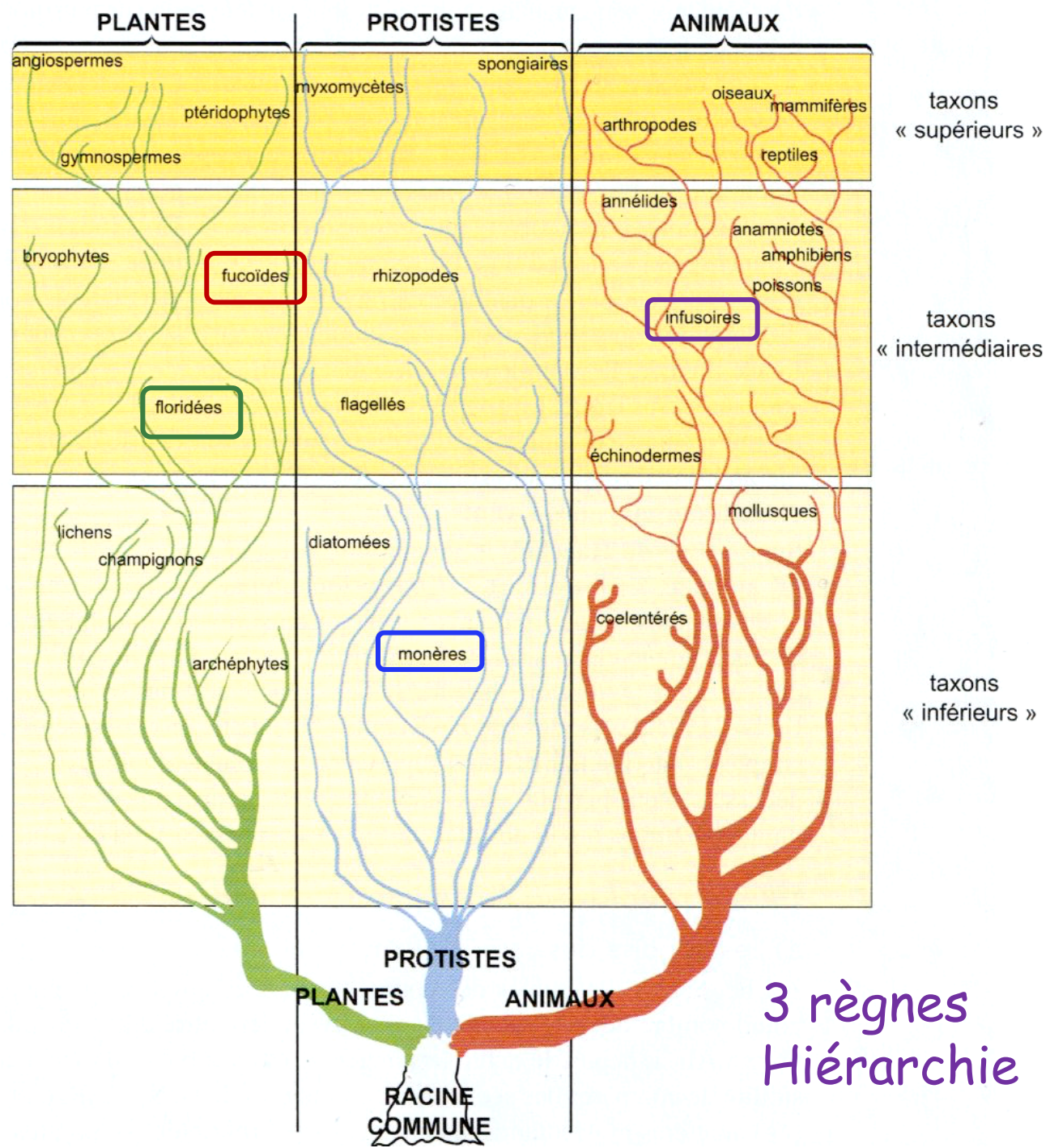
Fin XIX^e siècle, suite aux travaux de Charles DARWIN et Alfred Russel WALLACE, Ernst HAECKEL:

- ✓ rejette l'idée « d' **échelle de la nature** »
- ✓ conçoit l'évolution comme un **processus divergent et arborescent**
- ✓ propose le concept d' **arbre du vivant** qui évoque une *généalogie* « *qui descend de qui ?* » .

Phyl 1 : L'arbre de Ernst Haeckel (1866), simplifié (Tout-En-Un, Dunod 2022)

Seuls quelques groupes dont la dénomination a disparu dans les classifications actuelles et qui correspondent à des taxons au programme de BCPST sont mentionnés :

- archétypes : groupe des chlorobiontes ; floridées : groupe des rhodobiontes ; Fucoïdes : groupe des straménopiles ; infusoires ; groupe des alvéolobiontes (ciliés) ; monères (terme abandonné) : bactéries et eucaryotes unicellulaires.



3 règnes
Hiérarchie

I. L'ARBRE DU VIVANT, PASSÉ ET ACTUEL

I.1 AU DÉBUT, UNE VISION HIÉRARCHIQUE DU VIVANT

I.2 LES ARN RIBOSOMIQUES ET LA RÉVOLUTION CONCEPTUELLE

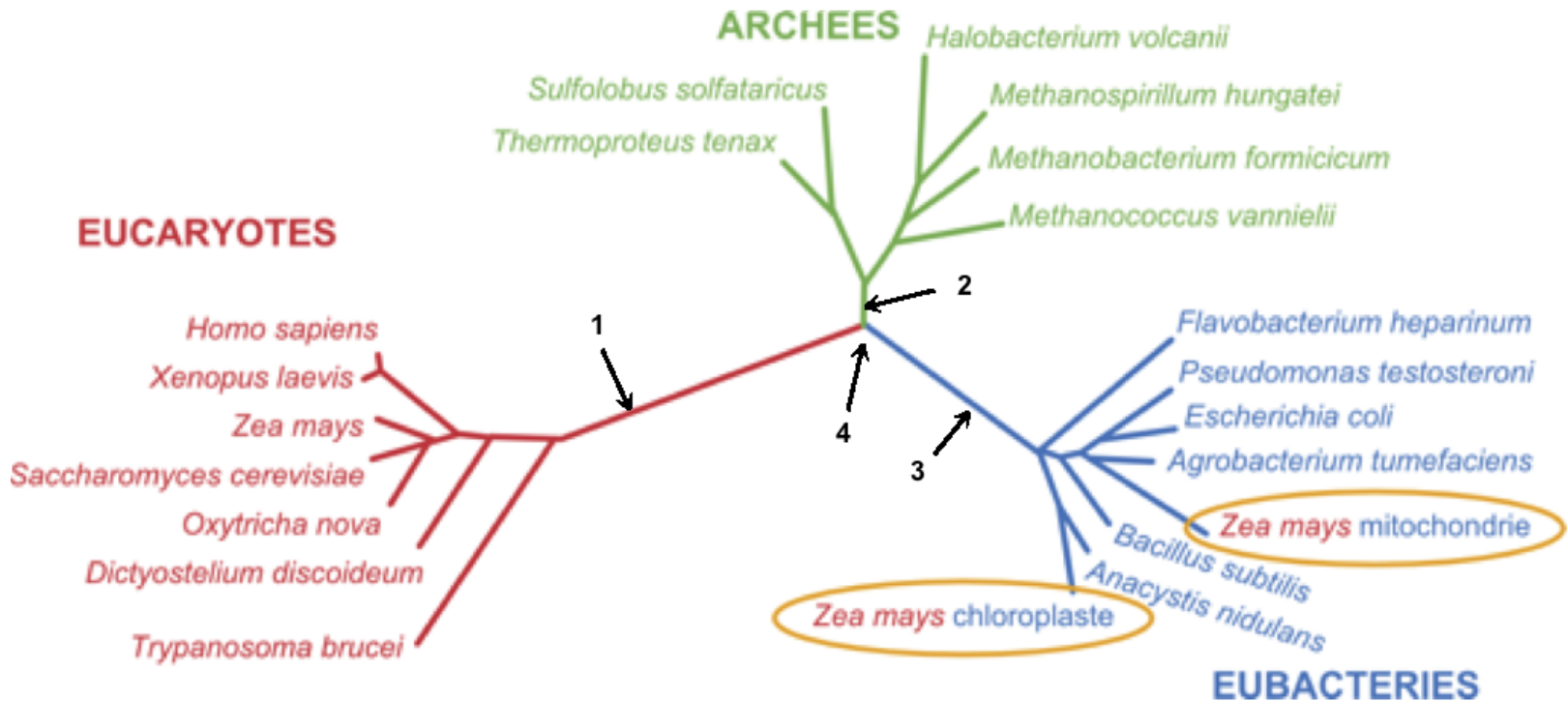
I.2.1 Les apports des caractères moléculaires

I.2.2 Les trois domaines du vivant

I.2.3 La position de la racine du vivant

Phyl 2 : Arbre des ARN ribosomiques 16S et 18S (Tout-En-Un, Dunod 2022).

Arbre, non raciné, montrant les 3 domaines du vivant (eucaryotes, archées et bactéries) et leurs divergences moléculaires. Les flèches indiquent 4 positions possibles pour la racine du monde vivant.



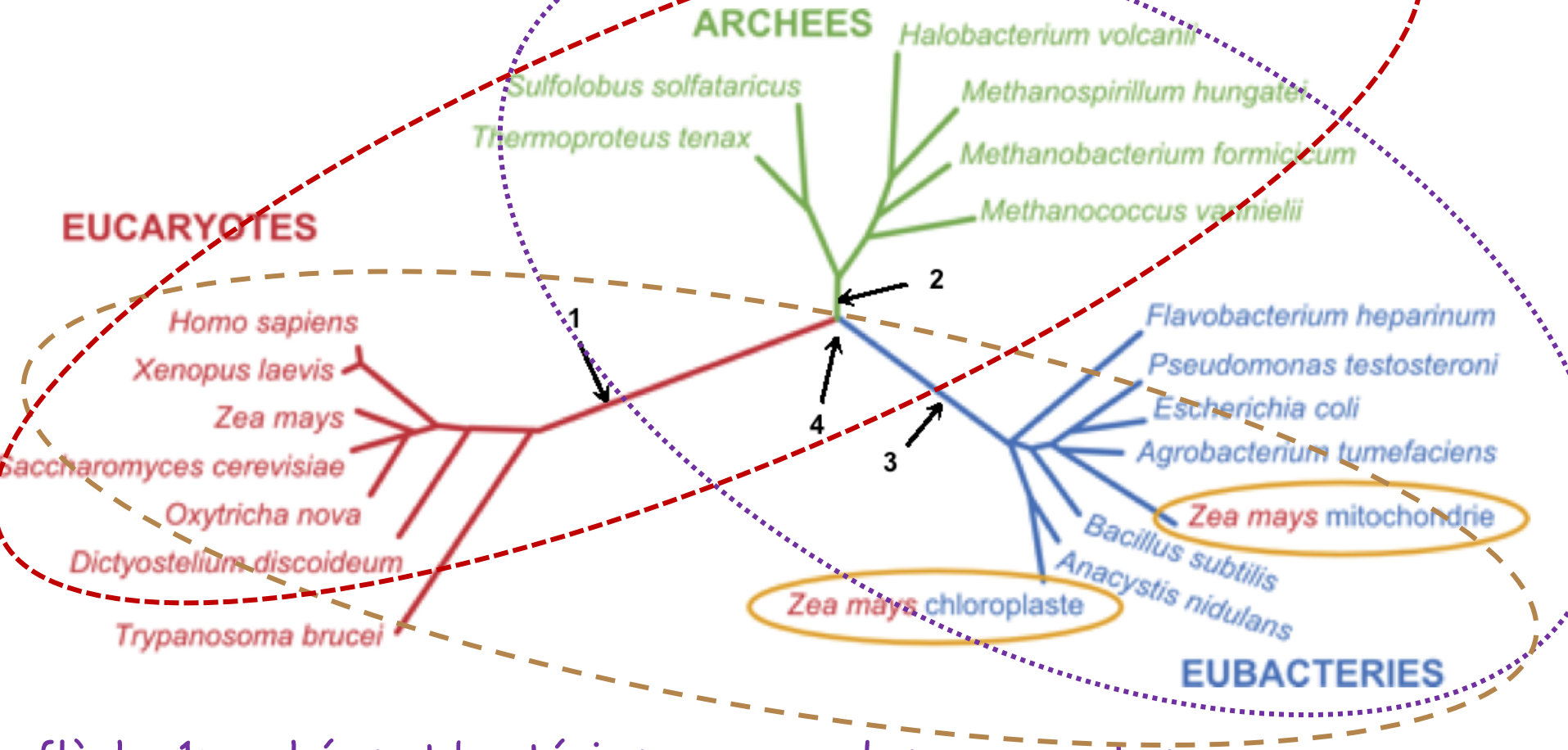
Arbre non raciné: aucun groupe externe au vivant ne possède d'ARNr → Pb de la chronologie d'apparition de l'état eucaryote, considéré tardif : vrai ??

Très grande diversité métabolique des procaryotes vs eucaryotes plus simples (photolithotrophes ou chimioorganotrophes)

Arbre = évolution des ARN de la petite su ribosomale du vivant : peut-on généraliser ce résultat à l'ensemble des génomes eucaryotes ?

Phyl 2 : Arbre des ARN ribosomiques 16S et 18S (Tout-En-Un, Dunod 2022).

Arbre, non raciné, montrant les 3 domaines du vivant (eucaryotes, archées et bactéries) et leurs divergences moléculaires. Les flèches indiquent 4 positions possibles pour la racine du monde vivant.



flèche 1: archées et bactéries = groupe des procaryotes

flèche 2: bactéries et eucaryotes = clade

flèche 3: archées et eucaryotes = clade

flèche 4: aucune de ces hypothèses n'a de sens : une racine vivante aurait donné simultanément naissance aux 3 domaines

I. L'ARBRE DU VIVANT, PASSÉ ET ACTUEL

I.1 AU DÉBUT, UNE VISION HIÉRARCHIQUE DU VIVANT

I.2 LES ARN RIBOSOMIQUES ET LA RÉVOLUTION CONCEPTUELLE

I.3 LE VIVANT, UN ARBRE OU UN RÉSEAU ?

I.3.1 L'évolution réticulée

I.3.2 L'arbre du vivant : un arbre des 1 % ?

Question : l'arbre proposé reflète l'évolution des ARN de la petite su du ribosome mais est-il généralisable à l'ensemble des génomes eucaryote et bactérien ?

I.3.1 L'évolution réticulée (cours évolution)

1970, Lynn Margulis revisite l'hypothèse de l'origine endosymbiotique des plastes et des mitochondries.

Eucaryotes = résultat d'interactions symbiotiques entre bactéries d'origine distincte. Nombreux arguments accréditent ce point de vue mais quid de l'origine du noyau ?

Émergence d'une réflexion majeure : prise en compte nécessaire des Transferts Horizontaux de Gènes (HGT) →

Relations à grande échelle évolutive non pas en arbre mais en réseau → concept d'évolution réticulée

Importance des HGT → énorme plasticité (2 souches de *E. coli* peuvent différer par plus de 50 % de leurs gènes !)

Méthodes phylogénétiques classiques s'appuient sur une transmission verticale de l'IG → descendance avec modifications.

MAIS

Méthode très difficile à mettre en œuvre à cause des HGT
→ échanges d'informations complexes organisées en réseau.

I.3.2 L'arbre du vivant : un arbre des 1 % ? (cours évolution)

Ciccarelli et coll. (2006) étude de 191 génomes des trois domaines : pour éviter les HGT, il faut se limiter à un ensemble de 31 protéines homologues.

L'arbre obtenu est fondé sur 1 % du nombre moyen de protéines présentes dans un génome procaryote, soit environ 3000 protéines codantes.

Topologie proposée n'est donc pas le reflet de « l'arbre du vivant » mais plutôt celle de « l'arbre du 1% » des gènes codants !

C'est probablement insuffisant pour inférer* des conclusions générales sur l'évolution de la vie.

** Tirer une conséquence de quelque chose, conclure*

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.4 LA PLURICELLULARITÉ : CONVERGENCE DE CARACTÈRES ET SIMILARITÉ DE FONCTIONS

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

Quelques éléments de problématique

Photolithoautotrophie : cellule végétale chlorophyllienne, certains unicellulaires eucaryotes et cyanobactéries.

Perte IIaire de la chlorophylle chez certaines mixotrophes (Euglène) ou la plupart des plantes parasites.

Mycètes hétérotrophes et absorbotrophes comme les animaux.

Complexité → Nécessité d'approches moléculaires basées sur des analyses d'un très grand nombre de gènes

Séquençage complet des génomes →
séquences brutes
Séquençage des transcriptions → leur
annotation.

} **Phylogénomique**

**L'approche phylogénétique bénéficie d'informations
génomiques**

Concaténation (du latin cum et catena, action de mettre bout à bout au moins deux chaînes de caractères) de nombreux gènes ou de nombreuses protéines → addition des homologues mais sans prendre en compte le bruit de fond évolutif = **homoplasies** (convergence et réversion) qui n'est pas le même d'un gène ou une protéine à l'autre.

Combinaison de nbrx marqueurs →
✓ dilution du bruit de fond évolutif
✓ Adition des signaux évolutifs

Suffisamment de
synapomorphies
pour identifier
avec confiance
les clades.

Importance des méthodes statistiques pour
séparer homologues et homoplasies.

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.2.1 Les principaux clades et leurs enseignements

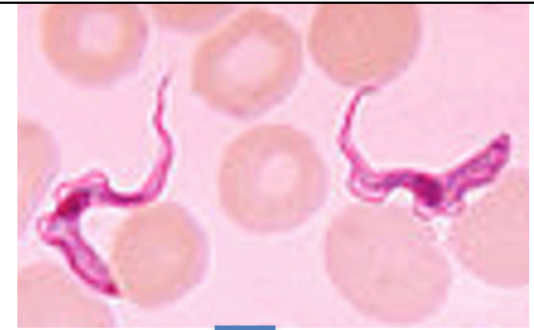
II.2.2 La racine des eucaryotes et l'artefact d'attraction des longues branches



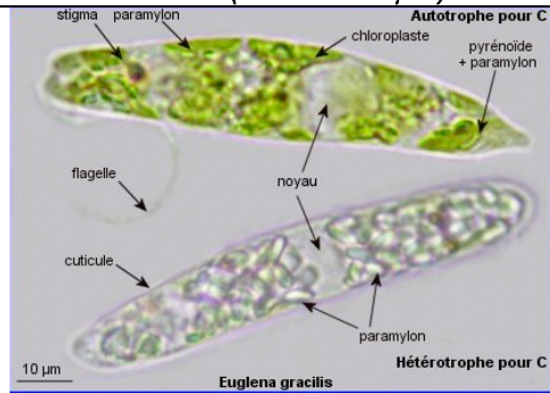
Amibe (barre = 100 μm)



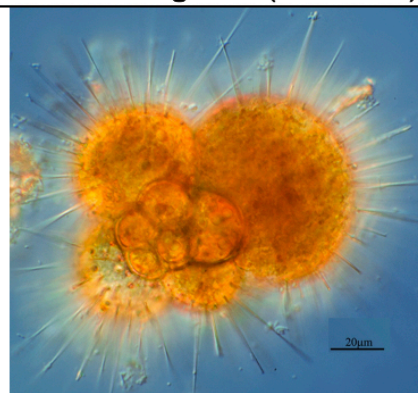
Choanoflagellés (MO x 100)



Trypanosome (barre = 5 μm)



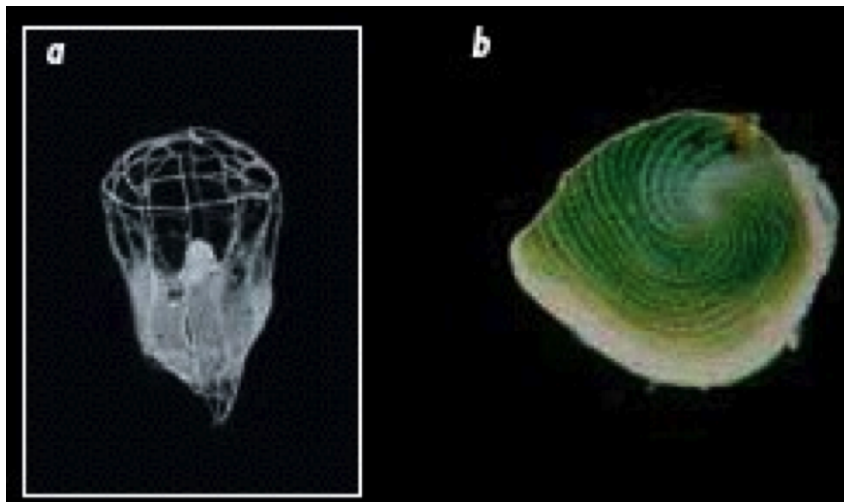
Euglène



Foraminifère



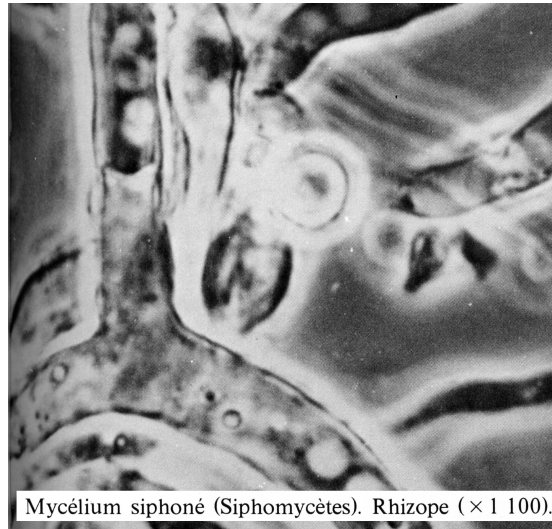
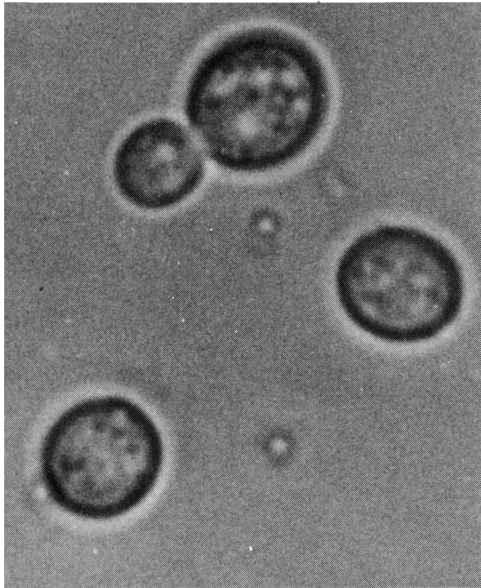
Paramécie



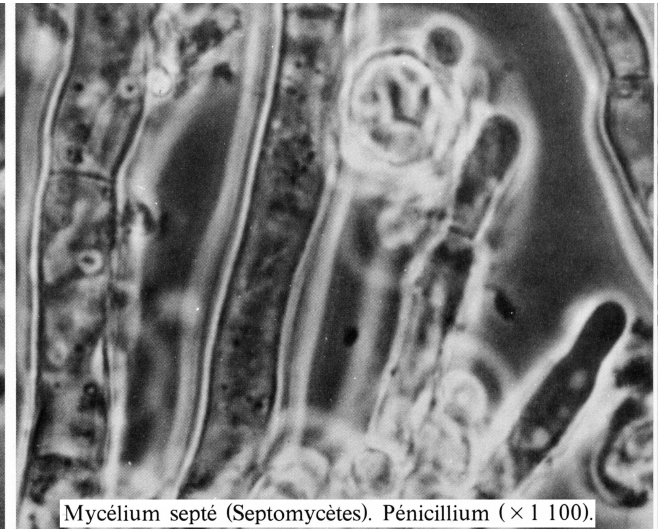
Les choanoflagellés (a, *Diaphanoeca grandis*, environ 10 micromètres de diamètre) et les foraminifères (b, *Archaias angulatus*, un millimètre de diamètre) abritent dans leurs cellules des algues photosynthétiques (b, en vert): un premier pas vers l'acquisition d'un plaste.

Les champignons ou mycètes (in Atlas de Roland, masson)

Levure en bourgeonnement
(Levure de boulanger ($\times 900$).
Saccharomyces cerevisiae)

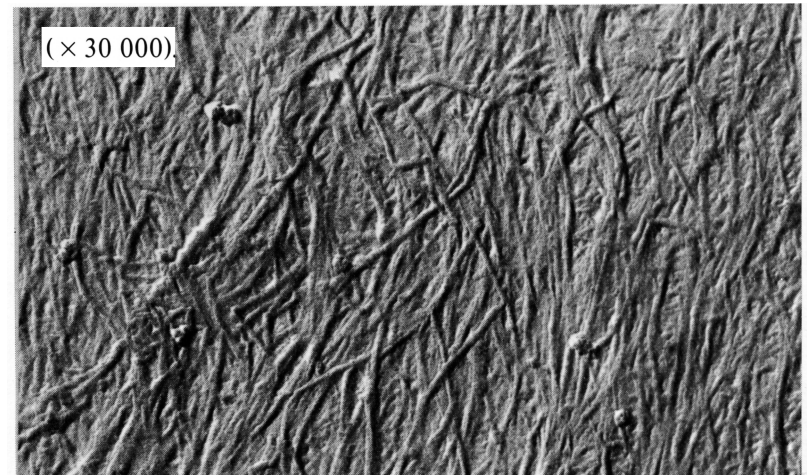


Mycélium siphonné (Siphomycètes). Rhizope ($\times 1\ 100$).



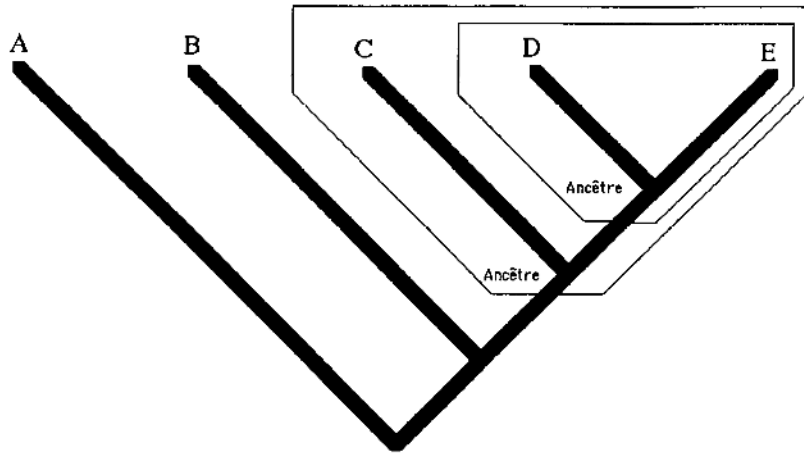
Mycélium septé (Septomycètes). Pénicillium ($\times 1\ 100$).

Paroi sans cellulose mais avec de la chitine
Glycogène et non amidon
RS (asques) et RA (bourgeonnement)



Microfibrilles de chitine.
Paroi d'un hyphe du Champignon de couche.

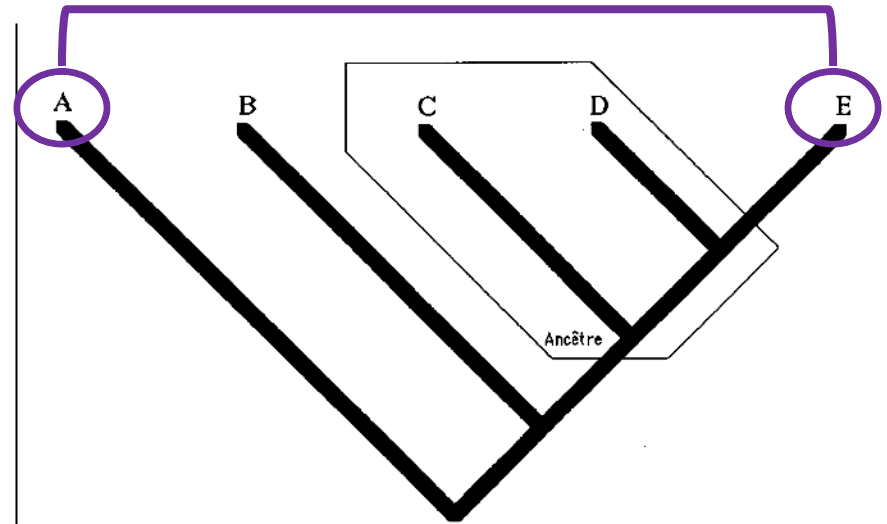
Rappel : Groupes monophylétiques, paraphylétiques et polyphylétiques



Groupes monophylétiques.

Un groupe monophylétique comprend un ancêtre hypothétique et tous ses descendants. On ne connaît de l'ancêtre que les caractères dérivés.

Mammifères



Groupe paraphylétique.

Un groupe paraphylétique ne comprend pas tous ses descendants d'un ancêtre hypothétique.

Poissons, reptiles

Groupe polyphylétique: ensemble d'individus n'ayant pas d'ancêtre le plus récent commun à tous les membres du groupe (mycètes, algues, végétaux)

Animal ou végétal : une distinction toujours pertinente ?

La classification phylogénétique réunit les organismes descendant d'un ancêtre commun et définit des groupes monophylétiques (ou clade = phylum). Dans ce cadre, définir un animal et un végétal reste très délicat.

Proposition 1 : Végétal = eucaryote capable de photosynthèse

Exclusion des champignons (= mycètes) mais regroupe tous les organismes munis de plastes, **ensemble non monophylétique**.

- Plastés = lointains descendants d'organismes photosynthétiques libres qui ont été endocytés :
- Plaste de lignée verte : endocytose I^{aire} d'une cyanoB = **Plaste I^{aire}**.
- Plaste d'euglénophyte : endocytose d'une cellule hébergeant déjà une cyanobactérie ou plaste d'algue brune : endocytose II^{aire} d'une cellule hébergeant déjà une algue rouge = **Plastes II^{aires}**.
- Plaste de certains dinophytes dériverait d'une algue du groupe des hétérochontes dont le propre plaste dérivait d'une algue rouge dont le plaste dérivait d'une cyanobactérie. C'est un **plaste III^{aire}**.



Proposition 1 (suite)

- **Rafflesia** n'existe que sous forme de filaments au début de sa vie, fleurit comme une angiosperme (la fleur peut faire 50 cm de diamètre). Comme elle a **perdu la capacité à pratiquer la photosynthèse** au cours de l'évolution, elle est devenue dépendante d'autres plantes qu'elle parasite. Ce mode de vie s'apparente à celui des mycètes.



Bilan de la proposition 1 : végétal difficile à définir dans un sujet !

- ✓ Au sens large: organismes dotés de paroi et de vacuole, hétérotrophes (champignons) ou autotrophes (algues et végétaux terrestres).
- ✓ Au sens strict : phototrophes (dotés de plaste → certains organismes sans paroi (Euglène) peuvent y être rattachés).

En pratique, « choisissez votre camp » et tenez-vous à votre définition. Végétaux = **groupe non monophylétique** dans aucune des deux définitions. Si l'on se limite au critère photosynthétique, on inclut des organismes issus de divers taxons – lignées indépendantes dotées de plastes, associations endosymbiotiques avec des algues existant à l'état libre, voire d'ectosymbiose lichénique pour les Eumycètes).

Mais les végétaux définis sur le critère photosynthétique ont un point commun : capacité d'effectuer la photosynthèse oxygénique → nombreuses convergences évolutives. Ce terme caractérise donc surtout une **stratégie trophique** (autotrophie par endosymbiose), apparue à plusieurs reprises.

Proposition 2 : Animal = eucaryote mobile et hétérotrophe

- Il existe des **algues flagellées, donc mobiles**.
- D'autres (Dinophytes) capturent et digèrent des proies unicellulaires leur apportant N, P et peu de C → hétérotrophie au carbone et à l'azote qui s'ajoute à leur photosynthèse.
- Chez les coraux (Cnidaires), les zooxanthelles (dinophytes) sont transmises de la mère aux embryons via les ovules. Cette hérédité ressemble à celle des plastes d'où la question : **les cnidaires ne sont-ils pas presque des végétaux ?**
- Chez certains organismes, perte secondaire de leurs plastes et donc la photosynthèse. Leur noyau contient des gènes provenant d'un plaste : **oomycètes (Mildiou)**, trypanomidés (**Trypanosome**) ou apicomplexés (**plasmodium**). Le plaste ne pratique plus la photosynthèse mais joue d'autres rôles.

Bilan de la proposition 2 : Animal = Métazoaire à mobilité non exclusive ou générale à ce groupe !

Différentes synapomorphies : spz à flagelle postérieur, larves ciliées, desmosomes, molécules de la MEC (coll, fibronectines + intégrines), certains gènes Hox, état pluricellulaire et **hétérotrophie basée sur la phagocytose (absence de paroi)**.

Phagocytose perdue secondairement chez certains groupes, à digestion extracellulaire dans le tube digestif.

Taxon des animaux = faible partie de la diversité des eucaryotes (nbre d'esp, diversité de plans d'orga et de stratégies trophiques).

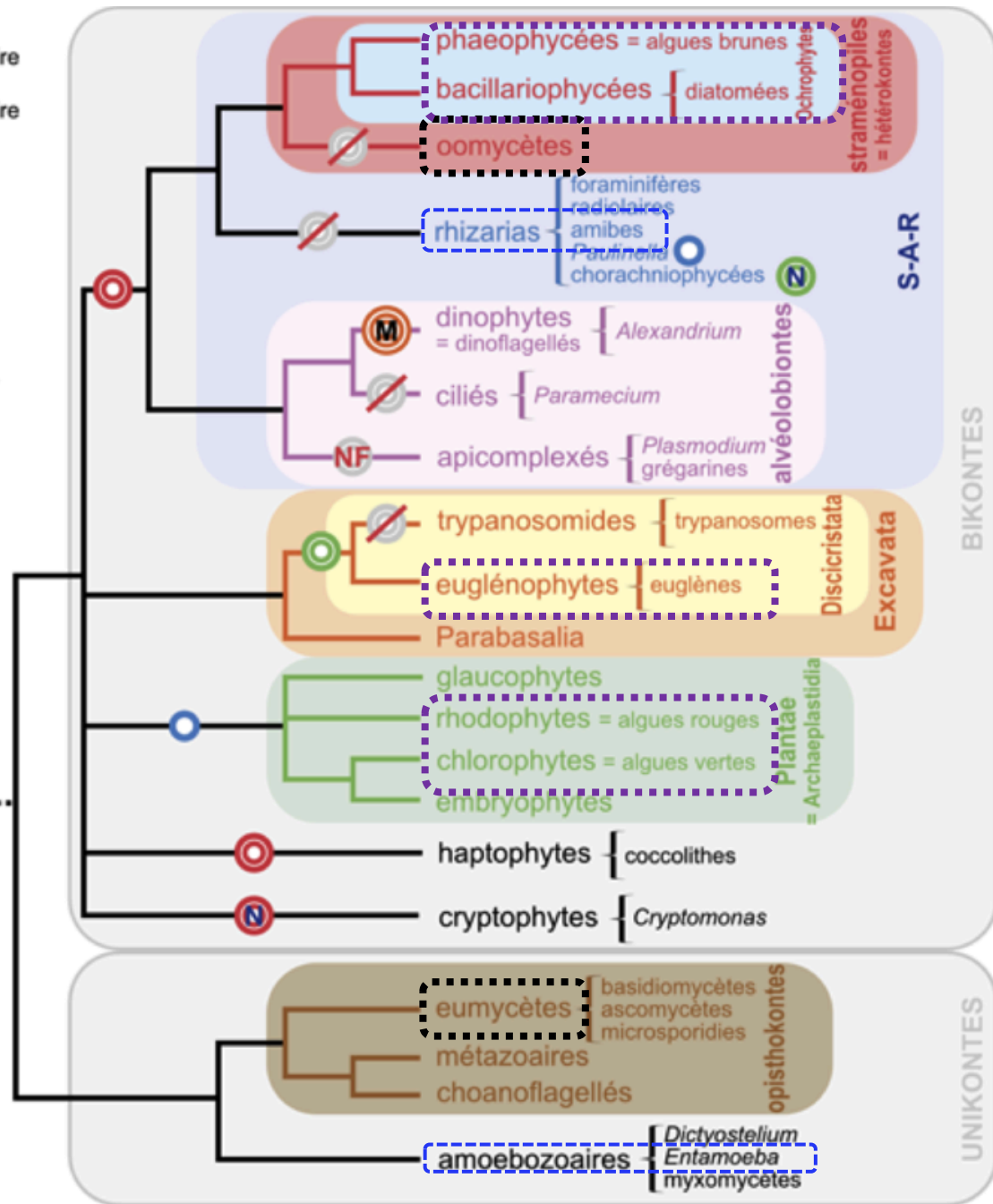
Les animaux ne constituent pas un groupe monophylétique.

Phyl 3: Arbre des eucaryotes fondé sur l'analyse de 258 gènes concaténés. (modifié d'après Burki et coll., 2012, Pawlowski, 2013) in Tout-En-Un, Dunod, 2014

-  endosymbiose primaire
-  endosymbiose secondaire d'une algue verte
-  endosymbiose secondaire d'une algue rouge
-  endosymbiose tertiaire
- N** nucléomorphe
- M** événements multiples de pertes et gains
-  perte des plastes (sauf exceptions)
- NF** plastes non fonctionnels

Conconténation: mise bout à bout de gènes différents

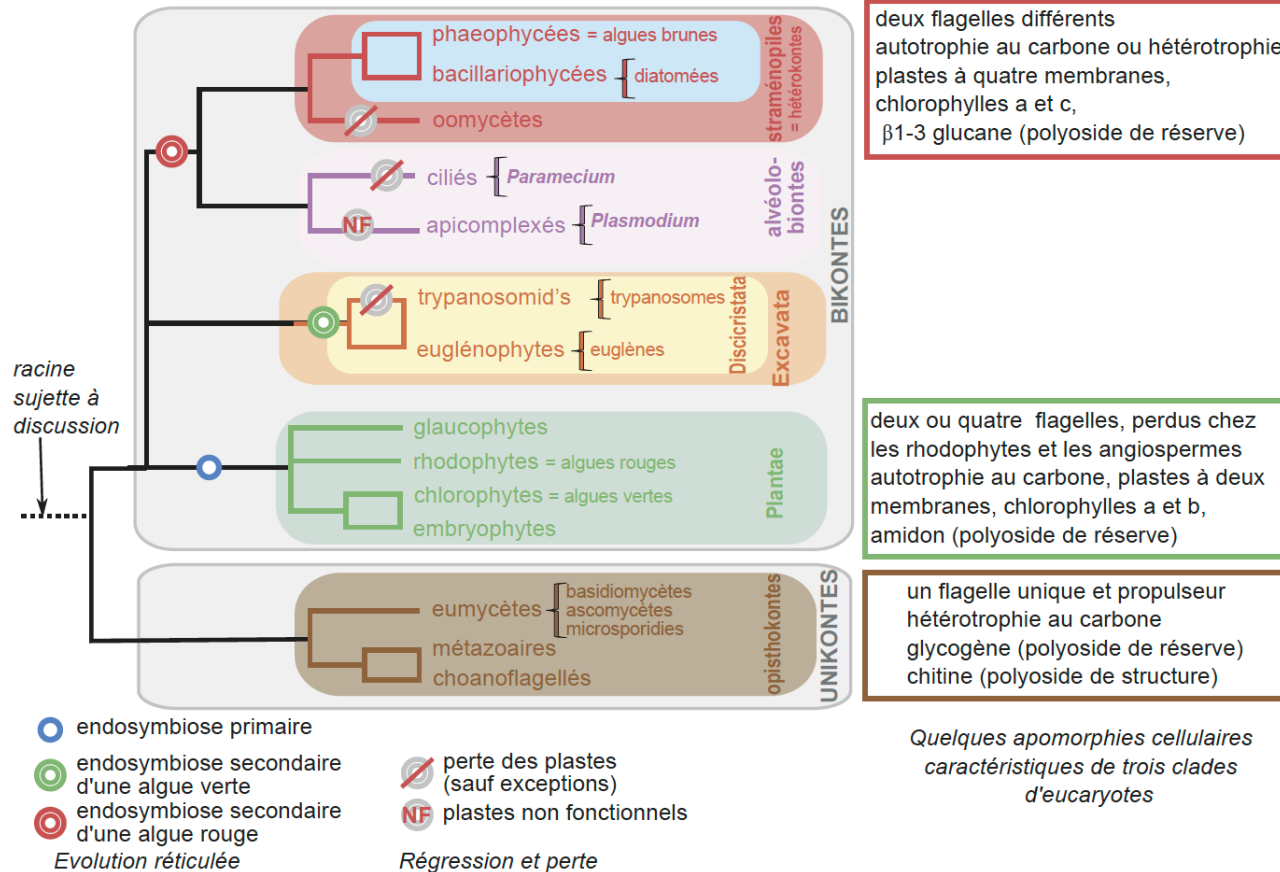
La distribution phylogénétique ci-dessous s'explique par des scénarios d'endosymbioses indiqués par différents symboles. La construction de ces scénarios évolutifs est basée sur la robustesse et la fiabilité de la topologie (étude des propriétés combinatoires des objets) analysée ici. Le clade SAR correspond à l'ensemble straménopiles + alvéolobiontes + rhizarias



II.2.2 La racine des eucaryotes et l'artefact d'attraction des longues branches

La racine des eucaryotes implique :

- ✓ une dichotomie entre biconte et uniconte
- ✓ une grande incertitude sur l'ordre de branchement des lignées de bicontes → multifurcation en 5 clades : S-A-R, haptophytes, Plantae, cryptophytes et excavatas.



II.2.2 La racine des eucaryotes et l'artefact d'attraction des longues branches

La racine des eucaryotes implique :

- ✓ une dichotomie entre biconte et uniconte
- ✓ une grande incertitude sur l'ordre de branchement des lignées de bicontes → multifurcation en 5 clades : S-A-R, haptophytes, Plantae, cryptophytes et excavatas.

Raciner l'arbre phylogénétique des eucaryotes suppose l'utilisation d'un groupe externe = archées ou bactéries, domaines du vivant évolutivement très éloignés des eucaryotes.

Or des groupes externes trop éloignés ont tendance à enraciner les groupes internes en plaçant la racine le long des branches les plus longues = celles qui correspondent à un taxon à évolution la plus rapide. Cette anomalie méthodologique porte nom d'artefact d'attraction des longues branches.

Quelle en est la cause ?

Taxons à évolution rapide : chgt fréquents d'état de leurs caractères → nbr élevé d'homoplasies (convergence et réversion).

Si des taxons non apparentés phylogénétiquement présentent une fréquence élevée d'homoplasies → risque interprétation de ces similitudes de caractère comme des **synapomorphies** → tendance alors à les rapprocher de manière artificielle.

Plus les taxons concernés évoluent rapidement ou plus ils sont anciens (extragroupes) plus le nbre d'homoplasies accumulées augmente → nombre de fausses synapomorphies augmente aussi.

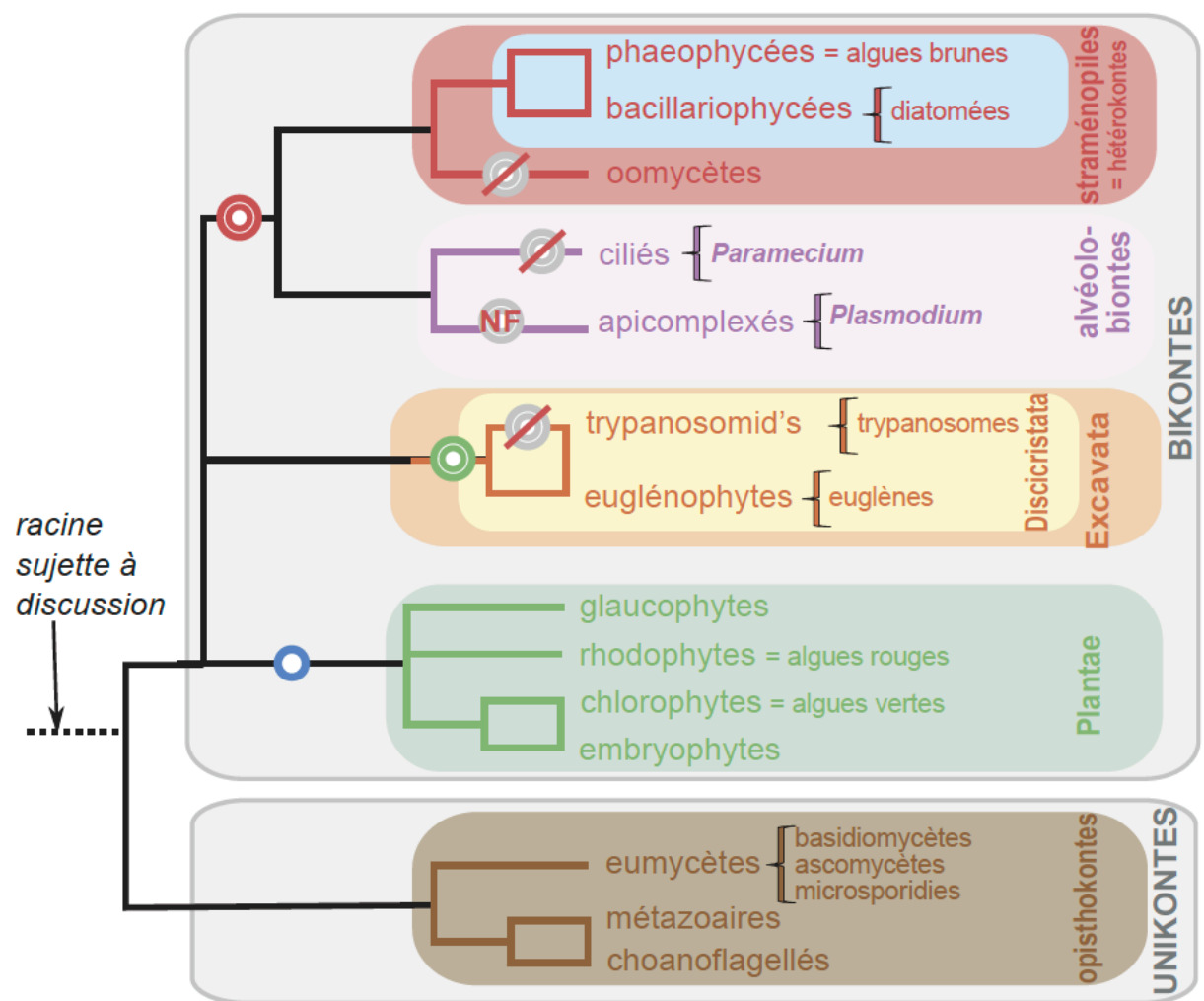
Ccl : On regroupe les taxons sur la base de leur vitesse d'évolution et non pas sur leur véritable relation de parenté.

Bilan :

En contexte de systématique évolutive et de phylogénie, termes de végétal, algue, champignon et amibe sont à proscrire car ce sont des ensembles polyphylétiques.

Caractéristiques définissant ces 4 groupes apparues plusieurs fois indépendamment dans l'histoire des eucaryotes : ce sont des convergences évolutives.

Arbre simplifié des eucaryotes (modifié d'après Burki et coll, 2012, Pawlowski, 2013)



deux flagelles différents
 autotrophie au carbone ou hétérotrophie
 plastes à quatre membranes,
 chlorophylles a et c,
 β1-3 glucane (polyoside de réserve)

deux ou quatre flagelles, perdus chez
 les rhodophytes et les angiospermes
 autotrophie au carbone, plastes à deux
 membranes, chlorophylles a et b,
 amidon (polyoside de réserve)

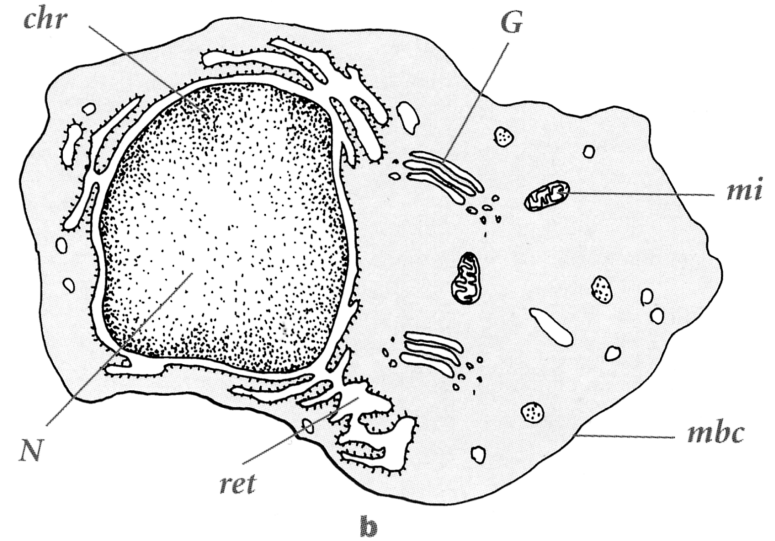
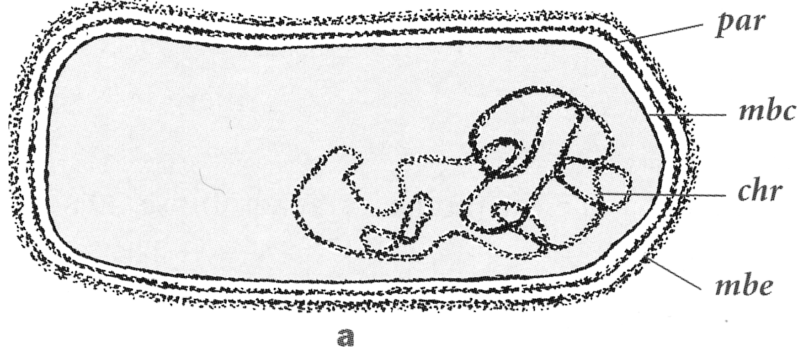
un flagelle unique et propulseur
 hétérotrophie au carbone
 glycogène (polyoside de réserve)
 chitine (polyoside de structure)

- endosymbiose primaire
 - endosymbiose secondaire d'une algue verte
 - endosymbiose secondaire d'une algue rouge
 - / perte des plastes (sauf exceptions)
 - NF plastes non fonctionnels
- Evolution réticulée* *Régression et perte*

Quelques apomorphies cellulaires caractéristiques de trois clades d'eucaryotes

L' état procaryote (a) et eucaryote (b) (in Lecointre et Guyader, Belin)

Mbc : membrane cytoplasmique ; *mbe* : membrane externe ; *par* : paroi ; *chr* : chromosome ; *G* : Golgi ; *ret* : réticulum endoplasmique ; *N* : noyau ; *mit* : mitochondrie



Cellule = unité fondamentale

- Autoduplication
- Expression de l' IG

Virus

Séparation: 1 Ga

Qui est apparu en premier ?

Grande diversité métabolique des

Procaryotes # Eucaryotes plus simples

Quelques caractères dérivés propres aux Eucaryotes

- L'ADN est contenu dans le **noyau délimité par une enveloppe** nucléaire.
- Lors de la division cellulaire, l'ADN est divisé et **compacté en chromosome**
- La **division cellulaire est une mitose**, faisant intervenir centrioles et microtubules
- Les microtubules sont des **polymères de tubuline** (un des constituant majeur du cytosquelette)
- Le **flagelle a une structure unique** : 9 doublets (ou triplets) de microtubules périphériques associés à un doublet central ;
- Les eucaryotes possèdent des **mitochondries**.
- Il existe un **cytosquelette dynamique** (qui permet des flux intracellulaires).

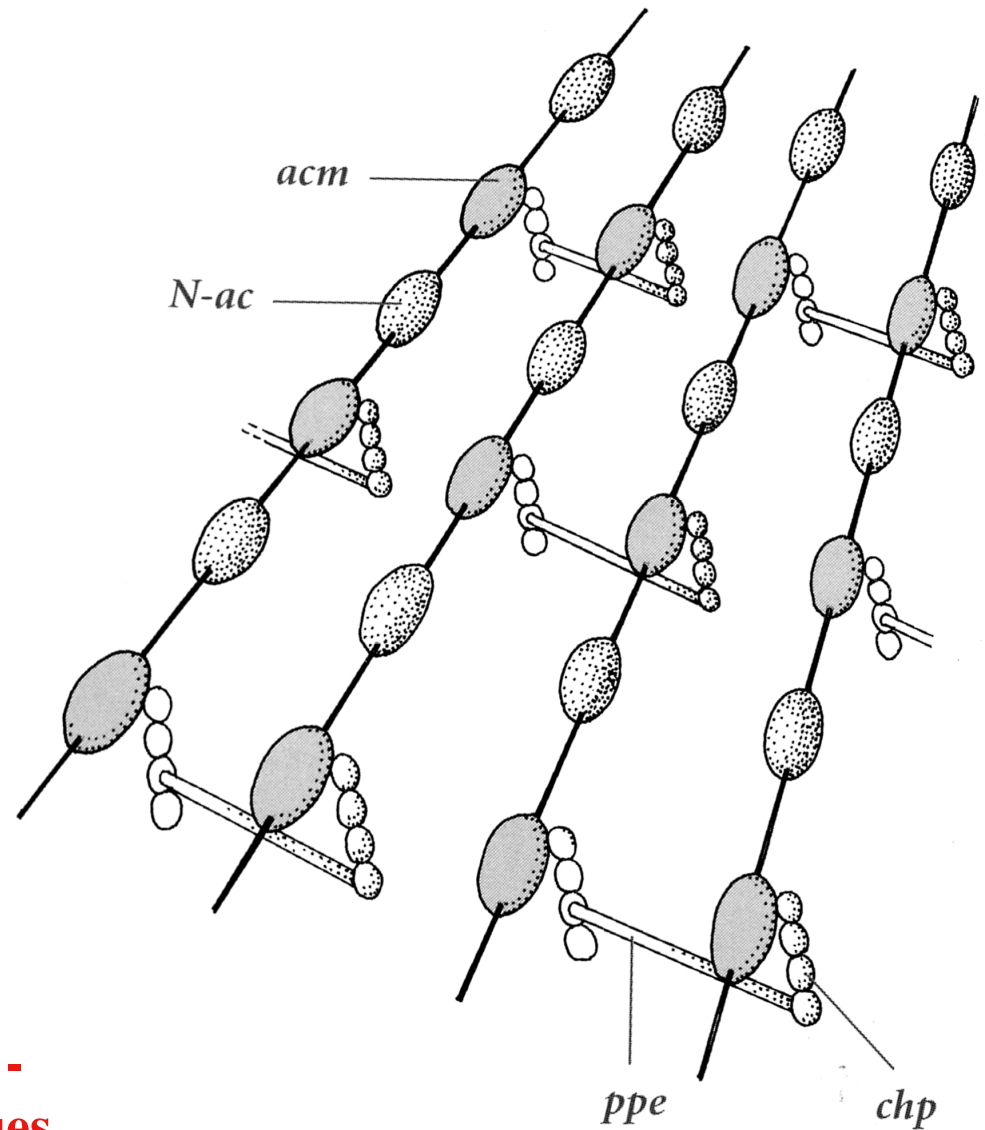
Caractères	Cellules d'eubactéries	Cellules d'eucaryotes
Organisation la plus commune	Unicellulaire	Unicellulaire et pluricellulaire avec différenciation cellulaire
Taille des cellules	1 à 10 μm	10 à 300 μm
Métabolisme	Anaérobie ou aérobie	Aérobie surtout
MEC dont paroi cellulaire	Peptidoglycane contenant de l'acide muramique	Paroi sans acide muramique Protéines (collagène...)
Membrane plasmique	Polyvalente (échanges, synthèse d'ATP...)	Échanges surtout et interactions cellulaires
Système endomembranaire	Absent en général ; pas de compartimentation le plus souvent	Présent ; compartiments spécialisés
Noyau	Absent	Présent
Matériel génétique	Un seul chromosome (molécule d'ADN circulaire associée à des protéines non-histones) + plasmides	Plusieurs chromosomes linéaires, molécules d'ADN associées à des protéines histones) + ADN de type procaryote des organites semi-autonomes (mitochondries, chloroplastes)
Organisation du génome	Gènes en opérons ; pas d'introns en général	Génome morcelé (gènes à introns) ; pas d'opérons
Expression génétique	Transcription et traduction simultanées	Transcription et traduction séparées dans l'espace et le temps
Maturation des ARNm	Non	Oui
Cytosquelette et mouvements cellulaires	Absent : pas de flux membranaire, pas d'exocytose ni d'endocytose	Cytosquelette ; mouvements cytoplasmiques ; exocytose et endocytose
Déplacement	Passif ou actif par flagelle* (rare)	Possible par cils et flagelles
Division cellulaire	Binaire Chromosomes séparés par leurs liens à la membrane	Mitose Chromosomes séparés les microtubules du cytosquelette

La muréine de la paroi bactérienne

Ppe : pont de pentaglycine ;
chp : chaîne peptidique

Gram + : colorées en violet

Gram - : colorées en rouge



Les groupes Gram + et Gram -
Sont des groupes polyphylétiques

Les caractères permettant de définir chaque groupe

Observations comparées au MET → # bactéries / eucaryotes.

Cell eucaryote:

- ✓ Endomembranes (RE, RTG, Vac, Env nucl) → compartiments
- ✓ Moteurs moléculaires (dynéine, kinésine)
- ✓ Éléments structuraux tel l'axonème Mais tubulines-Ftz, actines présents chez les bactéries.
- ✓ ADN linéarisé, protéines histones, génome morcelé, pas d'opérons
- ✓ Transcription suivie d'une maturation des ARNm décalé / traduction

Bilan: On suppose, plus qu'on ne prouve, la monophylie des eucaryotes

Selon cette hypothèse, (LECA, Last Eucaryotic Common Ancestor) aurait acquis, entre autres:

- ✓ une machinerie de réplication particulière,
- ✓ un splicéosome,
- ✓ un système endocytosolique,
- ✓ une machinerie associée à la méiose
- ✓ phagotrophie.

Les Archées présentent des caractères procaryotes et eucaryotes

Archées = microorganismes, organisation de type « procaryote »

- ✓ Taille et forme sont similaires à celles des bactéries
- ✓ Chromosome circulaire
- ✓ Transcription polycistroniques, séquences de Shine-Dalgarno pour initier la traduction.

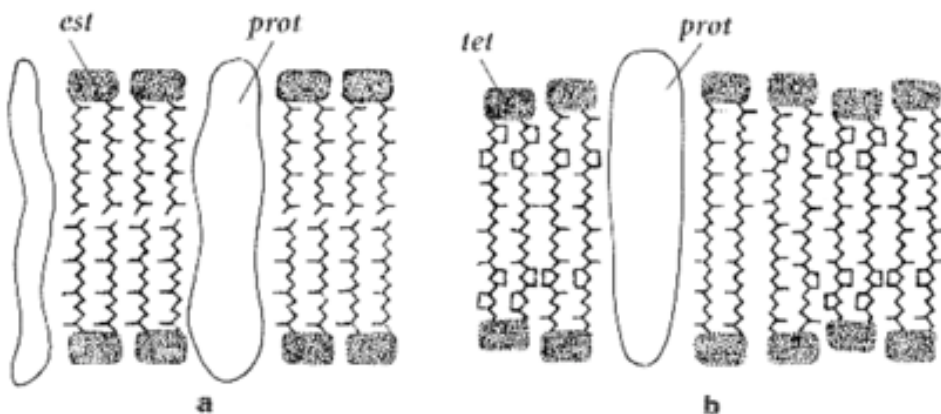
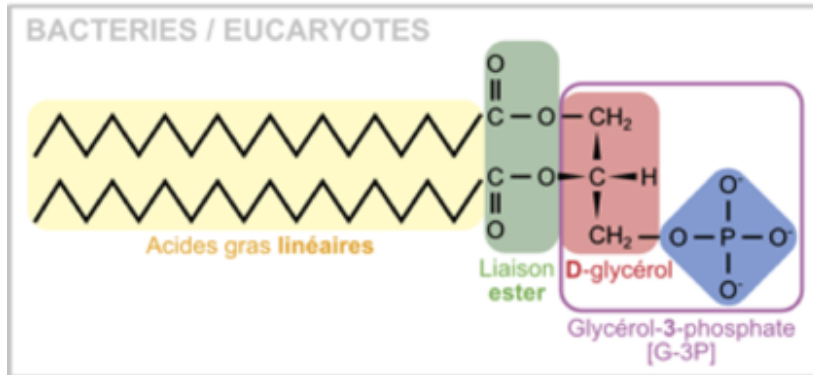
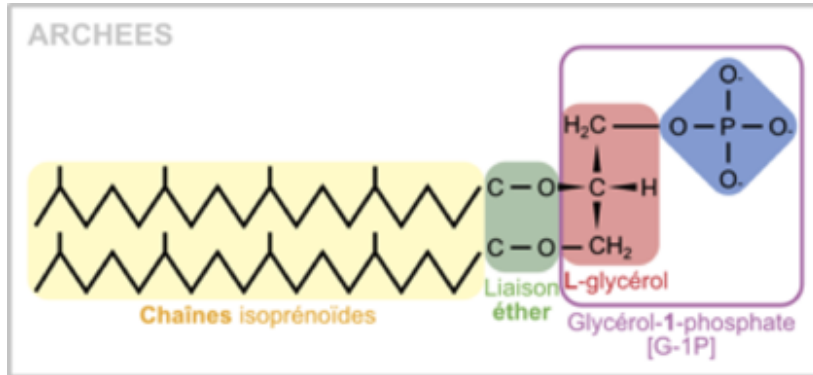
Mais proximité eucaryotique.

- ✓ Réplication, transcription ou traduction proches des eucaryotes
- ✓ Gènes orthologues de primases, hélicases, polymérases, ARN ribosomiaux ou protéines liées à la transcription.

Et particularités

- ✓ Métabolisme parfois inédit (méthanogenèse)
- ✓ Présence parfois d'une paroi constituée de pseudo-muréine # eubactéries.

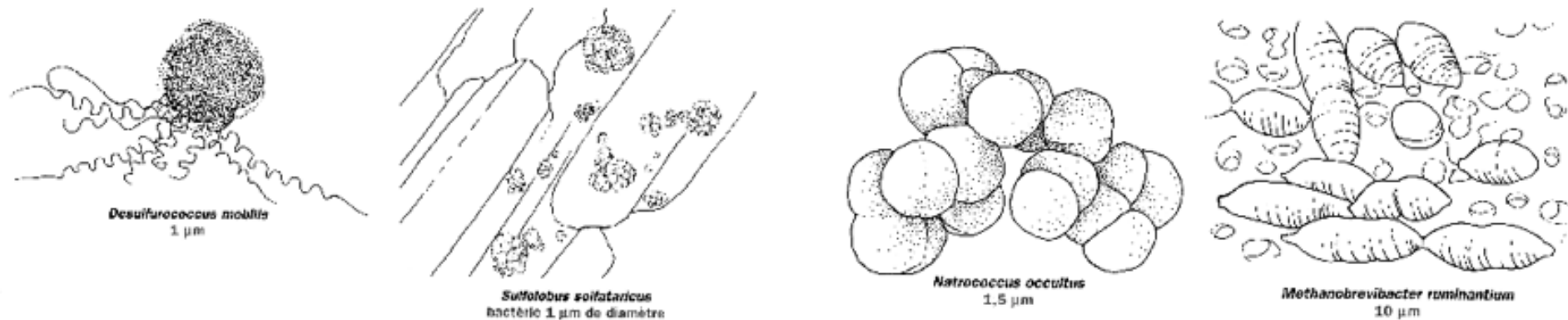
Structure comparée des phospholipides membranaires des eubactéries, eucaryotes et des archées (in Tout-En-Un, Dunod, 2014 & Le Guyader).



Les lipides de la membrane peuvent former des bicouches comme chez les eubactéries et les eucaryotes (**fig.a**: bicouche formée d'esters de glycérol; *est*: ester; *prot*: protéine), mais également des **monocouches rigides**, constituées de tétraéthers (**fig.b**: monocouche formée de tétraéthers de glycérol; *tet*: tétraéther).

La membrane cellulaire des archées (in Lecointre et Guyader, Belin)

Quelques archées (in Lecointre et Guyader)



Quelques caractères des archées

ARN 16S # Eubactéries

Gd diversité: méthanogènes, halobactéries, thermoacidophiles

Structure ou fonction cellulaire concernée	Particularités
Paroi	Pas de peptidoglycane, présence de protéines sensibles au SDS
Membrane cellulaire	Monocouche rigide de tétraéthers
Réplication de l'ADN	Certaines protéines sont homologues de celles des eucaryotes
Transcription	Présence d'une boîte TATA comme chez les eucaryotes
Traduction	T remplacée par la pseudo uracile sur le bras T _ψ C de l'ARNt.
Sensibilité aux antibiotiques	Résistance à la pénicilline et au chloramphénicol

Les Archées présentent des caractères procaryotes et eucaryotes

- ✓ Monophylie des archées faiblement soutenue par l'analyse phylogénétique de marqueurs ribosomiaux
- ✓ Eucaryotes dériveraient des archées

Analyse des génomes eucaryotes → plupart de leurs gènes proviennent soit des archées, soit des eubactéries.

Procaryotes apparus avant Eucaryotes

Eucaryotes résulteraient d'une fusion métabolique archée /eubactérie.

Toutefois il existe de nombreux exemples d'évolution par simplification documentés

LUCA (Last Universal Common Ancestor) présenté comme un ancêtre universel relativement complexe.

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

La diversité des eucaryotes va de pair avec une évolution complexe marquée par des interactions symbiotiques entre micro-organismes ayant conduit à l'apparition des mitochondries et des plastes.

Pourquoi cette affirmation ?

Quelques constats qui fondent le raisonnement

Structure du génome des plastes et mitochondries proche de celle du génome bactérien.

- ✓ ADN circulaire, sans histone, plusieurs copies identiques.
- ✓ Duplicat° indépendante du cycle nucléaire
- ✓ Transmiss° lors de division de l'organite, par bipartit° = bactéries.
- ✓ ARNr 16S des mitoch et des plastes de type bactérien → marqueur phylogénétique.

Quelques arguments et faits d'observation

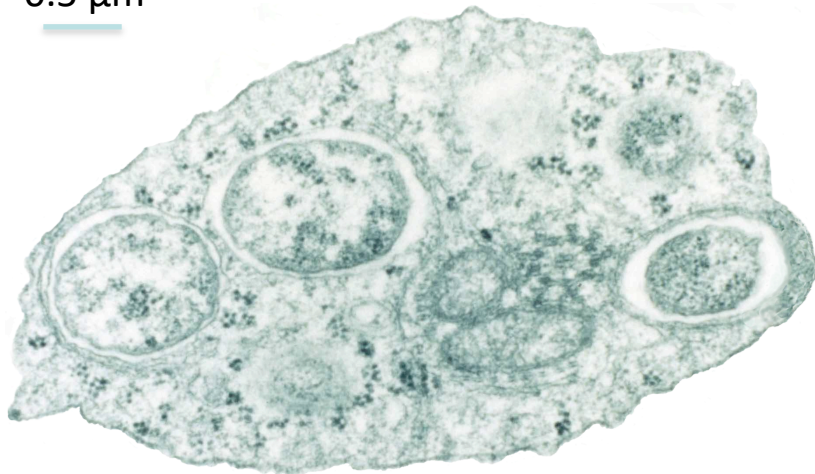
- ✓ relation entre Rhizobium / Fabacées → nodosités racinaires.
- ✓ bactéries intracytoplasmiques : Wolbachia et Nasonia

Wolbachia, bactéries intracellulaires responsable de stérilité

N. giraulti et N. longiconis non interfécondes. Chaque espèce héberge une souche #.

Si traitement antibiotique détruisant Wolbachia → production possible..

0.5 μm



Symbiose = association étroite et durable, à bénéfices réciproques, entre deux organismes.

Endosymbiose ou plus exactement endocytobiose = symbiose entre deux cellules dont l'une est internalisée dans l'autre.

- ✓ Quels sont les arguments qui permettent d'accréditer l'hypothèse d'une endocytobiose ?
- ✓ Quels ont été les mécanismes évolutifs qui ont conditionné ces associations symbiotiques et leur évolution chez les eucaryotes ?

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.3.1 Une origine unique des mitochondries mais plusieurs pertes secondaires.

1890, R. ALTMANN: les mitochondries ont une origine bactérienne

- ✓ Séquençage des ADNmt confirme cette hypothèse.
- ✓ Phylogénie des ARNr et protéines de la chaîne respiratoire → ces gènes se regroupent avec ceux des bactéries α -pourpres du groupe des *Rickettsia* (*R. typhi* est l'agent du typhus).
- ✓ Bcp d'espèces de *Rickettsia* parasites ou symbiotes de cellules eucaryotes → arguments pour l'endocytobiose

L'acquisition des mitochondries résulte probablement d'un événement unique car la plupart des gènes mitochondriaux fondamentaux sont présents chez tous les eucaryotes.

Séquençage de nombreux génomes mitochondriaux montre une très grande diversité (taille, structure, nombre d'informations codantes, modalités d'expression) et étaye une évolution probablement divergente de cet organite au sein des eucaryotes (cf plus loin).

Remarque

Complexité de la cellule eucaryote = conséquence de l'endosymbiose mitochondriale.

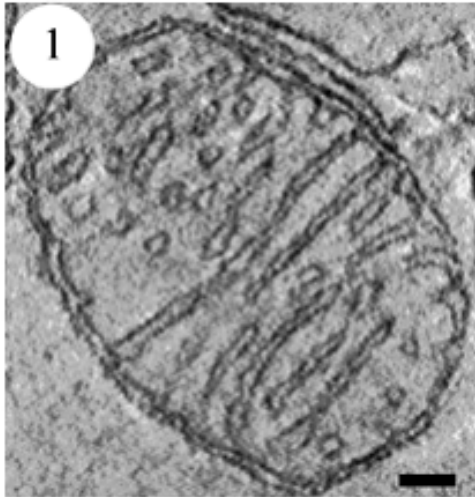
Acquisition simultanée des métabolismes aérobie et anaérobie avec une perte secondaire de la respiration aérobie dans certains clades eucaryotes → modification des mitochondries en structures variées telles les hydrogénosomes (ciliés, Parabasalia, certains eumycètes).

Hydrogénosome de *Trichomonas* (Parabasalia) produit du H₂, de l'acétate, du CO₂ et de l'ATP. Cet organite, sans cytochrome, siège d'un cycle de Krebs incomplet s'apparente bien à une mitochondrie.

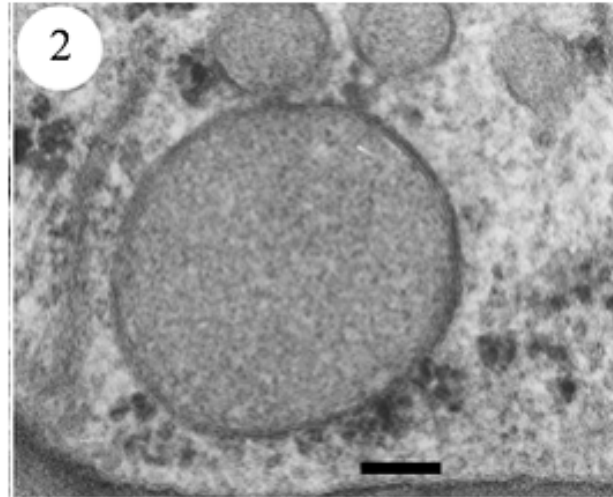
Modifications des mitochondries en structures variées

Ciliés
certains eumycètes

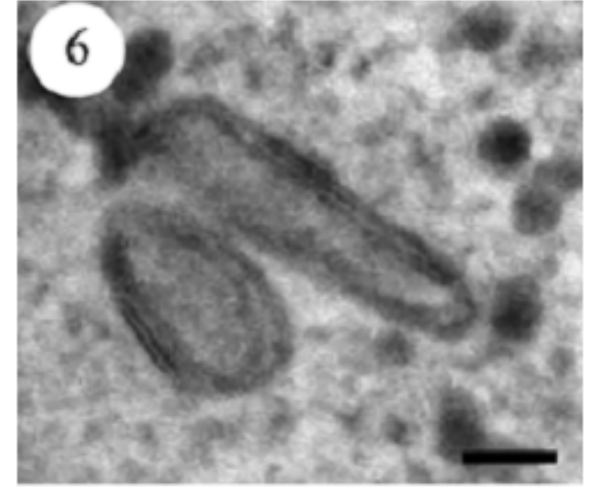
Amibe



mitochondrie de poulet



hydrogénosome de champignon du rumen



mitosome de *Giardia*
d'après J. Euk. Microbiol. 2009

Pas de cytochrome
Production d'H₂, de CO₂, d'acétate et d'ATP
Cycle de Krebs incomplet

Structure à 2 membranes
Perte de l'ADNmt
Capable de former les complexes Fe-S

Bilan :

- ✓ Origine unique des mitochondries
- ✓ Évolution complexe par de nombreux évènements indépendants de perte ou de réduction de gènes.
- ✓ Pertes et gains de caractères sont des traits aléatoires, non orientés, de l'évolution des eucaryotes rendant difficile la détermination de la première cellule eucaryote qui a réalisé l'endocytobiose.

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.3.1 Une origine unique des mitochondries mais plusieurs pertes secondaires.

II.3.2 Les plastes des Plantae : l'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie .

A. L'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie

B. L'hôte de la cyanobactérie symbiotique

Argumenter une homologie de structures ou de gènes → nécessité d'une démonstration phylogénétique.

Analyses moléculaires soutiennent fortement l'hypothèse d'une homologie entre le plaste des Plantae et la cellule cyanobactérienne.

Cette hypothèse est étayée par trois arguments principaux :

Phyl 3: Arbre des eucaryotes fondé sur l'analyse de 258 gènes concaténés. (modifié d'après Burki et coll., 2012, Pawlowski, 2013) in Tout-En-Un, Dunod, 2014

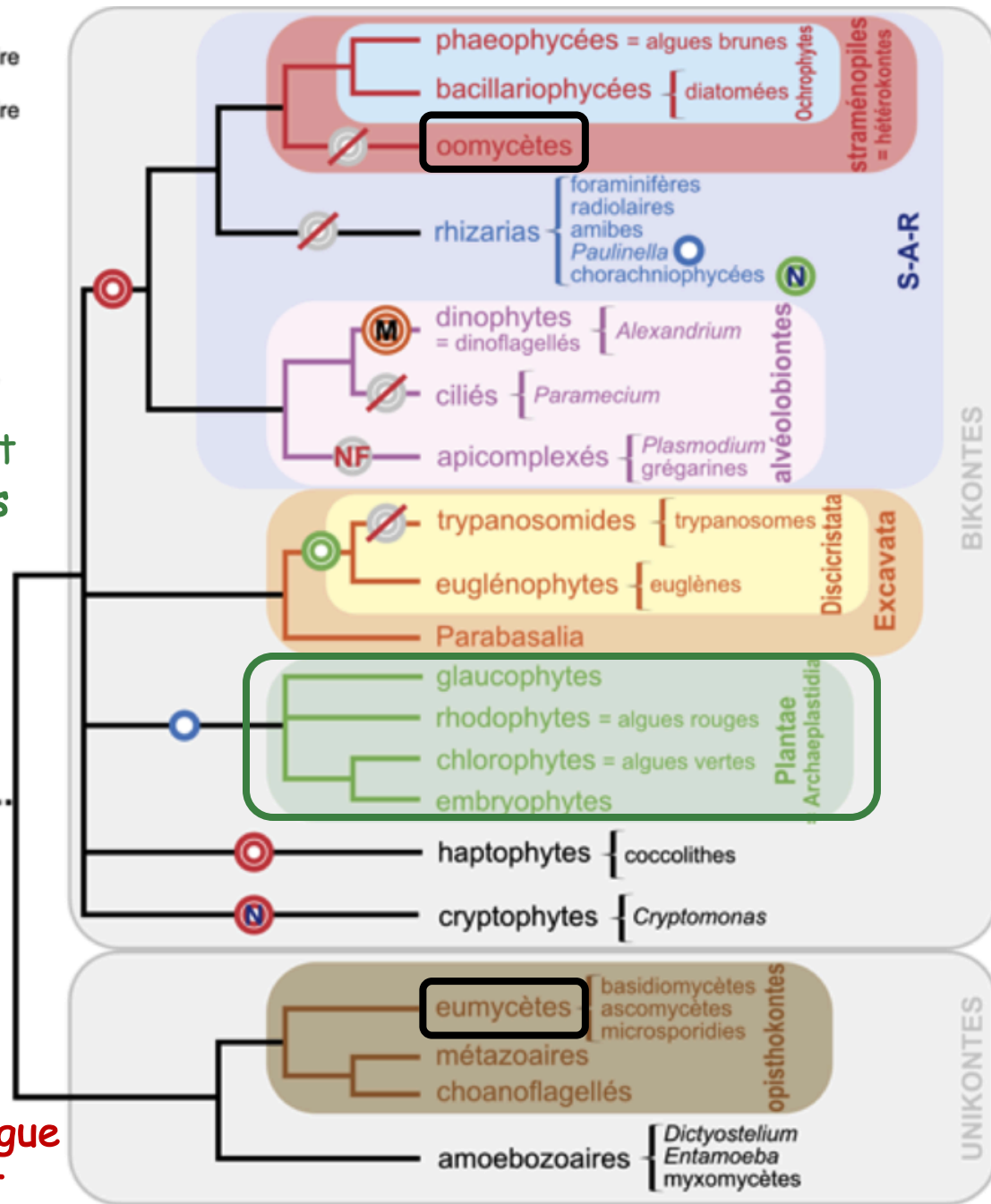
-  endosymbiose primaire
-  endosymbiose secondaire d'une algue verte
-  endosymbiose secondaire d'une algue rouge
-  endosymbiose tertiaire
- N** nucléomorphe
- M** événements multiples de pertes et gains
-  perte des plastes (sauf exceptions)
- NF** plastes non fonctionnels

Analyses moléculaires soutiennent hyp d'une homologie entre plastes des Plantae et CyanoB

3 arguments

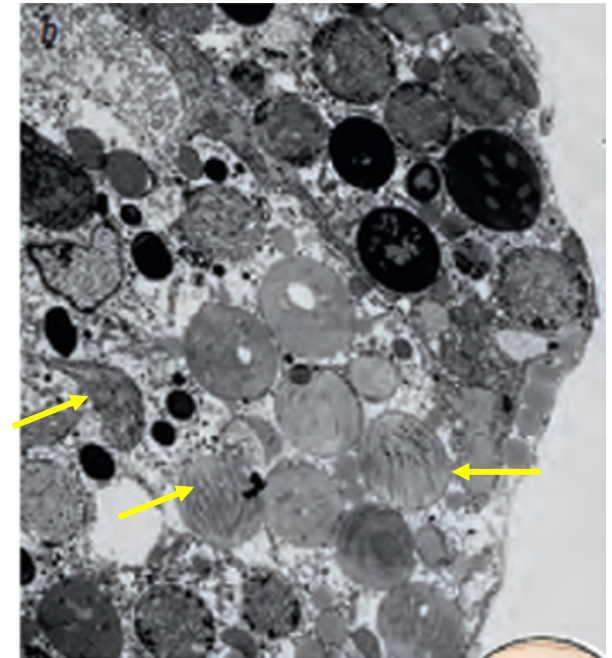
- ✓ Monophylie de l'ensemble des Plantae
- ✓ Monophylie des plastes de Plantae
- ✓ Gènes plastidiaux des plantae = groupe frère avec les gènes de cyanobactéries

Analyses délicates à cause du dialogue symbiotique gènes nucl / gènes bact



Les arguments fonctionnels

- ✓ cyanoB diazotrophes en symbiose avec divers grp végétaux
- ✓ Utilisation temporaire de plastides ingérés dans le cytoplasme d'une cellule hôte (*Elysia chlorotica*).



Elisia karki, un gastéropode sans coquille, se convertit en végétal photosynthétique temporaire en conservant dans ces cellules les plastides issues de l'algue verte *Penicillium capitatus* qu'il est ici en train de manger. Ces plastides piégées (b x 1000) continuent à fonctionner pendant plusieurs mois au bénéfice du gastéropode car son génome a acquis des gènes de l'algue nécessaires à l'entretien des plastides.

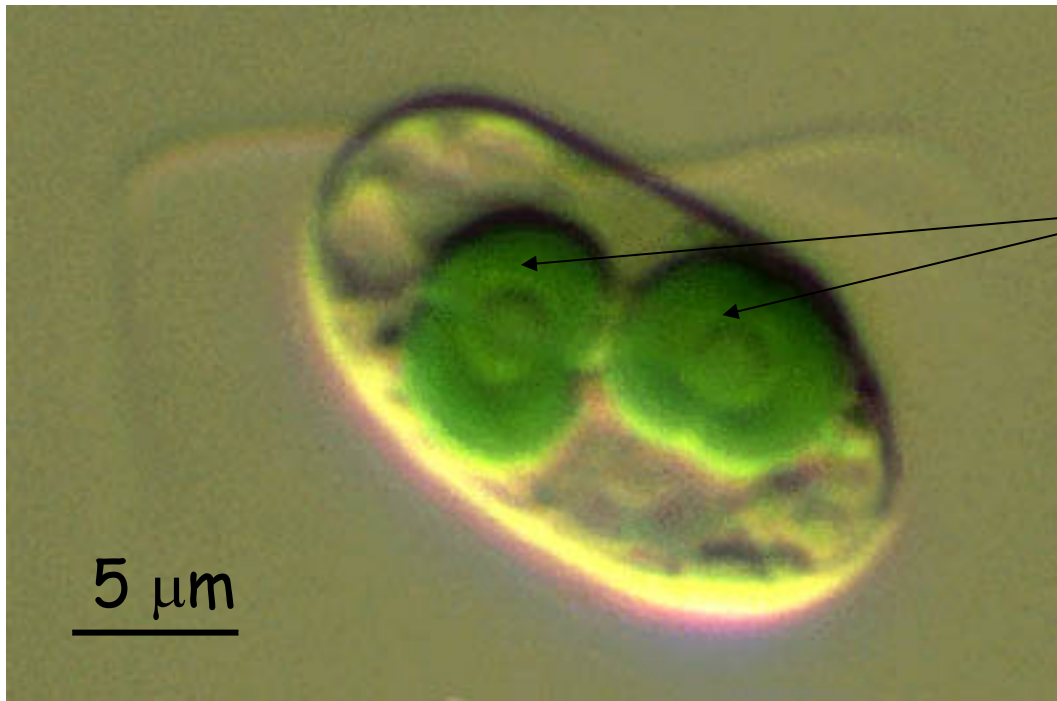
Similarités moléculaires CyanoB / Euc:

- ✓ Chl a, caractéristique de tous les plastes eucaryotes uniquement présente chez les cyanobactéries.
- ✓ Plastes et cyanoB présentent 2 photo Σ différents.

Gain et perte de la chl b et des phycobiliprotéines ont sans doute accompagné l'endocytobiose.

- ✓ Composit° des cardiolipides des mb de cyanoB = celle des plastes.

La plupart des analyses moléculaires soutiennent l'hypothèse d'une homologie entre le plaste des Plantae et la cellule cyanobactérienne



Cyanelles = plastes
des glaucophytes
entouré par un
peptidoglycane

Cyanophora paradoxa

Les glaucophytes présentent entre les deux membranes plastidiales une concentration élevée de peptidoglycane, principal constituant de la paroi muréique cyanobactérienne.

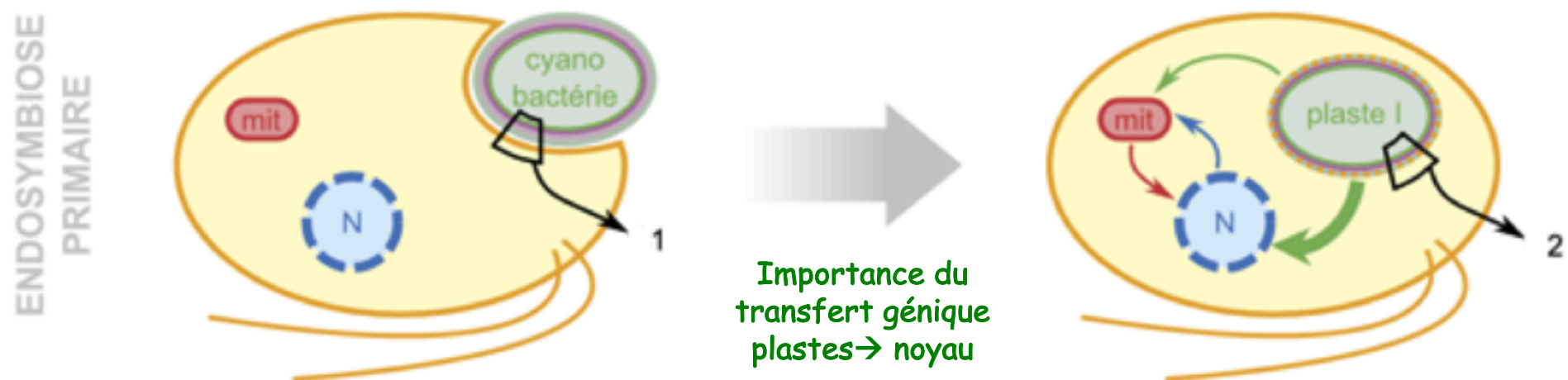
Cyanophora placée en présence d'ampicilline (antibiotique inhibant la synthèse de peptidoglycane) → arrêt de croissance.

Peptidoglycane = vestige chez les glaucophytes et absent chez les autres Plantae. Endocytobiose accompagnée de modifications structurales du symbiote bactérien (= plaste primaire)



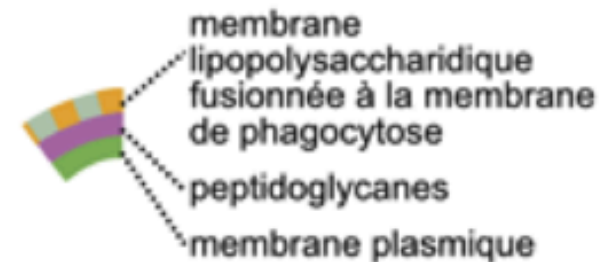
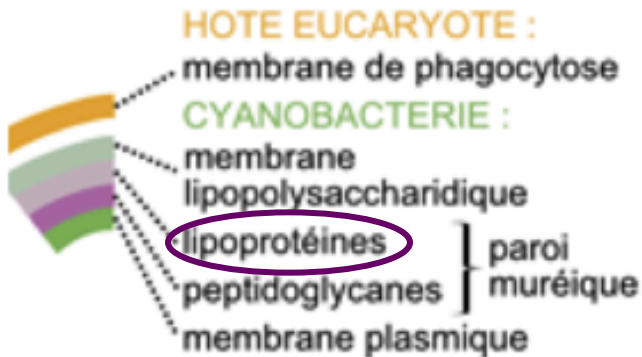
Section observée au MET montrant le flagellé, *Cyanophora paradoxa*, avec deux cyanobactéries dans son cytoplasme. Lorsque plusieurs cyanoB sont présentes elles sont souvent à proximité du noyau de l'hôte.) X20 000.

Phyl 4AC : Origine des plastes par endosymbiose primaire (in Tout-En-Un, Dunod, 2014, modifié)
 Représentation schématisque du mécanisme d'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie par un eucaryote unicellulaire non-phototrophe Les flèches bleues, rouges et vertes indiquent les transferts génétiques entre noyau, mitochondrie et plaste ; leur épaisseur souligne l'importance du transfert génétique. Organisation ultrastructurale schématisée des feuilletts membranaires avant endosymbiose (1), chez un glaucophyte (*Cyanophora paradoxa*) (les lipoprotéines sont ici perdues) (2)



1 AVANT ENDOSYMBIOSE PRIMAIRE (hypothèse)

2 APRÈS ENDOSYMBIOSE PRIMAIRE (cas des glaucophytes)



Bilan :

Les plastes à deux membranes ou plastes primaires ont une origine probablement unique.

Homologie entre le plaste des Plantae et la cellule cyanobactérienne soutient l'idée qu'un unique événement d'endosymbiose a conduit à la mise en place de l'autotrophie chez les Plantae.

Symbiote primaire = cyanobactérie MAIS quelle est la nature de son hôte ?

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.3.1 Une origine unique des mitochondries mais plusieurs pertes secondaires.

II.3.2 Les plastes des Plantae : l'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie .

A. L'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie

B. L'hôte de la cyanobactérie symbiotique

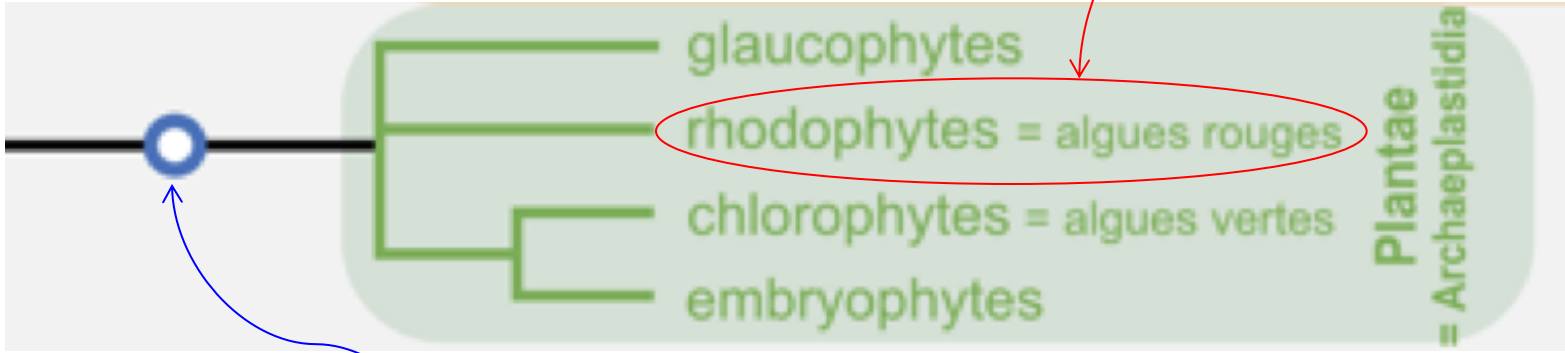
Ancêtre commun aux Plantae ?

Hypothèse: Un unicellulaire hétérotrophe flagellé ayant des mitochondries et capable de « phagocytose ».

Ingestion d'une cyanoB dans une vacuole de phagocytose mais sans digestion avec établissement d'une relation symbiotique avec la cellule-hôte.

De nombreuses lignées eucaryotes
comportent des unicellulaires flagellés
mais

Absence de
flagelle →
Perte IIaire



Ancêtre commun aux plantae =
unicellulaire flagellé:

- ✓ ayant des mitochondries
- ✓ capable de phagocytose

Hypothèse explicative:

phagocytose d'une cyanB par le flagellé, sans digest° et
établissement d'une relat° symbiotique → dialogue noyau-
mitochondrie-plastes lié à la redondance d'informat° génétiques.

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.3.1 Une origine unique des mitochondries mais plusieurs pertes secondaires.

II.3.2 Les plastes des Plantae : l'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie.

II.3.3 Des endosymbioses successives à l'origine de « poupées russes cellulaires »

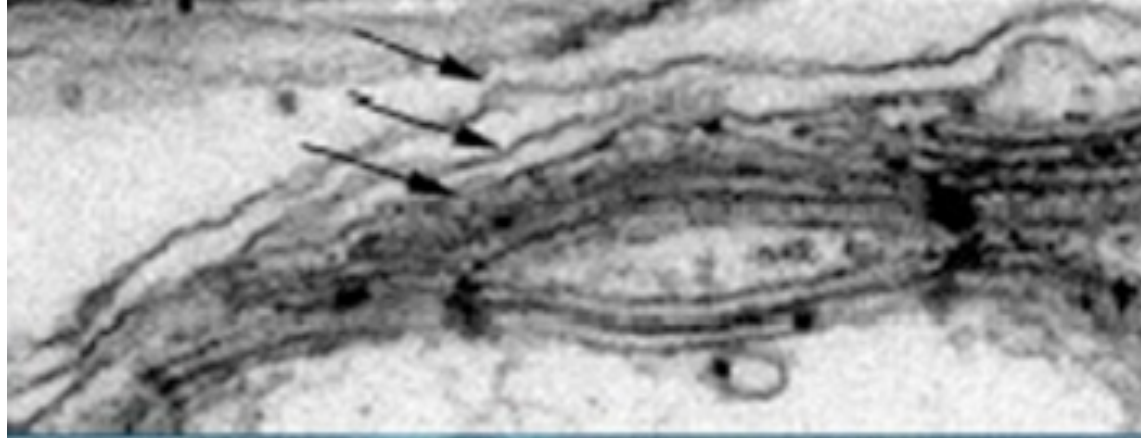
A. La théorie de l'endosymbiose secondaire

B. Des évènements d'endosymbiose secondaires indépendants

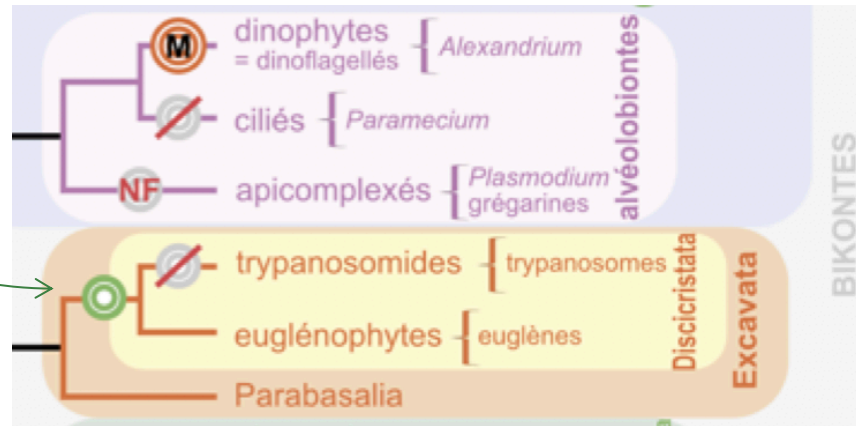
C. Une seconde endosymbiose primaire chez les eucaryotes ?

Existence de plastes à 4 mbres chez les straménopiles (Fucus, diatomées) et certains alvéolobiontes (haptophytes, apicomplexés..) et de plastes à 3 mbres (euglénophytes (Excavata), dinophytes (Alvéolobionte) → évolution indépendante de cet organite dans ces groupes.

Les 3 membranes entourant le stroma chloroplastique d'un euglène



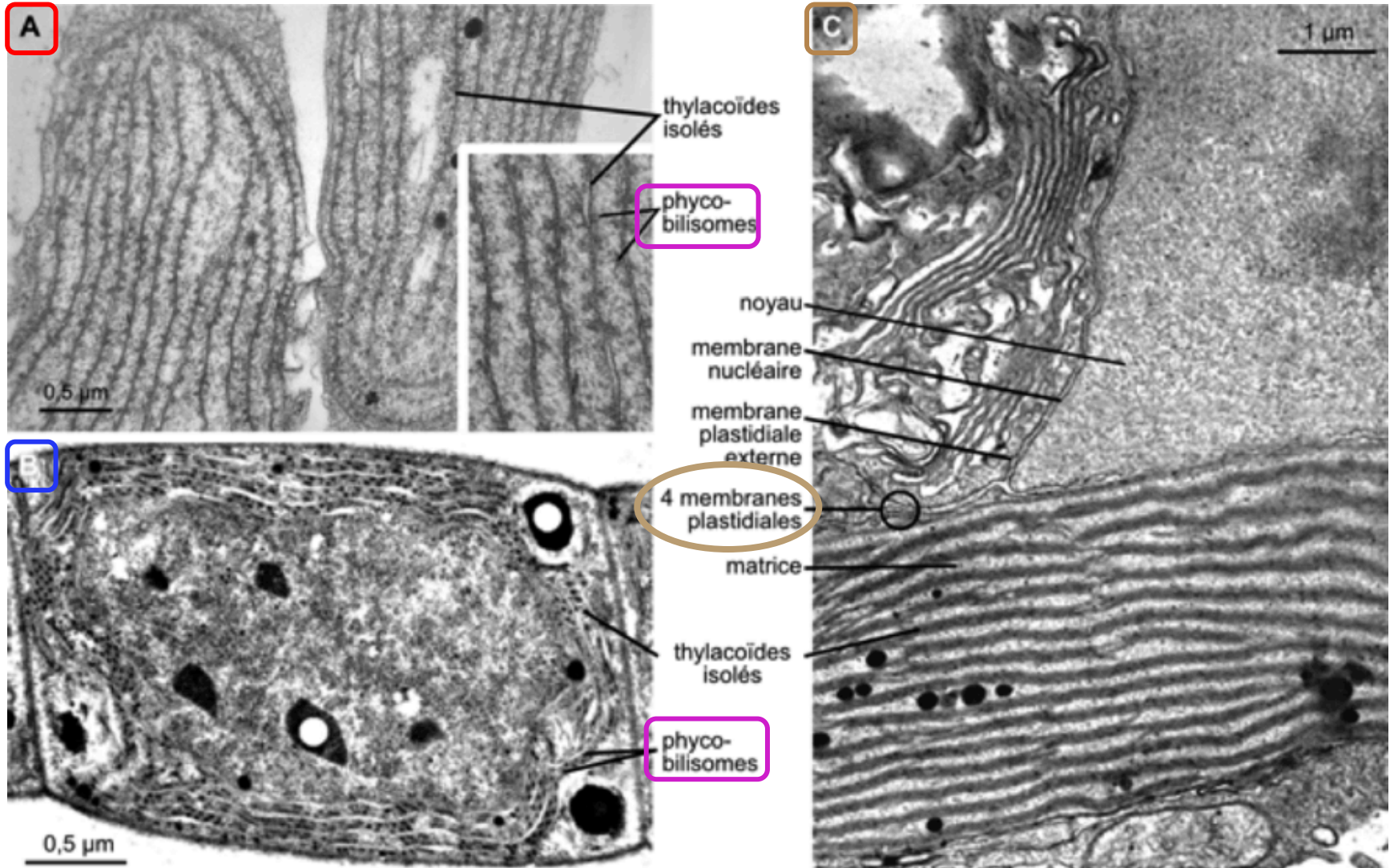
Endosymbiose IIaire

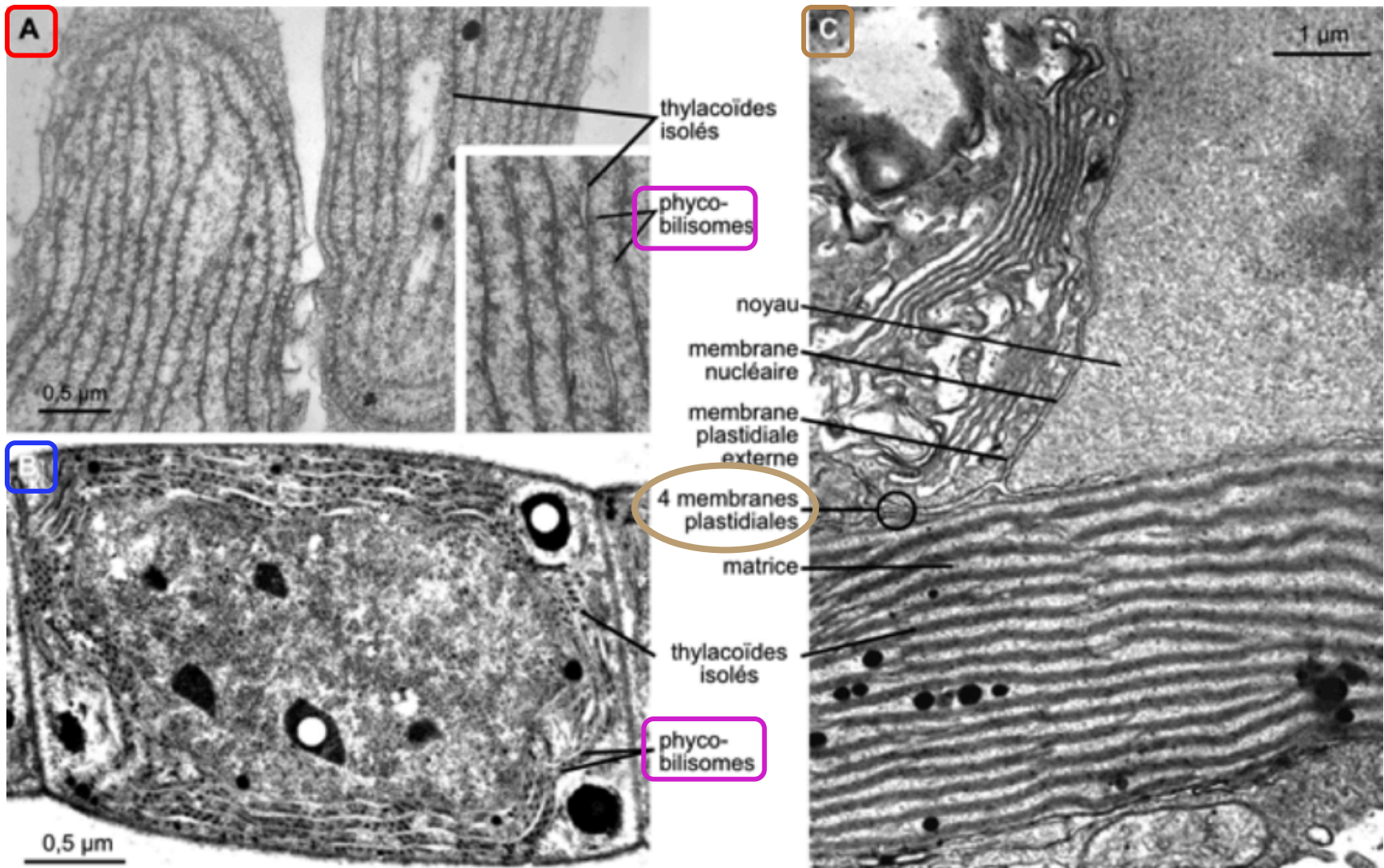


Théorie de l'endosymbiose secondaire formulée par Sarah GIBBS en 1978
 → plastes à 4 membranes dérivent de l'endocytobiose par un eucaryote d'une algue contenant déjà une cyanoB symbiotique

Phyl 5: Ultrastructure des plastes en microscopie électronique à transmission (MET)

A algue rouge *Polysiphonia* sp. (Rhodophyta, Plantae) ; **B** *Oscillatoria splendida* (Cyanobacteria, Eubacteria) ; **C** algue brune *Chorda filum* (Phaeophyta, Ochrophyta). (Clichés fournis par (A) : C. Lichlé, Ecole Normale Supérieure, Paris, (B) : J.C. Thomas, Ecole Normale Supérieure, Paris et (C) : modifié d'après Bouck, 1965) in Tout-En-Un, Dunod, 2014





Mb plastidiale la plus ext formée d'un REG en continuité avec l'env. nucl = mb de la cellule hôte. Mb située dessous = algue eucaryotique d'origine symbiotique et les deux plus internes = plaste Iaire de l'algue eucaryote.

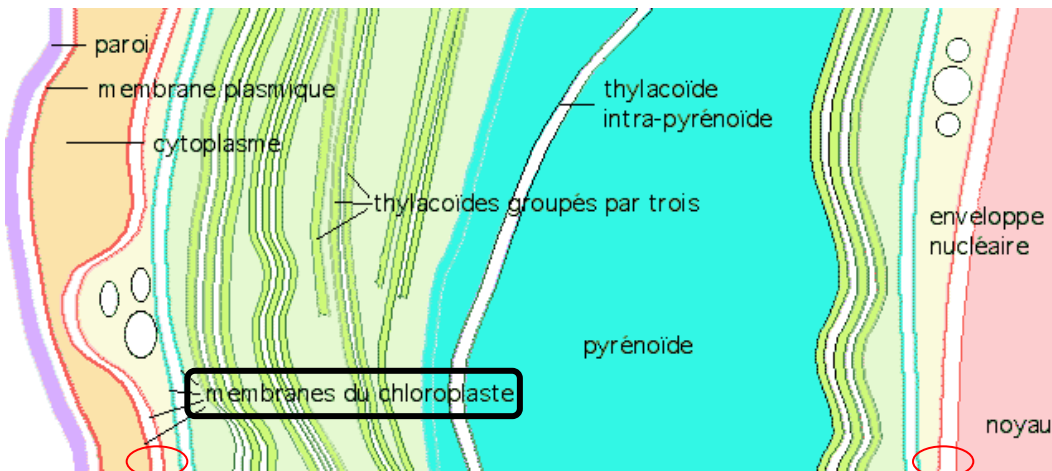
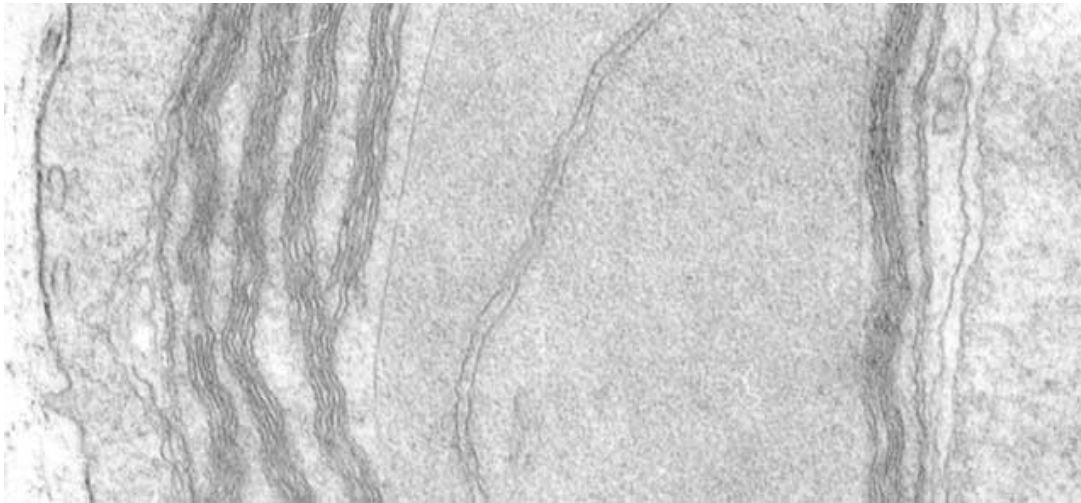
Algue brune

Les thylacoïdes sont associées par trois.

Un thylacoïde traverse le pyrénnoïde.

L'enveloppe du chloroplaste est formée de quatre membranes.

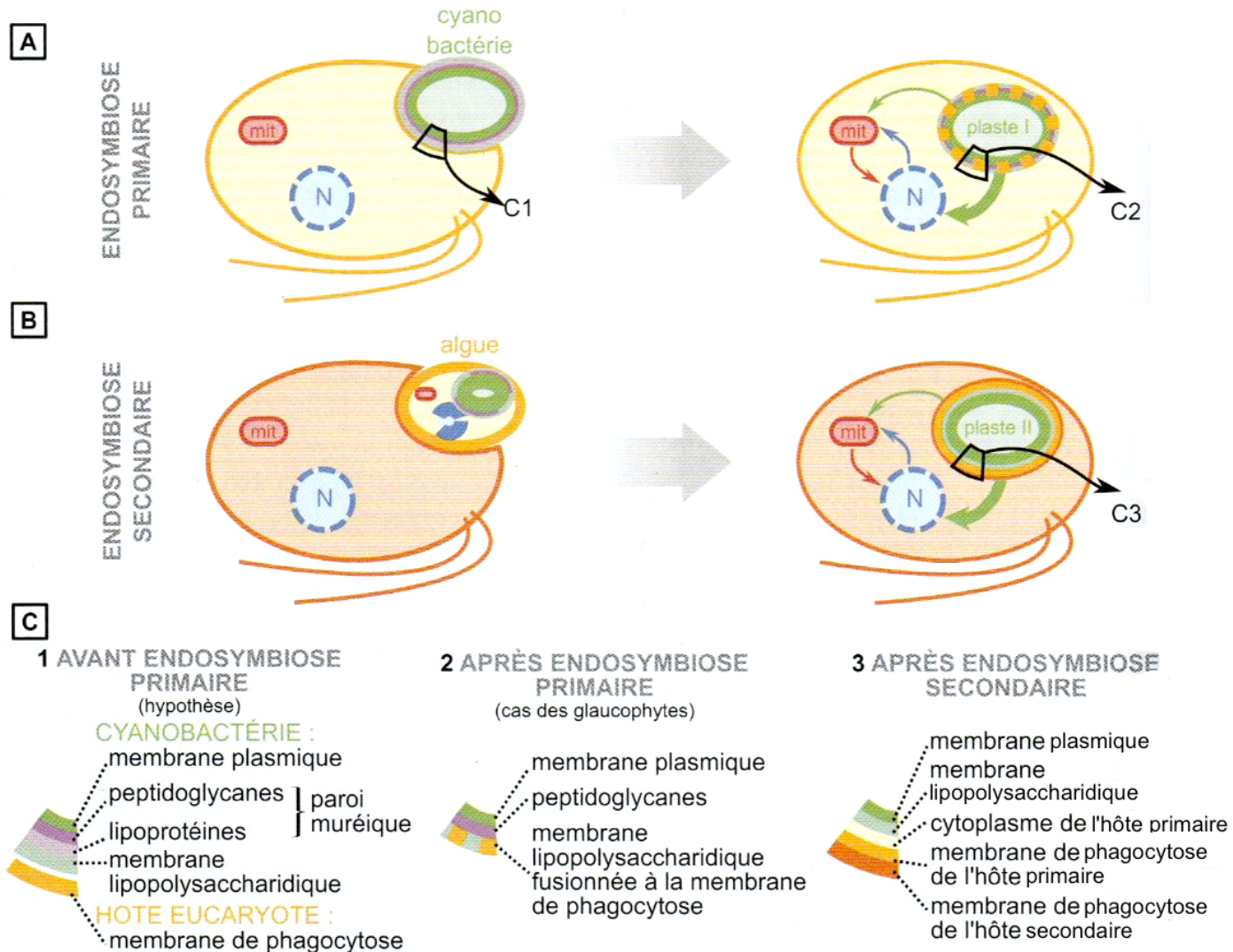
Les deux plus internes (en bleu) correspondent à l'enveloppe directe du chloroplaste, les deux plus externes (en rouge) sont en continuité avec l'enveloppe nucléaire.



REG présent sur la mb ext du plaste

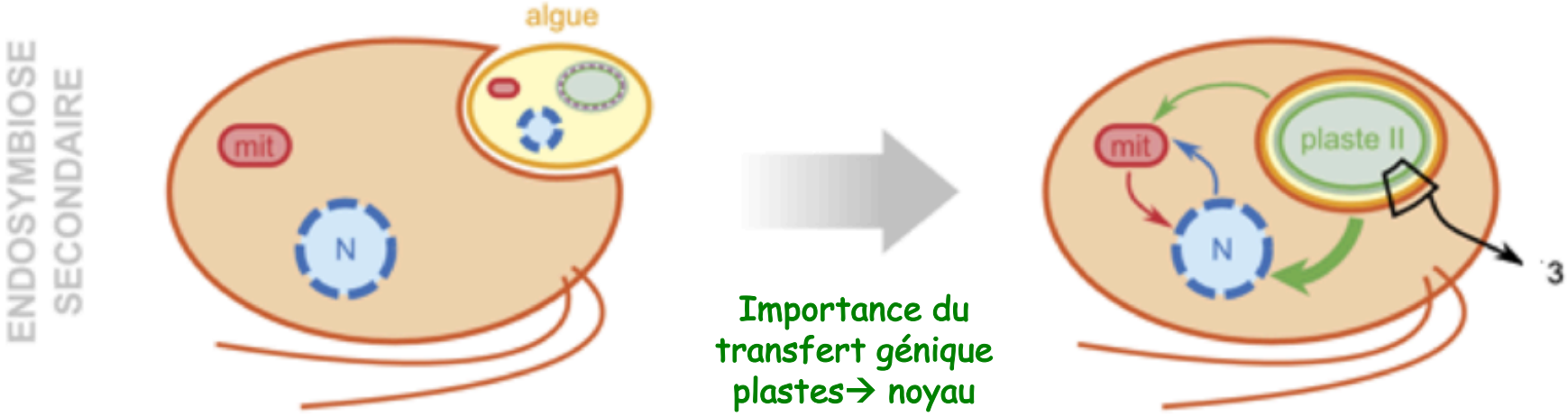
Phyl 4: Origine des plastes par endosymbiose primaire et secondaire (in Tout-En-Un, Dunod, 2022)

Représentation schématisque des mécanismes d'endosymbiose primaire (A) d'une cyanobactérie par un eucaryote unicellulaire non phototrophe, et d'endosymbiose secondaire (B) d'une algue eucaryote phototrophe par un eucaryote non-phototrophe. Les flèches bleues, rouges et vertes indiquent les transferts génétiques entre noyau, mitochondrie et plaste ; leur épaisseur souligne l'importance du transfert génétique. (C) Organisation ultrastructurale schématisée des feuilletts membranaires avant endosymbiose primaire (C1) chez un glaucophyte (*Cyanophora paradoxa*) (les lipoprotéines sont ici perdues), après (C2) et après endosymbiose secondaire



Phyl 4BC : Origine des plastes par endosymbiose secondaire (in Tout-En-Un, Dunod, 2014, modifié)

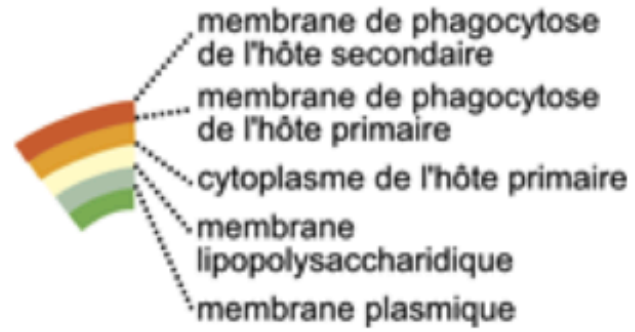
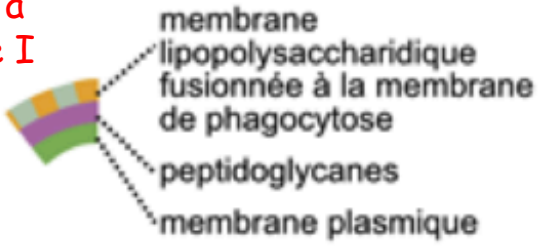
Représentation schématique des mécanismes d'endosymbiose secondaire d'une algue eucaryote phototrophe par un eucaryote non-phototrophe. Les flèches bleues, rouges et vertes indiquent les transferts génétiques entre noyau, mitochondrie et plaste ; leur épaisseur souligne l'importance du transfert génique. Au-dessous, l'organisation ultrastructurale schématisée des feuilletts membranaires après endosymbiose primaire chez un glaucophyte (*Cyanophora paradoxa*) (2) et après endosymbiose secondaire (3).



2 APRÈS ENDOSYMBIOSE PRIMAIRE
(cas des glaucophytes)

3 APRÈS ENDOSYMBIOSE SECONDAIRE

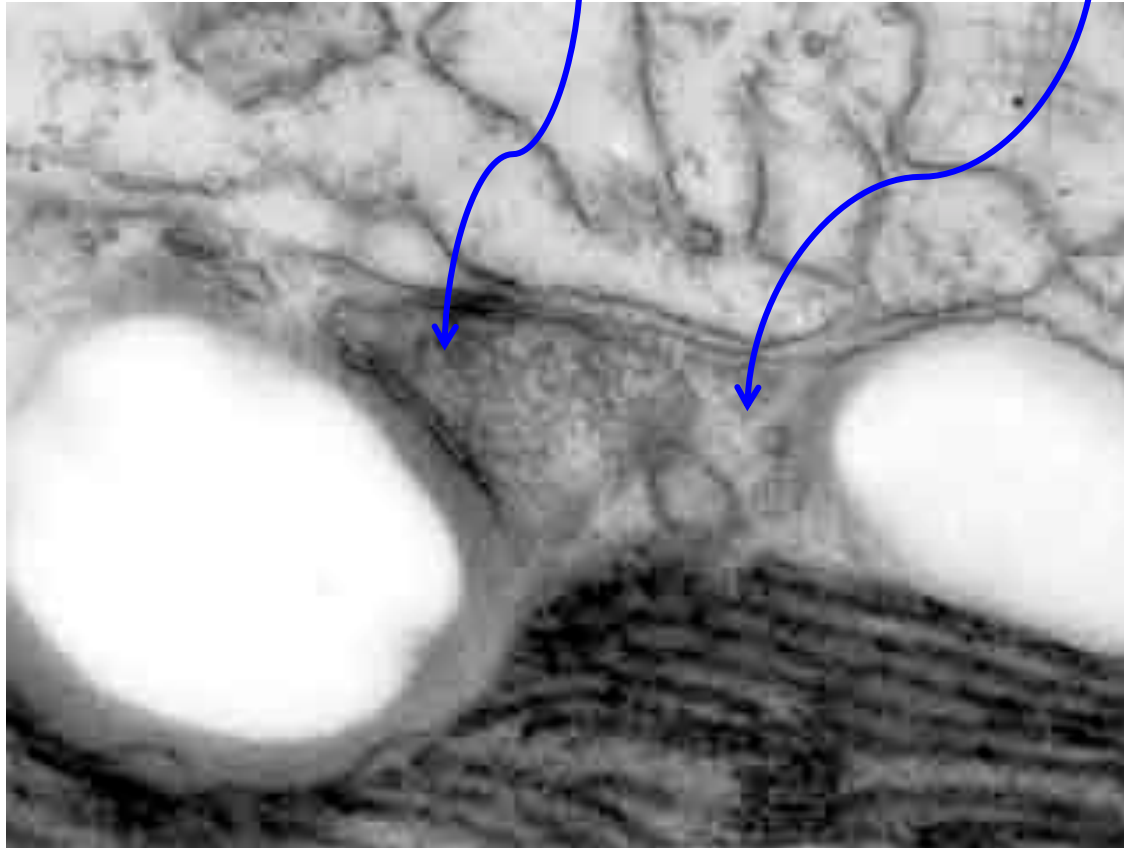
Lipoprotéines perdues suite à l'endosymbiose I



Cryptophyte

Nucléomorphe

Espace périplastidial



Nucléomorphe (au centre) entre les deux membranes internes du chloroplaste (peu visibles) et les deux membranes externes. (Cliché : Christiane Lichtlé, Laboratoire "Organismes photosynthétiques et environnement, ENS)

Hyp: régress° du cytoplasme et du noyau de l'algue symbiotique lors de l'endocytobiose

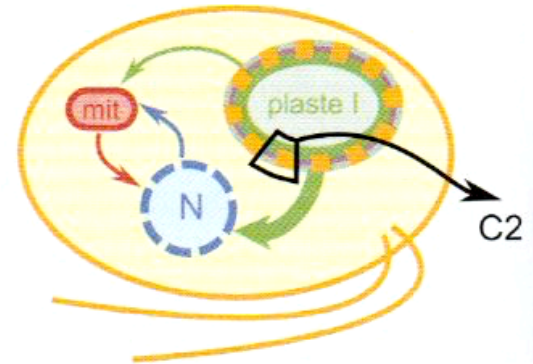
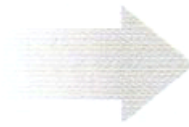
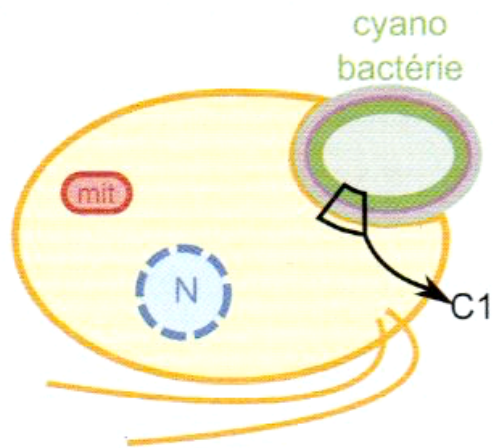
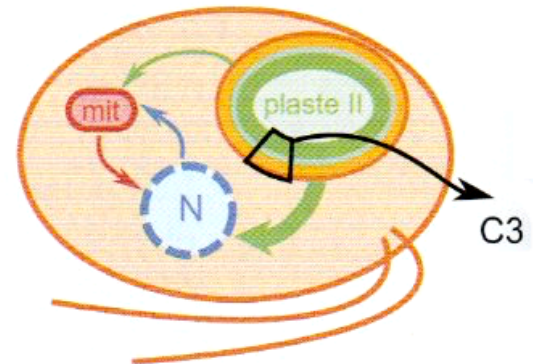
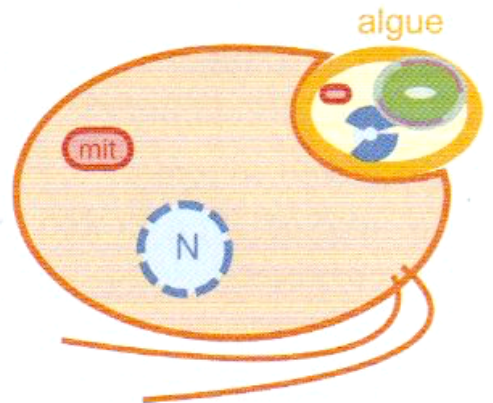
Autres arguments viennent étayer cette hypothèse :

Nombreuses algues endosymbiotiques : associations avec les cnidaires (chlorelles (chlorophytes), xanthelles (dinophytes)).

Nucléomorphe des cryptophytes constitué de 3 petits chromosomes : structure très compacte, plupart des gènes = gènes de « ménage », entretien du génome mais incapables de gérer d'autres fonctions.

Génome du nucléomorphe variable selon les clades étudiés → évolution convergente liée à la symbiose entraîne une compaction du génome du symbionte dont l'intensité varie selon « l'organisation génétique » de son hôte.

Génome du plaste s'apparente au génome cyanobactérien.

A**ENDOSYMBIOSE
PRIMAIRE****B****ENDOSYMBIOSE
SECONDAIRE****C**

**1 AVANT ENDOSYMBIOSE
PRIMAIRE**
(hypothèse)

CYANOBACTÉRIE :

membrane plasmique
peptidoglycanes } paroi
lipoprotéines } muréique
membrane
lipopolysaccharidique

HÔTE EUCARYOTE :

membrane de phagocytose

**2 APRÈS ENDOSYMBIOSE
PRIMAIRE**
(cas des glaucophytes)

membrane plasmique
peptidoglycanes
membrane
lipopolysaccharidique
fusionnée à la membrane
de phagocytose

**3 APRÈS ENDOSYMBIOSE
SECONDAIRE**

membrane plasmique
membrane
lipopolysaccharidique
cytoplasme de l'hôte primaire
membrane de phagocytose
de l'hôte primaire
membrane de phagocytose
de l'hôte secondaire

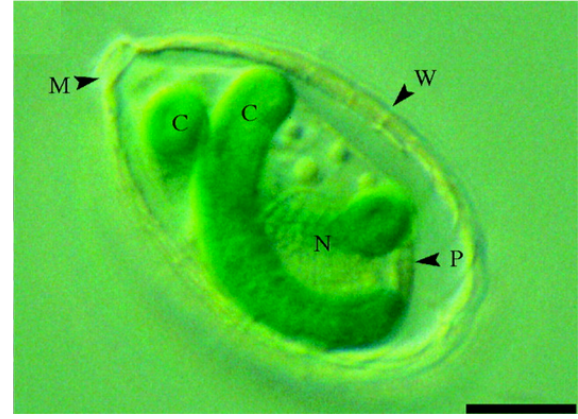
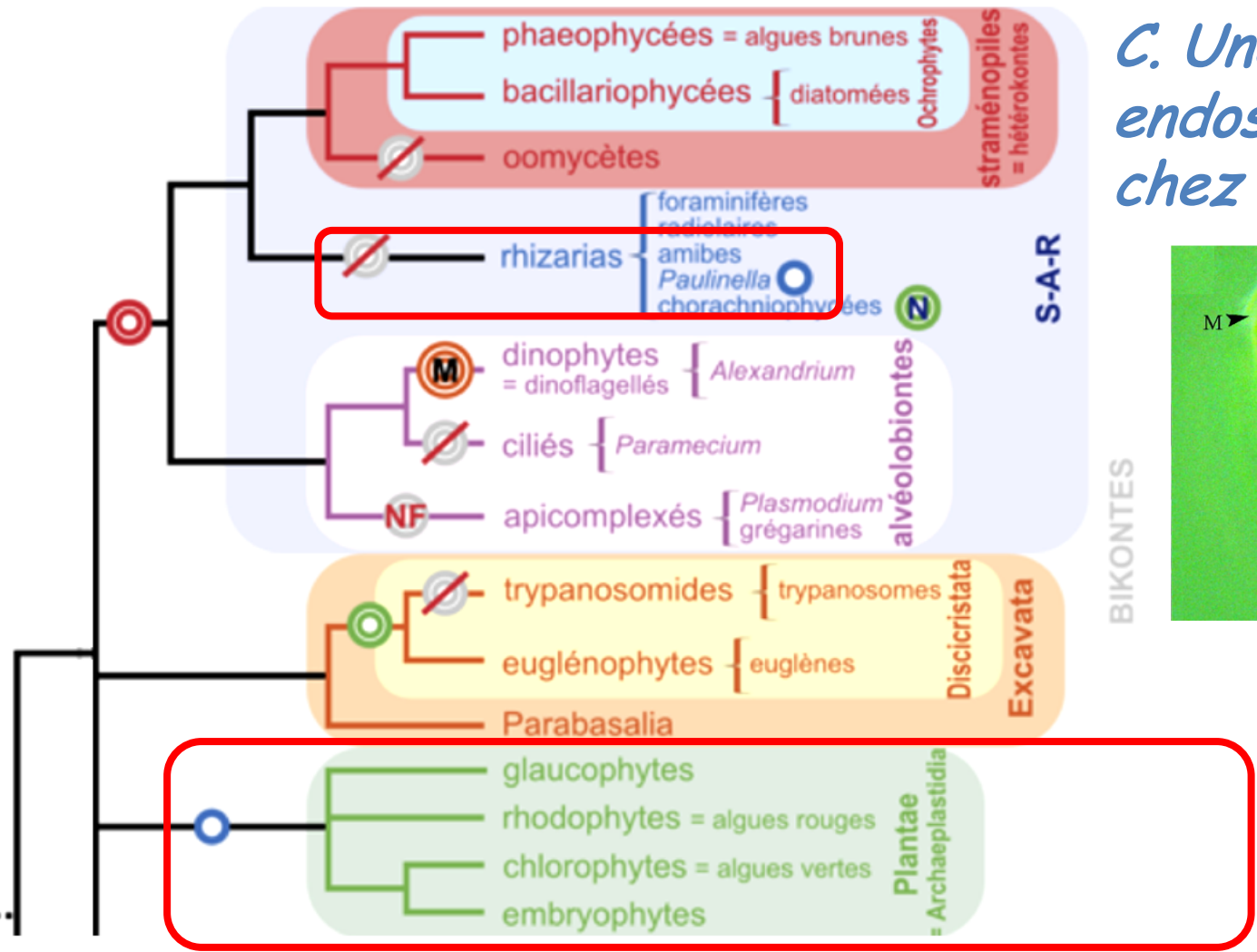
B. Des évènements d'endosymbiose secondaires indépendants

Arbre des eucaryotes (figure Phyl 3) : des endocytobioses IIaires ont eu lieu de manière récurrente dans différents taxons.

Exple des Euglénophytes ou Dinophytes :

- plastes à 3 membranes → endosymbiose IIaire du plaste suivie d'une régression de l'une des membranes.
- mode trophique particulier, la **myzocytose** = **phagocytose des micro-eucaryotes sans consommer leur membrane plasmique** qui est rejetée. Ingestion dans une vacuole, non digérée → mise en place possible d'une endocytobiose.
- Si la proie est photosynthétique, ces dinophytes utilisent leurs plastes à leur profit.

C. Une seconde endosymbiose Iaire chez les eucaryotes ?



5 μm

- endosymbiose primaire
- endosymbiose secondaire d'une algue verte
- endosymbiose secondaire d'une algue rouge
- endosymbiose tertiaire

- N** nucléomorphe
- M** événements multiples de pertes et gains
- / perte des plastes (sauf exceptions)
- NF** plastes non fonctionnels

C. Une seconde endosymbiose primaire chez les eucaryotes ?

Endosymbiose Iaire = évènement unique qui caractérise les Plantae.

Paulinella, eucaryote hétérotrophe (rhizaria) détruit ce dogme.

P. chromatophora contient 2 structures réniformes ou chromatophores qui :

- ✓ dérivent d'une cyanoB symbiotique par endosymbiose primaire mais
- ✓ Phylogénies moléculaires montrent que ce symbiote # des cyanoB à l'origine du plaste de la lignée verte

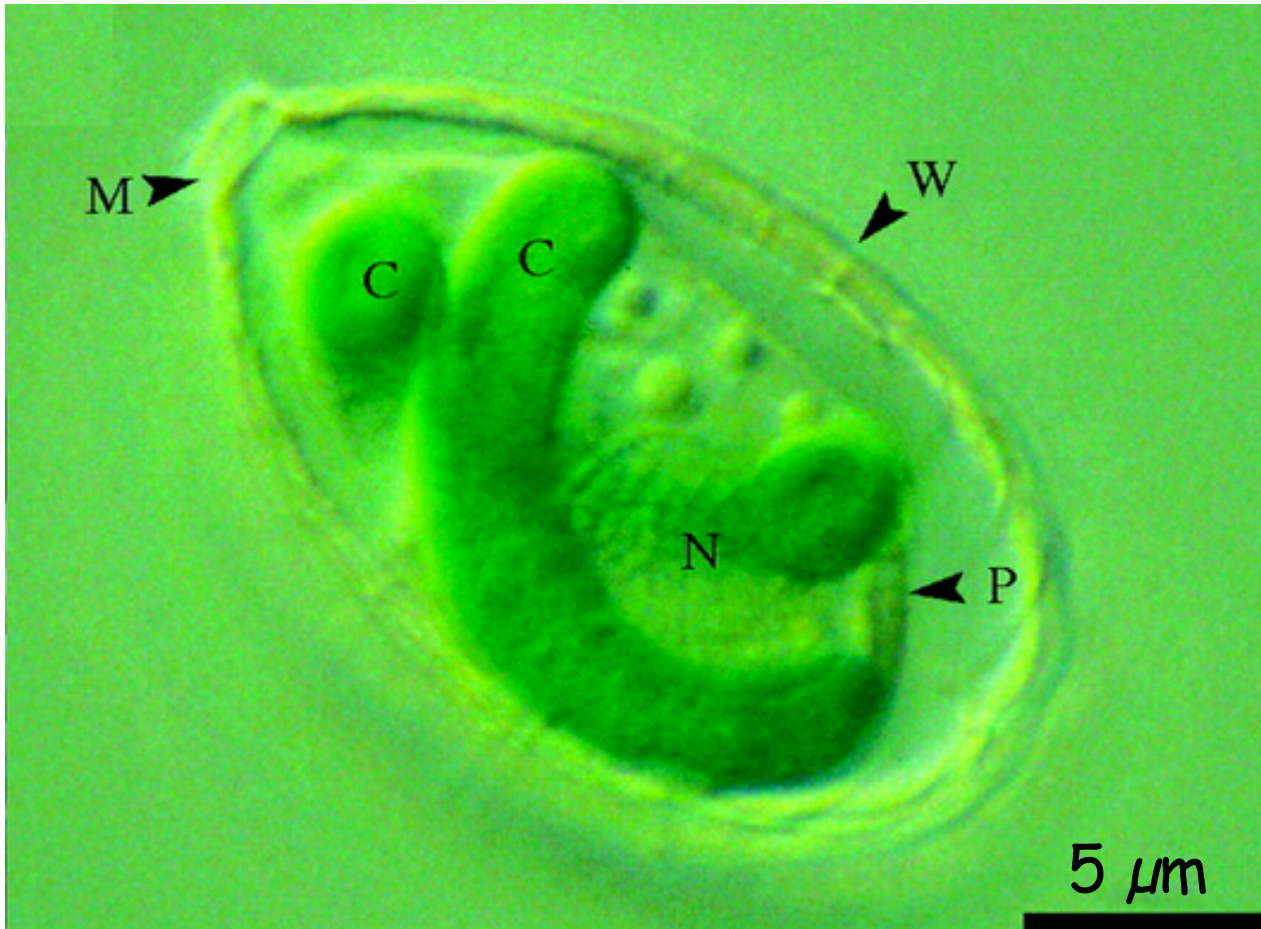
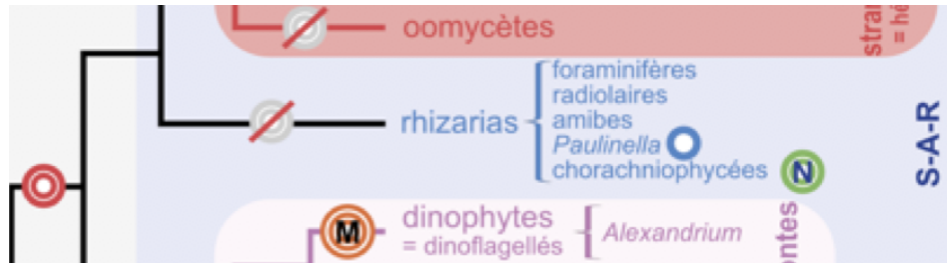
Chromatophores = plastes qui dérivent d'une endosymbiose primaire

Plantae et rhizarias étant distants phylogénétiquement →

Acquisit° de l'autotrophie par endocytobiose d'un plaste primaire pourrait avoir eu lieu deux fois au cours de l'évolution des Eucaryotes.

Paulinella chromatophora, Eucaryote hétérotrophe du groupe des rhizarias

Light microscopic image (differential interference contrast). C, chromatophore; M, mouth opening; N, nucleus; P, plasma membrane and W, cell wall composed of silica Scale bar: 5 μm



II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.3.1 Une origine unique des mitochondries mais plusieurs pertes secondaires.

II.3.2 Les plastes des Plantae : l'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie .

II.3.3 Des endosymbioses successives à l'origine de « poupées russes cellulaires »

II.3.4 La coévolution entre la cellule eucaryote et ses organites

Diversité et gd fréquence des symbioses chez les eucaryotes → diversité d'inter relations génétiques entre les partenaires.

Endosymbioses mitochondriales et plastidiales = intégration génétique très sophistiquée → dialogue entre les génomes de l'hôte et des symbiotes.

- ✓ extrême réduct° du génome des plastides
- ✓ gènes plastidiaux « perdus » relocalisés ds le génome nucléaire de l'algue

Grande variabilité de la taille des génomes mitochondriaux :

- ✓ réduction considérable de la taille des ADNmt. Chez *Plasmodium falciparum* (paludisme), génome mitochondrial tout petit, 6kb et 3 gènes fragmentés codant des protéines de la chaîne respiratoire.
- ✓ Au contraire, plupart des Plantae ADNmt > 200 kb, pouvant atteindre 11.000 kb, ce qui dépasse de loin la taille moyenne des génomes eubactériens. Comment interprète-t-on ces variations ?

Augmentation de taille résulte des transferts de gènes endosymbiotiques (EGT) provenant essentiellement du noyau.

Endosymbiose des mitochondries : réductions indépendantes (convergentes) de la taille et de la constitution du génome mitochondrial et des augmentations indépendantes. Perte et gains de caractère sont des traits aléatoires non orientés de l'évolution des eucaryotes.

Pour les plastes, l'endocytobiose s'accompagne systématiquement d'une réduction de leur génome. Majorité des gènes plastidiaux « perdus » relocalisée dans le génome nucléaire de l'algue.

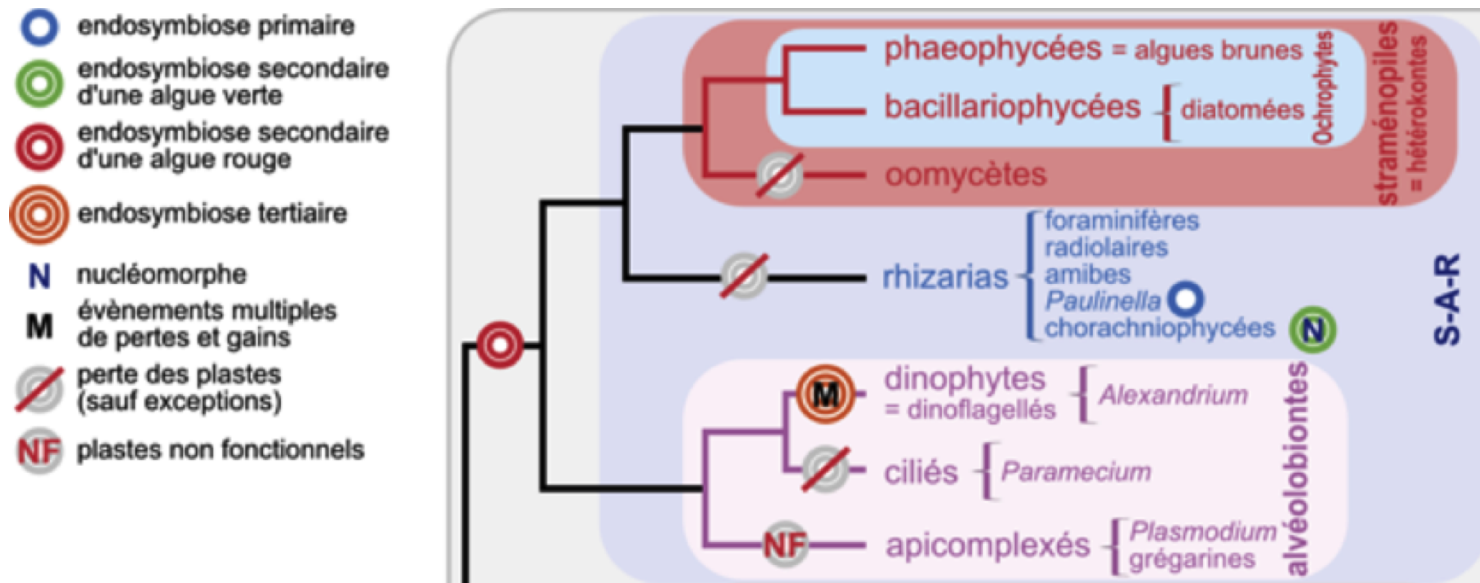
Génome des bicontes = mosaïque génique, associant des gènes archéens, sans doute ancestraux, à des gènes eubactériens qui ont été acquis à maintes reprises en lien avec des endocytobioses multiples, conditionnant ainsi l'évolution de l'autotrophie.

II.3.5 La perte secondaire des plastes

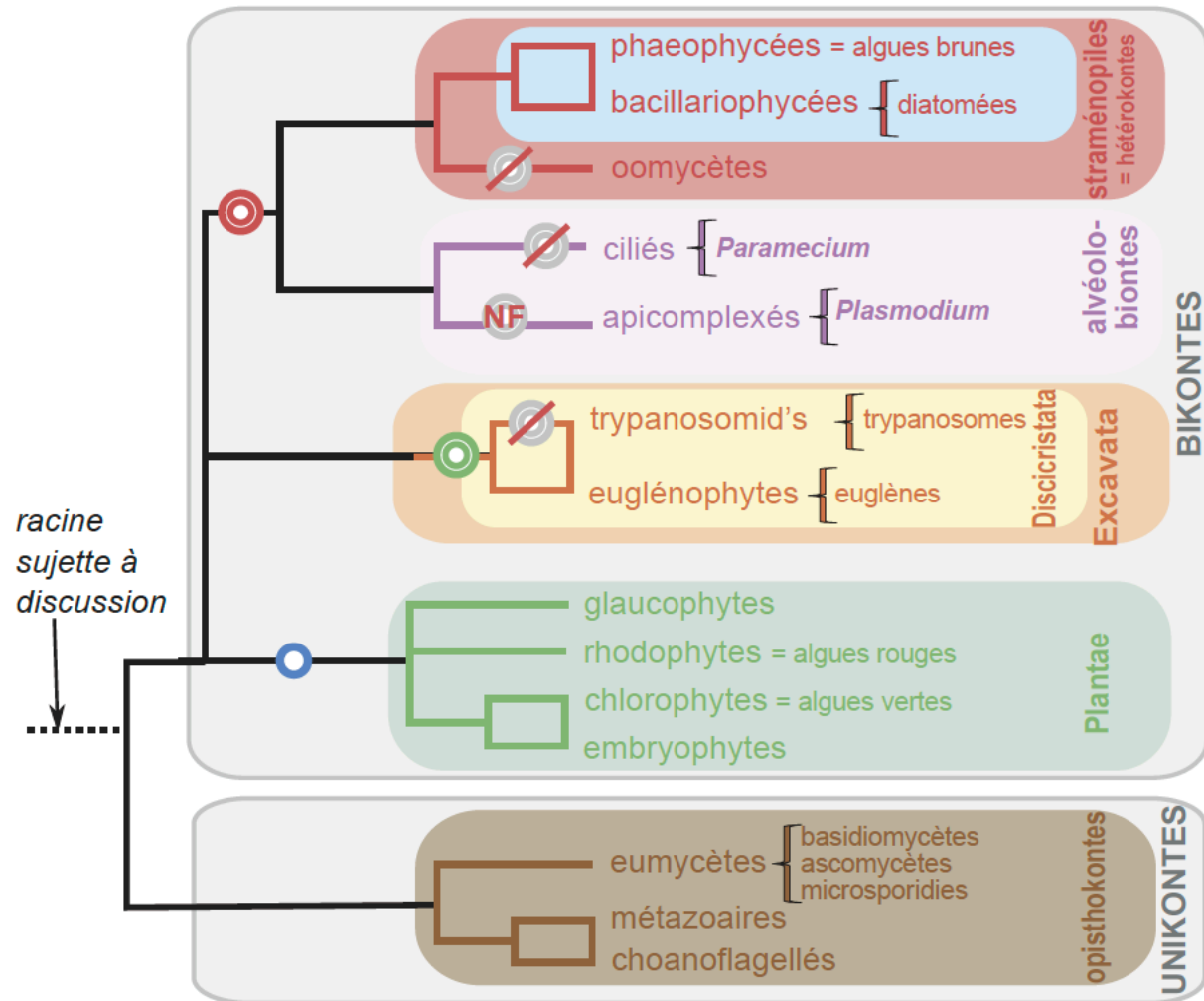
Régression du génome plastidial s'accompagne de modification et/ou disparition d'organites. Perte des plastes argumentée +/- par la phylogénie eucaryote.

Clade SAR, l'endosymbiose IIaire = événement unique via une algue rouge.

- ✓ Nombreux alvéolobiontes avec plastes fortement régressés.
- ✓ Plasmodium (apicomplexés) : présence d'un organite dérivé d'un plaste à 3 membranes mais pas de photosynthèse.
- ✓ Existence de gènes plastidiaux dans le génome des ciliés (*Paramecium*) suggère la présence puis disparition totale du plaste dans ce groupe.
- ✓ Pertes indépendantes chez straménopiles, oomycètes et rhizarias.



Arbre simplifié des eucaryotes (modifié d'après Burki et coll, 2012, Pawlowski, 2013)



deux flagelles différents
 autotrophie au carbone ou hétérotrophie
 plastes à quatre membranes,
 chlorophylles a et c,
 β1-3 glucane (polyoside de réserve)

deux ou quatre flagelles, perdus chez
 les rhodophytes et les angiospermes
 autotrophie au carbone, plastes à deux
 membranes, chlorophylles a et b,
 amidon (polyoside de réserve)

un flagelle unique et propulseur
 hétérotrophie au carbone
 glycogène (polyoside de réserve)
 chitine (polyoside de structure)

- endosymbiose primaire
- endosymbiose secondaire d'une algue verte
- endosymbiose secondaire d'une algue rouge

- ⊘ perte des plastes (sauf exceptions)
- NF plastes non fonctionnels

Evolution réticulée

Régression et perte

Quelques apomorphies cellulaires caractéristiques de trois clades d'eucaryotes

Hétérotrophie probablement primitive chez les eucaryotes et constitue la règle chez les unicontes.

Chez les bicontes, l'apparition de l'autotrophie a suivi des voies multiples liées aux différents types d'endosymbiose.

Réduction secondaire ou disparition des plastes est un événement récurrent dans le clade des alvéolobiontes.

Cette évolution régressive, s'accompagne généralement d'une perte de l'autotrophie.

Bilan : Gains et pertes des plastes sont des événements récurrents, indépendants, qui soulignent l'absence d'orientation des mécanismes évolutifs.

II. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES ET SON INTERPRÉTATION

II.1 LE DEGRÉ DE RÉOLUTION DES ANALYSES PHYLOGÉNOMIQUES

II.2 LA DIVERSITÉ PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUCARYOTES

II.3 L'ORIGINE ENDOSYMBIOTIQUE DE LA CELLULE EUCARYOTE

II.4 LA PLURICELLULARITÉ : CONVERGENCE DE CARACTÈRES ET SIMILARITÉ DE FONCTIONS

Pluricellularité = étape importante de l'évolution des eucaryotes : cellule isolée et autonome → édifice complexe avec coopération intercellulaire.

Nbx lignées pluricell ont une origine phylogénétiquement indépendante .

Si pluricellularité = état ancestral alors passage à l'unicellularité se serait produit un nombre de fois > transition réciproque (unicellularité → pluricellularité) compte tenu de la diversité des unicellul vs pluricell.

Raisonnement par économie d'hypothèses (parcimonie) : unicellularité = état ancestral et pluricellularité = état dérivé, apparu plus de 20 fois, par convergence.

Ex: Ciliés, diatomées comportent des organismes coloniaux pluricellulaires.

II.4 LA PLURICELLULARITÉ : CONVERGENCE DE CARACTÈRES ET SIMILARITÉ DE FONCTIONS

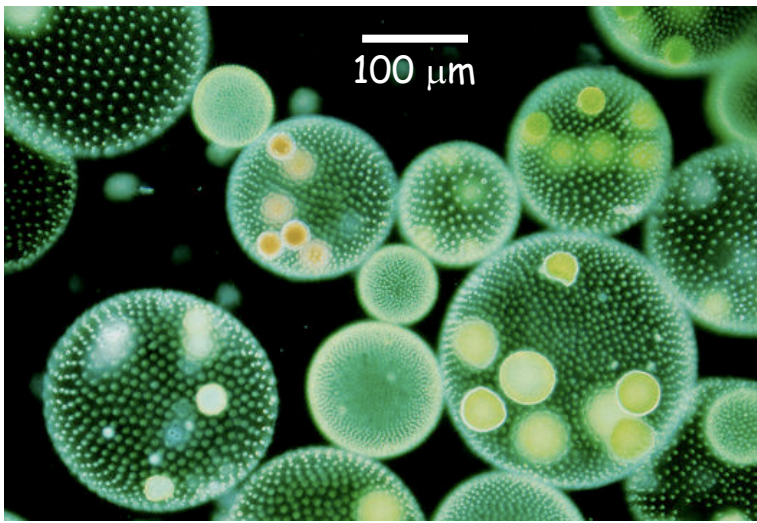
II.4.1 Une diversité d'acquisitions de la MEC (matrice extracellulaire)

Ensemble des lignées pluricellulaires eucaryotes, constituants squelettiques (rigides) (MEC) à prédominance polysaccharidique et de nature très variée (ex.cellulose) vs MEC animale de structure protéique (collagène).

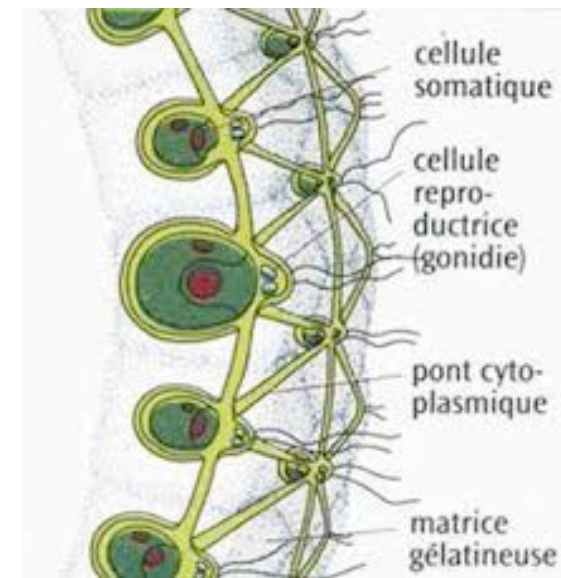
Éléments matriciels (flexibles) également diversifiés, en général polysaccharidiques : pectines (embryophytes), galactanes (rhodophytes), alginates (phéophycées) vs animaux matrice surtout protéique (protéoglycanes).

Eumycètes : paroi en chitine (β 1-4 N-acétylglucosamine).

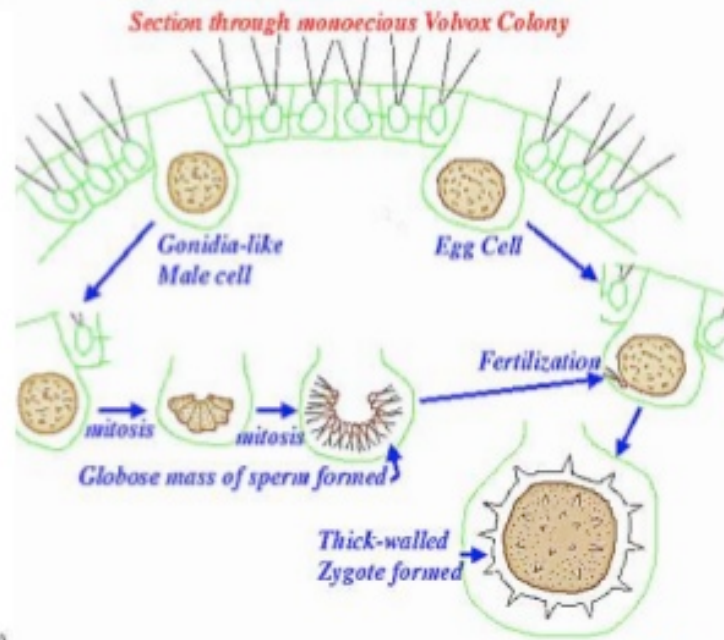
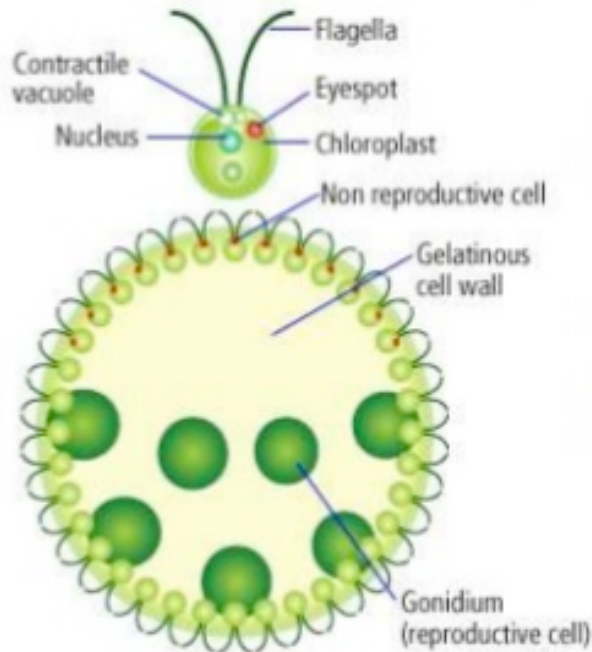
Ces # \rightarrow batterie d'enzymes spécifiques dans chacune des lignées.



agrégats de cellules (algues volvocales, choanoflagellés).



Colonie de Volvox



II.4 LA PLURICELLULARITÉ : CONVERGENCE DE CARACTÈRES ET SIMILARITÉ DE FONCTIONS

II.4.1 Une diversité d'acquisitions de la MEC (matrice extracellulaire)

II.4.2 De la juxtaposition de cellules à la pluricellularité

Nombreux cas d'associations de cellules sous forme de filaments (eumycètes, oomycètes) ou d'agrégats de cellules (volvox)

Levure *Saccharomyces cerevisiae* (ascomycète) unicellulaire MAIS

une transition adaptative vers un état pluricellulaire clonal peut être obtenue expérimentalement = résultat de l'absence de séparation des cellules-filles après la division cellulaire.

Bilan: grande diversité de l'organisation cellulaire et génétique des eucaryotes pluricellulaires.

Vie sous forme de colonies de cellules avec séparation des rôles plus ou moins nette et intégrée inventée de nombreuses fois chez les eucaryotes.

Mécanismes de communication entre cellules eux aussi convergents à grande échelle évolutive.

Bilan : La séparation des êtres vivants en trois grandes unités ou domaines - eucaryotes, eubactéries et archées - est fondée sur l'arbre des **ARN ribosomiques**.

L'existence, à cette échelle du vivant, de nombreux transferts horizontaux de gènes, rend cet arbre non consensuel.

Néanmoins, chaque groupe possède a priori différentes synapomorphies moléculaires, biochimiques mais aussi structurales (organisation des membranes). L'évolution des eucaryotes est marquée par de multiples endocytobioses (ou endosymbioses) qui rendent leur classification complexe.

Le premier événement d'endosymbiose plastidiale, c'est-à-dire la phagocytose d'une cyanobactérie par un eucaryote unicellulaire non-phototrophe, est l'un des mécanismes majeurs qui conduit à l'acquisition de l'autotrophie.

Cependant, de multiples événements ultérieurs d'endosymbiose (secondaire et tertiaire) et de pertes des plastes ont aussi accompagné l'évolution de la cellule eucaryote.

Les mitochondries, issues d'une endosymbiose à partir d'une bactérie α -pourpre, ont une origine unique aussi ancienne que la cellule eucaryote elle-même. L'endocytobiose s'accompagne d'une réduction de l'information génétique des organites, transférée vers le noyau de la cellule hôte.

La pluricellularité des eucaryotes, la spécialisation cellulaire et la communication intercellulaire qui en résultent, ont une origine multiple et, de ce fait, convergente.

III. LES VIRUS FONT-ILS PARTIE DU VIVANT ?

III.1 QU'EST-CE QU'UN VIRUS ?

III.2 LES VIRUS SONT-ILS DES ENTITÉS VIVANTES ?

III.3 LES VIRUS S'INSCRIVENT-ILS DANS UNE CONTINUITÉ ÉVOLUTIVE ?

III.3.1 Présentent-ils une continuité structurale ?

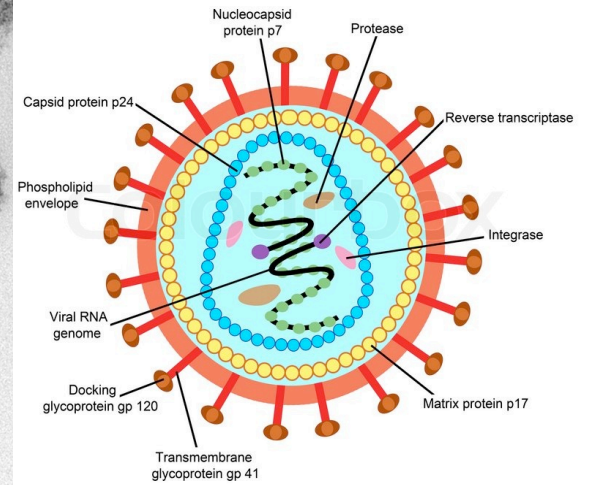
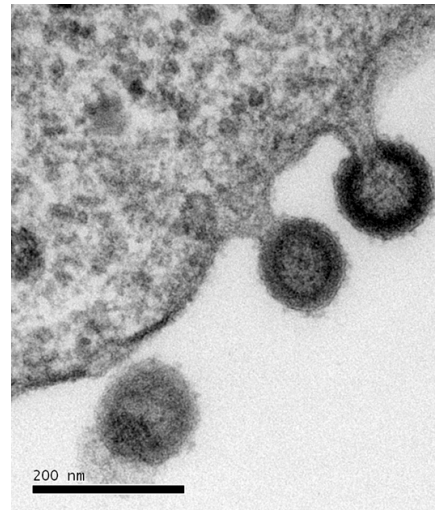
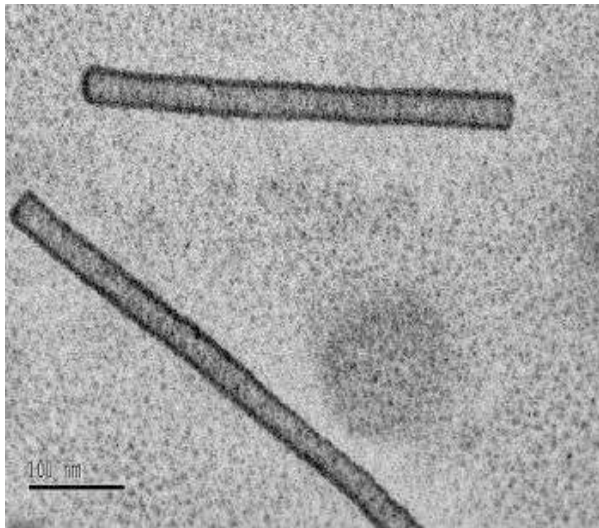
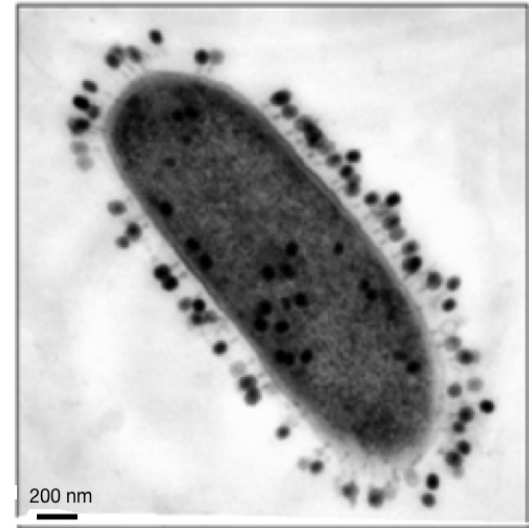
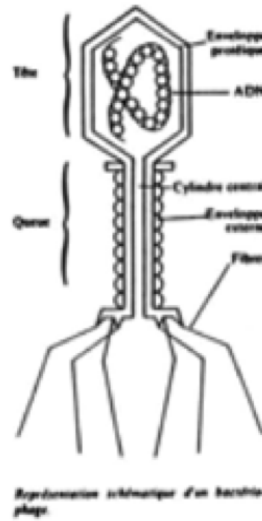
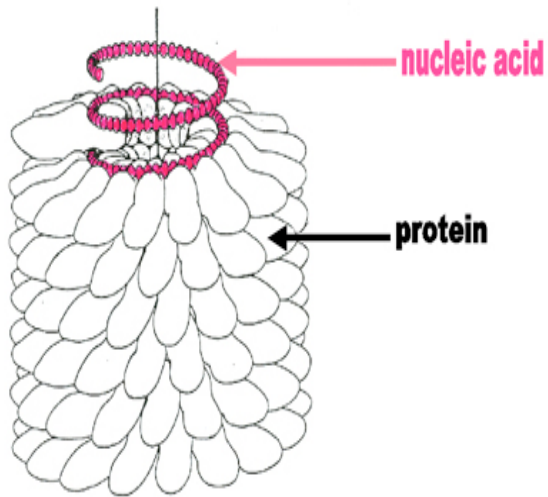
III.3.2 Peut-on les replacer dans une même phylogénie ?

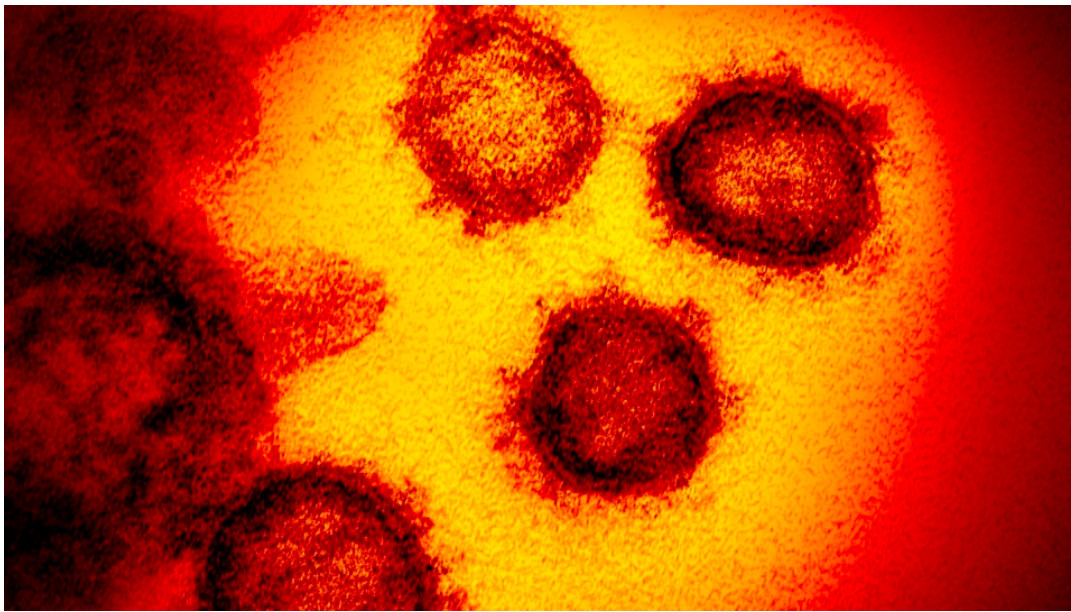
III.4 VIRUS ET BIODIVERSITÉ : UNE HISTOIRE ANCIENNE ?

III.4.1 La recherche d'une coévolution entre virus et hôtes

III.4.2 Simplicité virale signifie-t-elle ancienneté ?

III.4.3 Les virus et la biodiversité





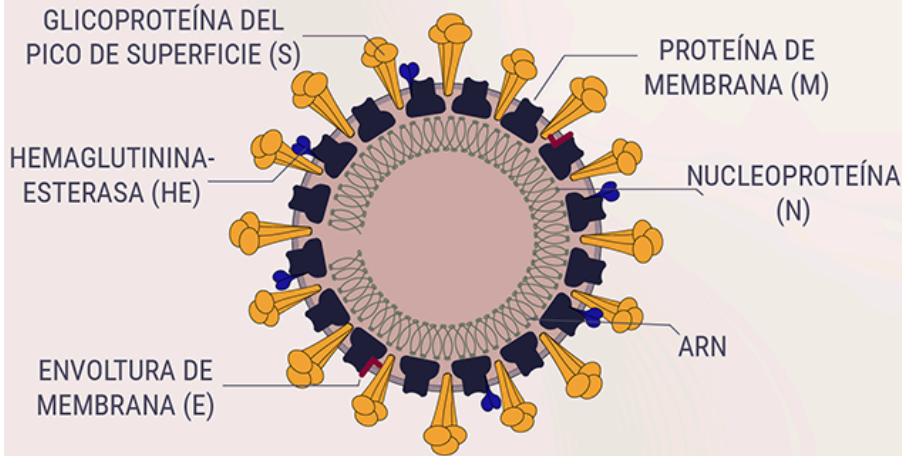
Covid 19 isolé à partir des tissus d'un patient

Grande affinité pour les cellules humaines et pour le récepteur ACE-2 (enzyme de conversion de l'angiotensine), sa porte d'entrée dans la cellule

Diamètre : 60 à 220 nm

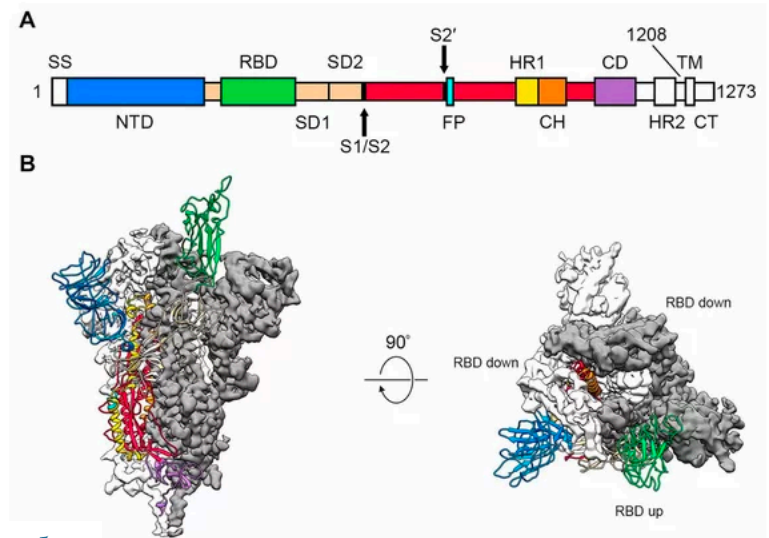
COVID-19

Medscape



ARN simple-brin de grande taille

Carte 3D d'adhésion aux cellules humaines

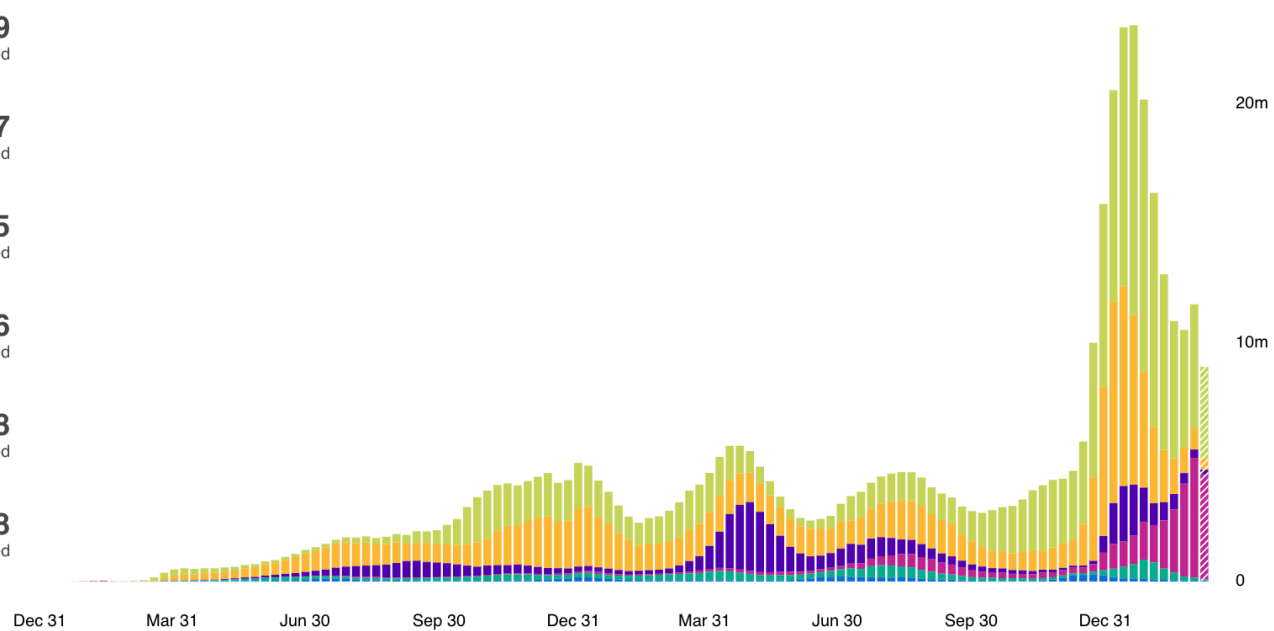


Epidemic curve of confirmed COVID-19 cases reported by WHO region through 14 March 2022

Situation by WHO Region

Navigation controls: Daily Weekly Cases Deaths

Europe	191842819	confirmed
Americas	149435827	confirmed
South-East Asia	56667275	confirmed
Western Pacific	36865816	confirmed
Eastern Mediterranean	21478988	confirmed
Africa	8517888	confirmed



Source: World Health Organization

Data may be incomplete for the current day or week.

III. LES VIRUS FONT-ILS PARTIE DU VIVANT ?

III.1 QU'EST-CE QU'UN VIRUS ? (cf cours BCPST 1 + fiche distribuée)

Le point commun de tous les virus est que ce sont des parasites intracellulaires obligatoires qui détournent systématiquement une partie de la machinerie métabolique de leur hôte pour compléter leur propre cycle de réplication. Inertes en dehors de tout contexte cellulaire, ils sont dotés d'un génome isolé du milieu extérieur par une capsidie protéique, éventuellement entourée d'une enveloppe lipoprotéique.

La découverte récente de virus géants (*Giant Virus* ou *Girus*) ont également nettement complexifié notre vision de l'évolution.

Derrière cette définition, se cache une très grande diversité (plus de 10 000 « espèces » recensées et une grande quantité (10 fois plus de virus que de procaryotes dans les eaux marines par exemple).

III.2 LES VIRUS SONT-ILS DES ENTITÉS VIVANTES ?

Comme définir ce qu'est la vie ?

Définition basée sur les propriétés d'auto-organisation et d'auto-entretien non applicable au virus car dépourvus de métabolisme énergétique .

La capacité à évoluer : pb de distinction virus biologique /virus informatique. Ces derniers sont conçus pour se propager avec de légers changements dans leur code (= mutation), ils subissent une pression de sélection (capacité différentielle à infecter de nombreux ordinateurs tout en résistant au logiciel antivirus (= système immunitaire)).

Pas de définition univoque de la vie permettant d'inclure les virus

Virus = parasites moléculaires qui ne se répliquent ni évoluent par eux-mêmes. Ce sont les cellules qui les font évoluer ! Sans cellule il n'y a pas d'évolution virale. Les virus ne sont donc pas des entités vivantes mais des entités vécues c'est-à-dire qui ont subi l'expérience de la vie cellulaire.

III. LES VIRUS FONT-ILS PARTIE DU VIVANT ?

III.1 QU'EST-CE QU'UN VIRUS ?

III.2 LES VIRUS SONT-ILS DES ENTITÉS VIVANTES ?

III.3 LES VIRUS S'INSCRIVENT-ILS DANS UNE CONTINUITÉ ÉVOLUTIVE ?

III.3.1 Présentent-ils une continuité structurale ?

Les cellules des êtres vivants possèdent des membranes qui se forment en divisant des membranes préexistantes qui s'enrichissent de nouveaux lipides et protéines membranaires → continuité structurale des cellules primordiales jusqu'aux cellules contemporaines.

Chez les virus tous les constituants sont synthétisés de nouveau à chaque cycle d'infection virale par les cellules infectées. Pour les virus à enveloppes, celles-ci sont néoformées → pas de continuité structurale avec les membranes virales préexistantes.

Existence de membranes héritées = preuve de la monophylie des cellules modernes mais leur absence chez les virus suggère une origine polyphylétique des virus.

III. LES VIRUS FONT-ILS PARTIE DU VIVANT ?

III.1 QU'EST-CE QU'UN VIRUS ?

III.2 LES VIRUS SONT-ILS DES ENTITÉS VIVANTES ?

III.3 LES VIRUS S'INSCRIVENT-ILS DANS UNE CONTINUITÉ ÉVOLUTIVE ?

III.3.1 Présentent-ils une continuité structurale ?

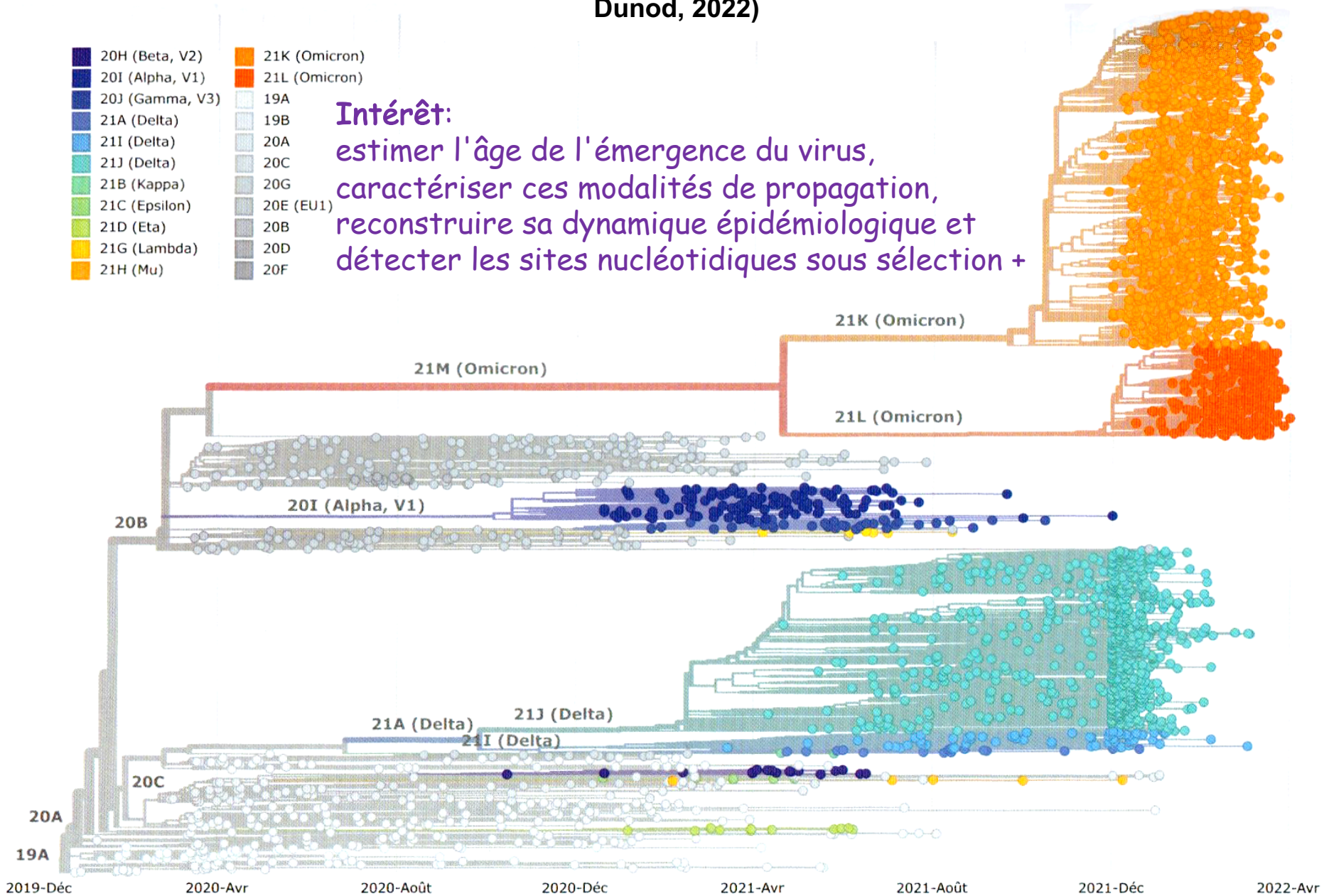
III.3.2 Peut-on les replacer dans une même phylogénie ?

La pandémie de la *COVID-19* nous a montré que la phylogénie des souches virales de *SARS-CoV2* peut être reconstruite à partir de la comparaison de leur génome.

Phyl 6 : Phylogénie moléculaire de 3021 génomes de SARS-CoV2, agent viral de la COVID-19 et montrant les différents variants (19A-B, 20A à 20J et 21A à 21L) repérés par les codes de couleur (in Tout-En-Un, Dunod, 2022)

- | | |
|-------------------|-----------------|
| ■ 20H (Beta, V2) | ■ 21K (Omicron) |
| ■ 20I (Alpha, V1) | ■ 21L (Omicron) |
| ■ 20J (Gamma, V3) | ■ 19A |
| ■ 21A (Delta) | ■ 19B |
| ■ 21I (Delta) | ■ 20A |
| ■ 21J (Delta) | ■ 20C |
| ■ 21B (Kappa) | ■ 20G |
| ■ 21C (Epsilon) | ■ 20E (EU1) |
| ■ 21D (Eta) | ■ 20B |
| ■ 21G (Lambda) | ■ 20D |
| ■ 21H (Mu) | ■ 20F |

Intérêt:
 estimer l'âge de l'émergence du virus,
 caractériser ces modalités de propagation,
 reconstruire sa dynamique épidémiologique et
 détecter les sites nucléotidiques sous sélection +



Difficile de replacer toute la diversité des virus connus dans l'arbre du vivant :

- ✓ les virus ne partagent pas de caractéristiques homologues avec les cellules hôtes et
- ✓ pas de gène connu qui soit partagé par l'ensemble des virus connus.

→ Comparaison Virus / Organismes cellulaires impossible → **on ne peut pas positionner les virus dans l'arbre du vivant.**

MAIS existence de motifs structuraux communs aux protéines de capsid de lignées virales distantes → séquences protéiques I^{aires} de tous les virus connus possèdent une origine unique et pourraient être replacés dans une même phylogénie.

On peut proposer 2 hypothèses pour expliquer la présence de motifs protéiques similaires dans des lignées virales distinctes

Hypothèse 1

Fortes contraintes subies par la structure III^{aire} protéique + contraintes physico-chimiques des environnements cellulaires → seul un petit nombre d'architectures géométriques simples possibles → convergence structurale.

Hypothèse 2

Fréquence élevée des THG entre cellules et virus → différents virus non apparentés partagent certains gènes et donc certaines protéines. THG + taux élevés de recombinaisons → grande similarité des lignées virales évolutivement distantes.

Impossible de replacer tous les virus connus dans un même arbre phylogénétique →

- ✓ il n'est pas possible de prouver la monophylie de toute lignée virale
- ✓ il n'est pas possible de les positionner dans l'arbre du vivant cellulaire

Plasticité génomique virale permet de reconstruire l'histoire évolutive de chaque gène d'une lignée virale et d'en déduire les événements de THG MAIS ces histoires ne reflètent pas l'évolution des virus dans leur ensemble.

III. LES VIRUS FONT-ILS PARTIE DU VIVANT ?

III.1 QU'EST-CE QU'UN VIRUS ?

III.2 LES VIRUS SONT-ILS DES ENTITÉS VIVANTES ?

III.3 LES VIRUS S'INSCRIVENT-ILS DANS UNE CONTINUITÉ ÉVOLUTIVE ?

III.3.1 Présentent-ils une continuité structurale ?

III.3.2 Peut-on les replacer dans une même phylogénie ?

III.4 VIRUS ET BIODIVERSITÉ : UNE HISTOIRE ANCIENNE ?

III.4.1 La recherche d'une coévolution entre virus et hôtes

III.4.2 Simplicité virale signifie-t-elle ancienneté ?

III.4.3 Les virus et la biodiversité

III.4.1 La recherche d'une coévolution entre virus et hôtes

Hypothèse : Certaines lignées virales infectent des hôtes phylogénétiquement éloignés = origine très ancienne des virus. Ceci repose sur le concept de coévolution entre les virus et leur hôte : la spéciation des virus résulterait de celle de leurs hôtes.

Démontrer la coévolution Virus / Hôtes nécessite de prouver que les phylogénies respectives des hôtes et de leurs parasites sont congruentes i.e que leur relation de parenté et leur âge de divergence soient similaires. Raisonnement très difficile à appliquer aux virus car changement d'hôtes très fréquent.

Virus qui infectent des hôtes phylogénétiquement distants peut signifier simplement qu'ils ont la capacité de sauter d'un hôte à un autre sans que cela ne reflète ni ancienneté ni coévolution.

III.4.2 Simplicité virale signifie-t-elle ancienneté ?

Parce qu'ils sont très simples, nous pourrions penser que les virus sont extrêmement anciens **MAIS**

Evolution = processus non directionnel et la simplicité virale n'est pas une preuve de leur ancienneté. L'évolution simplificatrice = processus fondamental de l'évolution des parasites.

Règle générale : virus soumis à une forte pression de sélection limitant la taille de génome minimal garantissant ainsi une vitesse élevée de multiplication.

En contexte de « course à l'armement » (modèle de la reine rouge) face aux cellules hôtes, cette contrainte évolutive majeure limite leur complexification.

Simplicité d'organisation des virus = conséquence de leur parasitisme cellulaire.

III.4.3 Les virus et la biodiversité

Les virus = entités organiques caractérisés par :

- ✓ une incapacité à s'auto entretenir et à s'auto répliquer
- ✓ une origine polyphylétique
- ✓ une grande plasticité de leur génome au cours de l'évolution et
- ✓ l'impossibilité de les incorporer dans l'arbre de la vie .

Rôle évolutif important :

- ✓ leur abondance couplée aux pressions sélectives qu'ils exercent sur les populations → maintien de la biodiversité.
- ✓ Comme les transposons, ils contribuent à la variabilité génétique.
- ✓ Comme élément génétique ayant une phase extracellulaire, ce sont d'excellents vecteurs pour les TGH y compris entre hôtes phylogénétiquement très éloignés.

Les virus ne sont pas de simples boîtes à génome mais une forme de continuum entre l'inerte et le vivant dont il influe sur la diversité.

CONCLUSION

Le séquençage des génomes, l'étude des transcriptomes et des protéomes ont bouleversé l'arbre phylogénétique du vivant .

La phylogénie moléculaire, basée sur l'analyse des séquences homologues des ARN ribosomiques montre que l'arbre du vivant ne peut être raciné.

Une telle représentation en arbre ne permet d'ailleurs pas de rendre compte de l'évolution réticulée qui résulte des THG, des symbioses ou des hybridations.

L'arbre des eucaryotes comprend 2 grands clades :

- unicontes parmi lesquels se trouvent les opisthocontes (dont animaux et champignons) et
- bicontes (dont les plantae et les stramenopiles).

La racine de l'arbre des eucaryotes est elle aussi sujette aux discussions

Certains groupes définis par leur ressemblance écologique apparaissent polyphylétiques et témoignent de convergence évolutive comme les végétaux (ensemble d'organismes réalisant la photosynthèse oxygénique), les champignons (organismes hétérotrophes filamenteux) ou encore les algues (organismes phototrophes à thalles).

Phyl 7 : Les apomorphies des 9 clades d'eucaryotes

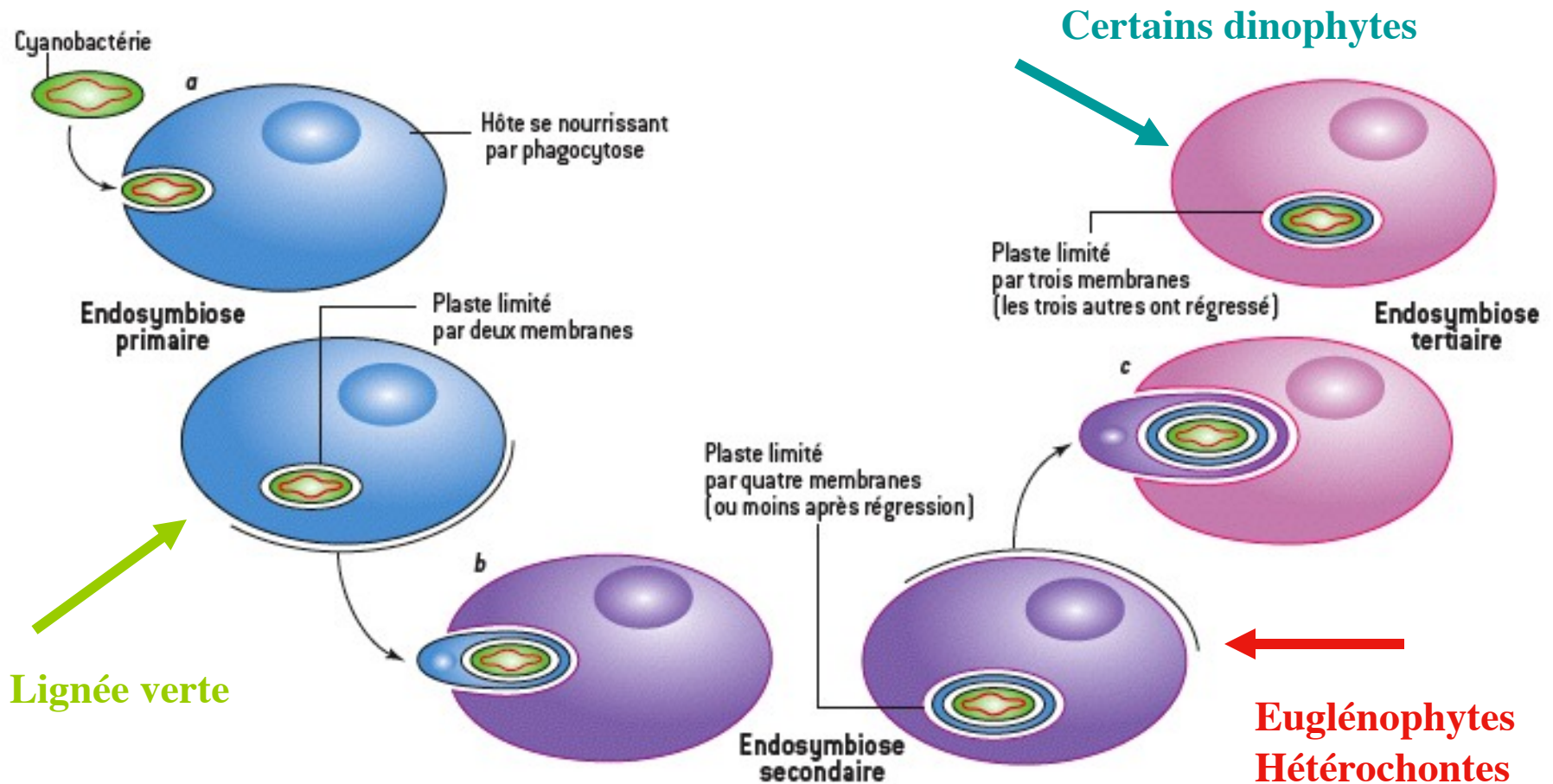
3 clades majeurs auxquels appartiennent des organismes vus en TP avec quelques apomorphies cellulaires les caractérisant

	Straménopiles (=hétérocontes)	Plantae (= lignée verte)	Opisthocontes
Exemples de taxons vus en TP	Phéophycées (algues brunes) ; diatomées ; oomycètes (autrefois classés dans les champignons)	Chlorophytes (algues vertes), rhodophytes (algues rouges, embryophytes (filicophytes et angiospermes)	Eumycètes et métazoaires
Type trophique	Autotrophie ou hétérotrophie au carbone ; plastes à 4 membranes (plaste ^{laire}) ; chlorophylle a et c	Autotrophie au carbone ; plastes à 2 membranes (plaste ^{laire}) ; chlorophylle a et b	<u>hétérotrophie</u> au carbone
Polyoside	B1-3 <u>glucane</u> (réserve)	Amidon (réserve)	Glycogène (réserve) chitine (structure)
Flagelles des cellules	2 flagelles différents	2 à 4 flagelles perdus chez les rhodophytes et les angiospermes	1 flagelle unique et propulseur

Les 6 autres clades identifiés par les analyses phylogénétiques des caractères moléculaires suivants

Rhizarias : Unicellulaire amiboïde et/ou flagellé ; certains ont des plastes et sont photosynthétiques ; pas de <u>synapomorphie</u> cytologique connu ; ex. foraminifères, radiolaires	Cryptophytes : unicellulaire généralement photosynthétique ; 2 flagelles ; chloroplaste à 4 membranes avec un vestige de noyau (<u>nucléomorphe</u>) situé entre 2e et 3e membrane ; <u>thylacoïdes</u> appariés ; ex. <u>cryptomonas</u> (non étudié en BCPST)
Alvéolobiontes : unicellulaire planctonique parasite ; beaucoup ont perdu secondairement leur plaste ; existence de gènes <u>plastidiaux</u> dans leur noyau ; la présence d'alvéoles sous la membrane plasmique pourrait constituer une <u>synapomorphie</u> cytologique ; ex. <u>paramecium</u> , <u>plasmodium</u>	Excavatas : nbx taxons dont les <u>discicristata</u> et <u>parabalia</u> ; <u>les 1er</u> sont un clade unicellulaire libre (euglène) ou parasite (trypanosome) ; monophylie soutenue par mitochondrie à crête discoïde ; les 2nd contiennent des symbiotes du TD et des parasites pathogènes (<u>tricomonas</u> , responsable de MST) ; certains des <u>excavata</u> ont perdu secondairement la mitochondrie.
Haptophytes : algue unicellulaire biflagellé ; présence d'un <u>haptomène</u> (appendice filamenteux formé de microtubules, adhérence et prédation) ; chloroplaste avec membrane externe en continuité avec une membrane nucléaire externe et des <u>thylakoïdes</u> groupés par 3 ; ex. <u>cocolithophoridés</u> .	Amoebozoaires : unicellulaire couramment qualifié d'amibe ; déplacement par vagues cytoplasmiques internes ; groupe frère des <u>opistocontes</u> avec lequel partage de <u>synapomorphie</u> : mitochondries à crêtes aplaties, flagelle unique et propulseur, présence de glycogène et chitine.

Histoire des eucaryotes et « poupées russes cellulaires » (d'après M.A Selosse, PLSc dec 2006)



L'endosymbiose est le processus par lequel une cellule photosynthétique est incorporée à l'intérieur d'une autre et devient un plaste, c'est-à-dire un organite de celle-ci. Ce phénomène s'est produit à diverses reprises chez les eucaryotes, notamment par l'internalisation de cyanobactéries (a, en rouge son génome) : c'est l'endosymbiose primaire, à l'origine de la lignée verte (dont les végétaux terrestres). Cependant, d'autres ont pu phagocyter des cellules eucaryotes déjà pourvues

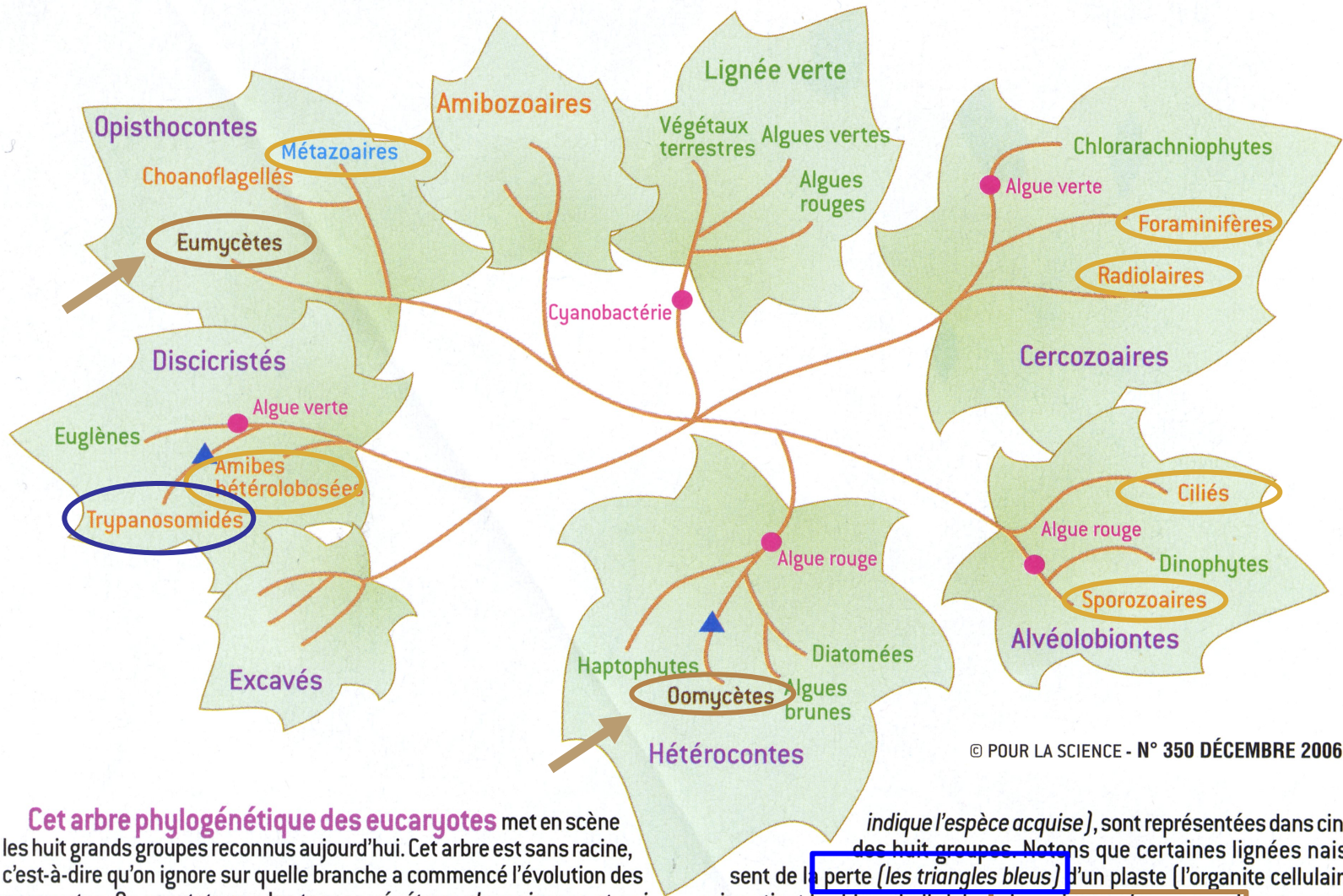
d'un plaste (b, on parle d'endosymbiose secondaire). Les hétérocontes et les euglénophytes sont apparus de cette façon. Enfin, dans le cas d'une endosymbiose tertiaire (chez certains dinoflagellés), un des eucaryotes précédents a été internalisé à son tour pour devenir le plaste d'une autre cellule. À chaque fois, le génome de la cyanobactérie d'origine est conservé, du moins en partie. Par ailleurs, certaines membranes des plastides sont parfois éliminées : trois ou quatre demeurent.

L'origine endosymbiotique de la cellule eucaryote est argumentée par les phylogénies moléculaires qui place les ARNr 16S des mitochondries et des plastes au sein des bactéries

S'il est admis que les mitochondries ont une origine unique, en revanche les plastes résulteraient de plusieurs événements indépendants d'endocytobiose : l'endocytobiose primaire d'une cyanobactérie à l'origine des plastes à 2 membranes des plantes ainsi que l'endocytobiose secondaire d'une algue rouge à l'origine des plastes à 4 membranes des straménopiles.

L'état pluricellulaire est un état dérivé apparu une vingtaine de fois.

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes (in M.A Selosse, Pour La Science, Dec 2006)



© POUR LA SCIENCE - N° 350 DÉCEMBRE 2006

Cet arbre phylogénétique des eucaryotes met en scène les huit grands groupes reconnus aujourd'hui. Cet arbre est sans racine, c'est-à-dire qu'on ignore sur quelle branche a commencé l'évolution des eucaryotes. On constate que les termes *végétaux*, *champignons* et *animaux* ne correspondent pas à un groupe monophylétique (un ancêtre et tous ses descendants). Ainsi, les lignées qui ont « adopté » la photosynthèse (en vert), par suite d'endosymbiose (les ronds roses) le nom

indique l'espèce acquise], sont représentées dans cinq des huit groupes. Notons que certaines lignées naissent de la perte (les triangles bleus) d'un plaste (l'organite cellulaire qui contient la chlorophylle). Les champignons (en marron) sont constitués de deux lignées éloignées. Enfin, les animaux regroupent traditionnellement les métazoaires (en bleu) et les protozoaires (en orange), qui sont éparpillés dans l'arbre.

La possession de plastes ou la pluridisciplinarité ont été perdus par certains taxons par **évolution régressive**. Pertes et gains de caractères, *aléatoires* et non orientés, en lien avec l'environnement expliquent l'évolution et la grande diversité des eucaryotes. L'évolution peut donc conduire à la **complexification** mais aussi à la **simplification** des organismes.

Les virus ne sont pas vivants ce sont des parasites moléculaires incapables de se répliquer et d'évoluer par eux-mêmes. Leurs constituants sont synthétisés de nouveau à chaque cycle d'infection au lieu d'être partiellement hérités d'un autre virus ; ils ne peuvent pas être placés dans l'arbre du vivant cellulaire.









Envolez-vous vers vos projets et soyez convaincus de la justesse de vos choix !

Vous en avez les moyens. Just do it and Yes you can !



Les grandes lignées eucaryotes

<p>Opisthochontes (opistho = derrière, chonte = flagelle) Groupe monophylétique, frère des Amoebozoaires, avec lequel il partage des synapomorphies : flagelle unique propulseur (puiselle), mitochondries à crêtes aplaties, glycogène et chitine Généralement hétérotrophes</p> <p>Unikontes</p>	<p>Métazoaires Collagène dans la MEC Fibronectines, intégrines. Desmosomes Centriole La méiose donne directement les gamètes, l'ovogenèse donne un seul gamète</p> <p>Eumycètes : champignons Phylogénie moléculaire basée sur ARNr 18S Voie métabolique de biosynthèse de la lysine totalement originale Osmotrophes (nutrition à partir de substances dissoutes)</p>
---	--

<p>Bikontes</p> <p>Plantae ou Archaeplastidia ou « lignée verte » Groupe monophylétique : plaste à deux membranes contenant Chlorophylle a et b Amidon stocké hors du chloroplaste Les deux su de la rubisco codées par des gènes chloroplastiques</p>	<p>Algues rouges : rhodobiontes Perte des centrioles. Membrane nucléaire persiste pendant la mitose Phycobilosomes : contiennent phycoérythrine et phycocyanine. ADN chloroP non circulaire Amidon floridéen sur chloroplaste : pyrénoides</p> <p>Chlorobionte</p> <p>ChloroP verts : pas de pigments accessoires venant les masquer. Groupement des thylak Pyrénoïde dans le chloroplaste Le gène codant pour la petite su de la rubisco transféré au noyau Ulvophytes : Ulve. Acétabularia. Caulerpa. Chlamydomonas. Caractères basés sur flagelle. Embryophytes</p>
---	---

<p>Hétérochontes ou straménopiles Appareil cinétique à 2 flagelles dissemblables Réticulum périplastidial. Ni amidon, ni glycogène mais β 1-3 glucane comme molécule de réserve 4 membranes au chloroplaste : endosymbiose secondaire : endocytose d'une rhodophyte unicellulaire possédant déjà un chloroplaste.</p>	<p>Phaeophycées = algues brunes Fucus, laminaire Bascillariophycées Diatomées : parois siliceuses ; Centriques ou pennées. Oomycètes perte du chloroplaste : mildiou de la vigne. Haptophytes : Coccolithophoridés La cellule porte une expansion filamenteuse appelé haptotème Surface cellulaire recouverte d'écailles calcifiées</p>
<p>Alvéobiontes Groupe monophylétique (nombreuses vésicules sous-membranaires). Perte secondaire des plastes, gènes plastidiaux nucléaires (ciliés)</p>	<p>Ciliés : Paramécie. Stentor. Dinophytes : unicellulaires biflagellés : exple : Peridinium.. Sporozoaires (apicomplexés) : Tous parasites, forment des spores. Exple : plasmodium</p>
<p>Rhizarias Unicellulaires amoéboïdes et/ou flagellés à pseudopodes allongés . Certains sont photosynthétiques.</p>	<p>Actinopodes : Radiolaires Cellule hérissée d'axopodes et de spicules recouverts par du cytoplasme. Axonème constitué de microtubules. Foraminifères Filipodes Test calcaire. Rhizopodes : Amibe</p>
<p>Excavatas Groupe monophylétique : mitochondries à crêtes discoïdes et épiplasme (cytosquelette sous-membranaire)</p>	<p>Discicristés Euglénobiontes : Euglènes Trypanosomidés : trypanosome Parabasalia : Trichomonas</p>

Les Eumétazoaires

Groupes frères des cnidaires et bilatériens. La différence se fait sur deux critères : la symétrie et le nombre de feuilletts

<p>Cnidaires Symétrie radiaire Cnidocystes Phase polype et phase méduse. Larve planula.</p>	<p>Hydrozoaires : Hydre verte Scyphozoaires : Aurelia aurita Anthozoaires : Anémone de mer, corail</p>
--	---

Diblastiques Spongiaires: pas de gène Hox # Cnidaires

<p>Bilatériens Symétrie bilatérale Axe antéro-postérieur et axe dorso-ventral. Triblastiques. Deux branches protostomiens et deutérostomiens.</p>	<p>Protostomiens Le blastopore donne la bouche.. L'anūs s'ouvre secondairement Coelome formé par schizocoelie ou creusement des massifs mésodermiques. SN ventral : hyponeuriens Quand il y a un squelette, il est externe : arthropodes</p> <p>Deutérostomiens Le blastopore donne l'anūs Coelome formé par entérocoelie : paroi de l'archentéron → vésicules coelomiques. SN dorsal : épineuriens.</p>
--	---

Les Eumétazoaires

<p style="text-align: center;">Les deux branches des protostomiens : Ecdysozoaires et Lophotrochozoaires</p> <p style="text-align: center;">Blastopore --> bouche</p>	<p style="text-align: center;">Ecdysozoaires Epaisse cuticule Mues périodiques</p>	<p>Nématodes : Vers ronds l'ascaris</p>	
		<p style="text-align: center;"><u>Euarthropodes</u> Appendices articulés.</p>	<p>Chélicérates Présence de chélicères : arachnides, scorpions</p>
			<p>Mandibulés : Présence de mandibules : myriapodes crustacés hexapodes (dont les insectes)</p>
	<p style="text-align: center;">Lophotrochozoaires Base moléculaire pour déterminer les caractères qui les unissent (ARN 18S et gène HOX)</p>	<p>Eutrochozoaires : Larve de type trochophore. Sont des spiraliens : clivage spiral de l'œuf lors du DE. Annélides : corps métamérisé. Métamérie homonome</p> <ul style="list-style-type: none"> - polychètes : néréis - oligochètes : lombric - achètes : sangsue <p>Mollusques : corps mou. Cavité palléale. Coquille calcaire</p> <ul style="list-style-type: none"> - gastéropodes : coquille trochospiralée (parfois régressée : limace) - lamellibranches : coquille bivalve articulée - céphalopodes : coquille interne (ou disparue : pieuvre) <p>Plathelminthes : taenia, douve Némertes</p>	<p>Lophophoriens : animaux ayant une couronne de tentacules autour de la bouche</p>

Baicaellia daftpunka, phylum des vers plats ou plathelminthes appelé aussi Rhabditophore i.e porteur de rhabdites, glandes sécrétrices de mucus dérivées du mésoderme (Victoria, Colombie-Britannique, Canada). leur nom reflète leurs stylets en forme de casque, notés « st »

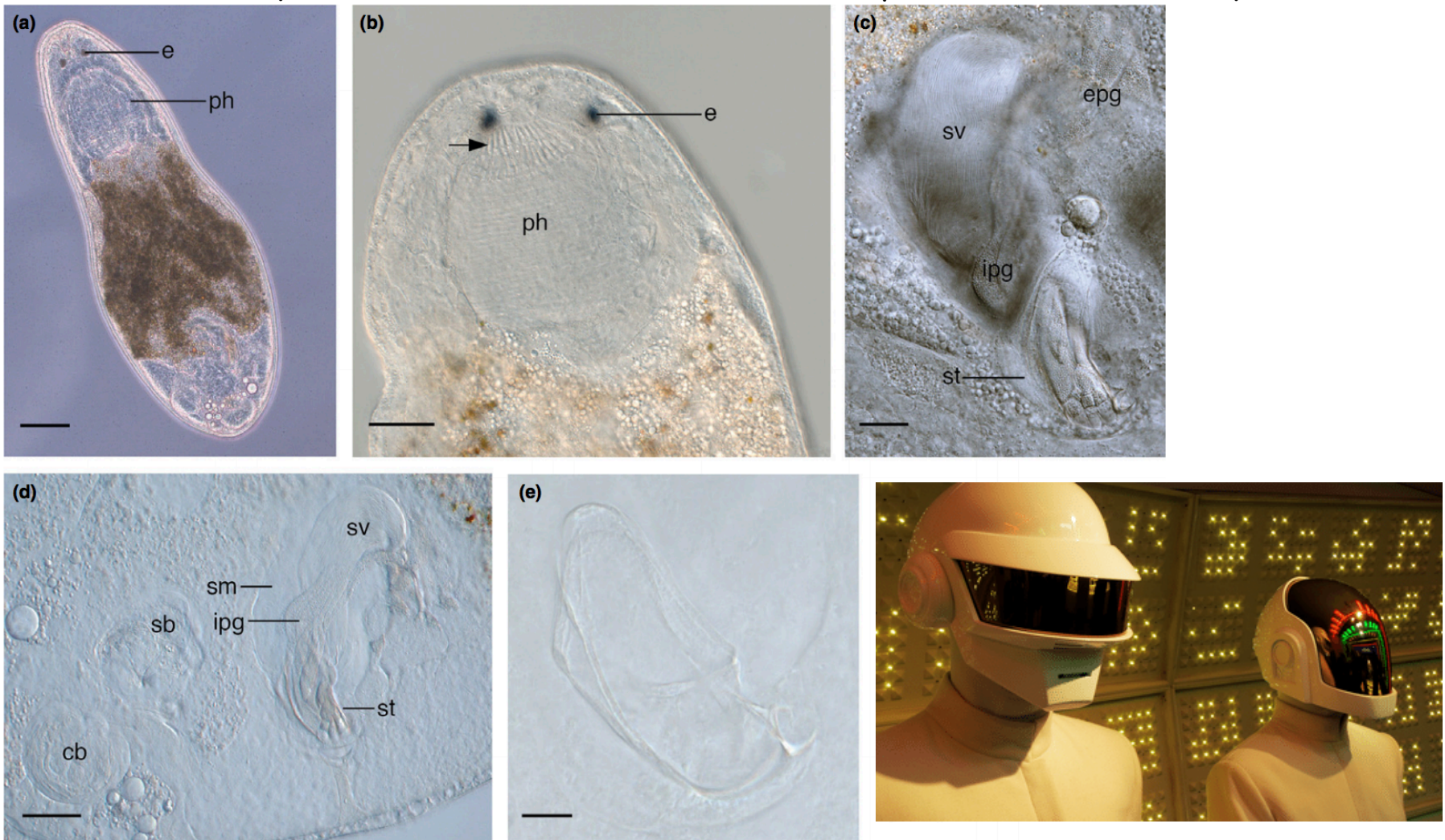


FIGURE 4 *Baicaellia daftpunka* n. sp. (a) Habitus of live animal. (b) Anterior half of live animal, arrow indicates tentacles on pharynx. (c) Copulatory organ of live animal. (d) Atrial organs of live animal. (e,f) Stylet of the holotype. cb: copulatory bursa; e: eye; epg: extracapsular prostate glands; ipg: intracapsular prostate glands; ph: pharynx; sm: spiral muscle; sb: seminal bursa; st: stylet; sv: seminal vesicle. Scale bars: a = 50 μ m; b = 20 μ m; c = 30 μ m; d = 10 μ m; e = 10 μ m; f = 100 μ m

Les Eumétazoaires

<p>Les deux branches des deutérostomiens : Echinodermes et Chordés</p> <p>Blastopore --> anus Bouche: apparition IIaire</p>	<p>Echinodermes : Le derme sécrète des plaques calcaires. Symétrie radiaire de type 5 Larve pluteus Oursins, étoiles de mer, holothuries.</p>	
	<p>Les chordés : Formation d'une corde dorsale lors du développement embryonnaire</p>	<p>Céphalochordés : amphioxus</p>
	<p>Crâniates Présence d'un crâne.</p>	<p>Myxines Allure vermiforme, sans mâchoires et vertèbres.</p> <p>Vertébrés <u>Agnathes</u> : pas de mâchoires, bouche en ventouse : la lamproie <u>Gnathostomes</u> : présence de mâchoires</p> <ul style="list-style-type: none"> - chondrichthyens : squelette cartilagineux : requins, les raies... - ostéichthyens : squelette osseux <ul style="list-style-type: none"> o Poissons o Tétrapodes



England
Rugby

Distinction
animal végétal
?



Download from
Dreamstime.com

18554098
Patrimonio Design Limited | Dreamstime.com

